

TRAVAUX DE LA STATION BIOLOGIQUE DE ROSCOFF

XIX

RECHERCHES SUR LE POLYMORPHISME NATUREL  
DES *JAERA MARINA* (FABR.) (ISOPODES ASELOTES)

Essai de systématique évolutive

PAR

CHARLES BOCQUET

Station Biologique de Roscoff.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	189
PREMIÈRE PARTIE. — SYSTÉMATIQUE STATIQUE DE LA SUPER-ESPÈCE <i>JAERA MARINA</i> (FABR.)	
Chapitre I. — GÉNÉRALITÉS SUR LA SUPER-ESPÈCE <i>Jaera marina</i> .....	199
A. — Caractères morphologiques du genre <i>Jaera</i> .....	199
B. — Diagnose de la super-espèce <i>Jaera marina</i> .....	202
C. — Problèmes de synonymies.....	205
D. — Répartition géographique des <i>Jaera marina</i> .....	205
Chapitre II. — ÉTUDE DESCRIPTIVE, BIOMÉTRIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES SIX FORMES DE <i>Jaera marina</i> ....	206
A. — Récolte, conditions d'élevage et méthodes d'étude (descriptive et biométrique) des <i>Jaera marina</i> .....	209
1. Récolte et transport du matériel (p. 209). — 2. Origine des populations étudiées (p. 210). — 3. Conditions d'élevage (p. 212). — 4. Observation des animaux et étude descriptive (p. 214). — 5. Méthode biométrique d'analyse de la croissance relative (p. 214) : a) mesures (p. 214) ; b) la relation d'allométrie (p. 220) ; c) calcul des coefficients d'allométrie (p. 222) ; d) comparaison des coefficients d'allométrie (p. 224).	
B. — <i>Jaera marina albifrons</i> .....	225
1. Caractères qualitatifs (p. 225). — 2. Étude du développement post-embryonnaire (p. 231). — 3. Étude biométrique (p. 242). — 4. Préférences écologiques et distribution géographique (p. 251).	

C. — <i>Jaera marina syei</i> .....	262
1. Caractères qualitatifs (p. 262). — 2. Réalisation d's caractères sexuels des périopodes (p. 266). — 3. Étude biométrique (p. 268). — 4. Préférences écologiques et distribution géographique (p. 270).	
D. — <i>Jaera marina ischiösetosa</i> .....	270
1. Caractères qualitatifs (p. 270). — 2. Particularités du développement post-embryonnaire (p. 274). — 3. Étude biométrique (p. 275). — 4. Préférences écologiques et distribution géographique (p. 277).	
E. — <i>Jaera marina posthirsuta</i> .....	278
1. Caractères qualitatifs (p. 278). — 2. Répartition géographique (p. 278).	
F. — <i>Jaera marina praehirsuta</i> .....	279
1. Caractères qualitatifs (p. 279). — 2. Étude biométrique (p. 283). — 3. Préférences écologiques et répartition géographique (p. 284).	
G. — <i>Jaera marina forsmanni</i> .....	285
1. Caractères qualitatifs (p. 285). — 2. Étude biométrique (p. 289). — 3. Préférences écologiques et distribution géographique (p. 290).	
Chapitre III. — LE PROBLÈME TAXINOMIQUE DES <i>Jaera marina</i> .....	291
A. — Résumé des principales différences entre les six formes de <i>Jaera marina</i> .....	292
1. Différences qualitatives (p. 292). — 2. Différences biométriques (p. 293). — 3. Différences écologiques (p. 295).	
B. — Valeur taxinomique des caractères différentiels.....	296
DEUXIÈME PARTIE. — ÉLÉMENTS DE SYSTÉMATIQUE ÉVOLUTIVE DES <i>JAERA MARINA</i>	
Chapitre IV. — DESCRIPTION ET DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DU POLYCHROMATISME DES <i>Jaera marina</i> ..	301
A. — Description du polychromatisme.....	304
1. Types structuraux de pigmentation : polychromatisme structural (p. 304) : a) Les phénotypes <i>uniforme</i> , p. 305 ; b) Les phénotypes <i>bifasciatum</i> , p. 307 ; c) Les phénotypes <i>pseudo-bifasciatum</i> , p. 309 ; d) Le phénotype <i>unifasciatum</i> , p. 310 ; e) Les phénotypes <i>trifasciatum</i> , p. 310 ; f) Le phénotype <i>album-medio-lineatum</i> , p. 311 ; g) Le phénotype <i>album-utrinque-lineatum</i> , p. 311 ; h) Le phénotype <i>intricatum</i> , p. 312 ; i) Le phénotype <i>sub-decoloratum</i> , p. 313 ; j) Le phénotype <i>immaculatum</i> , p. 313.	
2. Polychromatisme de nature des pigments (p. 313) : a) Le phénotype <i>album</i> , p. 315 ; b) Le phénotype <i>roseum</i> , p. 315 ; c) Le phénotype <i>rubrum</i> , p. 315 ; d) Le phénotype <i>infra-nigrum</i> , p. 315 ; e) Le phénotype <i>nigrum</i> , p. 316 ; f) Le phénotype <i>sepia</i> , p. 316 ; g) Le phénotype <i>violaceum</i> , p. 316 ; h) Le phénotype <i>aurantiacum</i> , p. 316.	
3. Polychromatisme d'intensité de la pigmentation (p. 317).	
B. — Étude génétique du polychromatisme.....	317
1. Étude génétique du phénotype <i>bifasciatum</i> (p. 319).	
2. Étude de la série <i>rubrum</i> , <i>sepia</i> , <i>violaceum</i> , <i>aurantiacum</i> . Liaison de ces gènes de nature des pigments et du gène <i>bifasciatum</i> (p. 322) : a) Le gène <i>rubrum</i> , p. 322 ; b) Le gène <i>sepia</i> , p. 324 ; c) Le gène <i>violaceum</i> , p. 325 ; d) Le gène <i>aurantiacum</i> , p. 327.	
3. Étude des gènes de structure <i>pseudo-bifasciatum</i> , <i>trifasciatum</i> , <i>album-medio-lineatum</i> , <i>album-utrinque-lineatum</i> , <i>intricatum</i> , et d'un gène modificateur du phénotype <i>bifasciatum</i> . Liaison de ces facteurs et du gène <i>bifasciatum</i> (p. 329) : a) Le gène <i>pseudo-bifasciatum</i> , p. 329 ; b) Le gène <i>trifasciatum</i> , p. 331 ; c) Le phénotype <i>album-medio-lineatum</i> , p. 332 ; d) Le phénotype <i>album-utrinque-lineatum</i> , p. 333 ; e) Le phénotype <i>intricatum</i> , p. 335 ; f) Nature génétique du polychromatisme secondaire. Étude d'un modificateur de <i>bifasciatum</i> , lié à <i>bifasciatum</i> , p. 336.	
4. Étude du gène de structure <i>immaculatum</i> , et du gène de coloration <i>infra-nigrum</i> . Indépendance de ces gènes et des facteurs précédemment étudiés (p. 337) : a) Le gène <i>immaculatum</i> , p. 337 ; b) Le gène <i>infra-nigrum</i> , p. 339.	
5. Nature génétique des phénotypes de structure <i>unifasciatum</i> et <i>sub-decoloratum</i> , des phénotypes de couleur <i>album</i> et <i>roseum</i> et du phénotype d'intensité <i>ultra-nigrum</i> (p. 340) : a) Le phénotype <i>unifasciatum</i> , p. 340 ; b) Le phénotype <i>sub-decoloratum</i> , p. 341 ; c) Le phénotype <i>album</i> , p. 341 ; d) Le phénotype <i>roseum</i> , p. 341 ; e) Le phénotype <i>ultra-nigrum</i> , p. 341.	
Chapitre V. — GÉNÉTIQUE COMPARÉE DES POLYCHROMATISMES DES DIVERSES FORMES DE <i>Jaera marina</i> .	342
A. — Mutations parallèles dans les diverses formes de <i>Jaera marina</i> .....	343
B. — Différences entre les polychromatismes spécifiques.....	345
C. — Existence d'une <i>Jaera marina</i> ancestrale.....	347

Chapitre VI. — HYBRIDATION INTER-SPÉCIFIQUE CHEZ LES <i>Jaera marina</i> .....	349
A. — Caractères morphologiques des hybrides.....	351
1. Caractères des hybrides de première génération.....	351
Hybrides entre <i>albifrons</i> et <i>ischiosetosa</i> (p. 352) : a) Description des péréiopodes 6 et 7 chez les mâles A-I et I-A, p. 352 ; b) Étude biométrique des mâles I-A et A-I, p. 355 ; c) Comparaison biométrique des hybrides I-A + A-I et des espèces parentes <i>albifrons</i> et <i>ischiosetosa</i> , p. 356.	
Hybrides entre <i>albifrons</i> et <i>forsmani</i> (p. 360) : a) Description des péréiopodes chez les mâles A-F et F-A, p. 360 ; b) Étude biométrique des mâles F-A, p. 363 ; c) Comparaison biométrique des hybrides F-A et des espèces parentes <i>albifrons</i> et <i>forsmani</i> , p. 364.	
Hybrides entre <i>forsmani</i> et <i>ischiosetosa</i> (p. 365) : a) Description des péréiopodes des mâles hybrides F-I et I-F, p. 365 ; b) Étude biométrique des mâles F-I, p. 367 ; c) Comparaison biométrique des hybrides F-I et des espèces parentes <i>forsmani</i> et <i>ischiosetosa</i> , p. 367.	
Hybrides entre la forme <i>syei</i> et les espèces <i>albifrons</i> , <i>ischiosetosa</i> et <i>forsmani</i> (p. 369) : a) Hybrides entre <i>albifrons</i> et <i>syei</i> , p. 369 ; b) Hybrides entre <i>ischiosetosa</i> et <i>syei</i> , p. 371 ; c) Hybrides entre <i>forsmani</i> et <i>syei</i> , p. 372.	
Hybrides entre l'espèce <i>praehirsuta</i> et les formes <i>albifrons</i> , <i>ischiosetosa</i> et <i>forsmani</i> (p. 374) : a) Hybrides entre <i>albifrons</i> et <i>praehirsuta</i> , p. 374 ; b) Hybrides entre <i>ischiosetosa</i> et <i>praehirsuta</i> , p. 374 ; c) Hybrides entre <i>forsmani</i> et <i>praehirsuta</i> , p. 376.	
2. Caractères des hybrides A-(I-A) et I-(I-A).....	377
B. — Nature génétique des différences qualitatives et quantitatives entre les espèces de <i>Jaera marina</i> .....	378
C. — Hybridation naturelle chez les <i>Jaera marina</i> . Niveau spécifique des formes actuelles.....	384
Chapitre VII. — MÉCANISMES PROBABLES DE L'ÉVOLUTION DES <i>Jaera marina</i> .....	387
A. — Considérations générales sur les mécanismes de spéciation.....	389
B. — Spéciation des <i>Jaera marina</i> .....	391
1. Chronologie de la différenciation des <i>Jaera marina</i> (p. 392). — 2. Hypothèses relatives à la <i>Jaera marina</i> ancestrale (p. 393). — 3. Spéciation des <i>Jaera marina albifrons</i> et <i>praehirsuta</i> (p. 393). — 4. Spéciation des autres formes de <i>Jaera marina</i> . Spéciation par hybridation des <i>syei</i> (p. 401).	
C. — Conclusions.....	403
RÉSUMÉ.....	407
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	415
LÉGENDE DES PLANCHES.....	420
APPENDICE : tableaux I à XXXVIII.....	421

## INTRODUCTION

L'espèce, malgré les difficultés qu'a, de tout temps, soulevées sa définition, malgré les innombrables différends qu'elle a toujours suscités tantôt entre systématiciens, tantôt entre biologistes, est sans conteste la subdivision taxinomique la plus objective, partant l'unité fondamentale de toute classification des êtres vivants. Les modifications profondes qu'a subies depuis LINNÉ, sa conception même, ont eu, pour cette raison, des répercussions capitales sur l'histoire de la systématique. L'œuvre de LAMARCK, et surtout le livre : « On the origin of species », de DARWIN, ont complètement transformé, dans son esprit, en la révélant inaccessible par essence, l'ambition première des systématiciens, qui était de

dresser le catalogue complet des éléments de création ; la systématique, guidée par la notion d'évolution, est devenue raisonnée, phylogénétique ; les « bonnes » espèces sont celles pour lesquelles la coupure, par le temps présent, du continuum évolutif correspond à une étape de repos, ou tout au moins de calme, momentané ou définitif, tandis que les « mauvaises » continuent, de nos jours, d'évoluer plus ou moins rapidement ; la variabilité spécifique, inintelligible pour les premiers auteurs, s'interprète dès lors comme la manifestation actuelle de potentialités évolutives.

L'idée transformiste vivifia toute la systématique ; mais son influence, immédiate sur la classification des règnes vivants, pris dans leur ensemble, n'atteignit guère, dans sa pratique, le travail du taxinomiste. Sa tâche demeura :

1<sup>o</sup> de fournir aux anatomistes, aux embryologistes, aux physiologistes, aux biologistes : généticiens, cytologistes, écologistes, biogéographes, etc..., des critères leur permettant de reconnaître et de nommer, dans un langage universel, les espèces, objets de leurs observations ou de leurs recherches ;

2<sup>o</sup> d'établir, dans le cadre d'une classification cohérente, l'inventaire des formes actuelles, réalisable par suite de la lenteur de l'évolution, mesurée en fonction de la brièveté de nos vies.

Tel est toujours le but pragmatique de la systématique traditionnelle, branche servante, mais essentielle, de toutes les sciences naturelles : centrée sur une définition quasi statique de l'espèce, elle n'utilise, en raison de leur commodité, que les caractères morphologiques d'un individu, ou d'un petit nombre d'individus (holotype et paratypes), n'attache qu'une importance limitée aux variations infraspécifiques et aboutit à un étiquetage des exemplaires qui lui sont proposés.

Cependant, en dehors de leur travail pratique de détermination, de classement, d'entretien des collections, les systématiciens, dans les Museums ou les Laboratoires de Zoologie, ont été les artisans essentiels des progrès de nos connaissances sur l'espèce, en étudiant, lorsque le nombre d'exemplaires dont ils disposaient le permettait, la variabilité des formes qu'ils décrivaient, et en abordant, chaque fois qu'ils le pouvaient, le problème de l'espèce sous un angle biologique et expérimental.

Cette tendance biologique de la systématique, que L. FAGE a soulignée dans sa « Leçon d'ouverture du cours de Zoologie faite au Muséum

National d'Histoire Naturelle » (1938) avait été affirmée, en 1937, par la création de l' « Association pour l'étude de la Systématique en relation avec la Biologie générale ». Au cours des trente ou quarante dernières années, grâce à la mise en œuvre, à des fins systématiques, de toutes les disciplines biologiques, notamment de la génétique, s'est élaborée rapidement une nouvelle branche de la systématique. Les préoccupations et les méthodes de cette « systématique biologique » diffèrent suffisamment de celles de la systématique considérée comme « classique » pour qu'on ait proposée de la qualifier de « systématique nouvelle » ou de « systématique moderne », par opposition à la « vieille systématique » ou à la « systématique ancienne » ; (HUBBS, 1934 ; HUXLEY, 1940 ; MAYR, 1942). E. MAYR (1942) caractérise ainsi cette nouvelle systématique : « The importance of the species as such is reduced, since most of the actual work is done with subdivisions of the species, such as subspecies and populations. The population or rather an adequate sample of it, the « series » of the museum worker, has become the basic taxonomic unit. The purely morphological species definition has been replaced by a biological one, which takes ecological, geographical, genetic, and other factors into consideration. The choosing of the correct name for the analysed taxonomic unit no longer occupies the central position of all systematic work and is less often subject to argument between fellow workers. The material available for generic revisions frequently amounts to many hundreds or even thousands of specimens, a number sufficient to permit a detailed study of the extent of individual variation. »

En fait, — MAYR signale lui-même cette difficulté —, il est probable que la systématique nouvelle, ou moderne, de 1940 ou de 1952, paraîtra archaïque et surannée d'ici quelques décennies ; en outre, les adjectifs de sens opposés, comme vieille et nouvelle, comme ancienne et moderne, semblent impliquer le remplacement d'une systématique par l'autre, ce qui est totalement inconcevable, même pour l'avenir, étant donné la rareté de nombreuses espèces et l'impossibilité d'un travail expérimental sur les relations taxinomiques de la plupart d'entre elles.

C'est pourquoi j'aurais tendance à désigner cette étape récente de la taxinomie dynamique sous le nom de systématique évolutive, encore qu'elle se limite nécessairement, parce qu'elle est aussi expérimentale que possible, à l'étude de sous-espèces ou de groupes d'espèces voisines, et n'ait de rapports que théoriques avec les grandes conceptions phylo-

génétiques, encore que toute systématique, ou presque, ait participé, depuis LAMARCK et DARWIN, et participe de la pensée transformiste, qu'elle exprime un résultat de l'évolution naturelle, et puisse, à ces titres, être considérée comme évolutive. En effet, la systématique classique utilise l'idée d'évolution, légitimement admise, et la renforce progressivement en lui fournissant des arguments indirects, mais sans faire des problèmes d'évolution sa préoccupation première. Le but de la systématique évolutive est au contraire, par l'étude minutieuse de telle ou telle espèce favorable ou de complexes d'espèces voisines, de démasquer l'évolution au travail, d'analyser les voies, les mécanismes, les possibilités de l'évolution naturelle. On pourrait dire encore que la systématique classique applique le « principe » d'évolution pour interpréter ses observations, et étaye ce principe par la cohérence de ses résultats, tandis que la systématique évolutive cherche, par l'analyse de problèmes taxinomiques adéquats, à retracer des « modèles » d'évolution aussi précis que possible.

La systématique évolutive est, par la fin même qu'elle se propose, la plus synthétique des sciences biologiques, où se réfléchissent toutes les données acquises, dans tous les domaines, sur le complexe — que nul ne peut dominer d'un seul regard, tant les interactions entre innombrables paramètres, continuellement variables, et d'intégration presque impossible, sont multiples — formé par une espèce et le milieu qui lui a permis de se perpétuer jusqu'à nous. Elle est à ce titre, ou plutôt elle s'efforce d'être, la science naturelle par excellence.

La systématique évolutive repose sur la définition moderne de l'espèce, qu'elle a contribué à modeler, et que E. MAYR (1940, 1942) énonce de la manière suivante : « Species are groups of actually or potentially inter-breeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups. »

L'unité de travail de la systématique évolutive est donc la population, occupant une aire géographique déterminée, ou, plus exactement, un échantillon représentatif de la population, c'est-à-dire un ensemble d'exemplaires suffisamment nombreux pour qu'à partir de leur étude puissent être extrapolés les caractères de la population dont ils faisaient partie. La systématique évolutive apparaît ainsi comme une systématique de populations.

La coïncidence entre les deux termes qui viennent d'être proposés : systématique évolutive et systématique de populations, et ceux qui désignent l'une des branches les plus neuves et les plus riches de promesses de la génétique : génétique évolutive ou génétique de populations, n'est pas fortuite. La génétique et la systématique évolutives étudient, chacune avec leurs méthodes, un même problème, qu'elles abordent à des niveaux différents. La génétique évolutive détermine, en fonction de conditions expérimentales définies, le comportement évolutif de certains gènes, ou s'attache à l'étude de leur équilibre dans les populations naturelles ; la systématique évolutive est placée d'emblée devant des variétés, nées de la formidable expérience naturelle, distinctes les unes des autres par de nombreux caractères et s'efforce de résoudre ces différences en leurs composantes héréditaires, souvent quantitatives et d'étude difficile, mais dont la valeur évolutive ne saurait être discutée. La génétique évolutive fournit des modèles élémentaires qui rendent compte de l'établissement premier de différenciations naissantes ; la systématique évolutive, analysant des états de spéciation plus ou moins avancés, permet d'appliquer à ces exemples naturels complexes les conclusions de la génétique évolutive. De leurs efforts convergents dépend l'étude expérimentale de l'évolution.

« L'espèce », de L. CUÉNOT (1936), les articles présentés par J. S. HUXLEY sous le titre « The new systematics » (1940), le livre de E. MAYR « Systematics and the origin of species » (1942), celui de B. RENSCH : « Neuere Probleme der Abstammungslehre » (1947), de nombreuses notes parues dans « Evolution », dans l'« American Naturalist », dans « Heredity », etc..., permettent d'évaluer l'acquis actuel, dans le domaine zoologique, de la systématique évolutive. Son champ, qui se restreint obligatoirement à des espèces polymorphes, communes dans un vaste domaine géographique, s'élargira sans aucun doute à mesure que progressera la systématique classique, tout en demeurant malheureusement, relativement à la multitude des espèces animales, très limité.

Tout en ayant conscience d'être resté bien en deça de l'état très élaboré de connaissances auquel tend la systématique évolutive, j'ai tenté, dans le travail que présente cette longue introduction, d'ajouter un premier Crustacé marin, la super-espèce d'Isopodes Asellotes *Jaera marina*, à la liste des formes précédemment étudiées d'un point de vue

évolutif. Le double polymorphisme des *Jaera marina* : polytypisme (ou polymorphisme portant sur les caractères morphologiques des animaux) et polychromatisme, joint au fait que des populations appartenant à deux ou plusieurs espèces voisines du complexe *Jaera marina* se rencontrent, à des niveaux écologiques apparemment peu différents, en des points très nombreux d'une aire d'extension considérable, confère à cet exemple un intérêt particulier. Je n'ignore pas que des lacunes importantes, notamment dans le domaine cytologique, rendent cet essai incomplet, ni que, dans certaines directions, que j'esquisserai, des recherches complémentaires seront nécessaires. Mais je m'estimerai amplement récompensé du lourd travail qu'a demandé ce mémoire si on accepte d'y voir les premiers éléments d'une systématique évolutive des *J. m.*.

J'étudierai, dans une première partie, de systématique statique, le polytypisme des *J. m.*, en précisant ou rappelant les caractères morphologiques (étudiés par les méthodes descriptive et biométrique) et écologiques des six formes actuellement connues de cet Isopode. En fonction de ces seules données dont dispose en général le systématicien, je serai amené à discuter de la place de ces formes dans la hiérarchie taxinomique, sans d'ailleurs qu'il soit possible, dans cet état de connaissances, de trancher, autrement que par une opinion probable, mais non démonstrative, entre deux solutions : *Jaera marina* est-elle une espèce polytypique, subdivisée en sous-espèces, ou une super-espèce, groupant des formes proches, mais ayant atteint chacune le niveau spécifique ?

Ce problème taxinomique sera repris dans la seconde partie du travail, de systématique évolutive. La rareté des hybrides naturels, dans les populations où plusieurs formes sont sympatriques, nous conduira à attribuer à chacune des subdivisions du complexe *J. m.* un rang spécifique (ou plus exactement juxta-spécifique) et à considérer, par là-même, *J. m.* comme une super-espèce (quoique proche encore du niveau : espèce polytypique). L'état moderne de l'évolution des *J. m.* se trouvera ainsi défini de façon précise.

Par ailleurs, l'homologie génétique des différentes formes, établie par l'étude comparée des polychromatismes spécifiques, en général d'une grande richesse, nous prouvera, en confirmant les résultats de l'analyse morphologique, l'origine commune des diverses *J. m.* L'étude de leurs hybrides inter-spécifiques, qu'il est facile d'obtenir expérimentalement,

nous permettra de préciser les voies et le déterminisme génétique des différenciations spécifiques, à l'intérieur du complexe *J. m.*, à partir de cet état ancestral monotypique. En coordonnant l'ensemble des faits ainsi établis, nous pourrons enfin essayer de définir les mécanismes probables de l'évolution responsable du polytypisme actuel des *J. m.*.

Avant d'exposer les résultats de ces recherches, je tiens à exprimer ma très vive gratitude à M. le Professeur G. TEISSIER, Directeur de la Station Biologique de Roscoff, dont les conseils, les critiques, l'affection ont été pour moi autant de précieux encouragements.

Je remercie très sincèrement M. le Professeur PRENANT et M. le Professeur DRACH de l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail et de la sympathie qu'ils me témoignent.

A M. le Professeur L'HERITIER, dont les critiques amicales m'ont beaucoup aidé, va également toute ma reconnaissance.

M. le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, a suivi mes recherches avec une rare bienveillance. Je le prie de croire à ma respectueuse gratitude pour l'aide qu'il m'a ainsi apportée. Je le remercie en outre, ainsi que M. le Professeur CHOPARD, d'avoir bien voulu accepter la charge de publier ce long mémoire dans les *Archives de Zoologie expérimentale et générale*.

Je ne saurais dire enfin toute l'aide que j'ai reçue de mes amis, notamment d'A. CANTACUZÈNE et de R. CORNET, et, dans leur inlassable dévouement, de tous les membres du personnel de la Station Biologique de Roscoff.

*Février 1952.*

---

## PREMIÈRE PARTIE

## SYSTÉMATIQUE STATIQUE DE LA SUPER-ESPÈCE

*JAERA MARINA*

*Jaera marina* fut observée et décrite pour la première fois par O. FABRICIUS, en 1780, sous le nom d'*Oniscus marinus*, le genre *Jaera* n'ayant été créé qu'en 1813-1814, par W. E. LEACH, pour cette même « espèce », qu'il appela *Jaera albifrons*.

Dans une première partie de son histoire, l'« espèce » fut implicitement considérée comme monotypique, bien que, dès 1910, H. J. HANSEN, étudiant les *J. m.* des côtes danoises, ait été frappé par leur extrême variabilité, et qu'il ait même douté de leur homogénéité systématique, sans parvenir à les scinder en ensembles distincts<sup>1</sup>. Très commune dans des régions bien explorées, *J. m.* fut retrouvée fréquemment et sa répartition géographique ressort des nombreuses listes faunistiques où elle se trouve citée. Plusieurs diagnoses en furent données, qui aboutirent à la séparer, sans ambiguïté possible, des autres espèces du même genre, en même temps que se résolvaient d'inévitables problèmes de synonymie. Mais, à l'exception de C. G. SYE qui consacra une monographie, excellente pour l'époque (1887), aux *J. m.* habitant la région de Kiel, les auteurs, y compris d'éminents spécialistes comme G. O. SARS ou H. J. HANSEN, ne s'attachèrent pas à l'observation des caractères sexuels secondaires offerts par les périopodes des mâles. Une révision récente du genre *Jaera*, publiée par A. KESSELYÁK (1936), représente l'aboutissement de ces premiers travaux. KESSELYÁK, qui n'eut pas la possibilité de consulter le mémoire de SYE, redécouvrit, sur des exemplaires mâles de la Baltique, identiques à ceux de la population de Kiel, les caractères sexuels secondaires des sixième et septième paires de pattes thoraciques, s'étonna à juste titre que des aspects morphologiques aussi manifestes

1. " This species is either extremely variable not only as to size but as to shape of full-grown specimens, or I have been unable to separate two or more species from each other, though several days were spent on the task ". (H. J. HANSEN, 1910, p. 208).

aient échappé aux observateurs précédents, mais leur attribua une valeur discriminante pour l'« espèce » *Jaera marina* tout entière.

C'est en 1944 que B. FORSMAN ouvrit le chapitre moderne de la systématique des *J. m.* en décrivant, des côtes occidentales de Suède, deux races que définissent nettement les caractères sexuels secondaires des mâles (*Carpus*-Rasse et *Ischium*-Rasse), mais dont les femelles ne peuvent être déterminées avec certitude. Indépendamment de ce travail, dont je n'eus connaissance qu'après la publication d'une première note, j'entrepris à Roscoff, en avril 1947, l'étude génétique du polychromatisme et reconnus les différences biométriques de ces deux formes. Puis FORSMAN, en 1949, les éleva au rang de sous-espèces, sous les noms de *Jaera albifrons albifrons* et *J. alb. ischiosetosa*, et leur ajouta deux nouveaux types, récoltés l'un sur les côtes suédoises : *J. alb. praehirsuta*, l'autre sur les côtes occidentales d'Amérique du Nord : *J. alb. posthirsuta*. Enfin, en 1950, j'ai signalé de Roscoff, où les trois sous-espèces suédoises avaient été retrouvées, une cinquième forme, *forsmani*, et affirmé que la stabilité, vérifiée sur des élevages, des exemplaires de Kiel, que FORSMAN hésitait à séparer de la sous-espèce *albifrons*, obligeait à les considérer comme une forme particulière, que j'ai nommée *syei*, portant à six le nombre des formes actuellement connues de *J. m.*.

FORSMAN avait interprété ces formes de *J. m.* comme des races ou des sous-espèces parce qu'il croyait avoir décelé, en se basant sur les fréquences réciproques de deux types de coloration chez des *albifrons* et des *ischiosetosa* sympatriques, un pourcentage relativement élevé d'hybrides dans des populations naturelles suédoises. J'avais adopté, dans une note parue en 1950, les conceptions taxinomiques de FORSMAN. En fait, nous verrons, dans la deuxième partie de ce mémoire, que les fréquences des divers phénotypes de polychromatisme ne fournissent pas d'informations sur les taux d'hybridation entre les catégories morphologiques de *J. m.* et que les hybrides naturels, aisément déterminables<sup>1</sup>, apparaissent comme exceptionnels, sur les côtes Nord de Bretagne, dans les populations où deux des formes de *J. m.* sont rassemblées. C'est pourquoi, utilisant par anticipation la solution que nous proposerons, vers la fin de ce travail, au problème taxinomique des *J. m.*,

1. Les mâles hybrides, tout au moins de première génération, se reconnaissent sans doute possible à leurs caractères sexuels secondaires, intermédiaires entre ceux qui sont réalisés chez les mâles des formes parentes.

nous considérerons, dès les chapitres de systématique classique par lesquels débute cette étude, les différentes formes de *J. m.* comme autant d'espèces, et non comme des sous-espèces, bien qu'elles aient à peine dépassé le niveau spécifique. Les six espèces de *J. m.*, récemment définies, ont en commun de très nombreux caractères, ceux-là mêmes que SARS et de nombreux auteurs employaient pour définir l'« espèce » *Jaera marina*, considérée comme monotypique, et s'écartent au contraire très nettement de toutes les autres espèces du genre *Jaera* ; le concept de *Jaera marina* conserve donc une valeur objective, mais on se trouve conduit à attribuer aux *J. m.*, prises dans leur ensemble et groupant, dans l'état actuel de nos connaissances, six espèces très voisines, le rang de super-espèce, plutôt que celui d'espèce polytypique. Étant donné cependant que les subdivisions des *J. m.* se situent à la limite même de l'échelon spécifique, et que, par conséquent, les *J. m.* se placent à la limite de l'espèce polytypique, il m'a semblé légitime d'utiliser le terme de *polytypisme* pour désigner la scission des *J. m.* en groupes morphologiquement distincts.

L'étude de ce polytypisme constituera l'essentiel de cette première partie, où la super-espèce, et ses espèces constituantes, seront envisagées d'un point de vue statique, c'est-à-dire, hors du temps évolutif, dans la période apparemment stable que nous vivons : j'y rassemblerai les données acquises jusqu'ici sur la morphologie et l'écologie des formes de *J. m.*, définissant, par là même, l'état actuel de leur évolution. Le travail synthétique de classement de la famille des *Janiridae* pouvant être tenu pour achevé, grâce aux recherches des systématiciens, il m'a paru raisonnable d'adopter, dans les pages qui suivent, un ordre analytique, allant du groupe le plus élevé qui nous intéresse, le genre *Jaera*, jusqu'aux subdivisions du complexe *J. m.*, que représentent les différentes populations étudiées. Je rappellerai donc, tout d'abord, quelques notions de systématique classique relatives au genre *Jaera* et à la super-espèce *J. m.*. Sans revenir ensuite sur les traits morphologiques présents chez toutes les *J. m.*, je m'attacherai à l'étude des caractères particuliers à leurs diverses espèces, récemment découvertes. Faisant alors abstraction du niveau spécifique où nous avons placé ces formes de *J. m.*, en raison d'une étude biologique qui sera exposée ultérieurement, nous pourrons reprendre objectivement le problème de leur valeur dans la hiérarchie taxinomique, en fonction des seuls faits qui auront été exposés.

## CHAPITRE I

GÉNÉRALITÉS SUR LA SUPER-ESPÈCE *JAERA MARINA*

Les *Jaera marina* sont des Crustacés Péracarides, appartenant à l'ordre des Isopodes, au sous-ordre des Asellotes, à la famille des *Janiridae*.

La description générique et la diagnose super-spécifique, qui suivent, n'ont aucune prétention d'originalité ; la première n'est qu'une mise au point où de simples additions ou corrections de détail ont été apportées aux définitions classiques, dues notamment à G. O. SARS, à A. KESSELYÁK, mais qui me servira à fixer la terminologie employée dans ce travail ; je me bornerai, dans la seconde, à préciser les caractères qui, dans le cadre générique précédemment défini, sont communs à toutes les *J. m.*, réservant en particulier pour la suite l'étude des caractères sexuels secondaires des périopodes, qui différencient leurs diverses formes, et me permettant de renvoyer, pour une description plus complète des appendices n'offrant pas de différences spécifiques, à la monographie déjà ancienne, mais très précise, de C. G. SYE.

A. — Caractères morphologiques du genre *Jaera*

Les *Jaera* demeurent de petite taille (inférieure à 8 mm.), bien que le nombre de leurs mues soit, en principe, illimité, et qu'il n'existe pas d'état adulte définitif. Le corps est, chez les ♀♀, de forme sensiblement ovale, environ deux fois plus long que large, dans sa plus grande largeur. Chez les ♂♂, les bords latéraux du thorax sont parfois sub-parallèles ; dans d'autres cas, la largeur augmente sensiblement de l'avant vers l'arrière. Très déprimé dans l'ensemble, le corps est légèrement convexe du côté dorsal, légèrement concave ventralement. Les parties latérales de la tête, des segments thoraciques, et les bords libres du pléotelson forment une zone marginale mince, presque lamellaire, frangée de soies plus ou moins denses.

La tête, courte et large, dessine grossièrement, par ses bords latéraux

obliques, une figure trapézoïdale. Elle n'est pas prolongée en rostre à l'avant, mais son bord frontal, sinueux, s'avance le plus souvent en une large courbe axée sur la ligne de symétrie. Par suite du développement important des expansions latérales céphaliques, les yeux, multiocellés, sub-circulaires, sont nettement dorsaux. La tête porte les antennes, les antennes et les pièces buccales.

Les antennules ont un pédoncule de trois articles, dont le premier est de beaucoup le plus développé, et un fouet réduit à deux petits articles ; elles ne dépassent guère le troisième article du pédoncule antennaire ; elles portent des soies, quelques poils tactiles en balai et, à leur extrémité, un ou deux organes chémorécepteurs en massue.

Les antennes, bien développées, sont constituées par un pédoncule de cinq articles, dont certains portent des poils tactiles, et par un long fouet multiarticulé ; elles ne possèdent pas d'appendice squamiforme sur le côté externe du pédoncule ; leur longueur relative est variable suivant les espèces et les races, et suivant l'âge à l'intérieur d'une espèce.

Les pièces buccales : mandibules, maxillules, maxilles, maxillipèdes, sont construites sur le modèle commun aux Asellotes. Les maxillipèdes, dont la présence témoigne de la fusion d'un métamère fondamentalement thoracique avec les somites céphaliques, ont un palpe de cinq articles.

Le thorax comprend sept segments libres, que je numérotai, de l'avant vers l'arrière, de 1 à 7 ; les bords latéraux des trois premiers sont légèrement dirigés vers l'avant, les deux suivants sont sub-transversaux, les bords latéraux des deux derniers sont très nettement prolongés vers l'arrière et encadrent le tiers antérieur de l'abdomen. Mais il n'existe pas de séparation nette entre deux groupes, antérieur (formé de quatre segments) et postérieur, de métamères, comme chez d'autres Asellotes. Les oviductes débouchent latéralement, du côté ventral du cinquième segment thoracique des ♀♀, les canaux déférents des ♂♂ sur le septième segment thoracique, ventralement, au voisinage de la ligne de symétrie du corps, à la limite du thorax et de l'abdomen.

Chacun des segments thoraciques porte une paire de pattes purement locomotrices (ou périopodes) qui seront numérotées de 1 à 7, comme les métamères dont elles dépendent. Tous les périopodes sont construits sur un même plan, la première paire n'étant pas préhensile ; mais ils augmentent de taille du premier au dernier, à l'exception toutefois des quatrièmes, qui sont, chez les mâles, relativement courts, et très musclés.

Les quatre premières paires de péréiopodes sont dirigées vers l'avant, les trois dernières, vers l'arrière. On observe, dans la plupart des espèces, des caractères sexuels secondaires sur certains péréiopodes des ♂♂. Les pattes des ♀♀ ne présentent jamais de telles différenciations sexuelles, mais les oostégites qui, chez les ♀♀ ovigères, limitent la chambre incubatrice ventrale, ou marsupium, dépendent des quatre premières paires de péréiopodes. On observe, chez les ♀♀ mûres, une alternance régulière entre des états ovigères, avec oostégites bien développés, et des états de préparation d'une ponte, avec oostégites absents ou rudimentaires.

L'abdomen est formé d'un premier segment libre, très étroit, et d'un vaste bouclier caudal, en forme de secteur de cercle, qui, résultant de la fusion totale des cinq derniers segments abdominaux et du telson, a la signification d'un pléotelson.

Les deux premières paires de pléopodes<sup>1</sup> diffèrent beaucoup dans les deux sexes. La première paire manque chez les ♀♀, dont les pléopodes II, fusionnés en une pièce unique, constituent un opercule protégeant les pléopodes postérieurs. Chez les ♂♂ (à partir d'un stade de prépuberté, tous les jeunes possédant la structure qui se maintient chez les ♀♀ sexuellement mûres) les premiers pléopodes sont présents : accolés étroitement sur la ligne médio-ventrale du corps, ils semblent former une pièce unique, que j'appellerai *préopercule* ; les pléopodes II, bien séparés, sont transformés en appendices copulateurs ; ils montrent chacun une partie interne, géniculée, dont l'extrémité, longue et pointue, se loge dans une rainure du préopercule ; l'ensemble du préopercule et des appendices copulateurs protégé, chez les ♂♂, les pléopodes postérieurs.

Les trois paires de pléopodes suivantes sont foliacées et fragiles ; les pléopodes III et IV sont biramés, les pléopodes V ne possèdent pas d'exopodite ; tous sont dépourvus de fonction natatoire, mais leurs endopodites sont branchiaux.

La sixième paire de pléopodes, terminale, et généralement logée dans une échancrure postérieure du pléotelson, forme des uropodes rudimentaires qui ne dépassent pas, ou débordent à peine, la marge postérieure du bouclier caudal. Ces uropodes, qui ne sont ni natatoires, ni valviformes, ont un protopodite uniarticulé qui porte deux branches (endo- et exopodite) réduites, nodiformes, garnies de quelques soies.

1. C'est à partir de 1907 qu'ils furent correctement interprétés, par H. J. HANSEN, grâce à l'observation de *Stenasellus virei* Dollf., mais ce résultat ne fut publié qu'en 1916. L'étude de leur réalisation, au cours de la croissance des *Jaera marina*, rend plus claires les curieuses différences qu'ils présentent, suivant le sexe (voir pp. 235-236).

B. — Diagnose de la super-espèce *Jaera marina* (fig. 1 et 2).

Les *Jaera marina* comptent parmi les plus grandes espèces du genre *Jaera*. Le corps est moyennement large. Le méropodite du palpe du maxillipède, plus large que long, est beaucoup plus puissant que les quatre

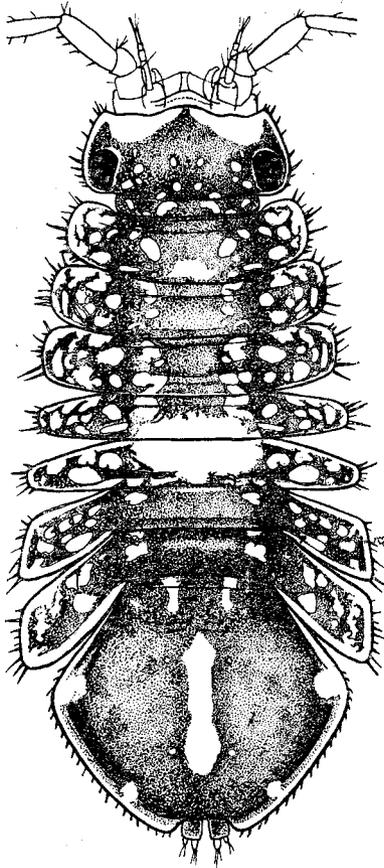


FIG. 1. — Mâle de *J. m. forsmani*.  
Phénotype structural uniforme.

autres articles (différence avec *J. sarsi* VALKANOV et *J. sarsi caspica* KESSELYÁK). Les péréiopodes montrent, chez les ♂♂, divers types de caractères sexuels secondaires, tous différents de ceux que présentent les ♂♂ des autres espèces ; les dactylopodites des péréiopodes 2 à 7 portent trois ongles : deux de ces ongles sont terminaux ; le troisième, situé en retrait par rapport aux précédents, est plus petit qu'eux et d'observation parfois difficile. Ce troisième ongle manque aux péréiopodes 1.

Le préopercule est en forme de T renversé ; sa partie distale, fort élargie (fig. 3,) est garnie d'assez nombreuses soies à ses bords postérieur, sub-linéaire, et latéro-postérieurs ; plus latéralement, mais encore en position sub-distale, le préopercule porte deux crochets, courts mais forts, recourbés vers la région antérieure du corps. Le préopercule suffit à caractériser une *J. marina*, entre toutes les *Jaera* décrites (fig. 3).

Le pléotelson présente à son bord postérieur une échancrure (différence avec *J. hopeana* COSTA) simple (différence avec *J. nordmanni* RATHKE et *J. italica* KESSELYÁK), où sont logés les uropodes.

Le protopodite des uropodes est sensiblement aussi large que long ; les deux rames qu'il porte occupent presque tout son bord postérieur,

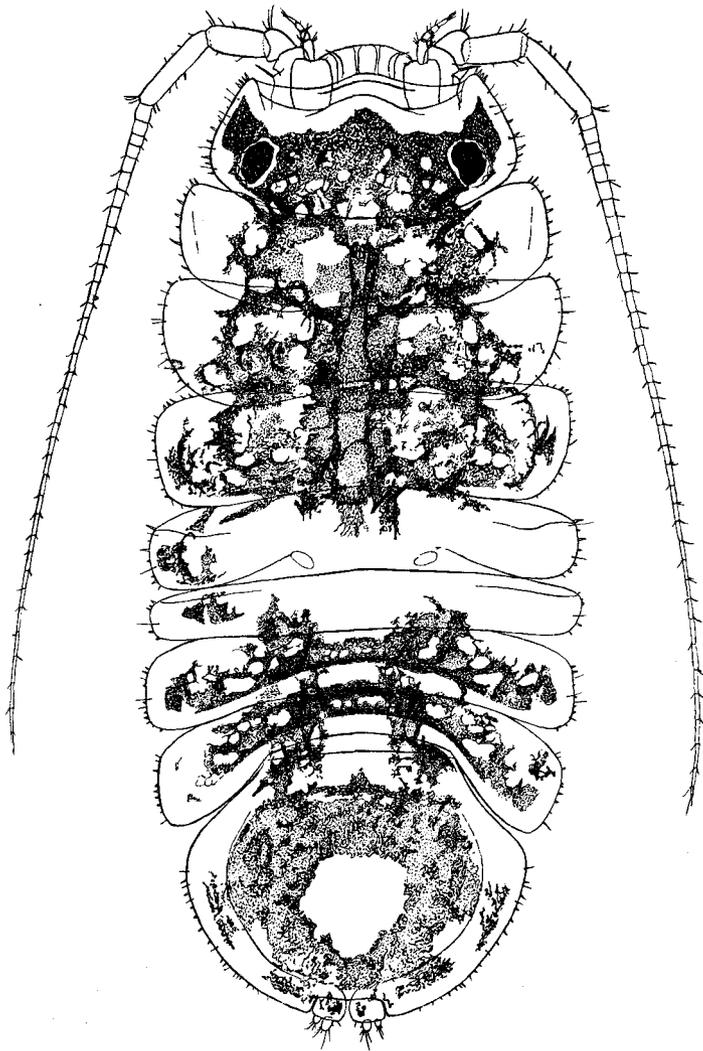


FIG. 2. — Femelle de *J. m. albifrons*. Phénotype structural *album-utrinque-lineatum*.

droit, et ne sont pas déjetées sur sa moitié latérale (différence avec *J. sarsi* VALKANOV et *J. sarsi caspica* KESSELYÁK).

Les caractères de coloration particuliers aux *J. marina* seront étudiés ultérieurement (deuxième partie).

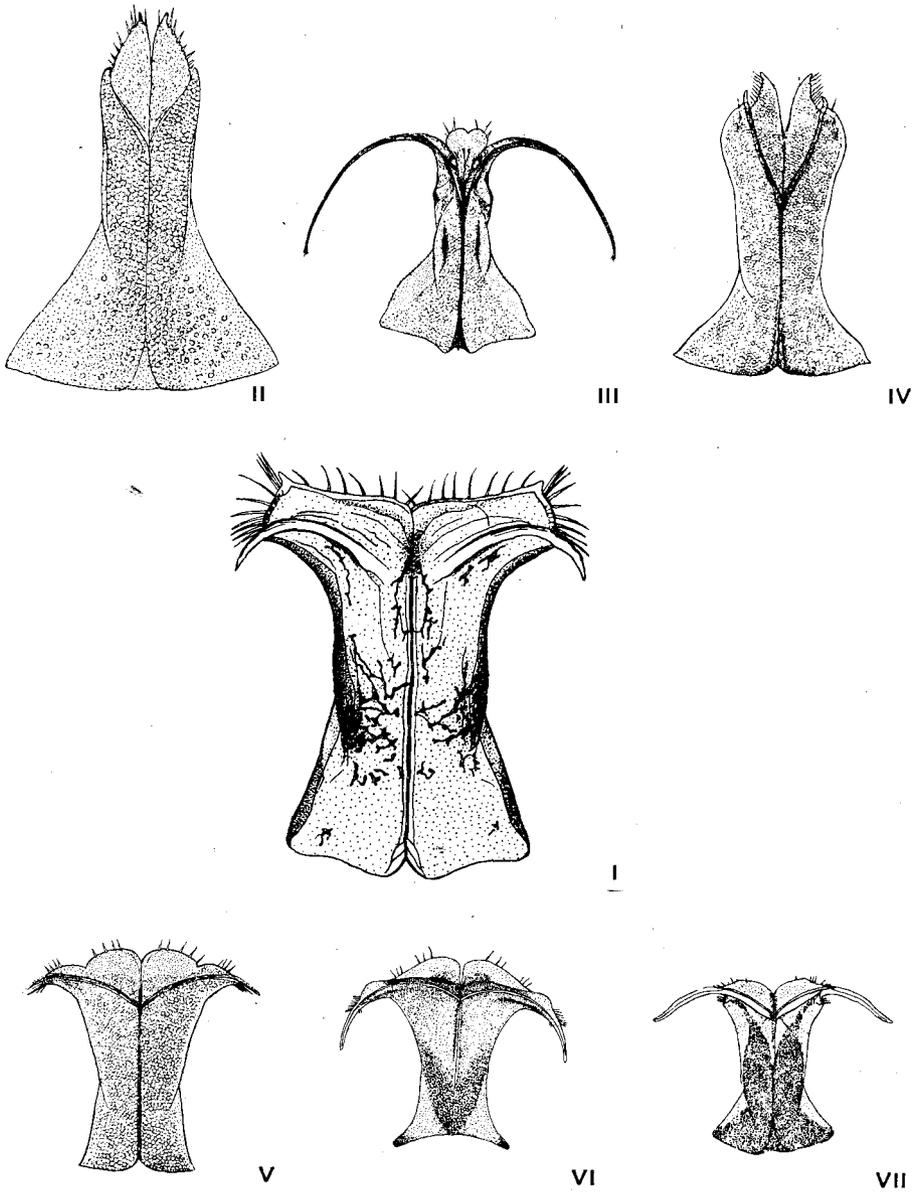


FIG. 3. — Formes du préopercule dans différentes espèces (ou groupes d'espèces) du genre *Jaera*.  
 I, *J. marina*; II, *J. nordmanni*; III, *J. hopeana*; IV, *J. schellenbergi*; V, *J. sarsi*; VI, *J. sarsi caspica*; VII, *J. italica*.

(II à VII, d'après KESSELYÁK).

## C. — Problèmes de synonymies.

Par les caractères qui viennent d'être rappelés, les *Jaera marina* (FABRICIUS) sont aujourd'hui bien séparées des autres espèces du genre, qui sont, d'après KESSELYÁK : *J. nordmanni* (RATHKE, 1837) ; *J. hopeana* COSTA, 1853 ; *J. sarsi* VALKANOV, 1936 et sa sous-espèce *J. sarsi caspica* KESSELYÁK, 1938 ; *J. schellenbergi* KESSELYÁK, 1938 ; *J. italica* KESSELYÁK, 1938, auxquelles il faut peut-être ajouter la *J. wakishiana* SPENCE BATE, 1866, qui n'a pas été revue depuis sa description, très insuffisante, mais qui est la seule espèce encore rapportée au genre *Jaera*, qu'on ait trouvée jusqu'ici sur les côtes de l'Océan Pacifique. Signalons enfin les espèces *dalmatica*, *hospitalis*, *stagnonsis* et *sulcata*, décrites par VERHOEFF (1943).

Plusieurs espèces d'anciens auteurs : *J. nivalis* KRÖYER, 1838 ; *J. krøyeri* MILNE-EDWARDS, 1840 ; *J. baltica* MÜLLER, 1848 ; ; *J. copiosa* STIMPSON, 1853 ; *J. maculata* PARFITT, 1873, sont depuis longtemps tombées en synonymie avec *J. marina* (FABRICIUS), le seul problème qui demeure ouvert étant celui du choix entre les noms *marina* (FABRICIUS) 1780, ou *albifrons* LEACH, 1813-1814.

Il est hors de doute que FABRICIUS a décrit le premier, en 1780, l'« espèce » qui nous intéresse. MONTAGU, dans un manuscrit conservé au British Museum, l'appela, au début du XIX<sup>e</sup> siècle, *Oniscus albifrons*. LEACH maintint ce nom spécifique, créa le genre *Jaera* et désigna, pour la première fois, l'espèce sous le nom de *Jaera albifrons*. En 1873, K. MÖBIUS<sup>1</sup> introduisit, en raison de la loi de priorité, la dénomination *Jaera marina*, qui fut utilisée après lui par de nombreux auteurs, notamment par G. O. SARS et par H. J. HANSEN, dans ses premiers travaux. Mais, étant donné que FABRICIUS s'était référé à l'*Oniscus marinus*, ininterprétable, de LINNÉ (1766-1768) et que MIERS avait signalé, en 1883, qu'un spécimen d'*Idotea*, conservé à la Linnean Society de Londres, portait, écrite de la main même de LINNÉ, l'étiquette « marinus », HANSEN, en 1916, revint à la *Jaera albifrons* LEACH.

Depuis cette date, les auteurs ont employé tantôt l'un, tantôt l'autre des deux termes, également classiques. J'ai conservé, avec KESSELYÁK, le vieux nom *Jaera marina*, la question de nomenclature que je viens de résumer m'apparaissant assez byzantine et dépourvue d'intérêt majeur.

D. — Répartition géographique des *Jaera marina*.

Étant donné la date récente où furent découvertes les diverses formes de *J. m.*, la plupart des indications bibliographiques qui signalent la présence de *J. m.* en telle ou telle localité ne peuvent être rapportées à une espèce définie. Malgré le grand intérêt des renseignements géographiques que FORSMAN, par l'examen de nombreuses collections, s'est efforcé de rassembler pour chacune des espèces qu'il a reconnues, ces résultats sont encore très incomplets, et, dans leur ensemble, ne couvrent

1. K. MÖBIUS est cité à tort par M. WEBER (1884) et C. BOVALLIUS (1886) comme auteur de l'espèce *Jaera marina*.

pas la totalité de l'aire de distribution de la super-espèce *J. m.*, dont il importe donc de donner un aperçu général.

Les *J. m.* présentent, entre toutes les espèces du genre, la plus vaste répartition géographique, dans les régions tempérées et froides de l'hémisphère boréal, entre les latitudes 40° N.-72° N. et les longitudes 75° W.-55° E. En France, elles sont connues de nombreux points des côtes atlantiques et du littoral de la Manche. On les a trouvées sur les côtes belges, hollandaises, danoises, allemandes, et sur les côtes Baltiques jusque dans le golfe de Botnie. Le long des côtes norvégiennes, elles remontent jusqu'à Vadsö. Au delà, elles sont citées de l'île Kildin, dans la mer de Mogilnoe et de Tscheschkaja Guba. Elles ont été signalées par de nombreux auteurs sur les côtes des îles anglo-normandes, de Grande-Bretagne, d'Irlande, des Fär-Oer, d'Islande. Elles ont été rencontrées sur les côtes occidentales du Groenland, sur les côtes du Labrador, et descendent, sur le littoral atlantique de l'Amérique du Nord, jusqu'à la latitude 41° N.

Les *J. m.* n'ont pas été récoltées jusqu'ici sur nos côtes méditerranéennes et il ne semble pas qu'elles existent à Naples<sup>1</sup>; cependant, leur présence dans le bassin méditerranéen est certaine : elles ont été trouvées à Valence, en Espagne (d'après VALKANOV), dans l'île de Curzola et près de Doubrovnik, sur les côtes adriatiques (HELLER, sous le nom de *J. Kröyeri* VALKANOV), près de Bengasi, en Cyrénaïque (ARCANGELI). L'exploration méthodique de ces dernières régions, qui révélera peut-être de nouvelles espèces et, très probablement, des races géographiques, encore inconnues, de *J. m.*, est très souhaitable.

## CHAPITRE II

### ÉTUDE DESCRIPTIVE, BIOMÉTRIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES SIX FORMES DE *JAERA MARINA*

Les *Jaera* qui répondent aux diagnoses générique et super-spécifique données ci-dessus se répartissent aisément, quant aux mâles, en six

1. Il est presque certain que CARUS, qui a signalé la présence de *J. albifrons* à Naples, a confondu cette espèce avec *J. hopeana* COSTA (voir ARCANGELI).

groupes fondamentaux<sup>1</sup>, parfaitement définis par autant de manifestations différentes des caractères sexuels secondaires portés par les péréiopodes. Les femelles qu'on peut, soit à l'occasion de récoltes effectuées dans des populations homogènes, soit par élevage, rapporter aux groupes précédents, ont au contraire des aspects tellement semblables que tout essai de classement, et de détermination, reposant sur un simple critère morphologique, s'avère très incertain dans les cas les plus favorables, et souvent même voué à un échec total. Je démontrerai, dans la suite de ce mémoire, que ces femelles, phénotypiquement indiscernables, transmettent pourtant, aux mâles de leurs descendance, des caractères héréditaires propres à l'une ou l'autre des formes. Il résulte de cette correspondance entre le polytypisme phénotypique des mâles et les diverses potentialités génotypiques des femelles que les *J. m.* apparaissent aujourd'hui comme scindées, dans la nature, en un certain nombre d'espèces très voisines, éléments de leur polytypisme, espèces dont les préférences écologiques expliquent la distribution.

L'étude morphologique de ces espèces se ramène nécessairement, tout au moins dans une large mesure, à celle des seuls mâles. Elle se limite naturellement à quelques variantes caractéristiques, jouant sur le modèle fondamental qui définit une *Jaera marina*.

FORSMAN a basé ses diagnoses « subspécifiques » sur les différenciations sexuelles des pattes thoraciques, qui fournissent un critère qualitatif effectivement suffisant, très manifeste, et commode pour le systématique. Il a attaché en outre, pour certaines formes, une importance peut-être exagérée à des particularités de coloration, point sur lequel je reviendrai au cours de la seconde partie de ce travail. Il convient d'ajouter aux caractères précédents la garniture de soies de la zone marginale du corps, qui diffère suivant les espèces, sans offrir, en raison de sa complexité, un grand intérêt pour leur détermination. Enfin, l'analyse biométrique qui précise, d'une part, les données descriptives relatives aux péréiopodes, a révélé, d'autre part, entre cinq populations, représentatives de cinq espèces, que j'ai observées, des éléments différentiels importants en permettant de comparer, autrement que par des expressions vagues et subjectives, les aspects, assez dissemblables d'une espèce à l'autre, que revêt la forme générale du corps.

1. Ce nombre traduit l'état actuel, probablement incomplet, de nos connaissances et néglige, par suite de leur rareté, les hybrides naturels.

L'étude biométrique de la croissance fournit d'ailleurs la solution la plus rigoureuse à un problème taxinomique assez délicat, inhérent à la biologie des *Jaera*, de la plupart des Isopodes et de nombreux Crustacés. S'il est possible, en effet, de décrire avec une précision suffisante, compte tenu de sa variabilité, l'état imaginal ou définitif d'un animal à nombre de mues limité, il est beaucoup plus difficile de définir les caractères systématiques d'une espèce dont les individus changent graduellement de forme, et enrichissent progressivement leur ornementation presque aussi longtemps qu'ils vivent, au cours des mues, parfois nombreuses, qui se poursuivent après la maturité sexuelle. Pour des raisons évidentes, on ne peut songer que dans des cas très particuliers à définir un stade de référence, consécutif à une mue de rang donné et à employer, dans les comparaisons entre espèces ou races, ce stade arbitraire comme un homologue artificiel d'une étape imaginale. Aussi la systématique classique — j'utiliserai d'ailleurs ses méthodes dans les parties purement descriptives de mon travail — repose-t-elle simplement sur le principe, très généralement valable, que les mues post-pubérales n'apportent à un état adulte moyen, pris comme base descriptive, que des remaniements de détail, assez peu importants pour laisser un doute sérieux sur la détermination des espèces, malgré une extrapolation inévitable. Il est à peine besoin de dire que, pour être valables, ces diagnoses doivent se rapporter à des états à peu près homologues de la vie des animaux et n'utiliser que des caractères peu variables dans la phase considérée : MENZIES et WAIDZUNAS (1948), par exemple, ont récemment critiqué l'emploi, pour la reconnaissance des espèces nord-américaines d'*Idoteidae*, de critères dont ils ont montré la grande variabilité, en fonction de la taille, chez la *Pentidotea resecata* (STIMPSON) qu'ils étudiaient. Mais il va de soi que le procédé pragmatique de la systématique traditionnelle devient inefficace lorsqu'il s'agit d'apprécier les petites particularités quantitatives, intraduisibles en langage descriptif, et d'ailleurs insaisissables dans leur continue variation, que présentent des formes (espèces ou races) voisines. A ce degré d'exigence, et notamment chez les Arthropodes qui constituent un matériel de choix à ce point de vue, la recherche taxinomique a nécessairement recours à une étude biométrique de croissance relative. Cette méthode, en résumant en une formule simple — ou en un petit nombre de formules — dont les paramètres sont définis numériquement, avec une précision connue, la multitude d'états morphologiques correspondant à chacun des caractères étudiés, considéré statistiquement, en

fonction de la taille, au cours de la croissance, sur un ensemble représentatif d'individus, complète les connaissances descriptives et autorise seule des comparaisons sensées. Elle conduit d'ailleurs à subdiviser la croissance en un certain nombre de grandes étapes, confirmant ainsi les résultats obtenus par la simple analyse morphologique des différents stades, observés à partir de la naissance, et permet de pousser la comparaison entre étapes homologues, en deçà de la série post-pubérale, notamment à la phase de prépuberté, qui nous intéresse spécialement dans le cas présent, en tant que période critique d'apparition, dans la plupart des formes, des caractères sexuels secondaires.

Avant de présenter les caractéristiques morphologiques, — qualitatives ou quantitatives —, et écologiques des six espèces du complexe *J. m.*, je donnerai quelques indications sur les méthodes qui m'ont aidé à les définir.

#### A. — Récolte, conditions d'élevage et méthodes d'étude (descriptive et biométrique) des *Jaera marina*.

##### 1. — RÉCOLTE ET TRANSPORT DU MATÉRIEL.

Les différentes formes de *J. m.*, Isopodes marcheurs, se rencontrent, à des niveaux élevés, le long de nos côtes, en populations sédentaires, le plus souvent très denses, mais généralement limitées à de petits territoires, de l'ordre de quelques mètres carrés. Je n'ai jamais observé de *J. m.* sur les paquets d'algues flottantes, arrachées du rivage, ni dans les laisses de mer. Pour nos régions, leur présence en profondeur est sûrement très exceptionnelle ; cependant, HANSEN en a récolté jusqu'à 15 brasses de profondeur (Danish Ingolf Expedition) et le Tierwelt der Nord- und Ostsee signale qu'elles peuvent descendre jusqu'à 55 mètres. En Bretagne, et probablement sur toutes nos côtes atlantiques, on trouve en toutes saisons des femelles ovigères et les fluctuations qu'offre, au cours de l'année, la densité des populations, demeurent faibles. Les observations de SYE et de FORSMAN révèlent au contraire, pour les régions baltique et scandinave, une période d'arrêt dans la succession des pontes, au cours des mois d'hiver. FORSMAN a montré en outre la possibilité de migrations massives des populations vers la profondeur, lorsque le froid devient trop rigoureux (températures  $< - 1^{\circ}5$ ) aux niveaux qu'elles occupent normalement.

Pour certaines formes, il est très facile de récolter, à l'aide d'un pinceau mouillé, un grand nombre d'individus sous les pierres de la grève (notamment sous les pierres plates — débris d'ardoises — où ils se rassemblent en petites colonies) et de les rapporter vivants au Laboratoire dans de l'eau de mer ou parmi des algues. La recherche des formes qui vivent sur les algues exige plus de soin et demande plus de temps : les ulves ou les fucus, recueillis à des endroits définis, peuvent être observés au Laboratoire, thalle par thalle, les animaux étant prélevés un par un ; une méthode plus rapide, et par conséquent préférable dans la mesure où il ne s'agit pas de faire un relevé complet, consiste à plonger pendant quelques secondes, en les agitant violemment, des touffes de ces algues dans un grand cristalliseur rempli d'eau de mer : les *Jaera* se détachent de leur support initial, pour s'accrocher en nombre à quelques fragments d'algues qui traînent au fond du récipient et qu'il suffit d'examiner de temps en temps.

J'ai reçu de Suède et de Kiel <sup>1</sup>, à plusieurs reprises, des *J. m.* en parfaite santé ; ces Isopodes supportent en effet des transports par poste, durant quatre à cinq jours, à condition que les exemplaires, assez peu nombreux (de l'ordre d'une vingtaine) dans chaque tube, soient envoyés, en dehors des périodes trop chaudes ou trop froides de l'année, « à sec », dans des tubes à essai contre les parois internes desquels est enroulé un papier filtre bien imbibé d'eau de mer.

## 2. — ORIGINE DES POPULATIONS ÉTUDIÉES.

Les femelles dont dérivent les souches d'élevage peuvent être immédiatement rapportées à l'une ou l'autre des espèces, lorsqu'elles appartiennent à une population monotypique, cette détermination préalable se vérifiant aisément sur leurs descendances. Lorsque deux formes cohabitent, les femelles mères sont mises en élevage, isolément, et déterminées ultérieurement en fonction du type de mâles auxquels elles donnent naissance.

Il ne suffit pas, cependant, d'avoir la certitude, évidemment nécessaire, d'étudier et de mesurer des animaux de même espèce. Étant donné

1. Je dois à l'amitié de M. et B. SWEDMARK les exemplaires suédois (provenant de Fiskebäckskil) que j'ai pu examiner et à l'obligeance du Dr SCHULZE, de l'Université de Kiel, les échantillons baltiques qui m'ont permis de définir la forme *syei*.

que toutes les populations, géographiquement proches ou éloignées, constituant une espèce, pour peu qu'elles soient isolées les unes des autres depuis un temps suffisant, et parce qu'elles subissent alors une évolution propre, présentent nécessairement entre elles des différences biométriques d'amplitude plus ou moins grande, variations que G. TEISSIER considère justement comme une manifestation évolutive première et presque universelle, il importe formellement que tous les individus utilisés pour définir les caractères biométriques d'une population proviennent de cette population et de celle-là seulement. Cette précaution irait de soi s'il s'agissait, dans un travail idéal, de préciser la variabilité biométrique intra-spécifique, en comparant les populations d'une espèce dans l'ensemble de son aire de répartition. Je n'ai pas abordé cette étape d'analyse, pour élémentaire qu'elle paraisse en théorie ; il n'est d'ailleurs pas certain que les différences biométriques intra-spécifiques (les espèces étant définies qualitativement par les caractères sexuels secondaires des mâles), si réelles soit-elles, atteignent à un niveau suffisamment marqué pour être décelables, à la précision près de la méthode utilisée. Mais l'importance de la règle qui vient d'être énoncée n'est pas moins grande, dans les comparaisons inter-spécifiques, ne serait-ce que parce qu'elle souligne les limites de validité taxinomique des résultats obtenus. Ces « comparaisons inter-spécifiques », dont j'exposerai plus loin les résultats, ne sont en fait que des comparaisons entre des populations représentatives chacune d'une espèce déterminée. Quant à l'étude la plus intéressante du point de vue taxinomique, celle des comparaisons biométriques inter-spécifiques, compte tenu de la variabilité biométrique intra-spécifique, elle se situe pratiquement au delà des possibilités d'un chercheur isolé.

Les *Jaera* à partir desquelles fut élevée la population représentative de la forme *albifrons* ont été récoltées près du Laboratoire de Roscoff, « sous les Hôtels », plus précisément, à une dizaine de mètres, vers la droite, en descendant la ruelle qui longe l'annexe de l'« Hôtel des Bains », et à 4-5 mètres du pied des maisons qui dominent la grève.

Les *Jaera* à partir desquelles fut élevée la population représentative de la forme *ischiosetosa* ont été prélevées sur les ulves qui, jusqu'à ces dernières années, abondaient dans une partie large et peu profonde du ruisseau bordant le polder de l'Aber de Roscoff, en arrière de la digue, à une trentaine de mètres, vers la droite, de la vanne qui, à marée haute, met en communication le polder avec la mer. Cette population est disparue, dans le courant de l'année 1950, à la suite de réparations effectuées à la vanne.

Les *Jaera* à partir desquelles fut élevée la population représentative de la forme *forsmani* ont été recueillies dans la petite crique qui se trouve au pied de

la « Maison Rouge », à Roc'h Iliêvec, au delà de ce lieu-dit par rapport à Roscoff, sous des pierres baignées, à marée basse, par un petit filet d'eau débouchant d'un cordon de gros galets roulés.

Les *Jaera* à partir desquelles fut élevée la population représentative de la forme *praehirsuta* vivaient sur des *Fucus* recueillis près du débouché de la Penzé, sur une balise nommée « Les Cheminées ».

Enfin, la population représentative de la forme *syei* provient d'élevages effectués à partir d'exemplaires récoltés à Kiel. Il m'a été impossible jusqu'ici d'obtenir, de Woods Hole, où l'a trouvée le Professeur Dr G. JÄGERSTEN, la forme *post-hirsuta*.

### 3. — CONDITIONS D'ÉLEVAGE.

Il semblera peut-être curieux que j'aie choisi de définir les espèces de *J. m.*, au point de vue biométrique, d'après des populations d'élevage plutôt qu'à partir d'échantillons de populations naturelles. Il était en réalité capital, tant pour les recherches morphologiques que pour les recherches génétiques sur le polychromatisme, que je me proposais, de cultiver les *Jaera* dans des conditions aussi uniformes que possible. On pouvait ainsi, dans le cas où le milieu aurait exercé une influence sur le phénotype, réduire à leurs composantes héréditaires, seules intéressantes parce que seules stables, les différences observées entre les diverses espèces. Les hybrides entre espèces, dont on trouvera, dans la deuxième partie de ce travail, les caractères descriptifs et quantitatifs, ne peuvent, en outre, être obtenus, en nombre suffisant pour permettre une étude biométrique, que grâce à des croisements réalisés au Laboratoire : il importait donc, pour autoriser la comparaison de ces hybrides et de leurs formes parentes, que tous les individus mesurés aient été soumis à un régime commun, quelles qu'aient pu être leurs préférences écologiques naturelles.

Afin que ces populations d'élevage puissent être légitimement considérées comme représentatives, et pour écarter, dans toute la mesure du possible, les effets d'une sélection inconsciente de lignées, de nombreux géniteurs naturels ont été, pour chaque espèce, mis initialement en élevage, et l'in-breeding a été soigneusement rompu entre leurs descendants.

Tous les élevages, pour toutes les espèces et leurs hybrides, ont été réalisés, avec de très bons résultats, dans les conditions standard définies ci-dessous.

Les femelles ovigères, ou les couples, sont isolés dans des cristallisoirs

de 12 cm. de diamètre, et de 6 cm. de hauteur, à moitié remplis d'eau de mer. Ces cristallisoirs sont maintenus, en toutes saisons, dans la salle d'élevage, à une température comprise entre 16° et 20°. Malgré l'extrême résistance des animaux, il est préférable, en hiver, avant les repiquages, d'attendre que l'eau de mer, prélevée au large ou dans le chenal de l'Île Verte, ait pris la température ambiante. Les *Jaera* étant phytophages, la nourriture suivante a été adoptée : à chaque bac sont ajoutés une feuille d'orme, découpée en plusieurs fragments, et quelques filaments d'entéromorphes. Les feuilles d'orme<sup>1</sup>, récoltées au moment de la chute des feuilles, sont conservées dans un endroit sec ; avant l'emploi, elles sont ramollies dans l'eau douce pendant 24-48 heures, puis soigneusement rincées. En dehors de leur valeur alimentaire, les feuilles mortes offrent aux *Jaera* un abri contre la lumière, bien que les cristallisoirs d'élevage aient été soustraits à l'insolation directe, et les entéromorphes<sup>2</sup> contribuent à oxygéner l'eau, tout en fournissant également un support aux animaux.

J'ai dû renoncer à ajouter aux bacs d'élevage des graviers ou de petits cailloux couverts d'algues, en raison des difficultés que soulève alors le prélèvement de tous les individus d'une culture.

Il importe naturellement que la verrerie soit propre, mais son nettoyage au mélange sulfo-chromique est entièrement à proscrire, ou doit être suivi d'un long séjour, pouvant atteindre plusieurs semaines, des cristallisoirs « trop propres », dans un bassin où l'eau de mer est constamment renouvelée. Enfin, pour réduire l'évaporation, les bacs d'élevage ont été recouverts de plaques de verre.

Les repiquages ont été effectués après chaque ponte, c'est-à-dire toutes les trois semaines environ ; mais de petites colonies de *Jaera* ont parfois été retrouvées, en parfaite condition, dans des cristallisoirs dont l'eau n'avait pas été changée depuis près de deux mois. La meilleure méthode qui permette de transporter les animaux d'un bac à l'autre, sans les léser, consiste à les pipetter. Les jeunes sont laissés, dans les bacs où ils sont nés, jusqu'à l'âge de 10 à 12 jours<sup>3</sup> ; ils sont ensuite repiqués, par groupes de 15 au maximum par cristallisoir, puis répartis,

1. C'est cette même nourriture que Mrs SEXTON a exclusivement employée pour élever l'Amphipode *Gammarus chevreuxi*.

2. Il faut veiller à éliminer des bacs d'élevage les Amphipodes, Gammares ou *Hyale*, carnassiers normaux ou éventuels, qui pourraient y être introduits avec les entéromorphes.

3. Lorsqu'il n'existe pas de ♂♂ pubères dans ces bacs (voir p. 318).

à mesure qu'ils grandissent, dans un nombre plus élevé de bacs d'élevage. Pour suivre les étapes du développement, ou pour obtenir les femelles vierges nécessaires aux études génétiques et aux essais d'hybridation, des stades jeunes, antérieurs à la moindre manifestation de sexualité, et isolés de tout mâle adulte depuis la naissance ont été élevés isolément dans de petits cristallisoirs de 6 cm. de diamètre, l'apport nutritif étant de même nature que celui des adultes.

#### 4. — OBSERVATION DES ANIMAUX ET ÉTUDE DESCRIPTIVE.

Les procédés d'observation employés habituellement pour les Crustacés de taille assez petite s'appliquent aux *Jaera* et suffisent à leur description. Il est facile d'observer, sur le vivant, les principaux caractères morphologiques aux grossissements moyen ou fort des loupes binoculaires. La dissection de *Jaera*, préalablement tuées dans un mélange constitué pour moitié de glycérine et d'eau douce, n'est délicate que pour les très jeunes stades. Les appendices, montés, sans coloration, dans le même mélange, ont toujours été dessinés à la chambre claire.

#### 5. — MÉTHODE BIOMÉTRIQUE D'ANALYSE DE LA CROISSANCE RELATIVE.

a) *Mesures.* — Je rappelle que toutes les mesures ont été faites sur animaux d'élevage, cultivés dans des conditions aussi identiques que possible, les géniteurs initiaux, pris au nombre de 60 à 100 pour chaque espèce, provenant de populations strictement définies.

Seule la croissance des ♂♂, plus intéressants que les ♀♀ par la valeur diagnostique de leurs caractères, sera examinée dans ce mémoire. Exceptionnellement, l'étude portera sur les stades juvéniles, antérieurs à la première manifestation de sexualité. Les caractères biométriques des ♀♀ seront examinés dans un travail ultérieur.

Deux possibilités s'offraient à moi : mesurer un petit nombre de grandeurs sur de très nombreux individus et obtenir ainsi les paramètres définissant la croissance relative de chacun de ces éléments morphologiques avec une bonne ou une très bonne précision ; ou mesurer, sur moins d'animaux, la plupart des grandeurs susceptibles de révéler des différences entre espèces, quitte à ne déterminer les paramètres caractéristiques qu'avec une moindre précision. Je crois, le travail étant achevé, avoir eu raison d'opter pour cette deuxième solution, en prenant un nombre de mesures assez élevé sur des groupes de 150 à 200 mâles par espèce : malgré les facilités d'élevage qu'offrent les *Jaera*, il n'est pas aisé de réunir un grand nombre d'animaux répartis de façon régulière entre toutes les tailles pos-

sibles ; il faut pouvoir, en même temps qu'on fait les mesures, suivre les élevages et leur accorder le minimum de soins qu'ils exigent ; enfin, des faits dont j'espère montrer l'intérêt m'auraient sans aucun doute échappé si je n'avais effectué que les mesures apparemment les plus importantes. Je n'ignore cependant pas que, parfois, une meilleure précision des résultats aurait donné plus de poids à certaines démonstrations. Mais il aurait fallu, pour améliorer notablement cette précision, faire porter l'étude sur dix fois plus de *Jaera* environ, et je tiens pour certain que la vue d'ensemble que je me proposais d'acquérir ne s'en serait guère trouvée modifiée, après les nombreuses années de travail supplémentaire que nécessiteraient les mesures de ces très nombreux animaux.

Lorsqu'on étudie l'allométrie de taille d'un stade défini de la croissance d'un organisme, le lot représentatif d'animaux utilisé peut, et doit être constitué sans qu'aucun choix porte sur l'une quelconque des grandeurs. Dans le cas de l'allométrie de croissance, que nous rencontrerons presque exclusivement chez les *Jaera*, il est au contraire nécessaire de mesurer un nombre sensiblement égal d'animaux pour chacune des différentes classes de taille (correspondant à des intervalles logarithmiques égaux) si l'on veut que la répartition des points figuratifs ait une densité homogène dans toute l'étendue de la distribution : un choix inévitable porte alors sur l'une des variables, qui sert, dans bien des cas, de grandeur de référence.

Le choix des principales grandeurs de référence offrait d'ailleurs, chez les *Jaera*, une difficulté notable. La longueur totale de l'animal m'apparaissait évidemment préférable *a priori* : c'est elle qu'ont employée comme dimension référentielle la plupart des auteurs qui se sont occupés de croissance relative, et que A. E. NEEDHAM (1937), en particulier, a utilisée dans son travail biométrique sur *Asellus aquaticus*. Mais, à la différence des Aselles, qui restent immobiles, en position normale, lorsqu'elles sont placées entre lame et lamelle, pendant une ou deux minutes, les *Jaera* se promènent inlassablement, ou ne s'arrêtent que pendant un temps trop court pour permettre la mesure de la taille sur le vivant. Sur des *Jaera* mortes, il était impossible de prévoir quelle importance et quelle homogénéité pourraient avoir les jeux de contraction ou de relâchement des sept métamères thoraciques les uns par rapport aux autres, ou, pour le premier et le dernier, par rapport à la tête et à l'abdomen. Cependant, l'erreur relative sur la taille, élément morphologique de grande dimension, étant petite, on pouvait espérer rendre cette grandeur utilisable comme référence à la condition de préparer les animaux pour la mesure, par quelque procédé standard, atténuant

fortement les variations qu'apporte la mort à la taille normale des individus vivants. Le procédé suivant fut adopté.

Les *Jaera* sont pipettées et placées sur lame, dans une grosse goutte d'eau de mer ; on ajoute deux gouttes du mélange 1/2 glycérine + 1/2 eau douce ; on recouvre d'une lamelle, reposant d'un côté sur une cale de papier ou de carton plus ou moins fort suivant l'épaisseur de l'animal, de telle sorte que ce dernier, dont la face ventrale se trouve du côté lame, ne soit pas écrasé, mais simplement gêné dans ses déplacements ; les *Jaera*, dans cette glycérine au quart, meurent au bout de dix à vingt minutes, passent par un état de contraction, pour se relâcher ensuite et recouvrer leur taille normale quarante à cinquante minutes après leur prélèvement ; c'est à ce moment qu'il faut faire la mesure de taille totale.

Cette définition de la taille, qui écarte l'arbitraire dans toute la mesure du possible, m'a donné, en définitive, en l'utilisant comme grandeur de référence pour étudier la croissance des largeurs du corps, des résultats un peu meilleurs que l'emploi d'une deuxième grandeur de référence importante que j'avais mesurée, dès le début du travail, pour le cas où la première se serait avérée inutilisable : le carpopodite du deuxième périopode, que je désignerai par le symbole  $L_{r2}$ , pris entre le bord proximal de la partie bien chitinisée formant articulation interne avec le méropodite, d'une part, et l'extrémité distale externe, au point d'insertion d'un groupe de soies, d'autre part. Le périopode 2 avait été choisi parce qu'il dépend d'un segment sensiblement isométrique par rapport au corps et le carpopodite, entre les divers articles du périopode, parce que c'est à la fois l'un des articles les plus longs de la patte et celui qui manifeste, sur les périopodes 6 et 7, les différenciations sexuelles les plus remarquables dans le plus grand nombre de formes.

Les mesures suivantes ont été effectuées (fig. 4<sub>1</sub>, 4<sub>2</sub>, 4<sub>3</sub>) :

— la taille,  $L$ , définie entre le bord antérieur visible de la tête et le bord postérieur du pléotelson, au niveau de l'échancre où sont logés les uropodes ;

— les largeurs  $l_{tête}$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ,  $l_4$ ,  $l_5$ ,  $l_6$ ,  $l_7$ ,  $l_{pléo}$  de la tête, des métamères thoraciques et du pléotelson. La largeur de la tête a été prise dans la région la plus large, postérieure, au niveau des yeux ; les largeurs des cinq premiers segments thoraciques aux niveaux les plus larges de ces somites.  $l_6$  et  $l_7$  ont été définis au milieu des bords latéraux des seg-

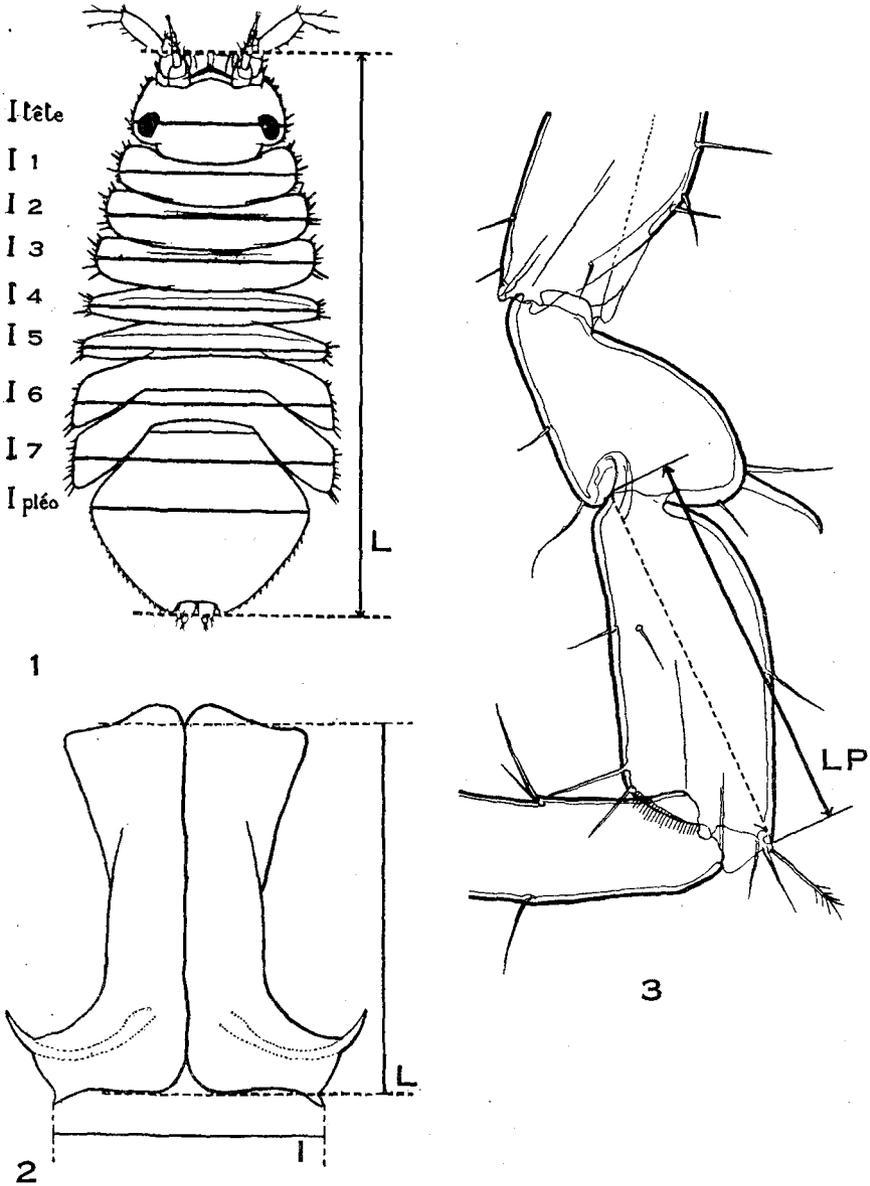


FIG. 4. — Mesures effectuées sur les *Jaera marina*. 1, mesures du corps; 2, définition de  $L_{\text{préop}}$ , et de  $l_{\text{préop}}$ . 3, définition de la longueur du carpopodite d'un péréiopode antérieur ( $L_{P_1}$  ou  $L_{P_2}$ ).

ments correspondants. La largeur du pléotelson a été mesurée dans sa partie antérieure, au niveau de la grande courbure latéro-antérieure ;

— les longueurs  $L_{P_2}$  et, dans la plupart des formes,  $L_{P_1}$  des carpopo-

dites des deux premiers péréiopodes. Voir la définition donnée plus haut ;

— les longueurs  $L_{p_6}$  et  $L_{p_7}$  et les largeurs correspondantes  $l_{p_6}$  et  $l_{p_7}$  des carpopodites des deux derniers péréiopodes. Les longueurs ont été prises entre le bord proximal de la partie chitinisée formant articulation interne avec le méropodite, et l'extrémité distale externe, au point d'insertion d'un groupe de soies. Les largeurs ont toujours été mesurées dans la partie distale des carpopodites ; elles constituent d'ailleurs la seule grandeur pour laquelle il sera nécessaire de définir, pour chaque espèce, les homologues autorisant les comparaisons interspécifiques ;

— la longueur  $L_{p.préop.}$  (prémâles et mâles) et la largeur  $l_{p.préop.}$  (mâles seuls) du préopercule, définies, pour la longueur, entre l'échancrure proximale et le bord distal sub-linéaire, pour la largeur, entre les deux pointes qui, à droite et à gauche, limitent ce bord distal.

Malgré l'intérêt certain qu'elle présenterait, je n'ai pas mesuré la distance inter-oculaire, à cause de l'imprécision trop grande que comporte sa définition.

L'ensemble de ces mesures s'effectue au mieux en deux séries d'opérations :

1. — En même temps que la taille  $L$  sont prises les différentes largeurs, de  $l_{tête}$  à  $l_{pléo}$ .

2. — Par dissection aux aiguilles, sous le binoculaire, dans la journée où les animaux ont été sacrifiés, ou le lendemain, les pattes et le préopercule (pour les prémâles et les mâles) sont ensuite détachés et reportés, dans la glycérine diluée de moitié, sur des lames toujours disposées dans le même ordre, afin qu'aucune ambiguïté ne puisse s'établir, quant au numéro d'ordre des péréiopodes. Les appendices sont alors mesurés entre lame et lamelle, au microscope.

Afin de réduire les erreurs imputables à la dissection ou à une interprétation individuelle des repères, j'ai fait moi-même toutes les dissections et toutes les mesures. Celles-ci ont été effectuées au microscope, à l'aide d'un oculaire micrométrique Zeiss  $\times 7$ , avec des objectifs variés, suivant la taille de l'animal. Une précaution élémentaire consiste à vérifier que la *Jaera* mesurée n'a pas effectué une demi-mue, ce que traduit une largeur anormale, par rapport à la partie antérieure du corps, des trois derniers segments thoraciques. Aucun des exemplaires

d'élevage, à la différence de ceux qu'on récolte dans la nature, n'a présenté de patte en régénération. Je me suis naturellement assuré, pour les mesures de largeur des métamères, que les bords latéraux droit et gauche de l'animal étaient au point en même temps, et pour les mesures des péréiopodes, que les deux extrémités de la droite théorique joignant les deux repères étaient également nettes. Dans quelques cas, malgré les précautions prises, les péréiopodes d'animaux ayant mué depuis trop peu de temps furent écrasés par la seule pression de la lamelle ; les mesures correspondantes manquent alors.

Le but de ce travail étant essentiellement de comparer des formes voisines, toutes les mesures, faites dans les mêmes conditions, ont été chiffrées en unités de travail, dont les correspondances avec les unités métriques figurent dans le tableau A. Certaines dimensions seront exprimées, dans le texte ultérieur, par le logarithme népérien de ces chiffres.

TABLEAU A.

*Correspondance entre les unités de travail et les unités métriques pour les différents objectifs employés.*

Dimension sur micromètre objectif	Objectif microscopique employé	Unités de travail (lues sur micromètre oculaire)
1 mm. entre 0 et 1	Stiassnie 1	3,82
1 mm. entre 0 et 1	Stiassnie 2	5,80
1 mm. entre 0 et 1	Stiassnie 3	7,27
0,5 mm. entre 0 et 0,5	Stiassnie 4	5,87
0,2 mm. entre 0 et 0,2	Stiassnie 5	5,90

Les longueurs et largeurs du corps ont été mesurées avec les objectifs 3, 2 et 1 pour des animaux de taille croissante. Les chiffres obtenus ont ensuite été rapportés au grossissement 3, les rapports de multiplication étant de 1,25 pour les mesures effectuées avec l'objectif 2, et de 1,90 pour les mesures effectuées avec l'objectif 1.

Les préopercules ont été mesurés à l'objectif 4.

Les mesures des péréiopodes ont généralement été faites à l'objectif 5, sauf pour les individus de grande taille, pour lesquels l'objectif 4 a été utilisé. Toutes ont ensuite été rapportées au grossissement 5, le rapport de multiplication étant 2,51 pour les mesures effectuées à l'objectif 4.

Il m'a semblé inutile de convertir les mesures du corps en unités

d'objectif 5, puisque le plus important des deux paramètres de la relation d'allométrie,  $\alpha$ , ne se trouve pas affecté par un changement d'unité sur l'une des variables ; il était cependant nécessaire de donner les détails précédents, puisque les valeurs du coefficient  $b$ , dans la formule  $y = bx^{\alpha}$ , dépendent des unités employées.

Il est immédiat, si on songe que le travail d'élaboration des résultats se fait sur les logarithmes des mesures, que des erreurs de mesure, de même valeur absolue pour l'ensemble des tailles, auraient, sur les calculs ultérieurs, des effets d'autant plus marqués que les animaux appartiendraient à une classe plus petite et conduiraient à des conclusions erronées sur le degré de variabilité en fonction de la taille. Il est donc important de graduer les erreurs (voir E. REEVE, 1940). La méthode utilisée répond d'emblée, bien que d'une manière assez grossière, à cette exigence : l'erreur qui entache une mesure dépend uniquement, étant admis que le matériel a été convenablement préparé, de la lecture d'une graduation au micromètre oculaire, lecture qui, en fonction de l'ajustement du repère micrométrique au repère morphologique, peut être faite à 6 ou 7 unités de travail près, quel que soit évidemment l'objectif microscopique employé. L'erreur absolue sur les mesures sera donc d'autant plus grande que l'objectif sera plus faible et que l'animal mesuré sera plus grand. Cependant, pour les petits individus, appartenant aux trois premiers stades, la préparation du matériel devient très délicate et constitue le facteur limitant de la précision des mesures ; j'insiste sur ce point pour qu'on n'attribue pas à ces stades jeunes une variabilité particulièrement élevée, qui n'est probablement qu'apparente et ne fait que traduire une difficulté insurmontable, inhérente au matériel même.

b) *La relation d'allométrie.* — Les progrès de nos connaissances sur la croissance relative, sous l'impulsion donnée par J. HUXLEY et G. TEISSIER, ont été tels, au cours de ces vingt dernières années, qu'il ne saurait être question aujourd'hui de douter de la valeur très générale de la loi élémentaire de la croissance relative, encore appelée loi d'allométrie simple. Cette loi s'exprime, conformément à la terminologie adoptée en 1936, sous « la forme  $y = bx^{\alpha}$  où  $y$  est la dimension d'un organe,  $x$  celle du corps tout entier (ou de l'organe de référence),  $\alpha$  et  $b$  des constantes » (HUXLEY et TEISSIER). En coordonnées logarithmiques, la formule devient :

$$\log y = \log b + \alpha \log x$$

soit :

$$Y = B + \alpha X$$

La courbe représentative est alors une droite. Des deux paramètres qui la définissent,  $\alpha$ , la *constante actuelle d'équilibre*, en mesure la pente et a une signi-

fication biologique précise ; B, l'indice origine, représente la dimension de la grandeur Y pour  $X = 0$ .

Cette relation d'allométrie est, entre celles qui pourraient rendre compte des résultats expérimentaux, la plus sensée, et répond au mieux aux qualités que TEISSIER exigea, dès 1933, d'une « bonne formule » : « Nous poserons en principe « qu'une bonne formule doit traduire une hypothèse physiologique concrète et « ne dépendre que d'un très petit nombre de paramètres. Ceux-ci devront avoir « un sens physiologique précis et intelligible. Enfin, la formule devra, naturelle- « ment, s'ajuster convenablement aux résultats expérimentaux. » Les difficultés formelles qu'elle a soulevées, les variantes qui en ont été proposées, dans des cas particuliers (voir l'exposé critique de REEVE et HUXLEY, 1945), le fait même que les interprétations physiologiques qu'en ont données TEISSIER et d'autres auteurs n'aient pas rallié tous les suffrages n'enlèvent rien à sa portée. Elle s'est révélée, notamment chez les Arthropodes et les Mammifères, mais aussi dans presque tous les embranchements du règne animal, un admirable instrument de travail, dont l'emploi a conduit à la découverte de faits biologiques importants et classiques. Il ne m'appartient pas de donner ici un aperçu même très bref de la bibliographie relative à ces problèmes : on en trouvera l'essentiel dans le livre de HUXLEY (1932), dans les nombreuses publications de TEISSIER et dans les essais dédiés à D'ARCY THOMPSON (1945). Parmi les Isopodes, l'Aselle (NEEDHAM, 1937, 1943), *Idothea viridis* (SLABBER) (HOWES, 1939) et *Sphaeroma serratum* (POTIER, 1951) ont, avant ce travail sur *Jaera*, fait l'objet d'investigations biométriques.

La formule d'allométrie ne fait pas intervenir l'âge des individus mesurés ; il faut donc, pour qu'elle ait un sens, que « la forme, la structure ou la composition « chimique d'un individu placé dans des conditions données ne dépendent que de « ses dimensions et non pas de son âge » (TEISSIER). Elle permet alors de prévoir l'unique dimension probable de tel ou tel organe d'un exemplaire particulier, dont la taille, ou la grandeur de référence adoptée, ont une valeur définie. Même lorsque la forme d'un individu ne dépend ainsi que de sa taille, il est le plus souvent nécessaire, pour représenter les étapes successives de la croissance, d'employer de suite plusieurs droites d'allométrie différentes, se raccordant par des points anguleux. Les points anguleux, correspondant pour plusieurs organes à une même dimension de l'organe de référence, traduisent une modification de la physiologie de l'animal, survenant, chez tous les individus, à une taille caractéristique pour la population envisagée.

Dans de nombreux cas cependant, que TEISSIER fut le premier à mettre en évidence (1931 et travaux ultérieurs), la forme ou la composition chimique d'un animal dépendent, non seulement de sa taille, mais aussi de son âge physiologique. Certains organes d'animaux, plus ou moins avancés physiologiquement, mais appartenant aux mêmes classes de taille, se présentent alors sous l'un ou l'autre de plusieurs états d'équilibre bien distincts, seuls probables, représentés, en fonction de la taille, par autant de segments de droite séparés les uns des autres par de véritables discontinuités : pour les caractères sexuels secondaires des Crustacés par exemple, ces discontinuités expriment le fait qu'aux tailles considérées, certains individus ont déjà effectué leur mue de puberté, qu'accompagne un accroissement exceptionnel de leurs variants sexuels, alors que d'autres conservent une morphologie juvénile.

Compte tenu de ces points ou zones critiques, les croissances les plus complexes peuvent, dans la plupart des cas, être entièrement représentées par une série de droites d'allométrie élémentaires, ajustées à leurs diverses étapes. Chez les *Jaera*, une ou deux droites d'allométrie, suivant les cas, suffisent à rendre compte de la croissance des organes mesurés, au cours des phases de prépuberté et de post-puberté; la croissance juvénile est au contraire assez complexe.

La plupart des mesures effectuées ont été généralement comparées aux deux grandeurs de références principales précédemment définies:  $L$  (pour les diverses largeurs du corps et  $L_{\text{préo}}$ ) et  $L_{P_2}$  (pour les longueurs des périopodes  $L_{P_1}$ ,  $L_{P_6}$ ,  $L_{P_7}$ ). Les largeurs  $l_{P_6}$ ,  $l_{P_7}$ ,  $l_{\text{préo}}$  ont été étudiées en fonction des longueurs respectives  $L_{P_6}$ ,  $L_{P_7}$ ,  $L_{\text{préo}}$ . Enfin, la relation d'allométrie de  $L_{P_2}$  en fonction de  $L$  a été précisée.

c) *Calcul des coefficients d'allométrie.* — Les coefficients  $\alpha$  et  $B$  d'une relation d'allométrie peuvent être déterminés graphiquement, sur la droite adaptée au jugé, le mieux possible, au nuage des points expérimentaux.  $\alpha$  peut ainsi être connu à 0,02 près (TEISSIER, 1935), mais la marge d'incertitude dépend de la qualité du dessinateur.

Pour le calcul de  $\alpha$ , la plupart des auteurs ont employé les procédés de régression linéaire, identifiant la droite d'allométrie à la ligne de régression de  $Y$  en  $X$ . L'application de la méthode des moindres carrés donne la valeur la plus probable de la constante d'équilibre  $\alpha'$ , définie par :

$$\alpha' = \frac{\sigma_y}{\sigma_x} r$$

La droite de régression passant par le centre de gravité ( $\bar{X}$ ,  $\bar{Y}$ ) de la distribution,  $B'$  se déduit de la relation :

$$\bar{Y} = B' + \alpha' \bar{X}$$

L'écart type de  $\alpha'$  est classiquement donné, lorsque les distributions de  $X$  et  $Y$  sont normales, par la formule :

$$\sigma_{\alpha'} = \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \sqrt{\frac{1 - r^2}{N - 2}}$$

$r$  désignant le coefficient de corrélation et  $N$  le nombre d'individus que comporte l'échantillon étudié.

Une expression équivalente de  $\sigma_{\alpha'}$  est donnée par REEVE (1940), en fonction du terme  $S$  ( $\Delta^2$ ),  $\Delta^2$  désignant la différence entre la valeur mesurée de  $Y$  pour un  $X$  donné et la valeur de  $Y$ , calculée par la formule de régression, pour le même  $X$ .

$$S(\Delta^2) = S(Y - \bar{Y})^2 - \frac{[S Y(X - \bar{X})]^2}{S(X - \bar{X})^2}$$

$$\sigma_{\alpha'}^2 = \sqrt{\frac{S(\Delta^2)}{(N-2) S(X - \bar{X})^2}}$$

L'écart-type de  $B'$  se calcule par la formule :

1. Je désignerai dans ce travail la constante d'équilibre et l'indice origine de la droite de TEISSIER par  $\alpha$  et  $B$ , et par  $\alpha'$  et  $B'$  les coefficients correspondants de la droite de régression de  $Y$  en  $X$ .

$$\sigma_{B'} = \sigma_x \sqrt{\sigma_x^2 + \bar{X}^2}$$

TEISSIER (1948) a récemment proposé de représenter la relation d'allométrie par une autre droite, de pente.

$$\alpha = \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$$

et montré que cette solution, préférable pour l'allométrie de taille, pouvait être étendue à l'allométrie de croissance.

B se déduit, comme dans le cas précédent, de la relation

$$\bar{Y} = B + \alpha \bar{X}$$

L'écart-type de  $\alpha$ , pour des distributions normales, a même valeur que celui de  $\alpha'$  :

$$\sigma_{\alpha'} = \alpha \sqrt{\frac{1-r^2}{N-2}}$$

L'écart-type de B, formulé par KERMACK et HALDANE (1950), peut s'écrire :

$$\sigma_B = \sqrt{\frac{2 \sigma_y^2 (1-r)}{N} + \sigma_x^2 \bar{X}^2}$$

Mon ami R. CORNET a démontré que ces formules des écarts-types, valables pour des distributions gaussiennes, pouvaient être raisonnablement appliquées dans les cas d'allométrie de croissance que j'ai étudiés, bien que les distributions soient rectangulaires ; les termes additionnels qui interviennent alors, dans les formules théoriques, sont négligeables en pratique.

Je donnerai, dans la présentation des résultats biométriques sur les *J. m.*, les valeurs  $\alpha$  et B,  $\alpha'$  et B', des coefficients d'allométrie. Le procédé statistique qui permet de comparer des coefficients d'allométrie porte en effet sur des lignes de régression, et la méthode des moindres carrés convient seule, d'un point de vue théorique, lorsque les animaux mesurés ont été sélectionnés d'après les valeurs d'une des variables. Mais la droite de TEISSIER est beaucoup plus voisine de la droite tracée sur graphique, et par conséquent plus représentative de la distribution étudiée, pour peu que le coefficient de corrélation  $r$ , qu'il est préférable d'appeler, dans l'allométrie de croissance, coefficient de linéarité, s'éloigne assez notablement de l'unité (voir TEISSIER, 1948, p. 28).

D'un point de vue pratique, les logarithmes népériens (X, Y) des couples de mesure ( $x, y$ ) ont été groupés, par classes de 0,050, en un tableau de corrélation. Les moyennes de X et de Y, les sommes des carrés des écarts à la moyenne, les variances  $\sigma_x^2$  et  $\sigma_y^2$ , la covariance de X et Y, le coefficient de linéarité se calculent aisément<sup>1</sup>. Pour les écarts-types de B ou B', les termes  $\sigma_x^2$  ou  $\frac{2 \sigma_y^2 (1-r)}{N}$  ne modifient généralement que la quatrième décimale et peuvent être négligés ; on a, par conséquent :

$$\sigma_B \approx \sigma_x \bar{X}$$

1. Exceptionnellement, pour les prémâles et les stades juvéniles, j'ai employé des classes de 0,025. La correction de SHEPPARD n'a pas été faite, les fréquences n'étant pas très grandes et le nombre des classes étant assez élevé (voir YULE et KENDALL, 1945, p. 141).

d) *Comparaison des coefficients d'allométrie.* — La comparaison des coefficients de croissance relative permet d'apprécier, de la manière la plus sûre, les différences quantitatives qui séparent des espèces voisines, ou des races d'une même espèce, ou même des génotypes d'une même race.

La méthode graphique suffit parfois à mettre en évidence des différences de pente ou de position (voir, par exemple, les travaux de TEISSIER, 1934, 1936, 1937, et ceux de G. COUSIN sur *Gryllus campestris*, *Gryllus bimaculatus* et leurs hybrides), mais elle ne constitue un moyen d'analyse suffisant que si ces différences sont importantes, et dans le cas où  $N$  et  $r$  sont élevés. Une solution mathématique, confirmant dans tous les cas les résultats graphiques, permet seule d'évaluer la validité des différences peu marquées qu'on observe, pour des formes voisines, entre des droites d'allométrie homologues.

REEVE (1940) a proposé une telle méthode, applicable en principe à la comparaison de deux coefficients d'allométrie  $\alpha'$  et  $B'$ , les écarts-types de  $B'$ , sensiblement proportionnels à  $\bar{X}$ , ne pouvant manifestement fournir une estimation utile des différences de position.

La méthode de REEVE, analogue à une analyse de variances, repose sur un principe simple : un ensemble de  $n$  distributions qu'on se propose de comparer peut être représenté, soit par un lot de  $n$  meilleures droites ajustées à chacune d'elles, soit par la meilleure série de  $n$  droites parallèles, passant chacune par le centre de gravité d'une distribution, soit enfin par une droite unique, ajustée au mieux à l'ensemble des points expérimentaux. Les ajustements sont évidemment moins bons pour les  $n$  droites parallèles que pour les  $n$  droites distinctes et pour une droite unique que pour  $n$  droites parallèles. La différence de qualité des ajustements sera d'autant plus grande entre les  $n$  droites parallèles et les droites distinctes que les pentes des droites distinctes seront plus écartées les unes des autres : elle permet donc d'évaluer l'importance des différences de pente. La différence de qualité des ajustements sera d'autant plus grande entre une droite unique et les  $n$  droites parallèles que les différences de position des droites parallèles seront plus importantes : elle permet donc d'évaluer l'ampleur des différences de position.

La meilleure estimée de la qualité d'un ajustement étant la variance résiduelle  $\frac{S(\Delta^2)}{\text{degrés de liberté}}$ , REEVE cherche, par la statistique  $F$  :

1° — si les différences de pente sont ou non significatives en comparant les variances résiduelles correspondant aux  $n$  droites parallèles et aux  $n$  droites distinctes :

2° — si les différences de position sont ou non significatives en comparant les variances résiduelles correspondant à une droite unique et à  $n$  droites parallèles.

Les tableaux des valeurs de  $F$  (SNEDECOR, 1934 ou FISHER et YATES) indiquent, pour les deux degrés de liberté correspondants, la probabilité suivant laquelle des valeurs de  $F$ , supérieures ou égales à la valeur calculée, pourraient être attendues, au hasard de l'échantillonnage, de la comparaison de prises appartenant à une même population. D'après les conventions usuelles, si  $F$  calculé correspond à une probabilité supérieure à 0,05, on en conclut qu'il n'existe pas de différence significative ; les probabilités comprises entre 0,05 et 0,01, compatibles avec la possibilité d'une différence, ne permettent pas de la tenir pour significative ; une probabilité inférieure à 0,01 témoigne d'une différence significative entre les coefficients

comparés ; à une probabilité inférieure à 0,001 correspondent des différences hautement significatives.

J'ai employé la méthode de REEVE pour les comparaisons des constantes d'équilibre, auxquelles je me suis le plus souvent limité dans ce travail, à cause de l'intérêt biologique de ces coefficients de croissance. La méthode, comme le remarque d'ailleurs son auteur, est d'un emploi plus délicat pour B', et n'a de sens réel que lorsque les droites étudiées ne diffèrent pas significativement, quant à leur pente. Dans ces conditions même, il semble que la méthode de REEVE soit d'une sensibilité un peu fallacieuse quant aux différences de position qu'elle révèle, ce qui peut tenir à ce que les droites parallèles introduites dans les calculs et qui ne résultent pas d'un ajustement par la méthode des moindres carrés, n'autorisent pas, en toute rigueur, une analyse des variances.

## B. — *Jaera marina albifrons*.

*Carpus-Rasse* FORSMAN, 1944.

*Jaera albifrons albifrons* FORSMAN, 1949.

Origine de la population étudiée : Roscoff, près du Laboratoire (voir p. 211).

### 1. — CARACTÈRES QUALITATIFS.

*Mâles*. — Les mâles de l'espèce *albifrons* sont immédiatement reconnaissables au variant sexuel présent sur leurs deux paires postérieures de péréiopodes : les carpopodites, relativement courts par rapport à ceux d'autres formes, des P 6 et des P 7 montrent, dans leur partie distale, du côté interne, un lobe d'aspect caractéristique (fig. 5). Les autres articles des P 6 et des P 7 ne possèdent aucune différenciation particulière. Même chez les plus grands individus, les P 5 conservent la forme simple, commune aux péréiopodes antérieurs (fig. 6). Les carpopodites de P 1 à P 5 ont un bord interne sub-rectiligne. Ils portent, de ce côté interne, quelques soies droites, régulièrement effilées et, dans leur partie distale et sub-distale, une frange de soies, denses et très courtes, plus ou moins étendue dans le sens proximal suivant le numéro d'ordre du péréiopode.

Les lobes des P 6 et des P 7, aplatis, en forme de goutte pendante, prolongent, du côté interne, les carpopodites, et se projettent au-dessus du bord interne des propodites, jusqu'au quart ou au tiers proximal de ces articles. Ils sont inégalement développés sur les P 6 et P 7 des grands exemplaires, le lobe des P 7 étant un peu plus saillant, et aussi un peu plus étroit, dans le sens proximo-distal, que celui des P 6. On

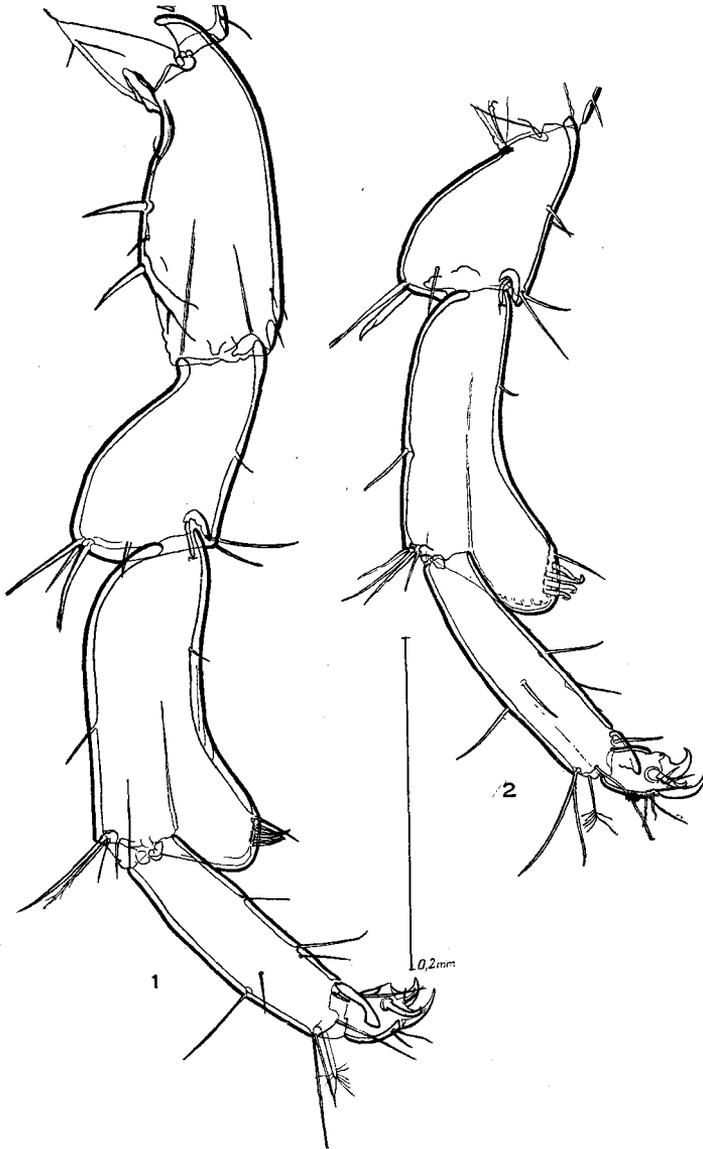


FIG. 5. — *J. m. albifrons*. Périopodes postérieurs : 1, P 6 ; 2, P 7.

doit mettre en corrélation avec le développement des lobes la réduction progressive, aboutissant rapidement à la disparition totale, pour P 6 et P 7, de la frange de soies qui, chez les jeunes, s'observe aussi bien sur les carpopodites des périopodes postérieurs que sur ceux des pattes

antérieures, où ce caractère, en l'absence d'autre différenciation, se maintient.

La région proéminente des lobes, sur une zone peu étendue, porte des soies de deux types : la soie la plus proximale, toujours présente,

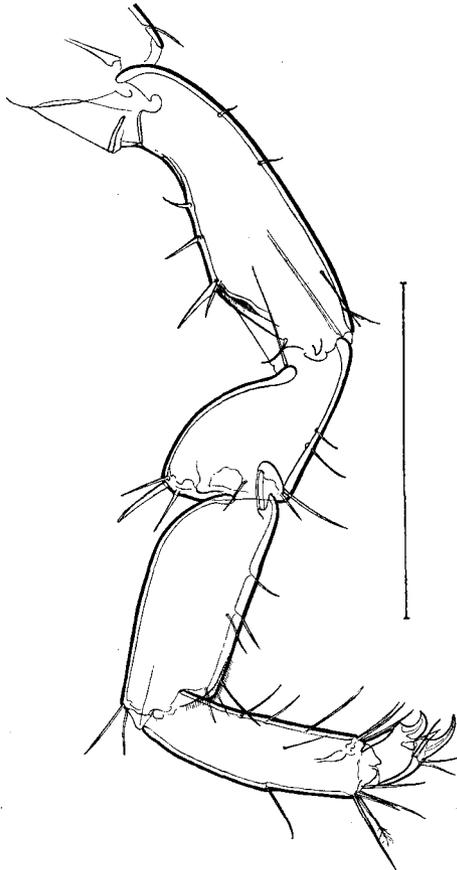


FIG. 6. — *J. m. albifrons*. P. 1. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

— qui existe chez les jeunes *albifrons* avant la formation des lobes et l'apparition des autres soies, et que nous retrouverons dans les autres formes —, est droite, régulièrement effilée. Je la désignerai sous le nom de *soie droite sub-distale*. Distalement par rapport à celle-ci, et plus séparées d'elle qu'elles ne le sont entre elles, se trouve un petit nombre de soies d'allure très différente, disposées en une rangée, que j'appellerai *soies en crochet* : sensiblement de même taille, à l'exception de la dernière,

plus courte, elles gardent un diamètre relativement important presque jusqu'à leur extrémité, qui est plus ou moins recourbée en un crochet court, non étiré en filament terminal. *Il n'existe jamais d'épine.*

Le nombre des soies en crochet est toujours assez réduit. Les plus petits ♂♂ de la population étudiée ( $L = 1,3$  mm.) possèdent 2 ou 3 soies au lobe 6, pour 1 au lobe 7 (fig. 7). Ce nombre augmente progressivement, au cours de la croissance,

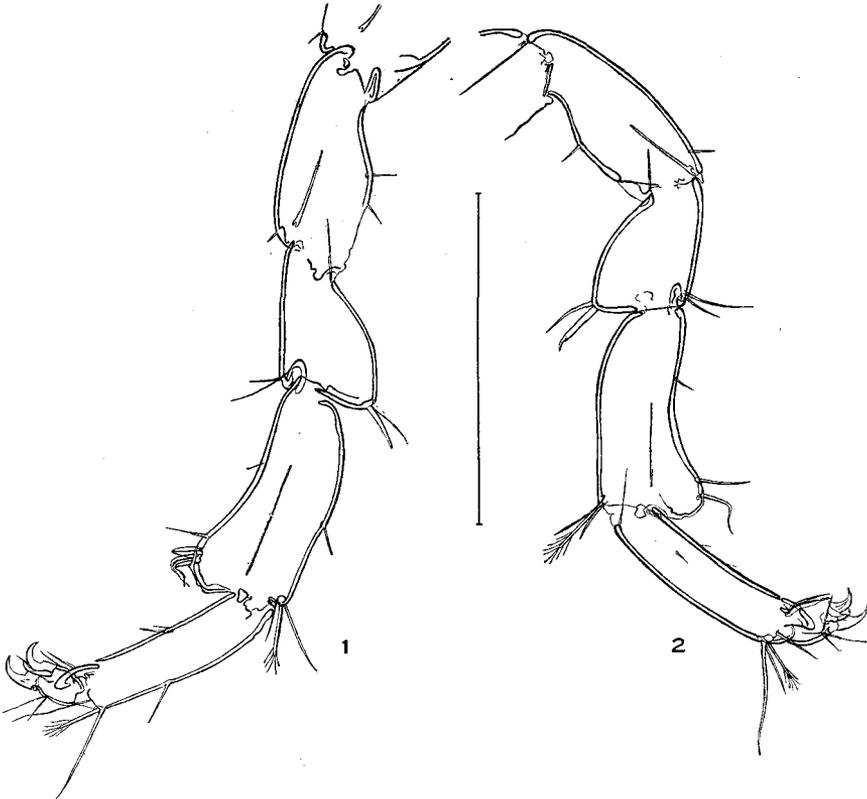


FIG. 7. — *J. m. albifrons*. Périopodes 6 (fig. 1) et 7 (fig. 2) d'un très jeune mâle (mâle de stade V, de longueur 1,31 mm.). Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

pour un individu donné. Le lobe 6 montre en général une ou deux soies de plus que le lobe 7, mais on trouve des animaux présentant le même nombre de soies aux deux lobes. Les lobes droit et gauche correspondant à une même paire de périopodes portent généralement le même nombre de soies, surtout chez les ♂♂ encore jeunes. Les ♂♂ de taille moyenne ( $1,8$  mm.  $< L < 2$  mm.) ont, le plus souvent, 7 à 9 soies en crochet aux lobes 6, 6 à 8 soies aux lobes 7. Mais on n'observe pas une augmentation régulière du nombre des soies en fonction de la taille d'individus différents, ce qui révèle l'hétérogénéité de la population en ce qui concerne ce caractère. Le maximum observé (15 soies) correspond au lobe 6 d'un ♂ de

1,98 mm., alors que de nombreux ♂♂ de taille supérieure ne possédaient que 8 soies à ce même lobe, et que le plus grand ♂ mesuré (L = 2,28 mm.) portait 11 soies au lobe 6 et 10 au lobe 7. Enfin, il me paraît intéressant de signaler, parce que ce fait, ajouté au précédent, témoigne clairement d'une certaine indépendance entre la formation du lobe et l'apparition des soies en crochet, et, par conséquent, de la possibilité d'une sélection intra-spécifique portant sur le nombre des soies, qu'un grand mâle (L = 2,03 mm.), dont les lobes étaient normalement développés, ne portait que 3 soies en crochet aux deux péréiopodes 6 et 1 à chacun des péréiopodes 7.

Le rôle sexuel des différenciations des péréiopodes postérieurs ne fait aucun doute. Au cours de la précopulation, qui peut durer plusieurs heures, le mâle est agrippé dorsalement à la femelle, tête-bêche, à l'aide de ses P 4 et P 5. FORSMAN a observé que, durant cette période, les autres péréiopodes sont animés de mouvements vibratoires, P 6 et P 7 étant particulièrement actifs, et tambourinant en quelque sorte sur le dos de la femelle, fouettée par ailleurs par les antennes du mâle.

La fig. 8<sub>I</sub> donne, mieux qu'une longue description, une idée de la garniture de soies de la zone marginale du pléotelson. La pauvreté de cette ornementation, relativement à celle d'autres formes, se retrouve d'ailleurs tout le long de la marge latérale des segments thoraciques et de la tête ; elle est particulièrement frappante sur la fig. 8<sub>II</sub>, qui correspond à un prémâle *albifrons* et s'observe aussi chez les femelles de cette espèce.

Les mâles de la forme *albifrons*, pour la population étudiée, ne dépassent pas 2,3 mm. de longueur ; l'élargissement des deux derniers segments thoraciques et du pléotelson, autre caractère sexuel secondaire des *Jaera marina*, est peu marqué, et les bords latéraux du corps,

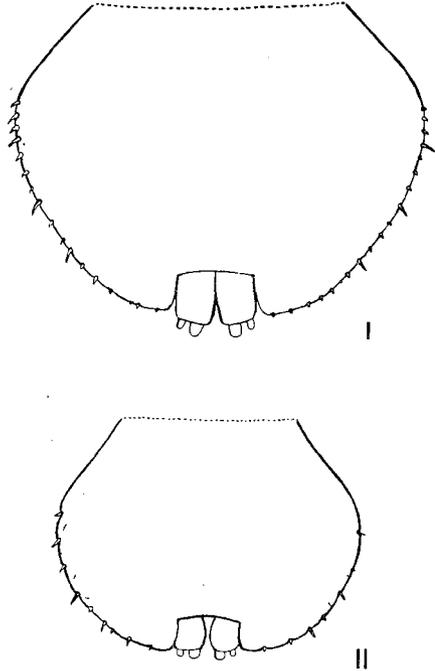


FIG. 8. — *J. m. albifrons*. Garniture de soies de la zone marginale du pléotelson chez un mâle (fig. I) et chez un prémâle (fig. II).

moyennement large, demeurent sub-parallèles à partir du deuxième segment libre.

*Femelles.* — Les femelles, dont le corps est à peu près ovale, atteignent des tailles très supérieures à celles des mâles : des ♀♀ dépassant 4,6 mm. (dimension double de celle des plus grands ♂♂) sont fréquentes, aussi bien dans les élevages que dans les conditions naturelles.

Leurs péréiopodes 6 et 7 sont de type normal, et dépourvus de différenciations particulières : les carpopodites portent, du côté interne, dans leur partie distale, et dans le sens proximo-distal (fig. 9) :

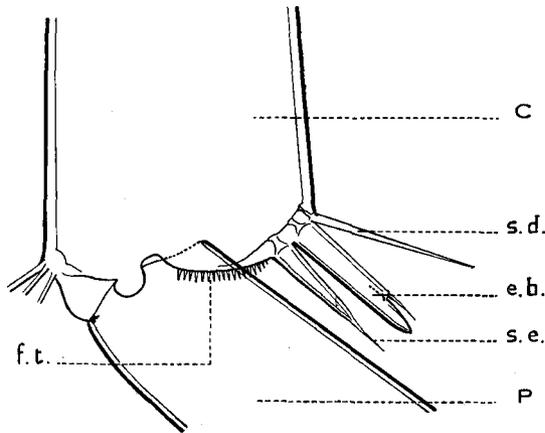


FIG. 9. — *J. m. albifrons*. Représentation schématique de la partie distale du carpopodite d'un péréiopode postérieur (6 ou 7) chez une femelle : C, carpopodite ; P, propodite ; s. d., soie droite sub-distale ; e. b., épine bifurquée ; s. e., soie épineuse ; f. t., frange terminale de soies courtes.

- une soie droite sub-distale ;
- un épine, bifurquée dans sa partie terminale, accompagnée parfois d'une soie épineuse ou d'une seconde épine ;
- une frange de soies, denses et très courtes, homologue de celle qu'on rencontre sur les péréiopodes 1 à 5 des deux sexes et qui s'étend entre l'épine la plus distale et le condyle d'articulation avec le propodite.

FORSMAN a signalé que l'épine de P 7, chez les ♀♀ *albifrons*, est généralement plus forte que celle des ♀♀ d'autres formes, mais ce caractère est trop incertain et d'appréciation trop difficile pour permettre une détermination systématique.

## 2. — ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE.

Le développement post-embryonnaire de *J. m. albifrons*, que nous envisagerons ici d'un point de vue descriptif, peut être aisément suivi par élevage des jeunes, à partir du moment où ils quittent le marsupium maternel, pour mener leur vie libre. Le beau travail de MAC MURRICH (1895), et quelques observations de FORSMAN (1944) sur la vie intra-marsupiale des *J. m.*, rendent compte des phases embryonnaires du développement.

La présente étude des stades post-embryonnaires précise et complète celle que FORSMAN a précédemment consacrée à ce même sujet. Elle nous fournira une base morphologique rigoureuse, indispensable à l'analyse biométrique de la croissance juvénile.

Les modalités de croissance de la forme *albifrons* se retrouvant dans les autres espèces de *J. m.*, je me bornerai, pour celles-ci, à insister sur leurs seules particularités, qui tiennent à l'apparition de caractères sexuels secondaires propres, intéressant le gradient du corps ou les différenciations des périopodes.

Les étapes du développement se définissent avec une grande netteté chez les mâles, tandis que les femelles conservent, au cours des mues successives, une morphologie juvénile<sup>1</sup>. C'est donc sur l'étude du développement des *Jaera* de sexe mâle que repose la distinction des étapes juvénile, de prépuberté et de post-puberté.

*Étape juvénile.* — L'étape de prépuberté apparaissant plus ou moins tôt suivant les individus, l'étape juvénile qui la précède peut comporter trois, quatre ou même cinq stades.

*Stade I* (fig. 10). — Les *J. m.* sortent d'ordinaire, activement, du marsupium maternel sous un état morphologique que je définirai comme stade I, parce qu'il constitue toujours le premier stade de vie active ; c'est alors quelques heures après leur naissance que la mère mue, libérant éventuellement avec son exuvie les jeunes qui ne se seraient pas encore dégagés. La corrélation entre la durée du développement intra-marsupial et la longueur de l'intermue n'est cependant pas aussi absolue qu'il pourrait sembler : il n'est pas rare qu'à leur première ponte, les jeunes ♀♀

1. La seule modification tient à l'apparition d'oostégites chez les femelles ovigères.

muent avant que leur portée — qui naît alors prématurément — ait atteint le stade I ; j'ai observé par ailleurs, sur de vieilles ♀♀, que des portées entières, parvenues au stade I, mais incapables, pour une raison indéterminée<sup>1</sup>, de se libérer par leurs propres moyens, mouraient dans le marsupium de la mère, la mue de celle-ci survenant trop tard.

Chez les *J. m.* de stade I, la tête et les segments thoraciques 2 à 6 portent une soie de chaque côté. *Il n'existe aucune soie sur le premier*

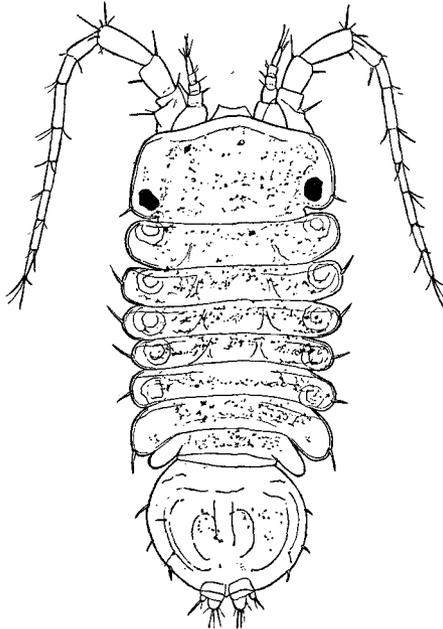


FIG. 10. — *J. m. albifrons*. Jeune de stade I (étape juvénile).

*segment thoracique*<sup>2</sup>, *ni sur le septième, qui est, en outre, beaucoup moins large que les précédents, incomplètement développé, et ne porte pas de péréiopodes*. A la naissance, les *J. m.* n'ont donc que six paires de pattes thoraciques, et la différenciation ontogénétique de la partie postérieure du corps n'est encore que peu avancée. Le fouet antennaire, dans la forme *albifrons*, est formé de 8 articles. Aucun caractère morphologique ne permet de différencier les sexes.

*Stade II* (fig. 11). — *Le premier segment thoracique, comme les segments 2 à 6, porte normalement deux soies de chaque côté*. Mais il arrive

1. Il ne s'agit évidemment pas ici de lignées létales.

2. Les caractères signalés en italique permettent de définir le numéro d'ordre du stade.

parfois que, sur l'un ou l'autre de ces segments, une des deux soies manque d'un côté. Le septième segment thoracique porte une soie de chaque côté ; il est relativement plus développé qu'au stade I, mais demeure pourtant nettement moins large que les segments antérieurs ; *il ne porte jamais la moindre ébauche de pattes*. Dans la forme *albifrons*, le fouet

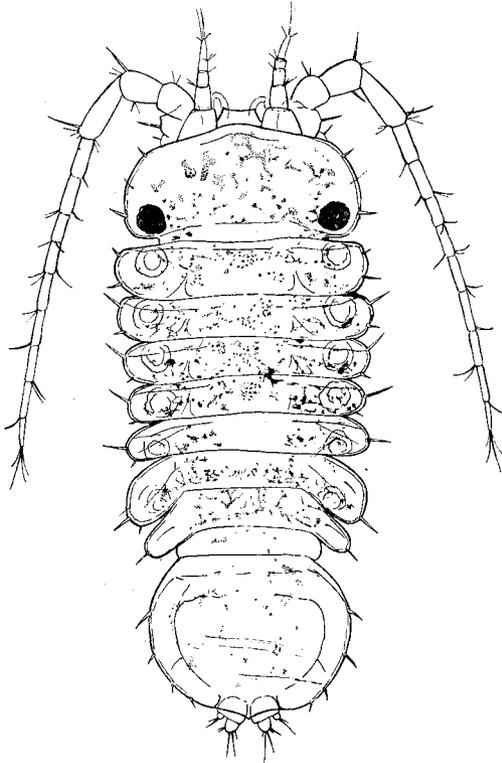


FIG. 11. — *J. m. albifrons*. Jeune de stade II (étape juvénile).

antennaire compte régulièrement 9 articles. Le sexe demeure indéterminable.

*Stade III* (fig. 12). — L'ornementation en soies de la zone marginale du corps et le nombre d'articles du fouet antennaire (11 en moyenne au stade III) deviennent trop variables, après le stade II, pour constituer des éléments caractéristiques des stades suivants. Mais le stade III est rigoureusement défini par l'apparition, sur le septième segment thoracique, qui est maintenant à peine moins large que les autres segments, de la première ébauche des septièmes

péréiopodes<sup>1</sup>, sous forme de boudins recourbés, pourvus d'articulations peu distinctes, et dont les extrémités distales apparaissent parfois entre le bord postérieur du segment 7 et l'abdomen (fig. 12 et 13).

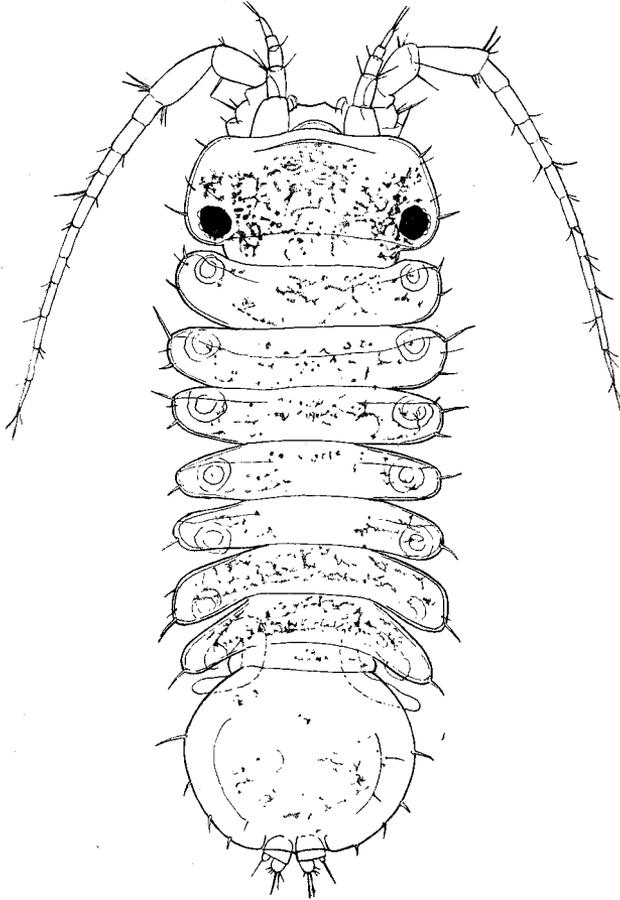


FIG. 12. — *J. m. albifrons*. Jeune de stade III (étape juvénile).

Les P 6 ne montrent aucune trace de lobe, mais le pléotelson présente déjà, suivant les individus, des différences de largeur assez notables, premier indice d'une différenciation sexuelle. Bien qu'il soit impossible, en fonction de ce caractère, de séparer toutes les *J. m.* de ce stade en

1. FORSMAN a désigné ces trois premiers stades, dépourvus de P 7 ou ne possédant que des P 7 incomplets, sous le nom de stades Manca (Mancastadien), par analogie avec une terminologie introduite par ZIMMER (1926) pour les Cumacés, à qui manque aussi, à la naissance, la dernière paire de pattes thoraciques.

deux lots distincts, on peut prévoir, avec une probabilité d'erreur faible, le sexe de certains individus, réalisant les cas extrêmes d'un pléo-

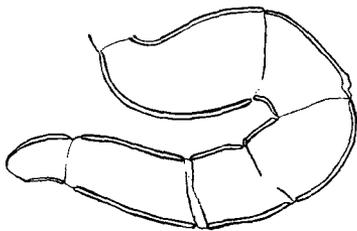


FIG. 13. — *J. m. albifrons*. Péréopode 7 chez un jeune de stade III.

telson particulièrement large (sexe mâle) ou étroit (sexe femelle). C'est cependant dans un cas seulement, que je vais décrire, que la détermination du sexe mâle peut être faite sans erreur possible.

Tous les jeunes offrent, quant à la structure des pléopodes antérieurs, le type d'organisation qui se maintient chez les femelles adultes : les pléopodes I leur font défaut ; les pléopodes II sont fusionnés en un opercule semi-circulaire recouvrant les paires branchiales. En observant, du côté ventral, certains stades III, en général assez grands et possédant un pléotelson large, on peut suivre, en un ou deux jours, la formation de l'ébauche des pléopodes II, pairs, caractéristiques des mâles, à l'intérieur même de l'opercule (fig. 14) : de chaque côté d'un premier décollement médio-postérieur apparaissent deux autres décollements de moindre importance. Ces cinq décollements s'amplifient progressivement, notamment le médian, délimitant bientôt deux organes trilobés. Lors de la mue qui fera passer ces animaux au stade IV, les organes trilobés se dégageront de leur fourreau operculaire et constitueront les deux pléopodes II, bien séparés, du prémâle. Le lobe le plus voisin de la ligne de symétrie formera l'organe géniculé du pléopode II, le lobe intermédiaire, un article rapporté, inséré près de la base de l'organe géniculé, et le lobe latéral dans lequel on voit se former, avant la mue, des fibres musculaires, le sympodite de ce pléopode copulateur (comparer les fig. 14 et 15). Je désignerai sous le nom d'*avant-prémâles* les individus qui préparent ainsi leur mue de prépuberté. L'état d'avant-prémâle précède toujours l'état prémâle. Un avant-prémâle donne toujours, après sa mue, un prémâle.

On peut donc reconnaître, parmi les stades III, des individus qui, réalisant leurs tendances ♂ ou ♀ de façon plus ou moins nette, passeront au stade IV sans subir de modification morphologique profonde, et des avant-prémâles qui donneront des prémâles de stade IV.

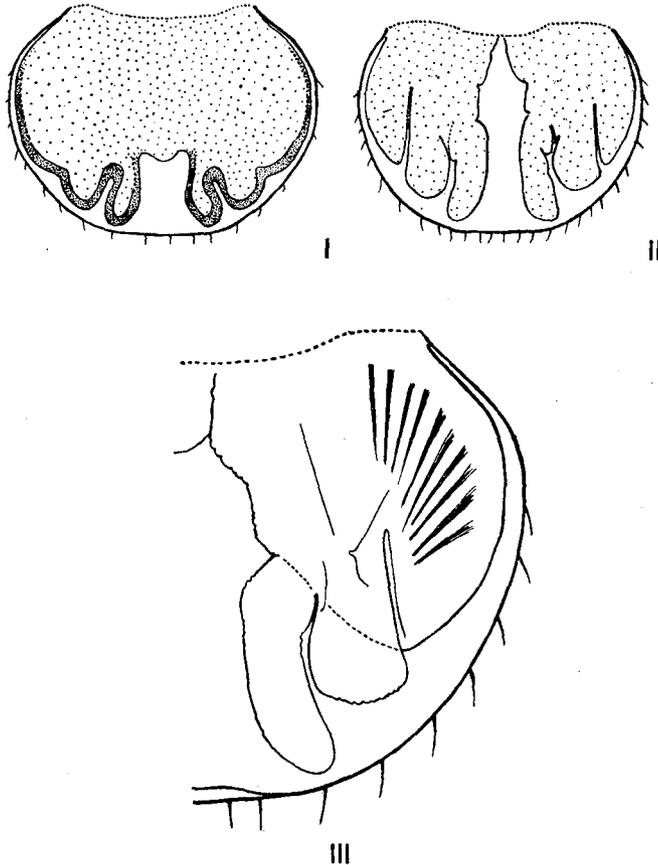


Fig. 14. — Différenciation des pléopodes II à l'intérieur de l'opercule chez les avant-prémâles : I et II, deux étapes successives de cette différenciation ; III, état postérieur à II, précédé de peu la mue de préuberté et montrant le développement de la musculature dans la région basale du futur organe copulateur.

*Stade IV juvénile de tendance mâle.* — Au delà du stade III, on ne dispose plus d'aucun caractère qualitatif pour déterminer les stades ultérieurs, dont le numéro d'ordre ne peut, dès lors, être fixé que par le nombre de mues subies par des individus isolés en élevage à l'un des trois premiers stades.

Les périopodes 7 des stades IV ont acquis un aspect normal, encore

qu'ils soient de taille nettement plus petite que les P 6. Les *J. m.* de sexe mâle se distinguent aisément de celles de sexe femelle par l'élargissement de la partie postérieure du corps et par leur aspect plus ramassé.

La plupart des stades IV juvéniles qui manifestent ces tendances mâles deviennent, au cours de ce stade, des avant-prémâles qui donneront des prémâles de stade V. Certains avant-prémâles de stade IV

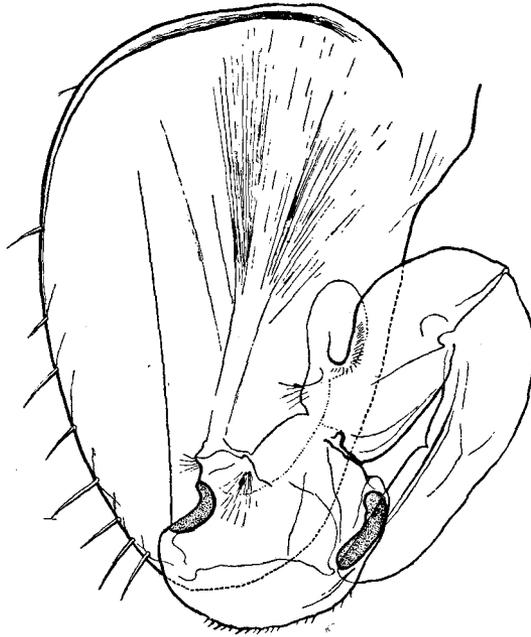


FIG. 15. — *J. m. albifrons*. Pléopode II de prémâle.

montrent, sur les carpopodites des P 6, une ébauche de lobe, tandis que d'autres possèdent des P 6 d'aspect encore indifférencié.

Les portées successives d'une même femelle, fécondée par le même mâle, donnent des proportions variables d'avant-prémâles de stades III et IV. Il semble que les conditions externes aient une influence prépondérante sur la manifestation plus ou moins précoce de la sexualité.

*Stade V juvénile de tendance mâle.* — On s'aperçoit, *a posteriori*, que de très rares stades IV juvéniles, de tendance ♂, muent sans donner de prémâles de stade V. Tous les stades V juvéniles qui en dérivent deviennent, au cours de ce stade, des avant-prémâles de stade V d'où

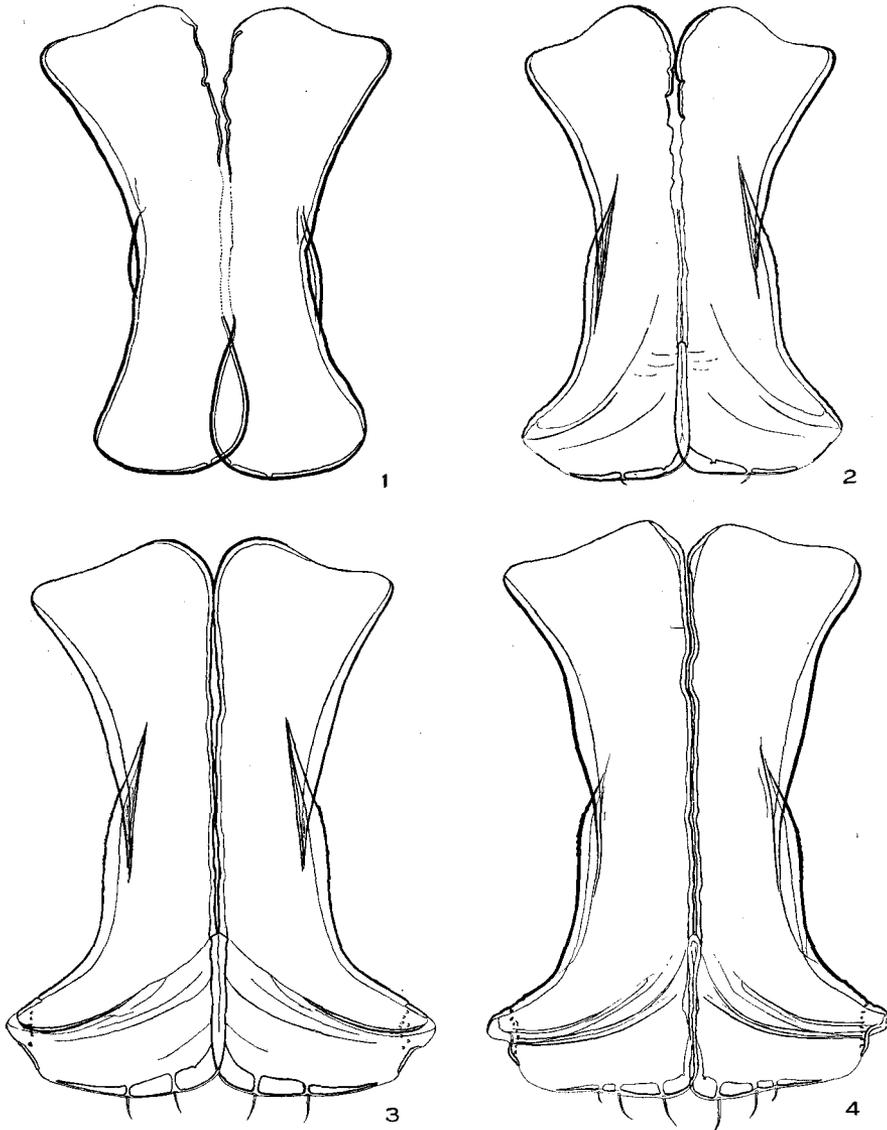


FIG. 16. — *J. m. albifrons*. Divers types de préopercule, chez des prémâles.

naîtront des prémâles de stade VI. Les P 7 des stades V sont sensiblement de même taille que les P 6.

*Étape de prépuberté = stade prémâle.* — L'étape de prépuberté comprend un seul stade de la croissance des individus. Ce stade peut être soit le quatrième, soit le cinquième, soit, exceptionnellement, le sixième.

Quel que soit leur numéro d'ordre dans la série des stades, tous les prémâles possèdent les deux premières paires de pléopodes : en même temps que les pléopodes II, copulateurs, libérés par la mue de prépuberté (fig. 14) apparaît le préopercule, porté par le premier segment abdominal libre, et représentant les pléopodes I. Les préopercules des prémâles présentent des aspects assez différents suivant les individus, sans qu'on puisse établir un lien étroit entre le stade ou la taille du prémâle et une différenciation plus ou moins poussée du préopercule. La fig. 16<sub>1</sub> repré-

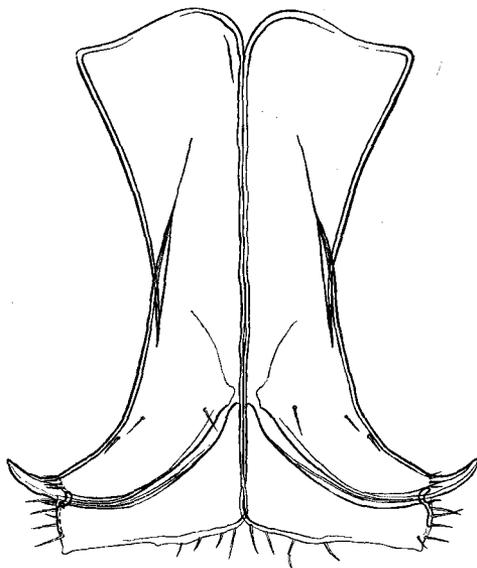


FIG. 17. — *J. m. albitrons*. Préopercule d'un mâle de stade V.

sente un préopercule très indifférencié, entièrement dépourvu de soies, et dont la partie distale est à peine élargie. Les fig. 16<sub>2</sub>, 16<sub>3</sub> et 16<sub>4</sub> montrent des préopercules qui ont été choisis entre une multitude d'états, pourvus d'une, deux et trois soies de chaque côté, sur leur marge distale et réalisant progressivement, par l'élargissement transversal de leur partie postérieure, par la complication des rainures qu'elle porte, par le développement d'un lobe latéro-distal, la forme qui caractérisera les mâles pubères (fig. 17). Tout se passe comme si la vitesse d'organogenèse du préopercule, d'une part, l'intervention plus ou moins précoce des phénomènes physiologiques qui provoquent la mue de prépuberté, d'autre part, étaient largement indépendantes. La différenciation progressive, probablement continue, du préopercule, peut ainsi être coupée par la

mue de prépuberté à des étapes variables suivant les individus ; chaque prémâle révèle donc un état de différenciation définie du préopercule, mais la série des préopercules, pour de nombreux prémâles, figure les états successifs de l'organogenèse, masquée sous la morphologie fixe de l'avant-prémâle, qui se déroule, au cours de l'intermue précédant la mue de prépuberté, pour aboutir aux préopercules les plus évolués (fig. 16<sub>4</sub>) des prémâles.

Les préopercules de prémâles, sous ces états les plus différenciés, diffèrent cependant toujours de ceux des mâles par l'absence de crochets latéraux, de soies latéro-distales et par le fait que leur bord postérieur se relie par une ligne courbe aux bords latéraux. Ces caractères sont suffisamment constants et nets pour permettre, à eux seuls, la reconnaissance d'un stade prémâle.

Une corrélation pratiquement absolue existe entre la formation des pléopodes copulateurs et l'apparition du préopercule. Je n'ai observé qu'une fois l'existence d'un préopercule bien développé sur un animal possédant par ailleurs un opercule de type juvénile ou femelle ; il ne s'agissait nullement d'un cas d'intersexualité, mais de la dissociation, dans leur ordre d'apparition, de deux caractères dont la manifestation est normalement simultanée : déjà prémâle par la présence du préopercule, l'animal est « devenu » avant-prémâle, au cours de l'intermue, par formation des ébauches des pléopodes copulateurs à l'intérieur de son opercule ; il a, par la suite, donné un mâle tout à fait normal.

Les périopodes 6 et 7 sont, jusqu'au stade de prépuberté, à l'exception toutefois de ceux de certains avant-prémâles de stade IV qui montrent la réalisation précoce d'un lobe, de type indifférencié : leurs carpopodites portent seulement la soie droite sub-distale et, le plus souvent, la frange de soies courtes (celle-ci pouvant faire défaut, non par différenciation, mais par retard de différenciation, aux P 7 de stade IV).

Tous les prémâles de la population étudiée, quel que soit leur stade, montrent une différenciation sexuelle de leurs périopodes postérieurs. FORSMAN signale pourtant, pour les populations suédoises de la forme *albifrons*, la possibilité exceptionnelle d'une manifestation tardive, postérieure à la puberté, de ces caractères.

*Prémâles de stade IV.* — Le lobe de P 6 est toujours présent, et d'autant plus marqué que le prémâle est plus grand. Il porte toujours, dans

sa partie proximale, la soie droite sub-distale et le plus souvent, à son bord distal, la frange de soies courtes ; il n'existe parfois, sur des lobes peu apparents, aucune soie en crochet (fig. 18), mais généralement, on observe, dès ce stade, 1, parfois 2, exceptionnellement 3 soies en crochet.

Les P 7, dont c'est la première manifestation sous une forme non embryonnaire, sont nettement plus courts que les P 6, et d'autant plus courts par rapport à P 6 que le prémâle est plus petit ; un élargissement

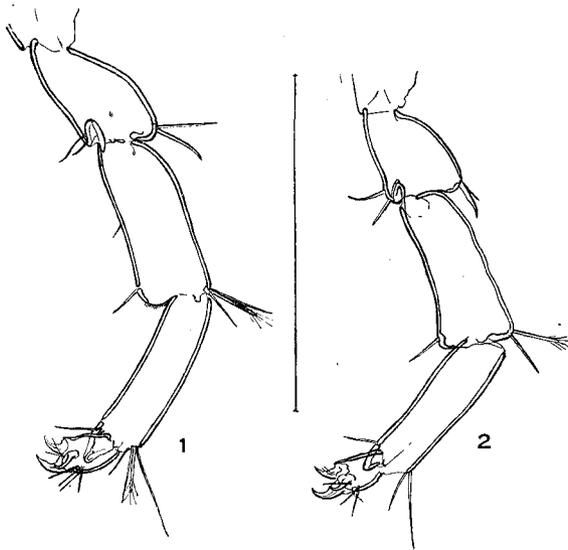


FIG. 18. — *J. m. albifrons*. Périopodes 6 (fig. 1) et 7 (fig. 2) d'un prémâle de stade IV.  
Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

distal du carpopodite, parfois à peine marqué, représente la première ébauche du lobe, toujours moins important que celui de P 6. Il existe au plus, sur ce lobe 7, 1 soie en crochet, qui fait généralement défaut.

*Prémâles de stade V.* — Les P 6 et P 7 ont à peu près même taille chez les prémâles de stade V (et de stade VI). Tous deux portent des lobes bien apparents. Le nombre des soies en crochet qui accompagnent la soie droite sub-distale varie de 2 à 5 pour le lobe 6, et de 1 à 2 pour le lobe 7.

*Étape de post-puberté = stades mâles.* — Après la mue de puberté, chaque prémâle devient un mâle, capable de se reproduire. Les mâles

les plus précoces, provenant de prémâles de stade IV, sont donc de stade V, mais l'état mâle peut se réaliser seulement aux stades VI ou, exceptionnellement, VII.

Au cours des mues post-pubérales, les mâles ne subissent plus de changements morphologiques importants jusqu'à leur mort.

Leur préopercule, quel que soit le type du préopercule des prémâles précédents, réalise la forme caractéristique de la super-espèce *J. m.* : les crochets latéraux sont apparus, ainsi que des soies latéro-distales ; le bord postérieur, sub-rectiligne, se raccorde à angle droit avec les bords latéraux, une pointe émoussée marquant le sommet de ces angles distaux.

Les caractères des périopodes sexuels ont été donnés plus haut.

*Développement des femelles (après le stade III).* — Les femelles ne subissent pas de changement morphologique notable au cours des stades IV, V, VI et VII. Les P 7, plus courts que les P 6 au stade IV, leur deviennent sub-égaux au stade V, pour les dépasser légèrement par la suite. Durant le stade VII, sans qu'on puisse définir morphologiquement une prépuberté, des chapelets d'œufs se chargent, dans les deux cordons ovariens, situés latéralement par rapport au tube digestif, d'un beau pigment vert au cours de leur grand accroissement. Après la mue suivante, la femelle est porteuse d'oostégites, limitant une chambre incubatrice ou marsupium où sont pondus les premiers œufs. Des états préparatoires à la ponte (oostégites absents), et des périodes d'incubation (ponte dans le marsupium), séparés les uns des autres par des mues, alternent ensuite régulièrement. En fonction de la présence d'oostégites, les ♀♀ incubantes sont relativement plus larges que les autres.

### 3. — ÉTUDE BIOMÉTRIQUE.

L'étude biométrique d'une population de la forme *albifrons*, issue de *Jaera* vivant à proximité du Laboratoire (voir p. 211), a porté sur la totalité de la croissance des animaux menant une vie libre, après leur sortie du marsupium maternel.

Elle nous permettra de préciser le meilleur mode de groupement des animaux, du point de vue d'une analyse de croissance relative et nous montrera que, pour les autres formes de *J. m.*, et dans les limites d'un travail suffisamment efficace, l'analyse restreinte aux mâles et

aux prémâles fournit les éléments les plus favorables à des comparaisons inter-spécifiques démonstratives, à l'intérieur du complexe *J. m.*.

L'exposé des résultats biométriques peut être subdivisé commodément en deux parties : la première sera consacrée à l'étude de la forme du corps et je lui ajouterai les données relatives au préopercule ; la seconde traitera de la croissance relative des péréiopodes. Ce plan conduit d'ailleurs, dans une large mesure, à examiner successivement la croissance des deux grandes catégories de variants sexuels des mâles.

#### FORME DU CORPS.

##### a) Croissance de $l_7$ en fonction de $L_{P_2}$ (fig. 20).

Je commencerai par définir les principales modalités de la croissance relative des segments du corps, en analysant avec un soin particulier l'exemple complexe de  $l_7$  considéré en fonction de  $L_{P_2}$ .  $L_{P_2}$ , pour les stades juvéniles, constitue une grandeur de référence beaucoup plus sûre que la taille.

643 animaux, appartenant à tous les stades précédemment définis<sup>1</sup>, ont été mesurés. Seuls les individus de sexe mâle ont été étudiés, à partir du stade de croissance où les deux sexes deviennent reconnaissables sans erreur possible. Le stade de chacun des individus impubères a été déterminé soit morphologiquement, soit par élevage, les jeunes *J. m.* étant prélevées au hasard parmi de nombreuses descendance. Les *J. m.* de stade III ont été séparées en individus de sexe indéterminable et en avant-prémâles, celles de stade IV en avant-prémâles et en prémâles. Cinq états juvéniles et deux états de prépuberté (prémâles de stade IV et de stade V) ont donc été reconnus. Seuls les stades postérieurs à la puberté (phase mâle) n'ont pas été précisés, et les mâles mesurés ont été sélectionnés en fonction de leur taille.

Une étude graphique sommaire semble montrer que deux droites d'allométrie successives suffisent à représenter toute la croissance, entre les jeunes de stade I et les plus gros mâles, l'abscisse du point anguleux où se coupent ces droites se trouvant au voisinage de 1,150. Selon ce schéma très simple et de type classique, la première droite, de pente 1,88,

1. Je ne tiendrai cependant pas compte, dans l'étude biométrique, des avant-prémâles de stade V, ni des prémâles de stade VI, exceptionnels pour la population considérée.

traduirait une allométrie fortement majorante de  $l_7$  par rapport à  $L_{P2}$ , au cours des étapes juvénile et de prépuberté, la seconde droite, de pente 1,08, correspondant à l'étape post-pubérale (phase mâle).

Une observation plus attentive du graphique représentatif de la croissance relative des grandeurs étudiées confirme pleinement l'interprétation précédente pour la phase mâle, mais démontre la nécessité d'une analyse plus poussée, pour les étapes antérieures à la puberté.

Les points représentatifs de la phase mâle ( $X$  variant de 1,075 à 1,70) se répartissent en effet régulièrement, en une distribution manifestement unique et linéaire ; ils se placent en quantité égale de part et d'autre de la meilleure droite, un équilibre pondéral se trouvant réalisé sur toute la longueur de celle-ci, et l'ajustement obtenu s'avérant très satisfaisant. Une relation d'allométrie simple (allométrie de croissance), dont les coefficients sont aisément calculables (Tableau I), représente donc au mieux la croissance relative de  $l_7$  en fonction de  $L_{P2}$ , pour l'ensemble des mâles.

La première droite, dont la pente apparaît curieusement élevée pour une allométrie de croissance, ne fournit au contraire qu'une représentation grossière des données expérimentales : des ensembles importants de points sont entièrement déjetés d'un côté de la droite, alternativement au-dessus ou au-dessous d'elle et l'équilibre pondéral moyen résulte de la compensation régulière de déséquilibres successifs. La solution simple initialement proposée, masquant une complexité que mettra en relief une analyse détaillée de la croissance, au cours des étapes juvénile et prépubérale, ne saurait donc être maintenue.

Les données morphologiques que nous a fait connaître l'étude descriptive de la croissance nous imposent un principe d'analyse. On ne saurait trop insister sur la signification fondamentale, souvent déformée, de la biométrie : la biométrie est une discipline biologique. Si les méthodes mathématiques qu'elle met en œuvre ont, en elles-mêmes, une valeur théorique pour le statisticien, elles ne constituent qu'un moyen d'étude pour le biométricien, à qui il appartient de les appliquer à bon escient aux exemples pratiques qu'il se propose d'analyser. En fait, la validité biologique des conclusions biométriques dépend essentiellement de la qualité biologique des prémices.

Dans le cas particulier que nous étudions, nous savons que les *J. m.* de stade I, par exemple, se distinguent morphologiquement de celles

de stade II, à taille égale, par le degré de développement de leur dernier segment thoracique. Cette simple observation nous conduit à penser que les deux premiers stades représentent, pour le caractère considéré, deux états d'équilibre, dont la biométrie, à partir de nombreuses mesures, démontrera ou infirmera objectivement l'existence réelle. L'analyse biométrique des étapes juvénile et prépubérale de la croissance des *J. m.* consiste donc à rechercher, à partir des résultats de l'étude descriptive, quels sont ces états d'équilibre, qui peuvent correspondre soit à des groupes de stades, soit à des stades, soit enfin à des états différents d'un stade donné. Chaque état d'équilibre peut alors être représenté, en toute rigueur, par une droite d'allométrie simple.

Avant de procéder à cette analyse, il importe de rappeler la curieuse dualité (voir note infrapaginale, p. 243) du développement des *J. m.* : suivant l'apparition plus ou moins précoce de la sexualité, la réalisation de l'état mâle résulte de l'une ou l'autre des successions d'états :

a) Stade I → stade II → avant-prémâle de stade III → prémâle de stade IV → mâle de stade V...

b) Stade I → stade II → stade III de sexe indéterminable → avant-prémâle de stade IV → prémâle de stade V → mâle de stade VI...

On voit, si on reporte graphiquement, avec des signes distincts, les données expérimentales relatives aux états reconnus par l'étude descriptive de la croissance, que les nuages figuratifs des états morphologiquement juvéniles (stades I, II, III de sexe indéterminable, III avant-prémâles, IV avant-prémales) sont fortement décalés les uns par rapport aux autres quant aux valeurs de Y, bien que les valeurs de X se recouvrent largement. X ( $L_{p_2}$ ) varie en effet de 0,550 à 0,825 pour le stade I, de 0,625 à 0,90 pour le stade II, de 0,750 à 1,025 pour le stade III de sexe indéterminable, de 0,750 à 1,050 pour les avant-prémâles de stade III, enfin de 0,975 à 1,100 pour les avant-prémâles de stade IV. A chaque dimension de  $L_{p_2}$  correspondent deux ou trois catégories d'animaux, que caractérisent des valeurs bien distinctes de  $l_7$ . Pour  $L_{p_2} = 0,8$  par exemple, la dimension de  $l_7$ , pour les grands stades I, est plus petite que celle des moyens stades II, elle-même plus petite que celle des petits stades III. Le contour des nuages figuratifs, ou des ellipses où ils sont inclus, témoigne ainsi, d'un stade à l'autre, de discontinuités indiscutables, les grands axes des ellipses représentatives s'écartant très notablement de la droite qu'on peut ajuster à leurs centres de gravité.

Les valeurs de X (variant de 1,025 à 1,20 pour les prémâles de stade IV et de 1,025 à 1,275 pour les prémâles de stade V) et de Y se chevauchant largement pour les deux états prépubères, et ces résultats étant peu distincts de ceux qui correspondent aux avant-prémâles de stade IV, on observe entre les abscisses 1,0 et 1,2 un nuage complexe, heureusement résolu, *a priori*, en ses trois composantes.

Il en résulte nécessairement qu'une étude de croissance relative n'a de sens que pour chacun des états juvéniles traité séparément (allométrie de taille), puisqu'il correspond visiblement, à chacun d'eux, un état d'équilibre défini. Malgré l'absence d'évidence graphique, il m'a semblé préférable, en première analyse, d'étudier séparément les nuages correspondants aux stades IV avant-prémâles, IV et V prémâles : il est certain qu'on se trouve, à l'intérieur de chacune de ces catégories, en présence d'un état d'équilibre ; l'analyse statistique nous montrera s'il est légitime ou non de séparer ces états.

On obtiendra donc la représentation la plus analytique de l'ensemble des résultats en ajustant au mieux une droite d'allométrie à chacun des sept nuages figuratifs. L'emploi de la droite de TEISSIER est légitime et préférable dans le cas présent et les valeurs des coefficients qui définissent les sept droites distinctes sont données dans le tableau I.

La seule valeur de  $\alpha$  dont l'estimation risque d'être entachée d'une erreur systématique est celle qui correspond aux individus de sexe indéterminable de stade III : s'il est impossible, à ce stade, de séparer morphologiquement, sauf dans les cas extrêmes, les individus manifestant des tendances mâle et femelle, il n'est pas exclu qu'un élargissement de la partie postérieure du corps puisse déjà se manifester sur  $l_7$  chez une partie des animaux, futurs mâles, qui n'offrent pas, pour autant, de caractères d'avant-prémâles. Il est donc vraisemblable que la valeur 1,388 donne de la constante d'équilibre de ce stade une appréciation trop élevée. De toute manière, aucune des constantes d'équilibre relatives à l'un quelconque des états impubères ou prépubères ne diffère significativement des autres, ni de celle de la droite ajustée à l'ensemble des mâles ( $\alpha = 1,076$ ). Ce résultat, apparemment surprenant, s'explique si on considère la série des constantes d'équilibre  $\alpha'$  des droites de régression de Y en X, sur lesquelles portent les comparaisons statistiques (Tableau I). A l'exception de la constante d'équilibre des avant-prémâles de stade III, toutes les valeurs de  $\alpha$  et, à plus forte raison de  $\alpha'$ , diffèrent

au contraire significativement de la pente 1,88 de la droite unique ajustée à l'ensemble des points (pour les stades antérieurs à la puberté).

Il est statistiquement légitime d'ajuster à l'ensemble des résultats expérimentaux (phases juvénile, prépubère et post-pubère) une série de droites parallèles, passant chacune par le centre de gravité d'un nuage figuratif. La pente commune de cette meilleure série de droites parallèles est  $1,132 \pm 0,019$ .

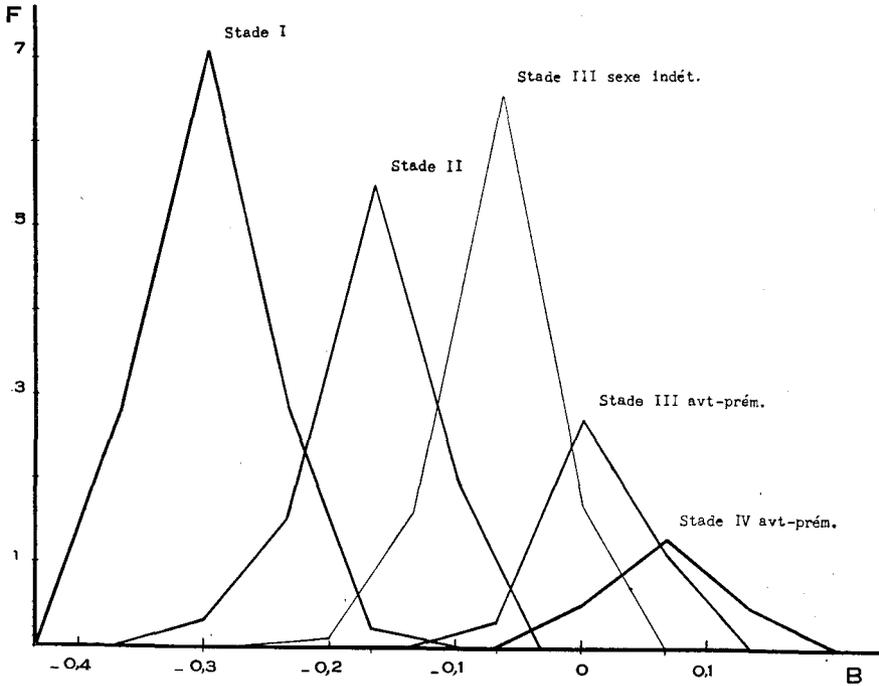


FIG. 19. — Fréquences des valeurs de B pour les stades I, II, III de sexe indéterminable, III avant-prémâle, IV avant-prémâle de *J. m. albifrons*. Les chiffres portés en ordonnée correspondent à autant de dizaines d'individus.

La réalité des discontinuités qui séparent les premières droites est démontrée par le graphique 19, où sont portées, pour chaque état, les fréquences des valeurs de B ( $B = Y - 1,132 X$ ), suivant la méthode proposée par TEISSIER pour la comparaison des mâles faibles et forts chez *Macropodia rostrata*.

La méthode de REEVE confirme ces résultats, en montrant que les différences de position sont statistiquement certaines entre les droites représentatives des stades successifs, pris deux à deux : I et II, II et III de sexe indéterminable, II et III avant-prémâles, III de sexe indé-

minable et IV avant-prémâles, III avant-prémâles et IV prémâles. Les droites représentatives des prémâles IV et V ne différant ni par leur pente ni par leur position, l'ensemble des prémâles peut être traité comme une distribution unique<sup>1</sup>, dont la droite représentative a pour coefficient :

$$\alpha = 1,30 \pm 0,068 \quad \text{ou} \quad \alpha' = 1,076$$

Il n'existe aucune évidence statistique d'une différence de pente entre cette droite des prémâles et celles des avant-prémâles ou des mâles, mais des différences de position, seulement probables entre la droite des prémâles et celle des avant-prémâles IV, prennent une valeur significative entre la droite des prémâles et celle des mâles.

Il est enfin possible d'estimer l'importance des discontinuités, en calculant, pour la pente 1,132, les différences entre les indices origine des droites successives (Tableau II).

Le tableau II montre que les discontinuités vont s'atténuant régulièrement pour chacune des deux modalités du développement (à une exception près, dans chaque cas, qui sera expliquée ultérieurement), au cours de la croissance, pour s'annuler, ou, tout au moins, devenir inappréciables, à partir de la puberté.

Une interprétation biologique satisfaisante rend compte des observations précédentes. Pour des animaux de même stade, donc de même âge physiologique, il existe une relation d'allométrie simple entre la taille de  $l_7$  et de  $L_p 2$ . Mais, au cours de l'inter-mue qui précède le passage des *Jaera* de stade I au stade II par exemple, se prépare un accroissement considérable, relativement à celui de  $L_p 2$ , de la largeur du 7<sup>e</sup> segment thoracique. Cet accroissement brutal, qui ne pourra évidemment se réaliser qu'au moment de la mue, détermine la discontinuité qui sépare les stades I des stades II : les  $l_7$  d'animaux ayant même dimension de l'organe de référence, mais d'âge physiologique I ou II, appartiendront à deux états d'équilibre très distincts. Les discontinuités résultent du potentiel d'organogenèse relativement très élevé du dernier segment thoracique par rapport à celui du deuxième périopode, le terme de potentiel d'organogenèse désignant ici une capacité plus ou moins élevée de multiplication cellulaire ou d'accroissement du volume cellulaire dont

1. Bien que les coefficients des droites correspondant aux avant-prémâles de stade IV et aux prémâles de stade IV paraissent plus voisins que ceux des deux catégories de prémâles, il est biologiquement plus satisfaisant de grouper les prémâles : ceux-ci correspondent à un même état physiologique, pour les deux modalités possibles de développement.

dépend la formation progressive d'un organe, au cours du développement, à partir d'une ébauche embryonnaire. Au cours des stades successifs, la différence des potentiels d'organogenèse de  $l_7$  et  $L_{p_2}$  diminue progressivement, ce qui explique l'ampleur décroissante des discontinuités, pour devenir constante et faible lorsque l'animal parvient, après sa mue de puberté, à un état d'équilibre où les croissances des deux organes mesurés sont unies par une relation simple.

Bien que le schéma biométrique précédent soit entièrement valable d'un point de vue statistique, nous allons être amené à le modifier sensiblement, tout en restant dans le cadre imposé par la signification des résultats expérimentaux, en cherchant à approfondir un peu la notion de *potentiels d'organogenèse relatifs*. Le potentiel d'organogenèse très élevé du dernier segment thoracique, par rapport à celui de  $L_{p_2}$ , apparaît en effet comme la résultante de deux actions morphogénétiques qui se succèdent, et se relaient en quelque sorte dans le temps, au cours de la croissance des *J. m.* La première tient à l'état encore très embryonnaire du dernier segment thoracique des Isopodes de stade I : on conçoit donc que le potentiel d'organogenèse embryonnaire de  $l_7$ , organe postérieur de l'animal, soit très élevé par rapport à celui du 2<sup>e</sup> périopode, qui participe de la différenciation ontogénétique avancée de la région antérieure du corps. La seconde action se manifeste par l'élargissement postérieur du corps, variant sexuel des mâles : l'intervention initiale de ce potentiel d'organogenèse sexuel, sans action sur  $L_{p_2}$ , organe antérieur, s'affirme, dans l'une ou l'autre des deux modalités habituelles de développement, soit dès le stade III (passage du stade II au stade III avant-prémâle), soit au stade IV (passage du stade III de sexe indéterminable au stade IV avant-prémâle) et explique l'irrégularité qui s'observe, dans les deux cas, dans la décroissance progressive des discontinuités au cours des stades successifs. Il est très vraisemblable que le potentiel d'organogenèse sexuel, responsable en partie des discontinuités, détermine en outre une allométrie différente de celles des stades I, II, probablement III de sexe indéterminable, à l'intérieur de chacun des états : III avant prémâles, IV avant-prémâles, IV prémâles, V prémâles. La meilleure série de droites parallèles représentatives de ces quatre états de réalisation sexuelle a pour pente commune  $\alpha = 1,387 \pm 0,066$ . Ce coefficient ne diffère pas de façon significative de celui de la droite des mâles ou de ceux des trois premiers stades sexuellement indiffé-

renciés. Mais il serait déraisonnable de négliger l'évidence graphique, que confirment les coefficients de TEISSIER : la pente 1,387 est manifestement plus voisine de celles des quatre droites ajustées individuellement aux quatre états considérés que la pente 1,132 commune aux droites parallèles ajustées à la totalité des étapes de croissance. Des faits analogues, montrant entre les prémâles et les mâles des différences de pente (chiffrées par  $\alpha$ ) notables, pour les autres segments postérieurs  $l_6$  et  $l_{pléo}$ , apportent un complément de preuve, que j'estime démonstratif, à l'existence d'une différence des constantes d'équilibre entre les états de réalisation sexuelle et les états antérieurs ou postérieurs à celle-ci.

Un dernier point, assez délicat, reste alors à préciser. La discontinuité observée entre les stades II et les avant-prémâles de stade III est trop marquée pour être mise en doute ; mais, si on admet les différences de pente entre les droites des prémâles et des mâles, on peut se demander s'il existe effectivement, entre ces droites, une véritable discontinuité, ou si elles ne se raccordent pas entre elles par un simple point anguleux. Un nombre peu élevé de mâles, plus petits que certains prémâles de stade V, ont été obtenus ; leurs  $l_7$  s'alignent beaucoup mieux sur la droite des mâles<sup>1</sup> que sur celle des prémâles, puisqu'ils se situent tous d'un même côté et à des distances assez fortes de cette dernière droite. Il est donc préférable de supposer qu'une dernière discontinuité, de faible amplitude, se produit lors de la mue de puberté, ce qui, d'un point de vue pratique, conduit à traiter séparément, pour le calcul des coefficients d'allométrie, les mâles d'une part et les prémâles de l'autre, indépendamment de leur taille. Cette solution est d'ailleurs sans grande conséquence pratique, étant donné le petit nombre de mesures qu'elle met en cause, mais elle apparaît plus satisfaisante au point de vue biologique : rappelons simplement, par exemple, l'hiatus morphologique qui sépare toujours les préopercules des prémâles de ceux des mâles et qui témoigne d'un dernier sursaut de croissance avant l'établissement d'un équilibre organique qui se maintiendra jusqu'à la mort.

En définitive, la représentation biométrique la plus satisfaisante de la croissance de  $l_7$  en fonction de  $L_{p_2}$  comprend (fig. 20) :

— 3 droites de pente commune 1,13 que séparent de fortes discon-

1. La pente de la droite ajustée graphiquement à ces petits mâles est 1,12 et ne diffère sûrement pas de la pente de la droite ajustée aux autres mâles.

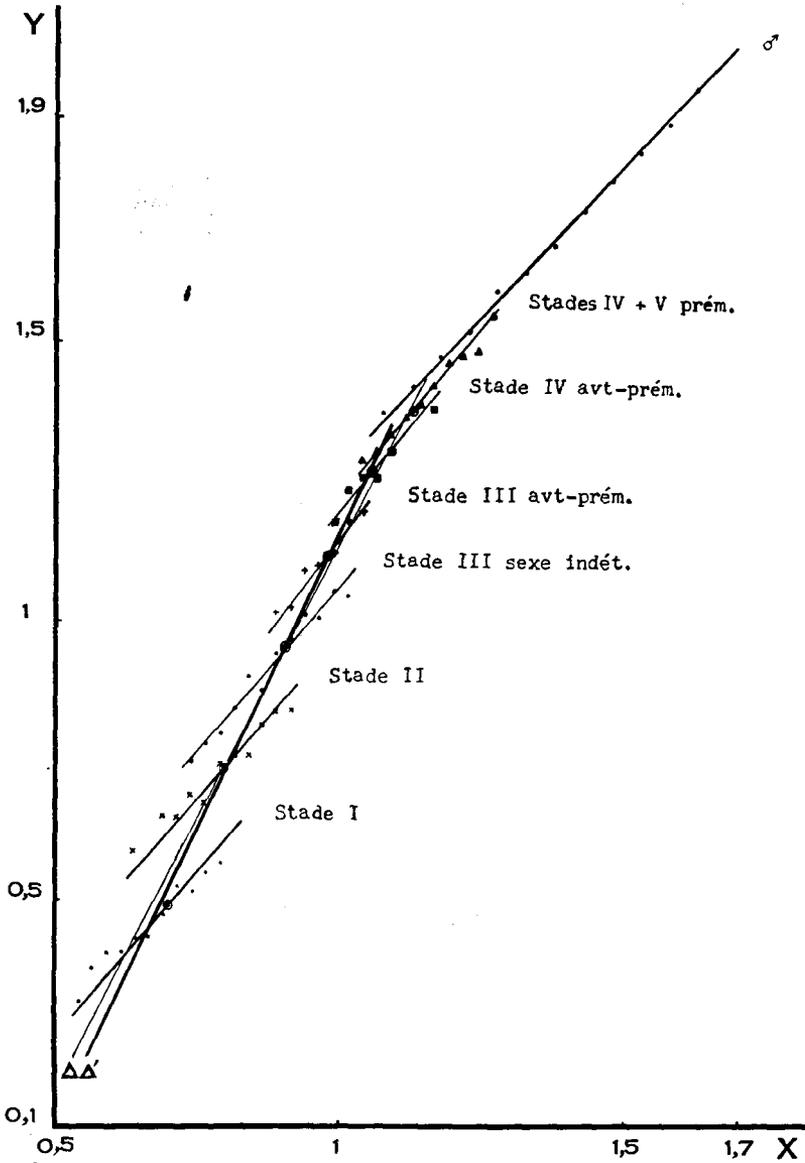


FIG. 20. — *J. m. albigrons*. Croissance relative de la largeur du dernier segment thoracique ( $l_7$ ) en fonction de la largeur du carpopodite du deuxième périopode ( $L_{p2}$ ), au cours des étapes juvénile, de prépuberté et de la série des stades mâles.

tinuités, et qui représentent la croissance avant l'apparition de la sexualité ;

— 3 droites (la dernière correspond à l'ensemble des prémâles) de pente commune 1,39, qui correspondent à l'étape de réalisation de la sexualité ;

— 1 droite d'allométrie de croissance, de pente 1,076, qui traduit enfin l'état d'équilibre atteint après la puberté.

Il nous faut pourtant revenir, parce que nous possédons maintenant tous les éléments nécessaires à sa compréhension, sur la droite  $\Delta$ , de pente 1,88, qu'on peut ajuster à l'ensemble des états juvéniles et pré-pubères, ou plutôt sur une droite  $\Delta'$ , représentant les seuls états juvéniles, construite comme la précédente, mais permettant un ajustement meilleur, parce que les centres de gravité des cinq nuages figuratifs correspondant aux cinq états juvéniles s'alignent mieux que ceux des sept nuages correspondant aux états juvéniles et prépubères.

Cette droite  $\Delta'$  n'est évidemment, en aucune façon, homologue d'une droite d'allométrie, mais elle fournit une image plus expressive, parce que plus synthétique, de la croissance juvénile que les cinq droites d'allométrie réelle. Sa pente correspond en effet à la moyenne des pentes des courbes individuelles de croissance. La droite  $\Delta'$  peut être nommée *droite de croissance discontinue*, ou mieux *droite d'allométrie fictive*, puisqu'elle simule une allométrie simple, et dissimule les phénomènes réels de croissance relative. Sa pente  $\beta$  (*taux fictif d'allométrie*), calculable par la méthode des moindres carrés, et un *coefficient origine* suffisent à la définir.

Pour  $l_7$  étudié en fonction de  $L_{P_2}$ , le taux fictif d'allométrie  $\beta = 2,03_8 \pm 0,03_2$  est très voisin de la pente de la droite ajustée graphiquement aux centres de gravité des cinq nuages considérés. Le coefficient de linéarité est élevé ( $r = 0,952$ ), mais témoigne seulement d'un équilibre pondéral moyen (voir p. 244).

Il est évident que la pente de la droite  $\Delta'$  serait d'autant plus forte que les discontinuités seraient plus importantes<sup>1</sup> ; elle fournit donc une estimation moyenne, pour la période de croissance considérée, de la différence des potentiels d'organogenèse des deux organes dont on compare la croissance. Nous allons montrer l'intérêt de cette interprétation

1. La droite d'allométrie fictive devient une droite d'allométrie véritable lorsque les discontinuités s'annulent.

en étudiant la croissance juvénile des autres segments du corps en fonction de  $L_{p.2}$ .

b) *Croissance des autres segments du corps.*

*Étape juvénile.* — La croissance de la largeur de chacun des autres segments du corps en fonction de  $L_{p.2}$  n'a été étudiée, pour les états juvéniles, que sur 123 individus. Ces mesures, trop peu nombreuses pour autoriser une analyse statistique intéressante, suffisent cependant à la mise en évidence graphique, pour les derniers segments thoraciques (à partir de  $l_3$ ) et le pléotelson, de discontinuités analogues à celles que nous avons rencontrées dans l'étude de  $l_7$ , discontinuités d'autant plus importantes que le segment est plus éloigné de la région antérieure du corps. Pour la tête et les deux premiers segments thoraciques, les discontinuités sont ou bien inexistantes ou fort peu apparentes.

Lorsqu'on ajuste, pour une grandeur donnée, une droite à l'ensemble des points expérimentaux, on se trouve donc en présence, pour  $l_{\text{tête}}$  et très probablement pour  $l_1$  et  $l_2$ , de véritables allométries de croissance et, pour les mesures postérieures, de droites d'allométrie fictive dont la pente, croissant suivant un gradient régulier, traduit l'existence de discontinuités d'autant plus importantes, entre stades juvéniles homologues, que le segment considéré appartient à une région plus postérieure de l'animal (Tableau III).

Ces résultats s'interprètent au mieux suivant le modèle biologique proposé précédemment.

La tête et les deux premiers segments thoraciques auraient ainsi atteint, dès le stade I, un état de différenciation complète ou tout au moins très avancée, donc un état d'équilibre organogénétique.

Les pentes croissantes de  $l_1$  à  $l_5$  traduisent des différences de potentiels d'organogenèse embryonnaire de plus en plus élevées pour les segments considérés dans le sens antéro-postérieur, par rapport à celui de  $L_{p.2}$ .

Au potentiel précédent, dont l'action est déjà très grande en raison de leur situation très postérieure, s'ajoutent, pour  $l_6$ ,  $l_7$  et  $l_{\text{pléo}}$ , des facteurs organogénétiques sexuels qui sont susceptibles, chez les avant-prémâles, d'augmenter certaines discontinuités et, par là, le taux fictif d'allométrie. Le gradient observé permet donc de chiffrer le reliquat de croissance qui permettra à l'animal de compléter la différenciation antéro-postérieure qu'a subie l'embryon au cours de sa vie intra-marsu-

piale et, pour  $l_6$ ,  $l_7$  et  $l_{pléo}$ , de réaliser sa forme en fonction des facteurs sexuels qu'il possède dans son génome. Il apparaît ainsi possible, sur cet exemple, de calculer, avec une bonne approximation, le degré d'organogenèse atteint par un organe pour une étape donnée, et de chiffrer par différence le gradient antéro-postérieur de différenciation embryonnaire.

La longueur du corps  $L$  semble montrer une allométrie majorante par rapport à  $L_p 2$ , mais l'étude graphique révèle entre les stades successifs des discontinuités assez marquées, qui traduisent un allongement dans le sens antéro-postérieur de certains segments du corps, corrélatif de leur élargissement brusque.

*Prémâles et mâles.* — Les points figuratifs correspondant aux prémâles s'alignent, sans qu'un point anguleux ou une discontinuité soit décelable, sur la droite des mâles, pour  $L$ ,  $l_{tête}$ , et  $l_1$  à  $l_5$ . Il est donc légitime, pour ces grandeurs, d'adopter, pour coefficients d'allométrie des prémâles, ceux qui sont définis, avec une précision beaucoup plus grande, sur l'ensemble des prémâles et des mâles.

Au contraire, pour les deux derniers segments thoraciques et le pléotelson, les droites d'allométrie des prémâles et des mâles ont des pentes sensiblement différentes (tout au moins pour les droites ajustées graphiquement ou calculées d'après le coefficient de TEISSIER) et il est indispensable de séparer, pour les calculs, les deux étapes de la croissance. Le tableau IV donne les valeurs des coefficients d'allométrie des diverses mesures du corps et du préopercule, étudiées en fonction de  $L_p 2$ . Il m'a paru inutile de donner graphiquement, pour chaque grandeur, la courbe représentative de sa croissance : ces courbes, très simples, peuvent être aisément tracées à partir des paramètres du tableau IV et des valeurs de  $X$  qui ont été données plus haut pour les différentes étapes de la croissance.

Un gradient de croissance, très différent de celui des prémâles, subsiste chez les mâles (fig. 21). Il traduit, pour l'état d'équilibre organique atteint à cette étape de la croissance, les divers niveaux des différences de potentiels d'organogenèse de chacun des segments du corps, d'une part, de la grandeur de référence, d'autre part. La validité statistique de ce gradient est démontrée par le tableau V. On remarquera que les différences les plus significatives, entre les valeurs de  $\alpha'$  pour les segments successifs du corps, s'observent dans la région antérieure. Il est au contraire nécessaire de comparer les  $\alpha'$  de  $l_6$  et de  $l_{pléo}$  pour mettre en évidence

une différence probablement significative dans la région postérieure du corps, les constantes d'équilibre de  $l_6$ ,  $l_7$  et  $l_{pléo}$ , tout en manifestant une réduction régulière, étant très voisines.

Il est évident, d'après ce qui précède, que les comparaisons entre les espèces voisines de *J. m.* ne pourraient être faites, pour l'étape juvénile, qu'à partir d'un nombre très élevé de mesures. Les prémâles offrent les

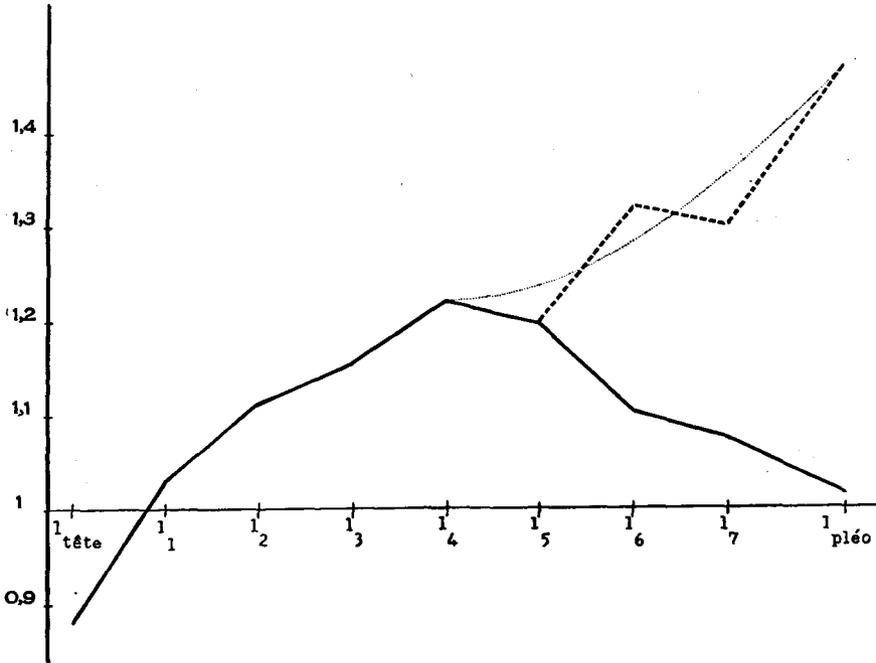


FIG. 21. — *J. m. albifrons*. Gradient de croissance chez les mâles et les prémâles. En trait plein, gradient des mâles. Le gradient des prémâles, semblable à celui des mâles jusqu'à  $l_5$ , s'en écarte pour  $l_6$ ,  $l_7$  et  $l_{pléo}$  (trait interrompu). En pointillé, allure probable du gradient des prémâles, dans la région postérieure du corps, indépendamment de l'approximation expérimentale.

mêmes difficultés lorsqu'ils doivent être traités séparément (tel est le cas pour les grandeurs  $l_6$ ,  $l_7$ ,  $l_{pléo}$ ,  $L_{préo}$ ) mais ils apportent un complément d'information qui, dans la plupart des cas, peut s'ajouter utilement aux résultats de la phase mâle. Les mesures utiles pour la comparaison biométrique des formes de *J. m.* ont été, pour ces raisons, limitées aux mâles et aux prémâles ; ces derniers offrent d'ailleurs, pour les formes *albifrons* et *seyi*, un intérêt particulier, en tant que période principale de réalisation des caractères sexuels secondaires des péréiopodes postérieurs. Elles seront considérées, à présent, en fonction de L, préférable à  $L_{p_2}$  pour les stades de taille assez grande. On trouvera, dans le

tableau VI, les seuls résultats utiles pour les comparaisons inter-spécifiques, relatifs aux mesures du corps et du préopercule, pour l'ensemble des mâles et des prémâles ( $l_{\text{tête}}$  à  $l_5$ ) ou pour les mâles seuls ( $l_6$  à  $l_{\text{pléo}}$  et mesures du préopercule) de la population étudiée, en fonction de cette nouvelle grandeur de référence<sup>1</sup>. Les valeurs de  $L$  s'échelonnent de 1,45 à 2,10 pour l'étape juvénile, de 2,05 à 2,30 pour les prémâles, et de 2,10 à 2,85 pour les mâles.

#### CROISSANCE DES PÉRIÉOPODES (Tableau VII).

Les courbes de croissance des périéopodes 1 et 6 (longueur des carpopodites de  $P_1$  et de  $P_6$  en fonction de  $L_{P_2}$ ) ne révèlent, au cours des stades juvéniles, aucune discontinuité. L'étude graphique du nuage représentatif d'un ensemble de mesures (phases juvénile, prémâle et mâle) montre qu'il est nécessaire et suffisant d'ajuster aux résultats expérimentaux deux droites d'allométrie successives. L'abscisse du point anguleux où se coupent ces deux droites est manifestement comprise à l'intérieur de l'intervalle logarithmique des valeurs de  $X$  : 1,050 et 1,150, mais il est impossible de préciser davantage la dimension de l'organe de référence à partir de laquelle se produit le changement d'allométrie. Cette zone d'incertitude correspond aux valeurs de  $L_{P_2}$  communes aux grands stades juvéniles et aux petits prémâles. Mais les points correspondant à ces deux catégories d'animaux s'alignent bien avec ceux des stades juvéniles plus petits pour la première et avec ceux qui représentent les prémâles et les mâles plus grands, pour la seconde.

Les coefficients des deux droites d'allométrie ont donc été calculés en traitant séparément les stades juvéniles et l'ensemble constitué par les mâles et les prémâles. Cette solution est biologiquement satisfaisante, la modification d'allométrie traduisant un changement d'état physiologique, ici consécutif à la mue de pré-puberté.

$L_{P_1}$ , pratiquement isométrique par rapport à  $L_{P_2}$ , au cours des stades juvéniles, devient minorante à la pré-puberté. L'étude de  $L_{P_6}$  en fonction de  $L_{P_2}$  n'offre pas davantage de difficulté ni, en soi, d'intérêt : un point anguleux se retrouve à la même abscisse que pour la courbe précédente (fig. 22).

1. Une des mesures de taille étant certainement erronée, soit qu'elle résulte d'une erreur de lecture ou de transcription de lecture, le nombre d'animaux utilisés en fonction de  $L$  est moins élevé d'une unité que celui qui figure dans le tableau établi en fonction de  $L_{P_2}$ .

$L_{p7}$  ne peut être mesuré qu'à partir du stade IV, les articles des pattes embryonnaires des stades III étant mal définis. Une discontinuité très hautement significative sépare les droites d'allométrie correspondant aux stades IV d'une part, aux stades V et aux stades ultérieurs d'autre part (fig. 23). Il n'existe aucune évidence d'une différence de pente entre

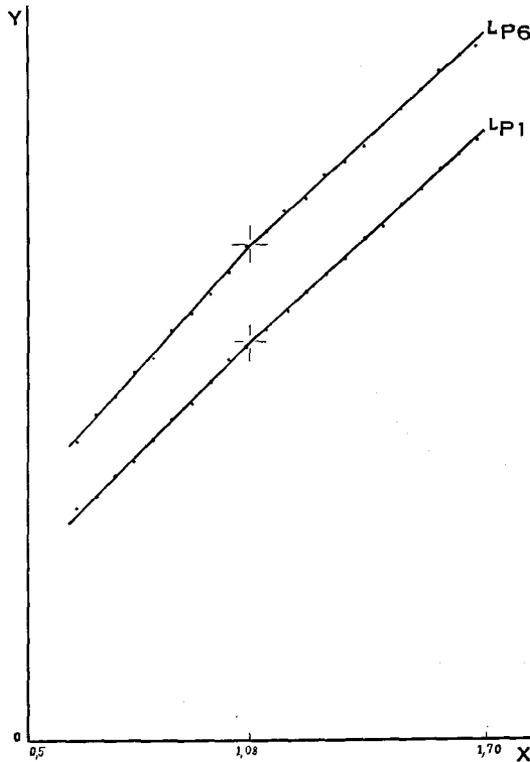


FIG. 22. — *J. m. albifrons*. Croissance relative de  $L_{p1}$  et de  $L_{p6}$  en fonction de  $L_{p2}$ , au cours des étapes juvénile et de prépuberté, et de la série des stades mâles.

les deux droites d'allométrie correspondantes, et le coefficient de corrélation très faible de  $L_{p7}$  en fonction de  $L_{p2}$  montre la variabilité individuelle considérable qui, suivant les individus, conduit à des périopodes 7 très inégalement développés lorsqu'ils apparaissent pour la première fois sous une forme à peu près normale.

La discontinuité qui sépare les droites représentatives des stades IV et des stades V est en tout cas suffisamment importante pour qu'il soit possible, les nuages figuratifs étant tracés, de déterminer graphiquement le stade inconnu (IV ou V) d'un prémâle non suivi en élevage.

Les constantes d'équilibre de  $L_{P_6}$  et de  $L_{P_7}$  en fonction de  $L_{P_2}$  sont assez voisines, et ne diffèrent pas de façon significative. Il est cependant très vraisemblable que la croissance de  $L_{P_7}$  est légèrement majorante par rapport à celle de  $L_{P_6}$ , car des différences, également non significatives, mais de même sens, se retrouvent pour l'espèce voisine *syei*.

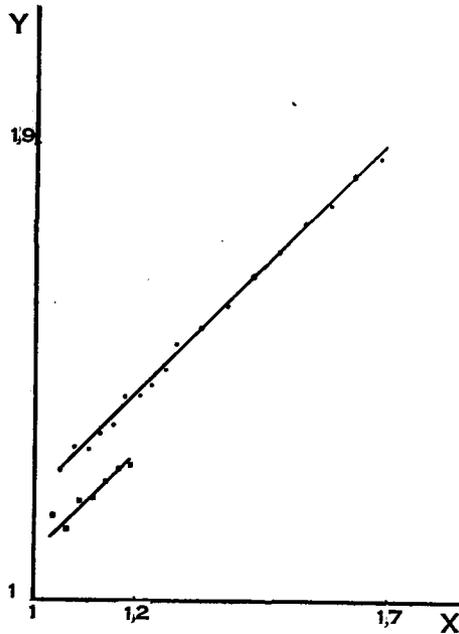


FIG. 23. — *J. m. albifrons*. Croissance relative de  $L_{P_7}$  en fonction de  $L_{P_2}$ , à partir du stade IV.

La recherche des allométries de  $l_{P_6}$  et  $l_{P_7}$  en fonction respectivement de  $L_{P_6}$  et  $L_{P_7}$ , relatives aux variants caractéristiques de la forme *albifrons*, offre un intérêt particulier.

Les mesures de largeurs des carpopodites ayant été prises, pour toutes les formes de *Jaera marina*, distalement par rapport à la soie droite subdistale, la grandeur homologue, chez les mâles de la forme *albifrons*, doit être estimée entre un point externe, situé juste au-dessus du groupe de soies distales externes et la tangente à la partie la plus proéminente du lobe (fig. 24). Deux mesures complémentaires,  $L'_{P_6}$  et  $L'_{P_7}$ , ont été faites.

Pour  $l_{P_6}$  en fonction de  $L_{P_6}$ , une difficulté se présente qui, tient à l'apparition précoce, chez certains avant-prémâles de stade IV, d'un lobe toujours peu développé, mais indiscutable, tandis que d'autres

avant-prémâles du même stade conservent des pattes d'aspect juvénile, sans que la manifestation précoce du variant sexuel soit en corrélation étroite avec la taille des individus. Pour cette raison, j'ai étudié séparément la croissance des animaux juvéniles dépourvus de lobe, les prémâles chez lesquels un lobe existe toujours dans la population envisagée,

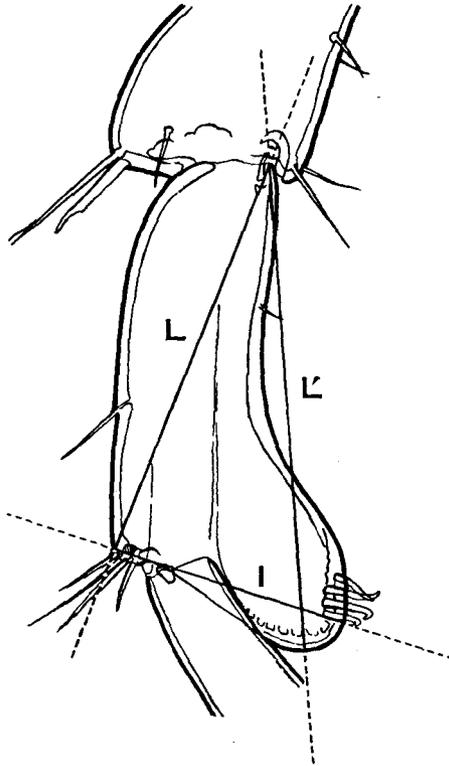


FIG. 24. — *J. m. albifrons*. Mesures effectuées sur les péréiopodes postérieurs.

enfin les mâles, faisant abstraction des avant-prémâles de stade IV qui montrent une première trace de lobe.

Minorante pour les pattes d'aspect juvénile (marge de  $L_{P_6}$  : 0,7 — 1,35), l'allométrie devient considérable pendant cette étape (marge de  $L_{P_6}$  : 1,25 — 1,525), les prémâles de stades IV et V pouvant être groupés en une répartition unique. Une discontinuité existe probablement entre ces deux premières droites d'allométrie, que relie une zone d'incertitude tenant à l'apparition plus ou moins précoce des caractères sexuels secondaires des péréiopodes chez certains avant-prémâles de stade IV. Tous

les points correspondant aux mâles (marge de  $L_{p\ 6}$  : 1,30 — 1,90) s'alignent sur une troisième droite, légèrement majorante, qu'une petite discontinuité sépare de la précédente (fig. 25).

L'allométrie majorante de  $L'_{p\ 6}$  par rapport à  $L_{p\ 6}$  chiffre l'expansion distale du lobe au cours de la phase mâle.

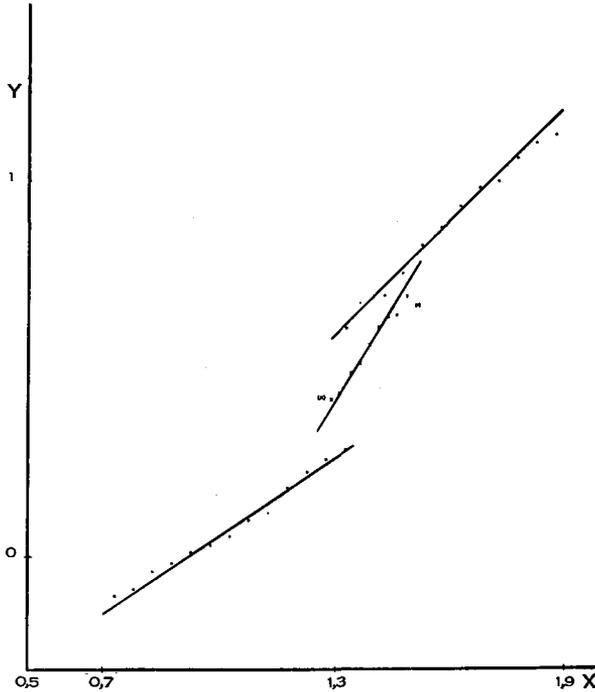


FIG. 25. — *J. m. albifrons*. Croissance relative de  $l_{p\ 6}$  en fonction de  $L_{p\ 6}$ , au cours des étapes juvénile et de prépuberté et de la série des stades mâles.

Les constantes d'équilibre de  $l_{p\ 7}$  en fonction de  $L_{p\ 7}$  ne diffèrent pas significativement entre les deux catégories de prémâles, la discontinuité qu'on observe entre les deux droites d'allométrie, pour les prémâles de stade IV et de stade V, résultant de celle qui existe entre les deux courbes correspondant, pour ces mêmes stades, à  $L_{p\ 7}$  étudiée par rapport à  $L_{p\ 2}$  (fig. 26). L'ensemble des mâles, couvrant une marge de  $L_{p\ 7}$  entre 1,25 et 1,95, s'aligne sur une droite dont la pente indique une allométrie légèrement majorante.

La croissance de  $L'_{p\ 7}$  par rapport à  $L_{p\ 7}$ , majorante, montre l'expansion distale du lobe chez les mâles.

Les coefficients d'allométrie pré-pubérale ne diffèrent pas significativement l'un de l'autre, pour les largeurs des deux derniers périopodes considérés en fonction de leur longueur ; leurs valeurs, très élevées, montrent que la phase de prépuberté constitue, pour les périopodes, une période de sensibilité maximum aux influences sexuelles.

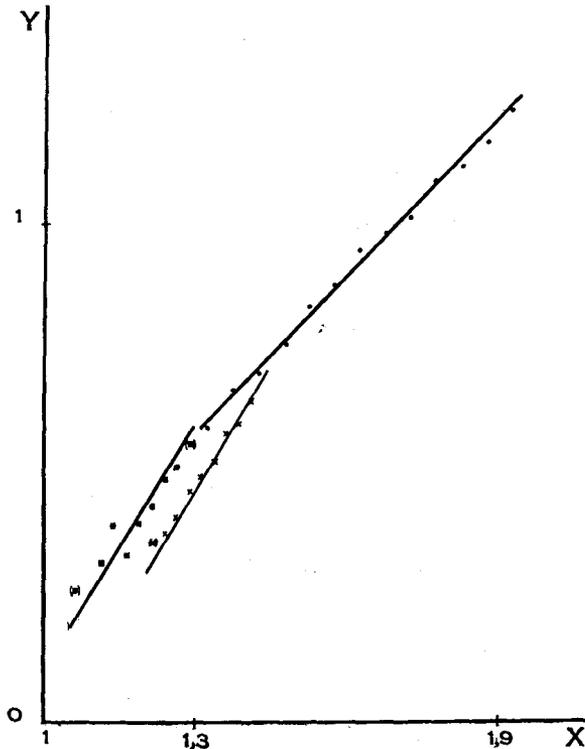


FIG. 26. — *J. m. albifrons*. Croissance relative de  $l_p7$ , en fonction de  $L_p7$ , chez les prémales et les mâles. Le point moyen de chaque classe a été indiqué par un carré pour les prémales de stade IV, par une croix pour les prémales de stade V, par un point rond pour les mâles.

#### 4. — PRÉFÉRENCES ÉCOLOGIQUES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Les populations de *J. m. albifrons* se rencontrent, sur nos côtes de la Manche et de l'Océan, dans la partie supérieure de la zone intercotidale, au niveau des hautes mers de morte-eau. Elles sont fréquemment associées à des populations de *Sphaeroma serratum* (FABRICIUS).

A marée basse, les animaux se protègent contre la dessiccation et la lumière en se rassemblant à la face inférieure de blocs rocheux ou de

galets. On ne les trouve qu'exceptionnellement sur les entéromorphes que portent ces pierres.

Certaines populations, comme celles des grèves de Roscoff, vivent en des endroits abrités, mais la forme *albifrons* prospère cependant dans des faciès plus battus des côtes bretonnes. FORSMAN signale d'ailleurs que, sur les côtes suédoises, ces *Jaera* préfèrent les rivages exposés au choc des vagues, et résistent au ressac.

Dans la nature, la forme *albifrons* ne semble pas s'établir dans des milieux euryhalins. Mais des individus isolés peuvent se rencontrer dans de telles conditions : on peut trouver, par exemple, quelques *J. m. albifrons* sur la pile centrale du Pont de la Penzé, près de Roscoff.

La répartition géographique de cette espèce, établie par FORSMAN, est vaste. En dehors de France, la forme *albifrons* est connue des côtes anglaises, suédoises, norvégiennes, russes (Kandalaksa), des côtes occidentales du Groenland et des côtes orientales de l'Amérique du Nord (Frenchmans Bay et Fundy Bay).

### C. — *Jaera marina syei*.

Forme baltique de *Jaera albifrons albifrons*. FORSMAN, 1949.  
*Jaera marina* var. *syei* BOCQUET, 1950.

Origine de la population étudiée : Kiel.

#### 1. — CARACTÈRES QUALITATIFS.

*Mâles*. — Les variants sexuels qui s'observent, chez les mâles de l'espèce *syei*, sur les deux paires postérieures de péréiopodes, ont été décrits et figurés par SYE dès 1887, puis par KESSELYÁK en 1938, pour des *Jaera* des côtes allemandes, mais considérés par ces auteurs comme caractéristiques de l'espèce *J. m.* tout entière. Ils rappellent ceux des mâles *albifrons* : la partie distale interne des carpopodites des P 6 et des P 7 est élargie en un lobe proéminent, tandis que les autres articles de ces péréiopodes ne manifestent aucune différenciation spéciale. Cette analogie des caractères sexuels des *J. m. syei* et *albifrons* explique que FORSMAN, tout en signalant succinctement une des particularités des lobes chez les exemplaires de certaines populations baltiques, n'ait pas cru devoir les séparer des *albifrons* typiques. Ils en diffèrent pourtant suffisamment, par certains détails constants de forme et d'ornementation

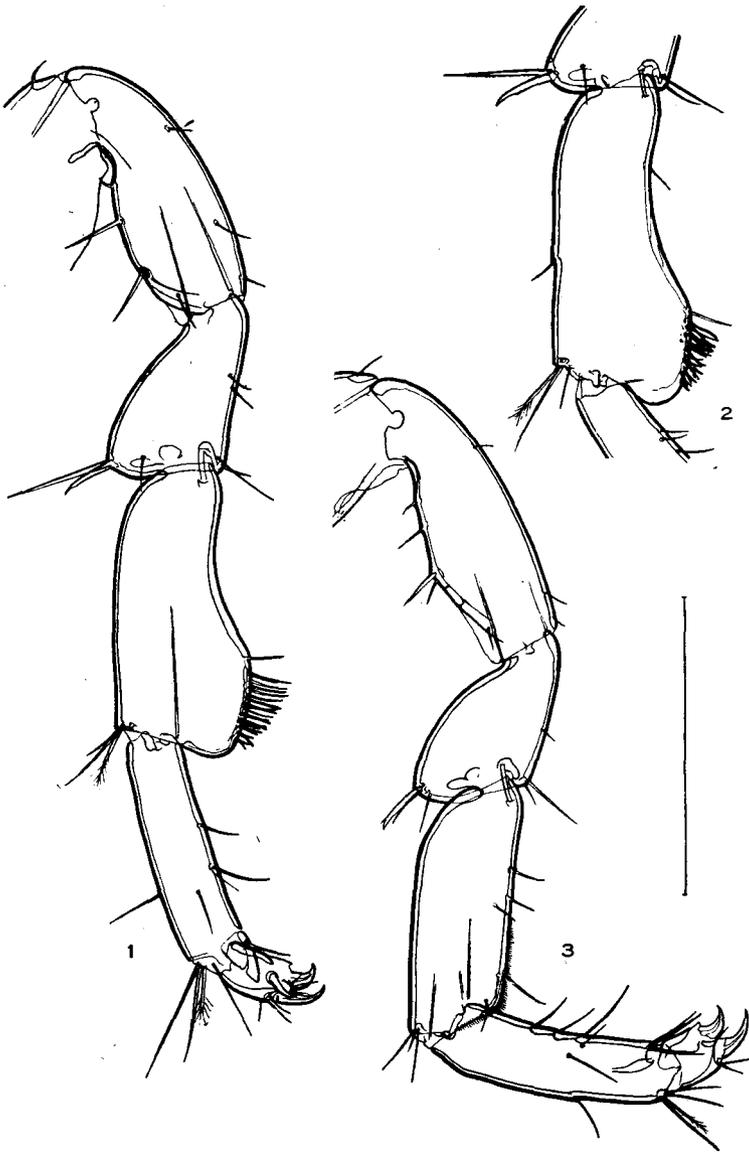


FIG. 27. — *J. m. syei*. Péréiopodes 6 (fig. 1), 7 (fig. 2) et 1 (fig. 3) d'un mâle de taille moyenne. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

des lobes, par la garniture de soies de la zone marginale du corps, et par l'ensemble de leurs caractères quantitatifs pour que la distinction d'une forme particulière, que j'ai dédiée à la mémoire de C. G. SYE, soit justifiée.

Chez les mâles *syei*, l'élargissement du carpopodite des P 6 et des P 7 intéresse toute la moitié distale de cet article, la courbure de son bord interne pouvant même apparaître dès sa moitié proximale pour le lobe de P 6 ; le lobe de P 7 débute toujours un peu plus distalement que le précédent (fig. 27 et 28). Les lobes de la forme *syei* s'attachent donc

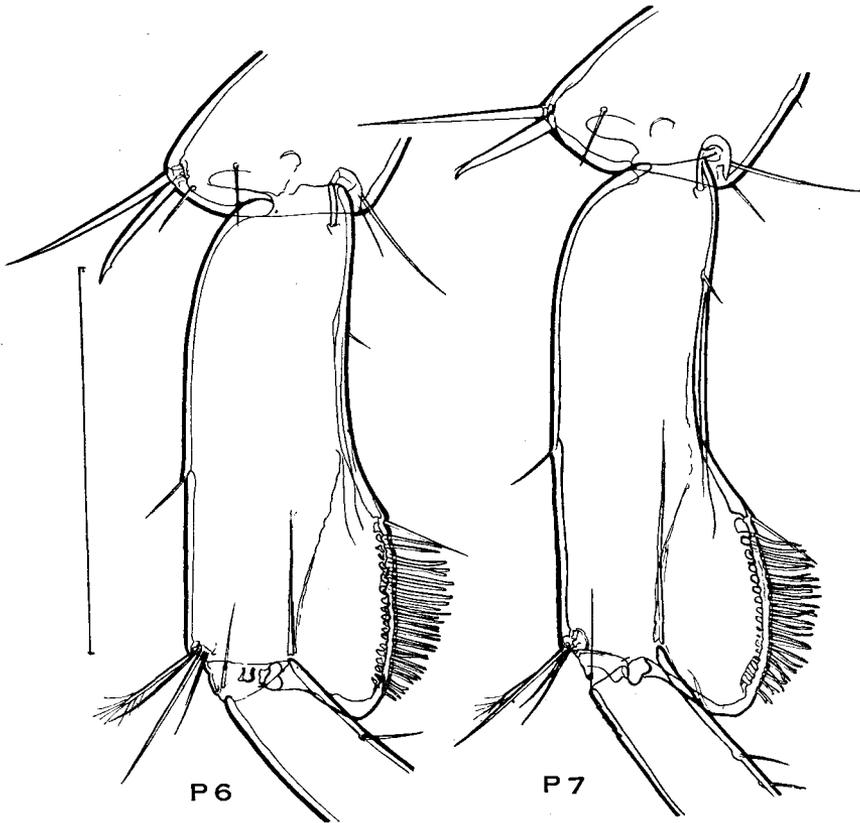


FIG. 28. — *J. m. syei*. Carpopodites des péréiopodes 6 et 7 d'un mâle de grande taille.  
Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

beaucoup plus largement sur les carpopodites que ceux de la forme *albifrons*. Corrélativement, ils sont moins déjetés dans le sens distal et débordent peu, même chez les plus grands exemplaires, sur le bord proximal interne du propodite. Au cours de la formation des lobes, les péréiopodes 6 et 7, comme ceux de la forme *albifrons*, perdent la frange de soies courtes qui garnit les régions terminale et distale interne des carpopodites des péréiopodes antérieurs (fig. 27<sub>3</sub>) et des péréiopodes 6 et 7 des jeunes.

Le bord interne des lobes, relativement étendu, porte la soie droite sub-distale et des soies en crochet, toujours plus abondantes que chez les *albifrons*. Il n'existe jamais d'épine.

Le nombre des soies en crochet n'étant pas en étroite corrélation avec la taille des animaux, les indications données ci-dessous n'ont qu'une valeur moyenne.

Les lobes 6 et 7 portent parfois le même nombre de soies, mais, plus fréquemment on observe, en faveur de l'un quelconque d'entre eux, une différence de quelques unités (généralement 1 ou 2, mais pouvant atteindre, chez les grands exemplaires, 5 à 6).

Le plus petit mâle mesuré ( $L = 1,36$  mm.) ne possédait que 7 soies en crochet au lobe 6, et 6 au lobe 7. Mais les mâles de petite taille ( $1,4$  mm.  $< L < 1,6$  mm.) ont presque toujours 15 à 20 soies à chaque lobe (minimum observé 12). Les mâles de taille moyenne ou assez grands ( $1,9$  mm.  $< L < 2,2$  mm.) sont pourvus de 20 à 30 soies par lobe. Le plus grand exemplaire étudié ( $L = 2,49$  mm.) montrait 40 soies au lobe 6, 38 au lobe 7.

Les soies en crochet sont le plus souvent situées toutes distalement par rapport à la soie droite, mais il arrive que deux ou trois d'entre elles apparaissent de l'autre côté de ce repère.

Les périopodes antérieurs ne montrent en général aucune différenciation particulière (fig. 27<sub>3</sub>), et sont très semblables à ceux de la forme *albifrons*. Cependant, sur les carpopodites de P 5, et parfois de périopodes plus antérieurs, de vieux mâles, apparaissent, distalement, une ou deux soies identiques aux soies en crochet des lobes postérieurs ; un faible élargissement de la partie distale du carpopodite de P 5 témoigne lui aussi, d'une réaction tardive et timide de ce cinquième périopode aux facteurs sexuels vis-à-vis desquels les P 6 et P 7 constituent, dès le stade avant-prémâle, des effecteurs particulièrement sensibles.

La zone marginale du pléotelson (fig. 29) et les bords latéraux des segments thoraciques et de la tête portent une garniture très dense de soies alternativement longues et courtes. La richesse de cette ornementation, qu'on retrouve à un moindre degré chez les femelles, est déjà très manifeste chez les prémâles (comparer les fig. 8 et 29).

Les mâles de la forme *seyi* sont nettement plus larges, plus trapus, que les mâles *albifrons*. L'élargissement postérieur du corps est assez peu marqué.

*Femelles.* — Les femelles *seyi* ont la même forme générale que les femelles *albifrons*. Elles ne se distinguent pas davantage de celles-ci par leurs périopodes, de type normal. Leur pléotelson est cependant relativement plus large que celui de la forme précédente, mais nous retrou-

verons ce caractère, d'utilisation d'ailleurs difficile, pour l'espèce *ischio-setosa*. Il n'existe donc pas de caractère morphologique qui permette la détermination certaine des femelles *syei*.

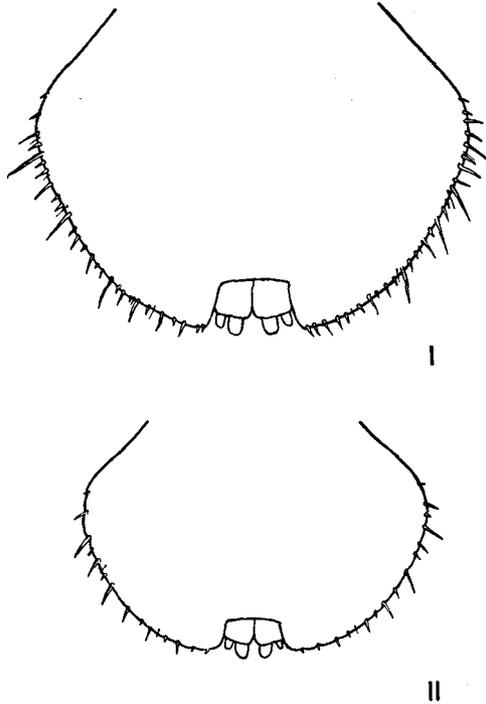


Fig. 29. — *J. m. syei*. Garniture de soies de la zone marginale du pléotelson chez un mâle (fig. I) et chez un prémâle (fig. II).

## 2. — RÉALISATION DES CARACTÈRES SEXUELS DES PÉRIÉIOPODES.

Le développement post-embryonnaire de la forme *syei* comportant les mêmes étapes et les mêmes successions d'états que celui des *albiifrons*, je m'attacherai seulement à décrire ici quelques particularités intéressantes de l'apparition des caractères sexuels secondaires des périéiopodes 6 et 7.

Les P 6 des quelques avant-prémâles de stade III observés sont toujours de type juvénile : leur carpopodite porte, à son bord interne, la soie droite sub-distale et une frange terminale de soies courtes et denses ; il n'existe jamais de trace de lobe, ni de soies en crochet.

Chez certains avant-prémâles de stade IV, les P 6 et P 7 conservent

cet aspect indifférencié ; mais, chez la plupart d'entre eux, et chez les rares avant-prémâles de stade V, ces péréiopodes montrent déjà un lobe, toujours plus manifeste sur le carpopodite de P 6 que sur celui de P 7. Ces lobes portent presque toujours, en plus de la soie droite sub-distale,

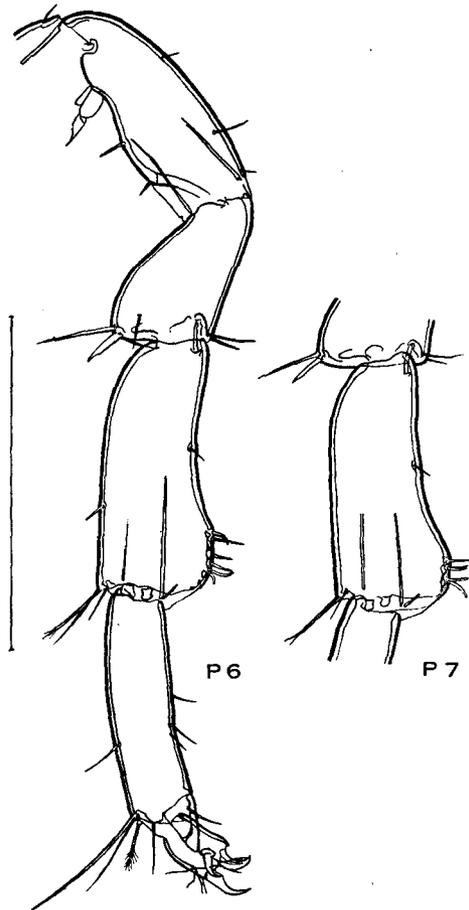


FIG. 30. — *J. m. syei*. Péréiopodes 6 et 7 d'un prémâle. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

des soies en crochet, dont le nombre varie, suivant les individus, de 1 à 4 pour le lobe 6, de 0 à 2 pour le lobe 7. Cependant, chez certains avant-prémâles (de stade IV ou V), aucun des lobes, pourtant bien marqués, ne porte de soie en crochet : distalement par rapport à la soie droite s'observe alors soit une épine bifurquée dans sa partie terminale, analogue à celle des femelles pubères (voir page 230), soit une soie épineuse, commençant en épine, dans sa région basale, pour s'effiler assez brusque-

ment, dans sa moitié terminale, en une soie simple. Les carpopodites réalisent ainsi transitoirement un aspect que je n'ai jamais rencontré chez les avant-prémâles *albifrons*, mais qui, se retrouvant chez les avant-prémâles et les prémâles d'autres espèces, et chez les femelles de toutes les formes de *J. m.*, peut être tenu pour fondamental, et même, au sens phylogénétique, pour ancestral.

Cette épine distale disparaît presque toujours chez les prémâles, dont les préopercules sont aussi variés que ceux des *albifrons*, et dont les lobes des carpopodites de P 6 et de P 7 (fig. 30) portent, en moyenne, un nombre élevé de soies en crochet, nombre généralement plus grand, mais parfois plus faible, pour P 6 que pour P 7. Exceptionnellement, un des prémâles obtenus ne possédait qu'une soie en crochet au lobe 6, et en était dépourvu au lobe 7, mais la plupart ont entre 5 et 8 soies à chaque lobe. Un prémâle d'assez grande taille (L = 1,55 mm.) portait même 19 soies au lobe 6, 15 au lobe 7, c'est-à-dire plus de soies que le plus richement pourvu des mâles *albifrons*. Enfin, chez un prémâle de 1,62 mm., parmi les 7 soies en crochet du lobe 7, se trouvait encore une épine bifurquée, manifestation attardée d'un caractère qui ne se maintient chez aucun mâle.

### 3. — ÉTUDE BIOMÉTRIQUE.

*Forme du corps.* — Les mesures habituelles ont été prises sur 76 prémâles et 123 mâles.

Les diverses grandeurs du corps et la longueur du préopercule ont été étudiées en fonction de L, dont les valeurs, en logarithmes népériens, s'échelonnent entre 2,10 et 2,90 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, entre 2,10 et 2,50 pour les prémâles, et entre 2,25 et 2,90 pour les mâles. La largeur du préopercule a été considérée en fonction de sa longueur, qui varie entre 1,35 et 2,00 pour les mâles.

On retrouve, en lisant le tableau VIII, un gradient de croissance des segments du corps analogue à celui de la forme *albifrons*, avec un maximum des valeurs de  $\alpha$  pour les quatrième et cinquième segments thoraciques. Le tableau IX montre la validité statistique de ce gradient : les courbes de croissance des métamères successifs, à l'exception de celles des segments les plus antérieurs, ont des pentes peu différentes, de l'une à l'autre, et il faut, en conséquence, comparer les constantes d'équilibre de segments non adjacents :  $l_2$  et  $l_4$ ,  $l_4$  et  $l_6$ ,  $l_5$  et  $l_7$ ,  $l_6$  et  $l_{pléo}$ , pour mettre en évidence des variations indubitables.

Nous reviendrons ultérieurement sur la comparaison statistique des caractères biométriques de la forme *syei* et des autres formes de *J. m.*, mais il ressort clairement, de la simple lecture des tableaux VI et VIII, ou de l'observation de la fig. 42, que les constantes d'équilibre homologues, pour les mâles *albifrons* et *syei*, sont notablement, et régulièrement, plus élevées pour la forme *syei*.

Les valeurs de  $\bar{Y}$ , correspondant aux grandeurs du corps, pour une abscisse  $L = 2,10$ , valeur minimum de la taille pour les prémâles et mâles *syei*, sont très voisines des dimensions homologues de l'espèce *albifrons* pour cette même abscisse. On conçoit donc que la forme du corps devienne très différente, entre les deux formes, pour les mâles de taille moyenne ou grande.

*Périopodes.* — Les coefficients d'allométrie des périopodes, pour l'espèce *syei*, figurent dans le tableau X.

La croissance de  $L_{P7}$  en fonction de  $L_{P2}$  révélant une discontinuité importante entre les prémâles de stades IV et V, il aurait été possible de déterminer graphiquement le stade des prémâles non suivis en élevage. J'ai cependant préféré, pour atteindre au maximum de sécurité, restreindre, dans ce cas, l'étude aux seuls mâles.

Les deux constantes d'équilibre de  $L_{P7}$  et de  $L_{P6}$  en fonction de  $L_{P2}$  ( $L_{P2}$  varie de 1,05 à 1,90 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, et de 1,25 à 1,90 pour les mâles) ne diffèrent pas de façon significative, mais j'ai donné plus haut (voir p. 258) la raison pour laquelle je considère que la croissance de  $L_{P7}$  est légèrement majorante par rapport à celle de  $L_{P6}$ .

Les largeurs  $l_{P6}$  et  $l_{P7}$  ont été définies entre les deux extrémités du segment de droite, perpendiculaire au bord externe du carpopodite, qu'on peut tracer à partir d'un point situé un peu au-dessus du groupe de soies distal externe.

Les courbes de croissance des lobes portés par les carpopodites des périopodes postérieurs, rapportées aux longueurs de ces carpopodites, sont du même type que les courbes homologues de la forme *albifrons* et montrent que l'étape de prépuberté constitue également, pour la forme *syei*, une période de sensibilité spéciale aux influences sexuelles.

$L_{P6}$  est compris entre 1,40 et 1,70 pour les prémâles, entre 1,50 et 2,10 pour les mâles;  $L_{P7}$  est compris entre 1,35 et 1,70 pour les prémâles considérés comme appartenant au stade V, entre 1,55 et 2,15 pour les mâles.

Les coefficients d'allométrie prépubérale sont pourtant nettement moins élevés pour la forme *syei* :  $1,49_3$  (*syei*) contre  $1,88_3$  (*albifrons*) pour  $l_{P_6}$  relativement à  $L_{P_6}$  ;  $1,38_6$  (*syei*) contre  $1,77_6$  (*albifrons*) pour  $l_{P_7}$  relativement à  $L_{P_7}$ .

#### 4. — PRÉFÉRENCES ÉCOLOGIQUES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Il semble, en première approximation, que les populations de *J. m. syei* s'établissent dans des milieux très comparables à ceux que préfère la forme *albifrons*, et remplacent écologiquement celle-ci en certains points des côtes de la mer Baltique.

Mais il est assez vraisemblable que les deux formes ne manifestent pas exactement les mêmes exigences écologiques : il convient en effet de rappeler, d'après la monographie de SYE sur les *J. m.* de Kiel, que la forme *syei* se trouve sur ou sous les pierres de la grève, mais aussi, à la différence des *albifrons*, dans les moulières et sur les zostères ou les algues (notamment *Ulva lactuca*). Il n'est toutefois pas exclu que la plus grande variété des micro-faciès où se rencontre la forme *syei* tienne à l'absence d'autres *Jaera marina* dans les régions qu'elle occupe, et traduise le fait qu'il n'existe pas de compétition entre espèces voisines du complexe *J. m.* pour limiter cette forme à sa seule zone d'adaptation préférentielle.

La forme *syei* est localisée dans certaines régions baltiques (côtes allemandes).

#### D. — *Jaera marina ischiosetosa*.

*Ischium*-Rasse FORSMAN, 1944.

*Jaera albifrons ischiosetosa* FORSMAN, 1949.

Origine de la population étudiée dans ce travail : Aber de Roscoff (voir p. 211).

#### 1. — CARACTÈRES QUALITATIFS.

*Mâles*. — Chez les mâles de l'espèce *ischiosetosa*, ce sont les ischiopodites des deux dernières paires de péréiopodes, P 6 et P 7, qui montrent une différenciation sexuelle caractéristique : ces ischiopodites, courts et puissants, portent, à leur bord interne, dans leur moitié distale, de

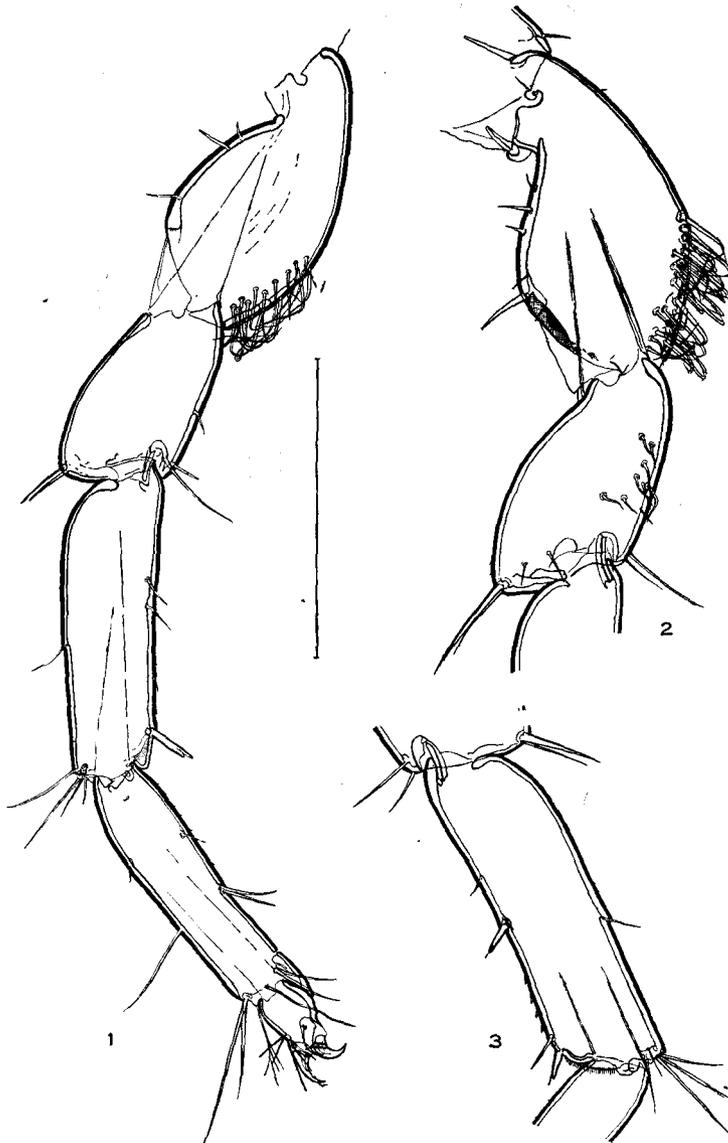


FIG. 31. — *J. m. ischiosetosa*. Périopodes postérieurs : 1, P6 d'un mâle de taille moyenne ; 2, ischiopodite et mérupodite d'un vieux mâle ; 3, carpopodite d'un septième périopode. Le trait qui indique l'échelle correspond à 0,2 mm.

nombreuses soies assez longues, courbées en leur milieu, formant une brosse drue (fig. 31). Les plus petits mâles ne possèdent qu'une dizaine de soies à chaque ischiopodite, celui de P 6 étant d'ordinaire un peu plus fourni que celui de P 7 ; mais le décompte exact des soies devient

presque impossible chez les individus qui atteignent une taille moyenne. L'ischiopodite est en général le seul article qui réagisse aux influences sexuelles, mais chez un certain nombre de vieux mâles, tout au moins dans la population étudiée, le méropodite de chacun des périopodes postérieurs témoigne d'une sensibilité tardive et faible vis-à-vis de ces

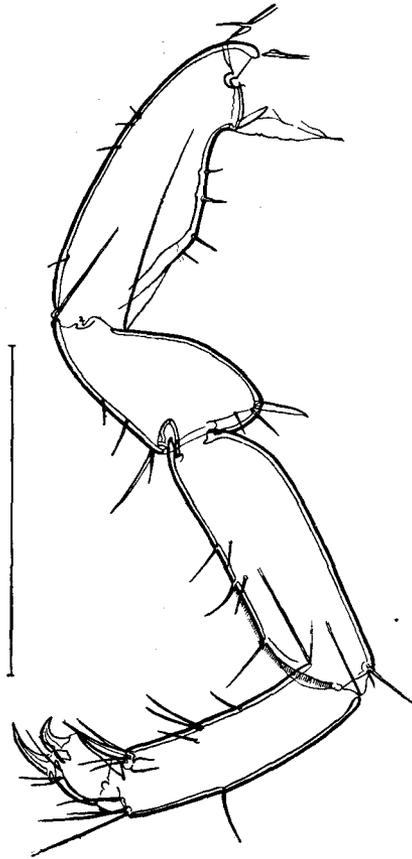


FIG. 32. — *J. m. ischiosetosa*. P1. Le trait qui indique l'échelle correspond à 0,2 mm.

mêmes facteurs : on observe alors (fig. 31<sub>2</sub>) sur cet article un petit nombre (une douzaine au maximum) de soies sinueuses, beaucoup plus courtes que celles de l'ischiopodite.

Les carpopodites des P 6 et P 7, longs et grêles, portent habituellement, distalement par rapport à la soie droite sub-distale, une épine bifurquée, relativement courte et faible, et la frange terminale de soies courtes, qu'accompagnent quelques festons de soies du même type,

étagées sur le tiers distal interne de l'article. Je n'ai observé qu'une fois la présence de deux épines bifurquées distales. L'épine bifurquée normale peut manquer, plus souvent sur P 6 que sur P 7, et être remplacée soit par une soie épineuse, soit par une soie simple, même chez de grands individus. Il n'est pas exceptionnel qu'une épine bifurquée remplace une des soies du carpopodite de P 7, vers le milieu de son bord interne (fig. 31<sub>3</sub>).

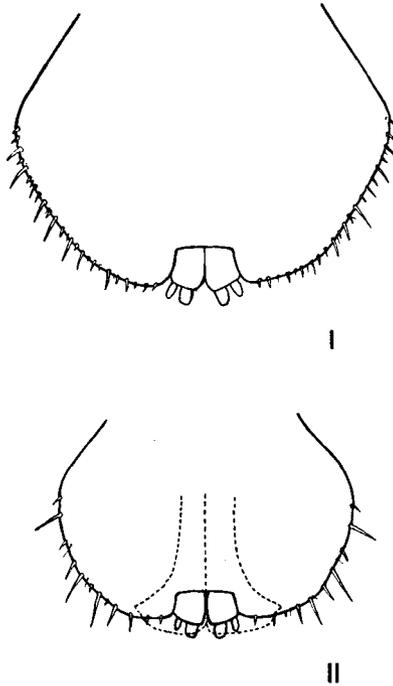


FIG. 33. — *J. m. ischiosetosa*. Garniture de soies de la zone marginale du pléotelson chez un mâle (fig. I) et chez un prémâle (fig. II).

FORSMAN (1949) a signalé que les mâles *ischiosetosa*, au cours de la précopulation, se maintiennent sur les femelles à l'aide de leur cinquième paire de péréiopodes seulement, et qu'ils semblent moins actifs que les mâles *albifrons*. Les soies des ischiopodites postérieurs provoquent probablement une excitation sexuelle de la femelle, mais leur rôle exact n'a pas été précisé.

Les péréiopodes antérieurs (1 à 5) sont de type normal, mais leurs carpopodites sont relativement élancés par rapport à ceux des formes *albifrons* ou *syei* (fig. 32).

La garniture de soies de la zone marginale du pléotelson (fig. 33)

et des bords latéraux des segments thoraciques et de la tête rappelle beaucoup celle de la forme *syei*.

Les mâles *ischioetosa* ont un corps large, trapu, assez nettement élargi dans sa partie postérieure. Ils atteignent des tailles un peu supérieures à celles des mâles *albifrons*.

*Femelles.* — Aucun critère morphologique ne permet de reconnaître à coup sûr les femelles *ischioetosa* ; leur pléotelson relativement large les différencie, dans une certaine mesure, des femelles *albifrons*, *prae-hirsuta* et *forsmani*, qu'on rencontre dans la région de Roscoff, mais nous avons déjà signalé que ce caractère s'observait aussi chez les femelles *syei*.

## 2. — PARTICULARITÉS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE.

Le variant sexuel du corps apparaît de façon particulièrement précoce chez les *J. m. ischioetosa*. Nous savons que le dimorphisme sexuel, dans la forme *albifrons*, commence à se manifester chez certains jeunes de stade III. Pour la forme *ischioetosa*, l'élargissement du pléotelson, première manifestation de la différenciation sexuelle des mâles, débute dès le stade II, ainsi qu'en témoigne la fig. 34, sur laquelle on remarquera en outre le bord postérieur sub-rectiligne, à peine échancré, du pléotelson, chez les jeunes de tendance mâle. A ce stade II, la distinction des sexes n'est cependant certaine que dans les cas extrêmes, et il n'est pas encore possible de répartir en mâles et femelles tous les jeunes d'une portée. La formation des pléopodes copulateurs et l'apparition du préopercule ne participent en aucune manière de cette précocité, et la succession des états de développement, chez les animaux de sexe mâle, est identique à celle que nous avons définie plus haut (avant-prémâles de stades III, IV et V, prémâles de stades IV, V et VI, mâles de stades V et ultérieurs).

Les caractères sexuels secondaires des périopodes se manifestent chez certains avant-prémâles de stade IV par l'apparition d'une ou deux soies recourbées sur les ischiopodites de P 6 et de P 7, tandis que les pattes d'autres avant-prémâles de stade IV, comme celles de tous les stades III, gardent une morphologie juvénile.

Chez les prémâles, le préopercule, de forme variable, dépasse assez fréquemment, vers l'arrière, le bord postérieur du pléotelson (fig. 33<sub>11</sub>) ;

cette disposition, qui ne se retrouve pas dans les autres formes de *J. m.*, ne persiste jamais chez les mâles *ischiosetosa*.

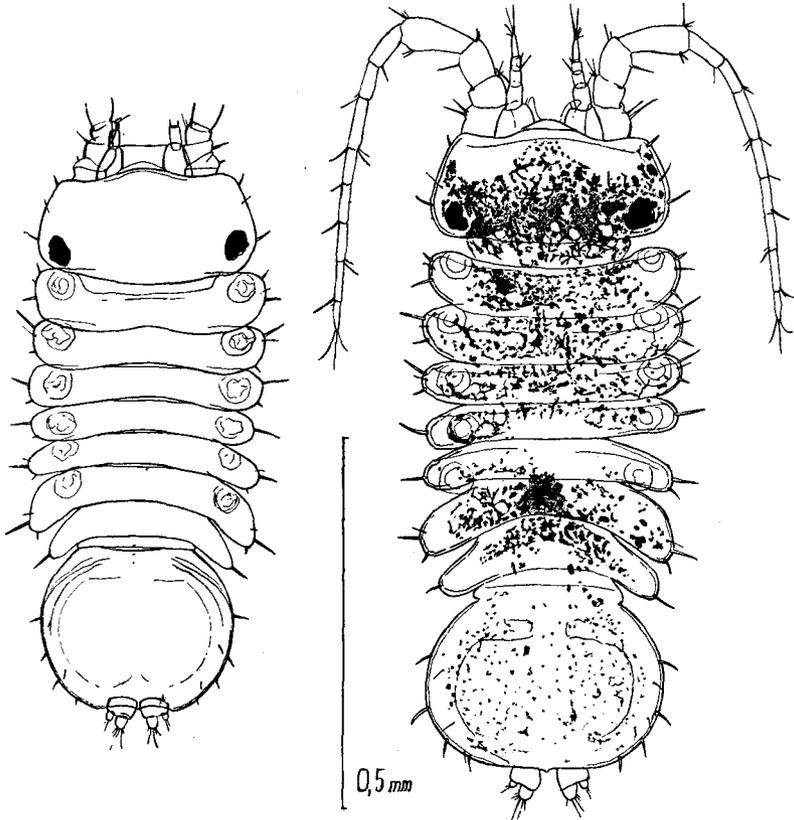


FIG. 34. — *J. m. ischiosetosa*. Jeunes de stade II : de tendance femelle (à gauche) et de tendance mâle (à droite).

### 3. — ÉTUDE BIOMÉTRIQUE.

#### *Forme du corps.*

Les mesures du corps ont été effectuées sur 48 prémâles et 153 mâles.

Les coefficients de croissance relative des grandeurs du corps, en fonction de L, figurent dans le tableau XI.

Les valeurs de L, en logarithmes népériens, vont de 2,05 à 2,85 pour l'ensemble des animaux (prémâles + mâles), de 2,20 à 2,85 pour les mâles.

Le gradient de croissance de la forme *ischiosetosa*, que mettent en évidence les tableaux XI et XII et la fig. 42, rappelle, par son allure

générale, les gradients des espèces précédentes, avec un maximum des valeurs de  $\alpha$  au niveau des quatrième et cinquième segments thoraciques ; mais il s'en distingue par le fait que, les constantes d'équilibre de  $l_2$  et  $l_3$  étant égales, on observe un palier entre  $l_1$  et  $l_4$ , au lieu d'une augmentation progressive et régulière des valeurs de  $\alpha$ .

Nous reviendrons ultérieurement sur la comparaison des caractères biométriques de l'espèce *ischiosetosa* et des autres formes de *J. m.*, mais il est visible que les constantes d'équilibre des segments antérieurs (jusqu'à  $l_4$ ) sont, pour la population de l'Aber de Roscoff, régulièrement plus élevées que celles de la population prise pour type de la forme *albifrons*, et assez voisines de celles de la forme *syei*.

Des mesures du préopercule et des pattes ont été faites en outre sur 26 mâles complémentaires : pour cette raison, la croissance de  $l_{\text{préop.}}$  en fonction de  $L_{\text{préop.}}$  a été calculée à partir de 179 couples de mesures ( $L_{\text{préop.}}$  variant entre 1,25 et 2,10). De même, les mesures des péréiopodes ont ainsi porté sur 179 mâles, ou sur 227 animaux, lorsque les prémâles et les mâles ont pu être groupés en une même analyse.

#### *Péréiopodes.*

Les coefficients d'allométrie des péréiopodes, pour la forme *ischio-setosa*, sont donnés dans le tableau XIII.

La comparaison statistique, par la méthode de REEVE, des  $\alpha'$  respectifs de  $L_{P7}$  et de  $L_{P6}$  en fonction de  $L_{P2}$  — qui, en valeurs logarithmiques, varie entre 1,10 et 2,00 — met en évidence une différence hautement significative ( $P < 0,001$ ). La croissance de  $L_{P7}$  est donc indiscutablement majorante par rapport à celle de  $L_{P6}$ .

La mesure de la largeur des carpopodites de P6 et de P7 n'offre aucune difficulté : la largeur a été définie entre un point externe, situé un peu au-dessus du groupe de soies distal externe, et le point de départ de l'épine bifurquée distale, ou de la soie qui la remplace, du côté interne. Comme les nuages figuratifs de  $l_{P6}$  en fonction de  $L_{P6}$  ou de  $l_{P7}$ , pour les prémâles de stades V ou VI, en fonction de  $L_{P7}$ , montrent une répartition linéaire unique pour les prémâles et les mâles, les coefficients d'allométrie ont été calculés, pour  $l_{P6}$ , à partir de l'ensemble des chiffres (prémâles + mâles). Pour  $l_{P7}$ , les résultats qui figurent au tableau XIII correspondent aux seuls mâles, mais valent également pour les prémâles des stades V ou VI. Les 227 valeurs de  $L_{P6}$  s'échelonnent entre 1,30 et 2,30, les 179 valeurs de  $L_{P7}$  entre 1,35 et 2,35. Les valeurs de  $\alpha'$ ,

pour la largeur des carpopodites des deux dernières paires de péréiopodes, rapportée à leur longueur, ne diffèrent pas de manière significative.

#### 4. — PRÉFÉRENCES ÉCOLOGIQUES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Les populations de la forme *ischioetosa* se rencontrent en des points abrités, dans les horizons les plus élevés de la zone intercotidale. Ces *Jaera* ne descendent pas au-dessous de la zone préférentielle de la forme *albifrons*, et s'établissent fréquemment, — leurs populations étant alors monotypiques — à des niveaux supérieurs, sub-terrestres.

A ce dernier cas appartenait la population, aujourd'hui disparue, de l'Aber de Roscoff, dont les individus vivaient sur des ulves, dans le ruisseau situé en bordure du polder, toujours immergés dans une eau de salinité continuellement variable. Une autre population, également monotypique, et adaptée aux mêmes conditions d'extrême euryhalinité, a été observée sur les bords d'un filet d'eau douce se déversant dans l'estuaire de la Penzé. Dans ces deux localités, les *J. m. ischioetosa* se trouvaient associées à l'Amphipode *Gammarus chevreuxi* SEXTON.

Mais à Morgat, ou à Perros-Guirec, les espèces *albifrons* et *ischioetosa*, vivant sous des pierres, parmi des blocs de gros rochers, se mêlent en populations complexes, d'ailleurs pauvres en individus, tout se passant comme si les deux formes se trouvaient rassemblées dans une zone limite commune.

FORSMAN a observé en Suède cette même association, mais il remarque également que la forme *ischioetosa* évite les stations exposées au choc des vagues.

En dehors des localités bretonnes, la forme *ischioetosa* est connue avec certitude, d'après les données de FORSMAN, des côtes russes (Kandalaksa et Vaida Guba), norvégiennes et suédoises. Il est vraisemblable que ces indications ne fournissent qu'une idée encore très incomplète de la répartition géographique de cette espèce.

E. — *Jaera marina posthirsuta*.*Jaera albifrons posthirsuta* FORSMAN, 1949.1. — CARACTÈRES QUALITATIFS <sup>1</sup>.

Les mâles de la forme *posthirsuta* se caractérisent par la présence de nombreuses soies recourbées au bord interne des ischiopodites, méropodites et carpopodites des deux dernières paires de péréiopodes. Les soies sont particulièrement abondantes sur les carpopodites des P 6 et P 7, et partent, sur ces articles, d'une aire ovale interne ; ces carpopodites sont dépourvus d'épine bifurquée à leur partie distale interne, mais possèdent la frange terminale de soies courtes (fig. 35). Quelques soies recourbées apparaissent sur les propodites des P 6 et P 7, chez les vieux mâles. Le variant sexuel des *posthirsuta* intéresse donc la presque totalité des péréiopodes postérieurs, au lieu d'être pratiquement limité à leurs seuls ischiopodites, comme dans l'espèce *ischiosetosa*.

FORSMAN ne donne aucune indication sur les péréiopodes antérieurs (1 à 5), qui doivent donc être de type indifférencié.



FIG. 35. — *J. m. posthirsuta*.  
Péréiopode postérieur. (Des-  
sin emprunté à FORSMAN,  
1949, p. 159).

## 2. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.

La forme *posthirsuta* est connue de Woods Hole, où JÄGERSTEN l'a récoltée sous les pierres de la grève, et d'autres points des côtes orientales de l'Amérique du Nord (Provincetown, Vineyard Haven, Vineyard Sound).

1. Le Laboratoire de Woods Hole n'ayant pu, jusqu'ici, me procurer d'exemplaires de *J. m. posthirsuta*, je ne puis que reproduire les données de FORSMAN, dans le souci de présenter l'état complet de nos connaissances actuelles sur la systématique des *J. m.*

F. — *Jaera marina praehirsuta*.*Jaera albifrons praehirsuta* FORSMAN, 1949.

Origine de la population étudiée dans ce travail : débouché de la Penzé (voir p. 212).

## 1. — CARACTÈRES QUALITATIFS.

*Mâles*. — Ce sont les péréiopodes antérieurs, 1 à 4, qui, chez les mâles de l'espèce *praehirsuta*, montrent la différenciation sexuelle la plus marquante : leurs propodites, carpopodites et méropodites portent, du côté interne, en plus de quelques soies droites et d'une frange terminale, relativement réduite, de soies courtes, des soies recourbées dans leur moitié distale (fig. 36), analogues à celles qui garnissent les ischiopodites de P 6 et de P 7 dans la forme *ischiosetosa*, ou les carpopodites, méropodites et ischiopodites des mêmes péréiopodes postérieurs dans la forme *posthirsuta*. Les soies recourbées sont plus abondantes sur les deux premières paires de pattes que sur P 3 et P 4 ; il arrive cependant que le carpopodite de P 5 porte aussi quelques soies de ce type. C'est d'ailleurs sur les carpopodites de P 1 à P 4 que les soies, pour un animal donné, sont les plus nombreuses, leurs bases s'alignant assez régulièrement, sur plusieurs rangées, le long de l'article, dans sa moitié interne. C'est également sur les carpopodites qu'apparaissent, au cours de la croissance, les premières soies recourbées.

Le caractère sexuel secondaire se manifeste assez souvent dès le premier stade mâle, mais sa réalisation peut être retardée jusqu'aux deuxième ou troisième stades post-pubéraux ; les soies recourbées manquent chez tous les prémâles, quels que soient leur stade ou leur taille. Un mâle de petite taille ( $L = 1,2$  mm.) portait 3 soies recourbées aux carpopodites de P 2, les autres articles de ce péréiopode étant dépourvus de telles soies, alors que les pattes thoraciques de nombreux prémâles bien plus grands ( $1,31$  mm.  $< L < 1,48$  mm.) gardaient, sans exception, un aspect juvénile. On doit sans doute mettre en corrélation avec le développement de la riche ornementation des péréiopodes antérieurs l'élargissement des articles sétigères, particulièrement marqué pour les carpopodites et les propodites (fig. 36). De même, l'élargisse-

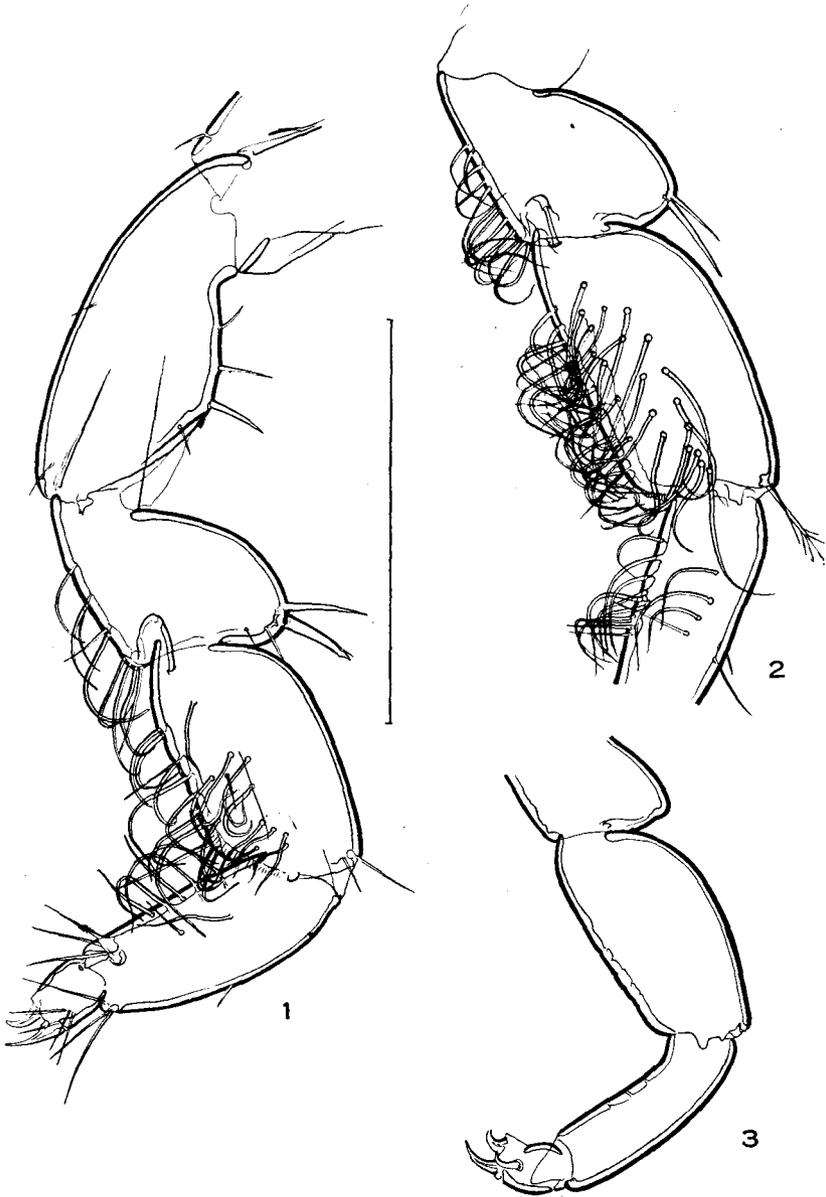


FIG. 36. — *J. m. praehirsuta*. 1, P1 d'un mâle d'assez petite taille; 2, méréopodite, carpopodite et partie proximale du propodite d'un mâle de taille moyenne; 3, contours de la partie terminale de P2. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

ment des carpopodites explique la géculation proximale du propodite, chez les grands individus (fig. 36<sub>3</sub>).

Bien qu'elle soit moins apparente que celle des périopodes antérieurs,

une différenciation sexuelle se manifeste aussi sur les péréiopodes postérieurs, tout au moins sur P 7.

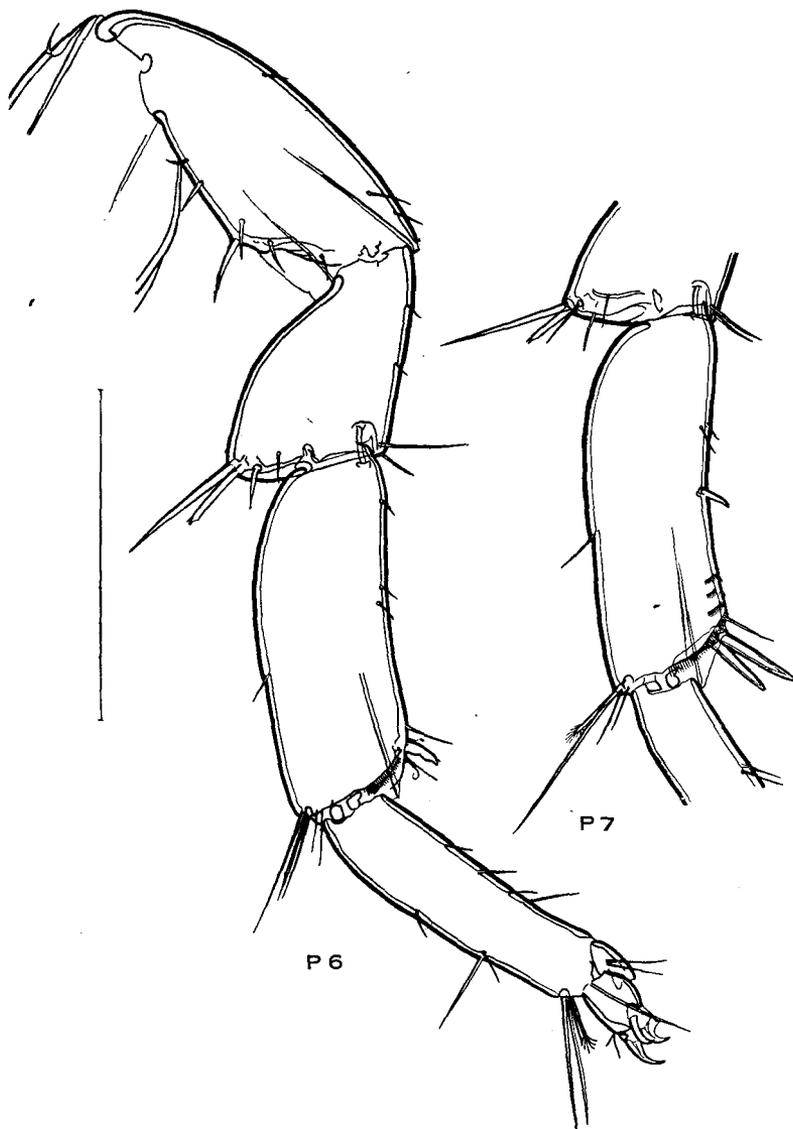


FIG. 37. — *J. m. prachirsuta*. Péréiopodes 6 et 7. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

Les carpopodites de P 6 et P 7 ont un contour normal et sont moyennement larges ; ils portent, dans leur partie distale, en plus de la soie droite sub-distale et de la frange terminale de soies courtes (accompagnée,

pour P 7, de festons superposés dans le quart distal de l'article), une ou plusieurs épines, très différentes pour P 6 et P 7.

Sur P 6, l'épine distale, que remplace assez rarement une soie simple, est presque toujours unique ; elle est peu développée et appartient toujours au type bifurqué. Je n'ai observé qu'un exemplaire pourvu de deux épines distales, toutes deux bifurquées. Il n'existe jamais d'épine com-

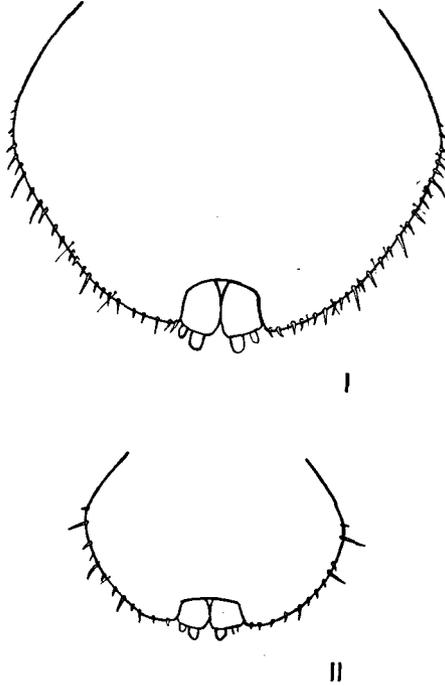


FIG. 38. — *J. m. praehirsuta*. Garniture de soies de la zone marginale du pléotelson chez un mâle (fig. I) et chez un prémâle (fig. II).

plémentaire, vers le milieu du bord interne du carpopodite. Enfin, une ou deux soies droites, exceptionnellement une soie recourbée, apparaissent distalement par rapport à l'épine (fig. 37).

L'épine distale de P 7, qui manque très rarement, est le plus souvent simple, parfois bifurquée ; à la différence de celle de P 6, elle est très longue, et orne le carpopodite de P 7 d'un ergot caractéristique. Elle est généralement accompagnée, chez les mâles de taille moyenne ou grande, d'une ou deux autres épines, plus courtes. On trouve fréquemment, en outre, une épine complémentaire assez courte vers le milieu du bord interne du carpopodite (fig. 37).

Au cours de la précopulation, le mâle se tient à la femelle à l'aide de ses périopodes 5. FORSMAN a observé le rôle sexuel des brosses des périopodes 1 à 4.

La garniture de soies de la zone marginale du pléotelson (fig. 38), et des bords latéraux des segments thoraciques et de la tête, est aussi dense que celle de la forme *ischiosetosa*, mais les soies sont relativement moins longues.

L'élargissement postérieur du corps est très marqué chez les mâles *praehirsuta*. Le plus grand mâle obtenu en élevage mesurait 2,04 mm., mais des individus atteignant 2,30 mm. ont été récoltés dans la nature. La démarche rapide et très nerveuse des mâles *praehirsuta* est assez caractéristique.

*Femelles.* — Les femelles *praehirsuta* ne possèdent aucune particularité morphologique assez nette pour permettre leur détermination sûre. L'épine distale de leurs périopodes 7 est cependant particulièrement forte. Nous reviendrons par la suite sur certains aspects de leur coloration, qui semblent réellement particuliers à l'espèce *praehirsuta*.

## 2. — ÉTUDE BIOMÉTRIQUE.

### *Forme du corps.*

Les mesures du corps ont porté sur 45 prémâles et 121 mâles.

Les coefficients de croissance relative des diverses grandeurs du corps, en fonction de L, et de  $l_{\text{préop.}}$  en fonction de  $L_{\text{préop.}}$  figurent dans le tableau XIV.

Les valeurs de L, en logarithmes népériens, vont de 2,00 à 2,70 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, et de 2,10 à 2,70 pour les mâles ;  $L_{\text{préop.}}$  varie entre 1,10 et 1,80.

Le gradient de croissance des mâles *praehirsuta*, que mettent en évidence les tableaux XIV et XV et la fig. 42, est très singulier : les valeurs successives de  $\alpha$ , pour les segments du corps, au lieu de décroître régulièrement à partir de  $l_5$  comme dans les formes précédemment étudiées, et comme dans l'espèce *forsmani*, continuent d'augmenter faiblement (les différences entre les constantes d'équilibre des segments postérieurs ne sont pas significatives), mais très régulièrement, jusqu'à  $l_7$ , la croissance de  $l_{\text{pléo}}$  étant légèrement minorante par rapport à celle du dernier segment thoracique. Il est intéressant de noter, — ne serait-ce que pour

poser un problème physiologique que mes résultats ne suffisent pas à résoudre —, la persistance, chez les mâles de la forme *praehirsuta*, d'un gradient de croissance analogue à celui des prémâles *albifrons* (fig. 21), mais très atténué. Il en résulte, en tout cas, que les constantes d'équilibre de l'espèce *praehirsuta*, très inférieures aux constantes homologues des mâles *ischiosetosa* pour les segments antérieurs du corps, deviennent un peu plus élevées que celles de cette espèce pour le septième segment thoracique et le pléotelson.

#### *Péréiopodes.*

Les coefficients d'allométrie des péréiopodes, pour la forme *praehirsuta*, sont donnés dans le tableau XVI.

Les valeurs de  $\alpha$ , pour  $L_{P7}$  et  $L_{P6}$  en fonction de  $L_{P2}$  — qui varie de 1,00 à 1,65 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, et de 1,05 à 1,65 pour les seuls mâles — diffèrent indiscutablement ( $P < 0,001$ ), la croissance de  $L_{P7}$  étant majorante par rapport à celle de  $L_{P6}$ .

La largeur des carpopodites de P 6 et de P 7 a été définie comme la grandeur homologue de l'espèce *ischiosetosa* (p. 276). Pour  $l_{P6}$ , étudiée en fonction de  $L_{P6}$ , une même droite d'allométrie convient à l'ensemble des prémâles et des mâles. Pour  $l_{P7}$ , étudiée en fonction de  $L_{P7}$ , les valeurs de  $\alpha$  et  $\beta$  ont été calculées pour les seuls mâles, mais valent pour les prémâles de stades V ou VI. Les 164 valeurs de  $L_{P6}$  s'échelonnent entre 1,30 et 2,00, les 121 valeurs de  $L_{P7}$  entre 1,35 et 2,05. La différence probable ( $P < 0,05$ ) qui existe entre les constantes d'équilibre de  $l_{P6}$  et  $l_{P7}$  rapportées à leurs longueurs respectives tient probablement à la différence considérable des constantes d'équilibre de  $L_{P7}$  et de  $L_{P6}$  rapportées à  $L_{P2}$ .

### 3. — PRÉFÉRENCES ÉCOLOGIQUES ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.

Les *J. m. praehirsuta* occupent des niveaux nettement plus bas que les autres formes de *J. m.* : seuls quelques rares individus de l'espèce *forsmani* sont mêlés aux populations de *praehirsuta*, mais cette association paraît constante sur nos côtes bretonnes.

La forme *praehirsuta* témoigne, dans les régions de son aire de répartition où elle a été un peu étudiée, d'exigences écologiques remarquablement uniformes : FORSMAN signale que les *praehirsuta* du Bohuslän se rencontrent exclusivement sur les algues, en particulier sur les Fucus ;

de même, tous les exemplaires que j'ai recueillis au débouché de la Penzé vivaient sur des *Fucus vesiculosus* ; on les trouve également, devant le Laboratoire de Roscoff, sur cette algue, dans les niveaux inférieurs de la zone de végétation qu'elle définit.

Avant qu'A. CANTACUZENE l'ait retrouvée dans la région roscovite, l'espèce *praehirsuta* était citée de Norvège, de Suède, de Finlande, des côtes occidentales du Groenland et des côtes atlantiques de l'Amérique du Nord (FORSMAN, 1949).

#### G. — *Jaera marina forsmanni*.

*Jaera marina* var. *forsmanni* BOCQUET, 1950.

Origine de la population étudiée dans ce travail : Roscoff, Roc'h Iliévec.

#### 1. — CARACTÈRES QUALITATIFS.

*Mâles*. — Chez les mâles *forsmanni*, les différenciations sexuelles des péréiopodes sont beaucoup moins apparentes que celles des autres formes de *J. m.* Elles n'en ont pas moins une existence réelle, qui interdit de considérer cette sixième espèce comme une forme relique, survivance d'une souche archaïque dont les pattes thoraciques conserveraient, durant toute la vie des animaux, une morphologie juvénile.

Les péréiopodes antérieurs sont de type normal pour tous les individus de taille inférieure à 1,75 mm. (fig. 39<sub>1</sub>) et gardent parfois cet aspect sexuellement indifférencié chez des mâles atteignant 2,1 à 2,2 mm. Mais, chez d'autres mâles, à partir de 1,75 mm., et chez tous les animaux de grande taille ( $L > 2,2$  mm.), des soies recourbées, analogues à celles qui ornent les péréiopodes antérieurs des *praehirsuta*, mais très peu nombreuses, apparaissent au bord interne des trois paires antérieures de péréiopodes, le long de leurs carpopodites, à l'extrémité distale de leurs méropodites, et dans la partie proximale de leurs propodites (fig. 39<sub>2</sub>). Le nombre des soies recourbées diminue de P 1 à P 3 ; pour un péréiopode donné, il est, en moyenne, plus élevé pour le carpopodite que pour les autres articles. Le quatrième péréiopode est généralement dépourvu de soies recourbées, qui manquent toujours sur P 5. La garniture la plus riche que j'aie observée, sur un mâle de 2,7 mm., compor-



FIG. 39. — *J. m. forsmani*. P1 d'un mâle de petite taille (fig. 1) et d'un mâle de grande taille (fig. 2).  
Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

tait (les couples de chiffres correspondent aux nombres de soies recourbées portées par les pattes droite et gauche d'une même paire de périopodes) :

Pour P 1	propodite : 0-2	carpopodite : 6-4	méropodite : 4-4
Pour P 2	» 0-0	» 4-4	» 2-2
Pour P 3	» 1-1	» 3-2	» 1-1
Pour P 4	» 0-0	» 1-0	» 0-0

On ne peut déceler aucun épaissement des articles sétigères.

Les caractères sexuels secondaires des péréiopodes antérieurs rappellent donc, à tous égards, ceux de la forme *praehirsuta*, les seules différences étant d'ordre quantitatif : les soies recourbées se manifestent à des stades plus tardifs de la croissance chez les mâles *forsmani*, et le degré de réalisation de la différenciation sexuelle ne dépasse guère, chez les mâles les plus âgés, celui qu'atteignent précocement de très petits mâles *praehirsuta*.

Les péréiopodes postérieurs des mâles *forsmani* ressemblent également à ceux de l'espèce précédente. Ils ne présentent ni lobe, ni garniture particulière de soies sur l'un quelconque de leurs articles. Leurs carpopodites portent, dans leur partie distale interne, entre la soie subdistale et la frange terminale, une ou plusieurs épines bifurquées, très fortes (fig. 40). L'épine la plus développée de P 7 demeure relativement courte par rapport à l'ergot du dernier péréiopode des mâles *praehirsuta* et les épines de P 6 et de P 7 ont sensiblement même taille. Chez les prémâles, il n'existe en général qu'une épine à chacun des péréiopodes postérieurs ; cette épine manque parfois sur P 7 ; dans d'autres cas, ce même péréiopode montre, au voisinage de la première, une deuxième épine plus courte. Tous les mâles possèdent, à chacun des péréiopodes 6 et 7, une épine au moins, à laquelle s'ajoutent, le plus souvent, des épines complémentaires, sans qu'on puisse noter une corrélation étroite entre la taille des individus et le nombre d'épines de leurs pattes. Les chiffres les plus fréquents, pour les grands exemplaires, sont 2 épines pour P 6 et 3 pour P 7, mais quelques mâles, pourvus de 4 épines sur P 6 et de 5 épines sur P 7 ont été observés. Enfin, il se développe parfois, plus fréquemment sur P 7 que sur P 6, une épine, ou une soie épineuse, ou même une épine et une soie épineuse, vers le milieu du bord interne du carpopodite.

L'apparition tardive et timide de différenciations sexuelles sur les péréiopodes, marque d'infantilisme, doit sans doute être mise en relation avec la croissance rapide et le gigantisme des mâles *forsmani* : à un âge donné, ils sont plus grands que les mâles d'autres formes ; ils atteignent

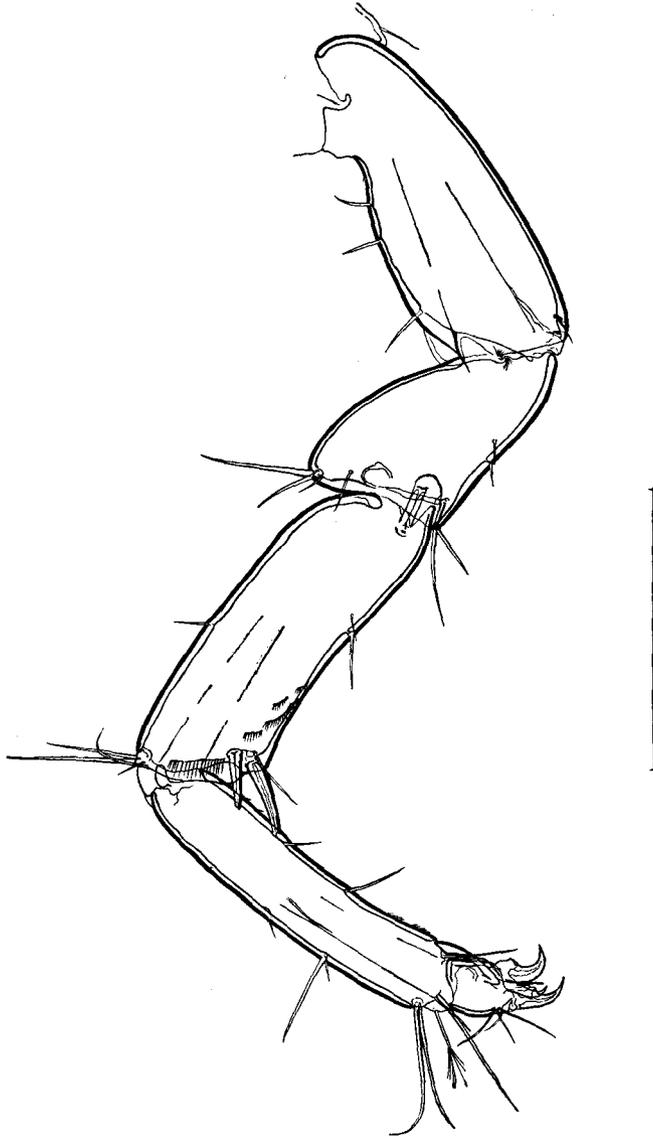


FIG. 40. — *J. m. forsmanni*. P7. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

aussi une taille limite supérieure : le plus grand mâle obtenu en élevage mesurait 2,92 mm. La forme du corps, qui montre un élargissement postérieur très marqué, est voisine de celle des mâles *praehirsuta*.

L'ornementation de la zone marginale du pléotelson (fig. 41) et des bords latéraux des segments thoraciques et de la tête est moins dense

que celle de la forme *prae-hirsuta*. Elle paraît intermédiaire entre celle-ci et celle de l'espèce *albifrons*.

*Femelles.* — Les femelles *forsmani* ont même forme générale que les femelles *albifrons* et ne se caractérisent par aucun trait morphologique important.

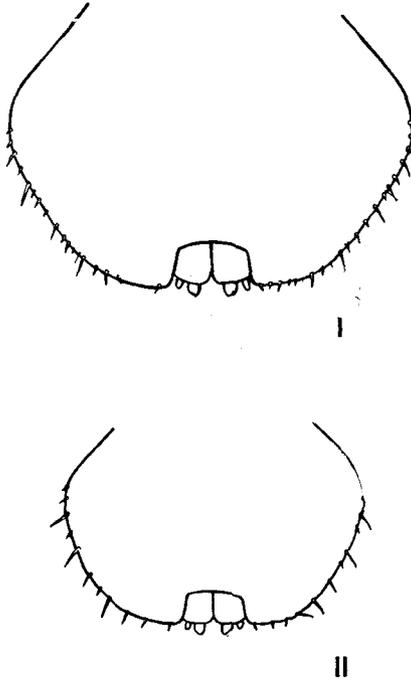


FIG. 41. — *J. m. forsmani*. Garniture de soies de la zone marginale du pléotelson chez un mâle (fig. I) et chez un prémâle (fig. II).

## 2. — ÉTUDE BIOMÉTRIQUE.

*Forme du corps.* — Les mesures du corps ont porté sur 54 prémâles et 195 mâles.

Les coefficients de croissance relative des diverses grandeurs du corps, en fonction de  $L$ , et de  $l_{\text{préop.}}$  en fonction de  $L_{\text{préop.}}$ , figurent dans le tableau XVII.

Les valeurs de  $L$ , en logarithmes népériens, vont de 2,10 à 3,10 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, de 2,30 à 3,10 pour les mâles ;  $L_{\text{préop.}}$  varie entre 1,30 et 2,10.

Le gradient de croissance des mâles *forsmani*, que mettent en évidence les tableaux XVII et XVIII et la fig. 42, rappelle, par son allure

générale, les gradients des formes *albifrons*, *syei*, et *ischiosetosa*, avec un maximum des valeurs de  $\alpha$  au niveau des quatrième et cinquième segments thoraciques.

*Péréiopodes.* — Les coefficients d'allométrie des péréiopodes, pour la forme *forsmani*, sont donnés dans le tableau XIX.

Les valeurs de  $\alpha$ , pour  $L_{P7}$  et  $L_{P6}$  étudiées en fonction de  $L_{P2}$  (qui varie entre 1,05 et 2,00 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, et entre 1,25 et 2,00 pour les seuls mâles) diffèrent indiscutablement ( $P < 0,001$ ) et la croissance de  $L_{P7}$  est, pour cette espèce, comme pour les précédentes, majorante par rapport à celle de  $L_{P6}$ .

La largeur des carpopodites de P 6 et de P 7 a été définie comme la grandeur homologue des formes *ischiosetosa* et *prachirsuta*. Les indications données pour ces espèces, relativement à la croissance de  $l_{P6}$  et de  $l_{P7}$  en fonction respectivement de  $L_{P6}$  et de  $L_{P7}$ , valent pour les *forsmani*. Les 246 valeurs de  $L_{P6}$  s'échelonnent entre 1,35 et 2,30, les 190 valeurs de  $L_{P7}$  entre 1,45 et 2,30.

### 3. — PRÉFÉRENCES ÉCOLOGIQUES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

C'est à un niveau intermédiaire entre ceux où vivent de préférence les formes *albifrons* et *prachirsuta* que s'établissent, en des points abrités ou peu battus, les populations de l'espèce *forsmani*.

A ce niveau, où il est facile d'en faire des récoltes abondantes, rigoureusement monotypiques, les animaux se rassemblent sous les galets et les pierres plates que baignent, à marée basse, des filets d'eau, plus ou moins saumâtre, qui s'écoulent vers la mer. On les trouve aussi sur les entéromorphes qui couvrent certaines de ces pierres.

Mais les *J. m. forsmanni* se rencontrent parfois à des niveaux plus élevés, et se mêlent alors aux *albifrons*. A la limite inférieure de leur zone d'adaptation, elles cohabitent régulièrement, en petit nombre, sur les *Fucus*, avec les *prachirsuta*.

L'espèce *forsmani* n'a été signalée jusqu'ici que de la région de Roscoff (Roscoff, Santec, Primel, Estellen), où elle est très commune. Des recherches ultérieures permettront sans doute de la retrouver sur d'autres côtes, mais il semble probable qu'elle manque dans les régions scandinaves.

## CHAPITRE III

LE PROBLÈME TAXINOMIQUE DES *JAERA MARINA*

Anticipant, au cours des chapitres précédents, sur les conclusions auxquelles nous conduira ce travail, j'ai considéré les différents ensembles d'animaux étudiés comme autant d'espèces, — pour lesquelles j'ai employé une nomenclature trinominale —, subdivisions d'une super-espèce *J. m.*, bien que j'ai parfois employé le terme neutre de formes pour les désigner. Il me faut maintenant discuter de cette interprétation en cherchant à résoudre, sans idée préconçue, le problème taxinomique posé par les *J. m.*, problème qui se résume dans la question suivante : quelle est la valeur, dans la hiérarchie systématique, des formes qui viennent d'être décrites ?

Les systématiciens se heurtent constamment à des problèmes analogues, toujours délicats parce qu'ils mettent en cause la définition même de l'espèce, et qui, le plus souvent, ne reçoivent d'autre solution qu'une opinion probable, admise dans la mesure où elle paraît raisonnable, sans qu'il soit possible, par manque de temps ou par suite des difficultés inéluctables ou des impossibilités que soulève l'élevage de la plupart des animaux, de l'étayer par des arguments réellement démonstratifs.

Il convient d'ailleurs d'insister sur une notion qu'on trouve rarement exprimée, sans doute en raison de son évidence même, ou parce qu'elle est dépourvue d'importance pratique pour le systématicien. Chaque espèce résulte d'une discontinuité irréversible, interrompant, à une période donnée du temps évolutif, une succession apparemment continue et progressive de transformations organiques, discontinuité qui constitue éventuellement le point de départ d'un nouveau continuum évolutif. Résoudre un problème taxinomique, à l'échelon spécifique, revient donc à situer, par rapport à cette discontinuité, les groupes d'animaux étudiés. La solution est souvent simple parce que, dans la grande majorité des cas, ces groupes se placent manifestement au delà de la discontinuité spécifique : on se trouve alors en présence d'espèces bien séparées les unes des autres et de leur forme ancestrale. En deçà de la discontinuité, les groupes de population se définissent comme des sous-espèces d'une espèce initiale, lorsqu'ils diffèrent par des particularités constantes et suffisamment nettes ; cependant les races que présentent les innombrables espèces en voie d'évolution se trouvent, dans la nature actuelle,

à des étapes très diverses de leur différenciation spécifique ; une terminologie taxinomique qui rendrait compte de l'infinité des états sub-spécifiques possibles est inconcevable, mais il faut se garder d'oublier que l'étiquette sous-espèce groupe en une spacieuse unité une multitude de degrés de spéciation, dont la définition précise offre le plus grand intérêt pour le biologiste. La difficulté devient plus grande encore dans les cas limites, qui fournissent les problèmes les plus attachants de la systématique évolutive, soit que, dans l'ensemble de leur aire de distribution, certaines formes voisines ne soient pas rigoureusement inter-stériles, témoignant ainsi d'une discontinuité encore imparfaite, soit que des groupes de formes se comportent, dans certaines zones de leur répartition, comme des sous-espèces, et, en d'autres points, comme de bonnes espèces. La solution, sans doute nécessaire, mais souvent sujette à discussion, qui revient à résumer de tels problèmes systématiques par l'un ou l'autre des quelques termes de la hiérarchie taxinomique, ne constitue qu'un pis-aller pragmatique, incapable de traduire chaque exemple dans sa complexité biologique propre, dans sa signification évolutive individuelle.

Je montrerai dans ce chapitre, où seront mises en balance les différences et les ressemblances morphologiques, biométriques et écologiques des six formes de *J. m.*, que les résultats acquis par les méthodes les plus courantes de la systématique obligent à poser un problème taxinomique, mais qu'ils ne suffiraient pas à départager un systématicien diviseur, considérant qu'il existe autant d'espèces que de formes, et un systématicien réunisseur, partisan d'une espèce polymorphe. D'autres arguments, qui seront exposés plus loin, nous conduiront à placer avec sécurité, en fonction de la meilleure définition de l'espèce (voir page 192), les formes de *J. m.* à un niveau spécifique, mais nous prouveront que ces formes se situent, aujourd'hui encore, à la limite même de l'espèce.

#### A. — Résumé des principales différences entre les six formes de *Jaera marina*.

##### 1. — DIFFÉRENCES QUALITATIVES.

Il n'est évidemment pas question de reprendre, dans le détail, toutes les particularités qui ont été signalées dans l'étude analytique des diverses espèces de *J. m.* Mais, parmi ces différences qualitatives, celles qui portent sur les caractères sexuels secondaires offrent manifestement, du point de vue systématique, une importance particulière, et seront rappelées dans une clef dichotomique permettant la détermination, d'après les caractères des mâles, des espèces actuellement connues.

1. — Des caractères sexuels secondaires très apparents sur les périopodes postérieurs P 6 et P 7. Périopodes 1 à 5 (à l'exception de ceux des vieux ♂♂ *syei*)

dépourvus de différenciation sexuelle. Élargissement postérieur du corps peu marqué.

1a. — Carpopodites de P 6 et P 7 portant un lobe distal interne.

1aa. — Lobe très développé distalement, ne portant pas plus de 15 soies en crochet ..... **albifrons**

1ab. — Lobe peu développé distalement, portant jusqu'à 40 soies en crochet ..... **syel**

1b. — Carpopodites de P 6 et P 7 normaux.

1ba. — Un feutrage de soies dans la moitié distale interne des ischiopodites de P 6 et P 7 ..... **ischiosetosa**

1bb. — Des brosses de soies recourbées sur les carpo-, méro- et ischiopodites de P 6 et P 7 ..... **posthirsuta**

2. — Caractères sexuels secondaires de P 6 et P 7 peu apparents, ne se manifestant ni par un lobe ni par une garniture particulière de soies sur l'un quelconque des articles. Élargissement postérieur du corps très marqué.

2a. — Péréiopodes 1 à 4 portant de très nombreuses soies recourbées sur les pro-, carpo-, et méropodites. Épine principale de P 7 très développée, en ergot; celle de P 6 courte ..... **prae-hirsuta**

2b. — Péréiopodes 1 à 4 ne portant, chez les grands individus, qu'un très petit nombre ( $\leq 6$ ) de soies recourbées sur les pro-, carpo-, et méropodites. Épines principales de P 6 et de P 7 sensiblement de même taille ..... **forsmani**

## 2. — DIFFÉRENCES BIOMÉTRIQUES.

La fig. 42, sur laquelle ont été reportés les gradients de croissance des cinq populations étudiées, représentatives chacune d'une des formes de *J. m.*, montre que les comparaisons utiles peuvent être limitées aux *albifrons* et *ischiosetosa*, *albifrons* et *syel*, *ischiosetosa* et *syel*, *albifrons* et *forsmani*, *forsmani* et *prae-hirsuta*.

Je leur ai cependant ajouté celle des mâles *ischiosetosa* et *forsmani* qui facilitera, par la suite, l'étude des hybrides entre ces deux espèces.

La validité statistique des différences de pente existant entre droites d'allométrie homologues a été testée par la méthode de REEVE. Les résultats relatifs aux grandeurs du corps et aux péréiopodes figurent dans les tableaux XX à XXV, mais nécessitent quelques remarques.

a) On voit que des différences significatives, et presque toujours hautement significatives, existent, pour la croissance des largeurs de la tête et des segments thoraciques antérieurs (rapportés à L), entre les populations d'*albifrons* et d'*ischiosetosa*, d'*albifrons* et de *syel*, d'*albi-*

*frons* et de *forsmani*, d'*ischiosetosa* et de *forsmani*, de *forsmani* et de *praehirsuta*. A l'exception des *praehirsuta*, dont nous avons signalé plus haut (voir p. 283) le gradient très aberrant, les largeurs des deux derniers segments thoraciques et du pléotelson ont, au contraire, chez les mâles,

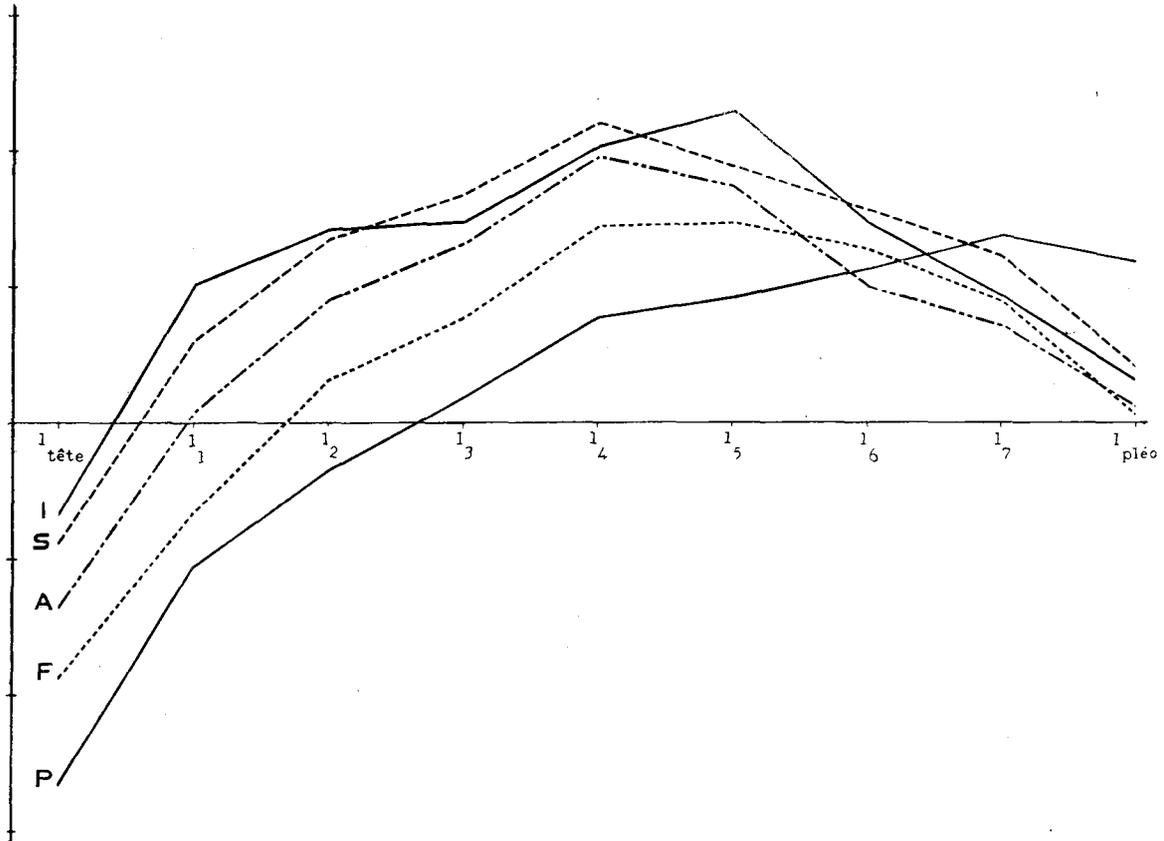


FIG. 42. — Gradients d'allométrie  $\Gamma$  pour les différentes populations étudiées : I, *J. m. ischiosetosa* ; S, *J. m. syei* ; A, *J. m. albifrons* ; F, *J. m. forsmani* ; P, *J. m. praehirsuta*.

des croissances très voisines pour les diverses formes, et les différences de pente ne sont pas significatives.

b) Les caractères biométriques des péréiopodes diffèrent le plus souvent de façon hautement significative. Il convient cependant de signaler, pour les formes *albifrons* et *forsmani*, une difficulté qui tient à ce que les différences significatives, mais de sens contraire, existent entre les  $L_{P2}$  rapportées à L et  $L_{P6}$  rapportées à  $L_{P2}$  : il en résulte que les croissances des longueurs de P 6 rapportées à L ont sensiblement même

constante d'équilibre, pour les deux formes considérées. Ce résultat met en évidence une corrélation négative entre les croissances en longueur et en largeur des périopodes, quelle que soit la nature morphologique de l'élargissement.

c) Le fait que des différences ne sont pas statistiquement significatives, d'après les résultats analysés, ne prouve pas que les croissances soient identiques. Des mesures plus précises ou plus nombreuses révéleraient probablement d'autres particularités, pour les populations envisagées. Mais, en règle générale, les écarts non significatifs permettent de conclure à une grande similitude des croissances comparées. Cependant, dans les cas des formes *albifrons* et *syei* d'une part, *albifrons* et *forsmani*, d'autre part, on remarquera que les différences des  $\alpha'$  ne sont pas significatives pour  $l_{p6}$  rapportée à  $L_{p6}$  ou  $l_{p7}$  rapportée à  $L_{p7}$ , chez les prémâles ; ces résultats s'expliquent par l'imprécision qui entache les valeurs de  $\alpha'$ , chez les prémâles *albifrons* et *syei* et par le fait que les comparaisons statistiques portent sur les coefficients de régression  $\alpha'$  ; en considérant les valeurs de  $\alpha$ , ou l'évidence graphique, on est au contraire conduit à admettre, pour les caractères considérés, une différence certaine entre *albifrons* et *forsmani*, très probable entre *albifrons* et *syei*.

d) La forme *syei* offre la remarquable particularité d'être très semblable à la forme *ischiosetosa*, et bien différente d'*albifrons*, pour les caractères du corps, et d'être, au contraire, très voisine des *albifrons* et indiscutablement distincte des *ischiosetosa* pour les caractères des périopodes. Nous reviendrons ultérieurement sur l'importance théorique de cette réunion, dans une même forme, de deux particularités importantes, réalisées par ailleurs, séparément, dans deux autres formes bien définies de *Jaera marina*.

### 3. — DIFFÉRENCES ÉCOLOGIQUES.

Les diverses formes de *J. m.* montrent, dans la nature, de nettes préférences écologiques, qui ont été signalées plus haut, pour chacune d'elles. Parmi les plus caractéristiques, nous rappellerons :

1<sup>o</sup>) que seule la forme *ischiosetosa* s'établit dans des milieux très abrités, régulièrement euryhalins, sub-terrestres ;

2<sup>o</sup>) que les formes *albifrons*, *forsmani* et *praehirsuta* occupent des niveaux différents de la zone intercotidale ; près du Laboratoire de Ros-

coff, on les rencontre successivement, en descendant la grève vers le chenal de l'île Verte ;

3<sup>o</sup>) que la forme *prae-hirsuta* vit toujours sur les *Fucus* à des niveaux relativement bas de la zone intercotidale.

Cependant des populations complexes, constituées de représentants de deux types, s'observent parfois, — ce qui montre que les zones d'adaptation des formes écologiquement les plus voisines se recouvrent partiellement —, mais ne comptent, très généralement, qu'un petit nombre d'individus.

L'étude analytique des facteurs écologiques de ces biotopes voisins n'a pas été tentée ; mais il est certain *a priori* que des optimum physiologiques, légèrement différents pour les diverses formes, correspondent à l'ensemble des conditions qui sont réalisées dans leurs zones d'adaptation préférentielle respectives.

A cette remarquable sensibilité écologique des *J. m.*, dans les conditions naturelles, s'oppose leur extraordinaire facilité d'accommodation, en élevage, à des milieux s'écartant parfois notablement de ceux où les animaux ont été récoltés. Toutes les formes résistent à des variations osmotiques considérables. Toutes ont été élevées, pendant des générations, dans les mêmes conditions standard, sans paraître en souffrir, et sans qu'aucune altération visible se manifeste dans leurs caractères morphologiques.

C'est en raison de ces potentialités uniformes que j'ai employé, pour caractériser la répartition écologique des différentes formes, le terme de préférences, dont il importe cependant de délimiter la signification. Il est évident que l'expérience naturelle a seule une valeur réelle, et que les diverses *J. m.*, en fait, diffèrent écologiquement. Mais le terme préférences n'implique pas la possibilité d'un choix effectué par les animaux : leur survivance dépend d'un équilibre strict qui s'établit entre eux et leur milieu. Les préférences marquées des formes de *J. m.*, très voisines d'exigences seules compatibles avec leur pérennité, traduisent l'importance sélective majeure que jouent, à leur égard, les facteurs écologiques.

#### B. — Valeur taxinomique des caractères différentiels.

Il est hors de doute que les différences morphologiques et biométriques qui séparent actuellement les formes de *J. m.* ne résultent pas de varia-

tions adaptatives, phénotypiques. Elles ont donc une signification taxinomique réelle, dont il importe de préciser la portée. Nous pourrions ainsi, à titre de conclusion de cette première partie, faire en quelque sorte le point du problème systématique, en fonction des résultats précédemment exposés, qui ont été acquis par la seule application, un peu poussée, des méthodes descriptives de la systématique traditionnelle. Cette étape n'est pas aussi artificielle qu'il pourrait sembler, puisque, dans la plupart des cas, les systématiciens ne disposent pas des renseignements biologiques qui permettraient seuls d'aboutir à une conclusion taxinomique aussi démonstrative que possible, tenant compte notamment du critère d'interfécondité.

Les différenciations sexuelles des péréiopodes, chez les mâles, fournissent des arguments très puissants à la thèse de la valeur spécifique des formes de *J. m.* Les carcinologues ont toujours attribué une haute valeur systématique aux caractères sexuels secondaires, qui confèrent aux péréiopodes, ou aux segments du corps, qui les portent, une morphologie parfois complexe, presque toujours très caractéristique. Très fréquemment, des différences, portant sur les variants sexuels d'un des sexes, rendant probable un isolement sexuel, ont suffi, presque à elles seules, à définir des espèces, généralement reconnues. De telles différences ne témoignent cependant pas nécessairement de l'existence d'espèces bien séparées : les divers aspects, pourtant voisins, des gnathopodes, chez l'Amphipode *Jassa falcata* (MONTAGU), ont été initialement attribués à une trentaine d'espèces distinctes (voir la monographie récente de SEXTON et REID).

Dans le cas des *J. m.*, il convient d'opposer, aux dissemblances de cet ordre, les ressemblances qui apparaîtraient dans un tableau synoptique complet et qui ont été résumées dans le premier chapitre, et d'insister en particulier sur les caractères du préopercule et des pléopodes II. Ces appendices, qui interviennent directement dans les mécanismes de la copulation, et qui peuvent être ainsi considérés comme des organes sexuels primaires, sont à la fois très semblables pour toutes les formes de *J. m.* et tellement différents entre celles-ci et l'une quelconque des autres espèces du genre *Jaera* que le seul aspect du préopercule permet la détermination spécifique. Pour les diverses formes de *J. m.*, la morphologie des préopercules et des pléopodes II demeure très uniforme, jusque dans les détails de l'ornementation, et son étude qualitative révèle la même variabilité, d'ailleurs relativement grande (et se tradui-

sant essentiellement par la rectilinéarité plus ou moins accusée de la marge postérieure du préopercule), à l'intérieur d'une espèce, ou pour l'ensemble des formes. L'étude biométrique des grandeurs du préopercule établit l'existence de petites différences entre les formes, dans les modalités de croissance de cet organe, mais de telles différences ne sauraient entraîner un obstacle mécanique sérieux dans les rapprochements sexuels entre formes différentes, puisque l'absence d'organes copulateurs, chez les femelles, supprime *ipso-facto* la nécessité d'une coaptation étroite entre les organes sexuels des deux sexes. Il semble normal d'attribuer, dans la hiérarchie des caractères systématiques, plus d'importance aux organes sexuels primaires qu'aux différenciations sexuelles secondaires. On se trouve donc conduit, en se basant sur les caractères du préopercule, à placer l'ensemble des *J. m.* au même niveau que les autres formes reconnues à l'intérieur du genre *Jaera*, et ces formes constituent manifestement autant de bonnes espèces, monotypiques (à l'exception, peut-être, de la *Jaera sarsi*). La morphologie très uniforme des femelles, la comparaison des stades de développement pour les diverses formes confirment pleinement, de leur côté, cette notion de l'unité des *J. m.*

On peut concilier les différences frappantes qui définissent leurs formes, d'une part, leur homogénéité morphologique et les analogies qu'elles montrent, dans leur ensemble, avec les autres espèces de *Jaera*, d'autre part, en rapportant toutes les *J. m.* à une même unité taxinomique, subdivisée secondairement en plusieurs groupes, caractérisés chacun par une manifestation particulière des variants sexuels secondaires.

Mais le problème taxinomique des *J. m.* demeure ouvert, et deux alternatives subsistent : *Jaera marina* est-elle une super-espèce, dont les espèces constituantes sont les formes que nous avons définies ? ou une espèce polytypique, comprenant les six sous-espèces ou formes qui ont été décrites ?

Les arguments biométriques et écologiques que nous possédons ne nous permettront pas plus que les précédents de trancher entre ces deux possibilités.

Des différences biométriques très marquées entre les formes confirment les particularités qualitatives des péréiopodes, et apparaissent dans la comparaison des caractères du corps. Mais j'ai insisté plus haut sur le fait que ces différences, indubitables entre les populations étudiées, ne se retrouveraient pas identiques entre d'autres populations des mêmes

formes. Il se peut cependant qu'elles aient une réelle valeur taxinomique, et que chaque forme, définie par les caractères qualitatifs de ses périopodes, offre, par ailleurs, pour chacune de ses populations, des gradients de croissance très voisins pour les segments du corps : les diverses populations des formes *albifrons*, *ischioetosa*, *forsmani*, que j'ai eu l'occasion d'observer au voisinage de Roscoff, étaient, sans aucun doute, très proches des populations types que j'ai étudiées ; des mâles *ischioetosa*, reçus de Suède, montraient les mêmes particularités générales que les mâles roscoffites de cette espèce. Mais il demeure évidemment impossible d'attribuer à ces particularités biométriques, même si on les retrouve statistiquement identiques pour les populations de chaque forme, une valeur spécifique plutôt qu'infraspécifique, et de leur faire prendre le pas sur l'uniformité des caractères sexuels primaires.

Les *J. m.* ne sont réellement sympatriques que dans les régions marginales de leurs zones d'adaptation préférentielle. Les préférences écologiques des diverses formes peuvent témoigner aussi bien en faveur de races écologiques que de bonnes espèces. Seule, la présence d'hybrides naturels, dans les milieux où deux formes cohabitent, permettrait de choisir entre les deux éventualités qui ont été énoncées.

On trouvera, dans la seconde partie de ce travail, les résultats relatifs à l'hybridation expérimentale et naturelle des *J. m.*, qui nous conduiront à considérer leurs différentes formes comme autant d'espèces, mais si proches parentes qu'on peut encore parler, à leur égard, de polytypisme. La comparaison morphologique de ces espèces actuelles de *J. m.* nous a montré qu'elles sont bien plus voisines entre elles que de l'une quelconque des autres espèces de *Jaera* et qu'une homologie taxinomique ne peut être trouvée qu'entre chacune de ces dernières et l'ensemble polytypique constitué par toutes les *J. m.* ; le polytypisme des *J. m.* témoignerait donc de différenciations secondaires ayant scindé en plusieurs groupes systématiques une *J. m.* ancestrale, tandis que les autres espèces du genre *Jaera* sont, jusqu'à présent, demeurées monotypiques.

## DEUXIÈME PARTIE

ÉLÉMENTS DE SYSTÉMATIQUE ÉVOLUTIVE  
DES *JAERA MARINA* (FABR.)

L'exposé précédent, compte tenu de la solution, déjà annoncée, que nous proposerons au problème taxinomique des *J. m.*, fournit une image, aussi complète que le permettent nos connaissances présentes, de l'état actuel de leur évolution. D'autres résultats, auxquels nous conduisent des méthodes systématiques assez rarement applicables, nous permettent d'aborder une systématique évolutive des *J. m.*, d'analyser leur micro-évolution, de chercher la signification biologique des données de systématique statique, en même temps qu'elles fourniront une solution objective au problème taxinomique qui vient d'être formulé.

Toute évolution biologique élémentaire implique évidemment la transformation d'un état initial en un état final, ou, tout au moins, en un état actuel. C'est à ce dernier cas que se limitent pratiquement, en raison de leur caractère expérimental, les recherches de systématique évolutive. L'analyse idéale d'un cas élémentaire d'évolution nécessiterait donc la connaissance simultanée de l'espèce initiale dont dérivent directement les formes actuelles, de ces formes actuelles, ainsi que la compréhension des mécanismes (facteurs d'évolution) qui ont déterminé le passage de l'une aux autres. En raison de la lenteur des processus évolutifs, une telle connaissance nous est inaccessible, d'une manière directe.

Mais, dans le cas des *J. m.*, à partir de l'étude assez détaillée, non seulement systématique, mais aussi biologique — et surtout génétique — des formes actuelles, seules données immédiates dont nous disposons, nous pouvons, grâce à des concours d'arguments qui laissent à l'hypothèse le moins de part possible, et prennent souvent une valeur pleinement démonstrative, reconstituer, par voie déductive, parallèlement au plan historique, les deux phases d'évolution (état initial, mécanismes

de la transformation) antérieures à celle que nous révèle le monde vivant.

Je montrerai tout d'abord que la grande similitude du polychromatisme, d'ordre génétique, des diverses formes actuelles de *J. m.* confirme leur proche parenté et témoigne de leur origine commune. Cet argument, s'ajoutant au critère morphologique, permet d'affirmer l'existence d'une *Jaera marina* ancestrale, et non pas seulement d'une *Jaera* ancestrale.

J'établirai ensuite, de manière évidemment indirecte, les rapports systématiques qui existent entre cette forme initiale et les formes actuelles de *J. m.* L'étude des hybrides entre les formes actuelles nous prouvera la nature génétique des particularités morphologiques (caractères des péréiopodes, des segments du corps) qui définissent ces dernières. On peut en inférer que des différences génétiques analogues séparent chacune des formes actuelles de la forme ancestrale et déduire de la rareté des hybrides naturels la position systématique des formes actuelles, considérées les unes par rapport aux autres, ou par rapport à l'espèce initiale.

Enfin, j'essayerai de définir les mécanismes probables de l'évolution des *J. m.*.

#### CHAPITRE IV

##### DESCRIPTION ET DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DU POLYCHROMATISME DES *JAERA MARINA*

Au polytypisme des *J. m.* se superpose, pour toutes les populations de chacune de leurs formes, un polychromatisme naturel, souvent remarquable.

Je décrirai dans ce chapitre les aspects phénotypiques fondamentaux, éléments de ce polychromatisme, et démontrerai sa nature génétique, réservant pour le chapitre suivant l'exposé des déductions qu'autorise cette étude, quant au problème de l'évolution des *J. m.*.

On connaît, chez les Isopodes Asellotes, Oniscoïdes, Valvifères et Flabellifères, de nombreux exemples de polychromatisme naturel. Les

publications les plus importantes où ils se trouvent décrits — et qui fournissent la bibliographie du sujet — ont été citées dans un mémoire récent, relatif à *Sphaeroma serratum* (FABRICIUS) (C. BOCQUET, C. LEVI et G. TEISSIER, 1951).

Bien qu'il doive compter parmi les plus riches, le polychromatisme des *J. m.* n'a jamais fait l'objet d'une description détaillée, ni, à plus forte raison, d'une analyse causale, même succincte. Pourtant, dès 1780, O. FABRICIUS écrivait, dans sa diagnose de *J. m.* : « color variat, griseus, « fuscus, niger, virescens, maculatus et immaculatus, fronte et partibus « inferioribus semper albis ». Puis, en 1887, C. G. SYE insistait sur l'extrême variabilité de couleur et de dessin des exemplaires d'une population de Kiel, mais sans illustrer par aucune figure un texte et un essai de classification (en individus uniformes, mouchetés et rayés) malheureusement peu précis. Le problème n'a pas été repris par la suite, les travaux de KESSELYÁK (1938) et de FORSMAN (1944, 1949) n'ayant traité qu'incidemment des variétés de coloration chez *J. m.*.

Le classement des phénotypes et la recherche du déterminisme de leur réalisation sont cependant plus faciles chez *J. m.* que chez la plupart des Isopodes. Il n'existe en effet, chez ces Isopodes, aucune adaptation chromatique : SYE avait déjà reconnu la stabilité de la coloration d'individus placés sur des fonds différents, et insisté sur l'inertie totale de leurs granulations pigmentaires. J'ai pu m'assurer en outre, par l'élevage des principaux phénotypes, dans des conditions standard, de l'absence d'homochromie : pour de nombreuses variétés, le type de coloration est réalisé chez les jeunes avant même leur sortie du marsupium maternel, et demeure inchangé au cours de leur croissance ; dans le cas de certains phénotypes hybrides, ou de variétés intéressant la nature des pigments, on peut suivre au contraire, au cours de la vie des individus, une évolution de la pigmentation, mais il s'agit alors de la réalisation progressive d'un phénomène intrinsèque que ne semblent pas influencer les conditions externes.

La possibilité de variations physiologiques étant éliminée, on se trouve logiquement conduit à envisager une interprétation héréditaire du polychromatisme des *J. m.* Dès 1931, REMANE avait d'ailleurs proposé, dans une note infrapaginale d'un travail consacré à *Idotea tricuspidata*, un tel déterminisme à propos du caractère de coloration orange de certaines *J. m.*, mais sans apporter aucun argument à l'appui de son assertion. De nombreux croisements, dont les descendants ont reproduit

les phénotypes parentaux ou ancestraux dans des proportions régulières, compatibles avec les prévisions mendéliennes, forment une base expérimentale qui me permet d'affirmer la nature génétique des variétés de coloration chez *J. m.*.

La plupart des phénotypes décrits ci-dessous proviennent de quelques populations de la forme *albifrons* (Roscoff, Penpoull), et de la forme *forsmani* (Roc'h Iliévec), et c'est sur ces populations qu'a porté l'essentiel du travail génétique. Mais, pour quelques phénotypes communs à toutes les formes de *J. m.*, les résultats de quelques croisements entrepris ont montré la valeur générale des renseignements génétiques précédemment obtenus. L'étude de quelques gènes, seulement présents dans le génome d'une seule forme (pour les populations que j'ai observées tout au moins) n'a pu être poursuivie que sur des hybrides entre espèces différentes. Ces croisements hybrides ne semblent d'ailleurs entraîner aucune difficulté particulière, quant à l'analyse génétique du polychromatisme, et les résultats de croisements effectués, pour des phénotypes homologues, entre mâles et femelles d'une même forme ou de deux quelconques des différentes formes, sont identiques. L'étude génétique peut, de ce fait, être présentée d'une manière synthétique.

La coloration d'une *Jaera* peut être définie complètement par trois paramètres fondamentaux, susceptibles chacun de prendre diverses « valeurs » à l'intérieur de l'espèce : le dessin coloré, la couleur du dessin, l'intensité de la pigmentation, et il est commode de subdiviser le polychromatisme de *J. m.* en fonction de l'existence de ces trois variables. La distinction d'un *polychromatisme structural*, défini par la répartition des chromatophores, et d'un *polychromatisme de nature des pigments* s'impose avec une évidence particulière puisque tous les granules pigmentaires du corps, sont, pour une *Jaera* donnée, d'une seule couleur, caractéristique d'une étape définie de la série observée des pigments. Cette subdivision du polychromatisme, qui permet de classer de nombreux phénotypes dans un tableau à double entrée, semble naturelle, puisqu'aucun gène, responsable à la fois d'un dessin et d'une couleur particuliers, n'a été décelé jusqu'ici. Le *polychromatisme d'intensité de la pigmentation* dépend de la densité plus ou moins grande des granulations pigmentaires ; j'ai à peine abordé l'étude difficile de génétique quantitative qu'il soulève ; il semble d'ailleurs que certaines mutations structurales soient toujours liées à un degré d'intensité propre, ce qui paraît impliquer un effet pléiotrope de certains gènes.

Les multiples combinaisons des différents gènes mis en évidence rendent compte d'une très grande partie du polychromatisme de *J. m.*, tel qu'il ressort d'un examen à l'œil nu ou à la loupe binoculaire des individus de nombreuses récoltes. Dans certains cas cependant, le classement phénotypique demeure difficile, des interactions s'établissant entre le gène épistatique responsable d'un phénotype donné et d'autres gènes (ou systèmes de gènes), et se traduisant par des modifications plus ou moins notables du phénotype normal. Il est naturel, pour cette raison, de considérer, dans le cadre du polychromatisme structural tout au moins, un *polychromatisme principal*, qui comprend les principaux phénotypes sous leur forme la plus fréquente, et un *polychromatisme secondaire*, ou additionnel, résultant de variantes apportées par des gènes modificateurs à la manifestation habituelle de l'un ou l'autre des gènes épistatiques. Il m'a paru impossible de pousser, pour le moment, l'étude des types de coloration au delà de ces caractères bien repérables, sans tenir compte de petites différences, d'ordre quantitatif, existant entre la plupart des individus qu'une abstraction élémentaire conduit à ranger dans une même classe phénotypique. Ce *polychromatisme résiduel*, qu'on pourrait encore appeler *micro-polychromatisme*, traduit probablement l'influence extrêmement complexe du milieu génotypique tout entier sur la coloration et n'est pas analysable, dans l'état actuel de nos connaissances.

#### A. — Description du polychromatisme.

##### 1. — TYPES STRUCTURAUX DE PIGMENTATION : POLYCHROMATISME STRUCTURAL.

J'ai rencontré, dans les populations analysées, dix types principaux de répartition des pigments. Leur description sera accompagnée, pour chacun d'eux, de celle des variantes qui ont été observées et qui témoignent de l'existence d'un polychromatisme additionnel. Il est probable que d'autres types structuraux, et d'autres variations secondaires des phénotypes définis ci-dessous, seront révélés par l'étude d'autres populations, mais je crois cependant pouvoir affirmer que le présent exposé donne un aperçu très général de la complexité du polychromatisme des *J. m.* On retrouve presque toujours, chez les mâles et les femelles, les mêmes types structuraux, mais dans quelques cas, qui ressortissent tous du polychromatisme additionnel, de petites différences, d'ordre

quantitatif, s'observent, entre les deux sexes, dans la réalisation des aspects phénotypiques. Les types structuraux seront décrits sous leur aspect coloré le plus commun, dû à une pigmentation noire ; les caractères d'intensité les plus fréquents seront seuls signalés.

Les types structuraux des *Jaera* sont parfois reconnaissables, sans erreur possible, dès la sortie du marsupium, encore que la pigmentation s'accroisse et se complète bien au delà de la puberté : tel est le cas des phénotypes *bifasciatum*, *pseudo-bifasciatum*, *unifasciatum*, *trifasciatum*, *immaculatum*. La détermination sûre des phénotypes voisins, uniformes ou sub-uniformes (*album-utrinque-lineatum*, *intricatum*, *sub-decoloratum*) qui se réalisent progressivement au cours des états juvéniles, n'est au contraire possible que sur des individus pubères, dont la structure pigmentaire continue d'ailleurs à se modifier légèrement, leur vie durant, sans que leurs caractères distinctifs se trouvent altérés pour autant. L'étude des types de structure portera, de ce fait, sur leurs états de complète manifestation.

#### a) Les phénotypes *uniforme*.

*Phénotype principal.* — Le phénotype *uniforme* (fig. 1 et Pl. I, fig. 1) constitue le type structural le plus simple et le plus fréquent.

Il se caractérise par la répartition d'apparence très homogène, également dense, des granules pigmentaires des chromatophores sur la presque totalité de la face dorsale du corps. Celle-ci donne, à l'œil nu, l'impression d'être uniformément teintée, mais un examen plus attentif révèle une très légère accentuation de la pigmentation le long de la ligne médio-dorsale du corps, à partir du deuxième segment thoracique, et dans les régions antérieures du pléotelson. Suivant les individus, la couleur varie du gris cendré au brunâtre, en fonction de la densité des chromatophores.

Quelques plages dorsales restent dépourvues de pigment :

1<sup>o</sup>) La plus frappante occupe la partie frontale de la tête, avec un maximum d'extension au voisinage des points d'attache des antennules et des antennes. Il s'y forme, le plus souvent, un pigment blanc jaunâtre qui accentue le contraste entre cette zone claire antérieure et les autres parties du corps. Nous retrouverons cette plage frontale dans la plupart des phénotypes ; sa présence presque constante, qui avait probablement semblé caractéristique à MONTAGU et à LEACH, est à l'origine du qualificatif spécifique *albifrons* proposé par ces auteurs.

2°) Les impressions musculaires se présentent sous forme de nombreuses taches de petite taille, et de contours généralement elliptiques, surtout marquées dans la partie postérieure de la tête, sur tous les segments thoraciques, et dans la partie antérieure du pléotelson. Elles s'observent évidemment chez tous les phénotypes colorés.

3°) Un territoire dépigmenté, vaguement trapézoïdal, de taille moyenne ou petite, se remarque très fréquemment dans la partie postérieure du quatrième segment thoracique, et s'étend à la partie antérieure du cinquième. Elle est toujours limitée à la région médio-dorsale de ces segments.

4°) Enfin, une plage claire, allongée suivant l'axe de symétrie du corps, de forme mal définie, s'étend sur une partie du pléotelson.

La face ventrale du corps ne montre pas de chromatophores, sauf, exceptionnellement, sur l'opercule de certaines femelles et le préopercule de quelques mâles. Les périopodes sont, presque toujours, totalement incolores, mais il existe parfois de rares chromatophores sur les pattes 6 et 7.

Les yeux sont noirs, les limites des ommatidies étant parfois légèrement soulignées par un mince liseré rougeâtre.

Ce phénotype *uniforme* ne se réalise que peu à peu, au cours des premiers stades libres. A la naissance, les jeunes ne possèdent qu'un nombre relativement faible de chromatophores, et les segments 3, et surtout 4 et 5 du thorax sont fréquemment dépourvus de pigmentation.

*Polychromatisme additionnel.* — Le polychromatisme additionnel se manifeste essentiellement :

1°) par l'extension plus ou moins complète de la pigmentation, sur la région frontale de la tête ;

2°) par l'importance plus ou moins grande de la tache claire des quatrième et cinquième segments thoraciques. Cette plage peut même disparaître complètement, chez certains animaux. D'autres individus diffèrent au contraire du phénotype le plus commun par la dépigmentation totale du cinquième segment thoracique (Pl. I, fig. II), tous les autres segments du corps, y compris le quatrième, étant entièrement teints ; cet aspect s'atténue fréquemment, chez les vieux exemplaires, par suite de l'apparition tardive, généralement unilatérale, mais parfois symétrique, d'une pigmentation marginale du cinquième segment ;

3°) par une dépigmentation partielle, plus ou moins accusée, des bords latéro-antérieurs du premier segment thoracique ;

4°) par les aspects très variables des zones de dépigmentation du pléotelson. Le pléotelson est parfois entièrement pigmenté. Dans d'autres cas, à la tache claire centrale s'ajoutent deux petites taches marginales, de chaque côté du corps : les taches antérieures se placent un peu en avant de la courbure antérieure du

pléotelson, ou au niveau de celle-ci ; les taches postérieures se situent un peu en avant de la courbure postérieure du pléotelson. Ces taches marginales se retrouvent, mieux marquées, dans d'autres phénotypes (voir Pl. II, fig. VIII et Pl. III, fig. III).

b) Les phénotypes *bifasciatum*.

*Phénotype principal* (Pl. I, fig. v). — Sous son aspect le plus fréquent, le phénotype *bifasciatum* se reconnaît immédiatement à la présence de deux bandes noires, l'une antérieure, l'autre postérieure, le reste du corps demeurant incolore.

La bande antérieure couvre la tête (à l'exception de la région frontale) et le premier segment thoracique ; la bande postérieure intéresse les deux derniers segments thoraciques. Les deux bandes ont la même coloration, extrêmement intense chez tous les individus pubères, et sont d'un noir franc sur lequel se marquent évidemment, en clair, les impressions musculaires.

Il ne subsiste que de rares chromatophores sur l'un ou l'autre des segments thoraciques, ou à la base du pléotelson, mais cette pigmentation remanente peut disparaître complètement.

Les caractères des phénotypes *bifasciatum* sont apparents dès les plus jeunes stades, et il est même possible, un jour avant leur sortie du marsupium, de distinguer, au travers des oostégites transparents, les *bifasciatum* des autres embryons d'une portée. Les chromatophores des régions colorées sont alors relativement peu nombreux et partiellement distincts, et, jusqu'aux stades II et III, on observe, entre les deux bandes, une légère différence d'intensité, la bande antérieure étant plus marquée que la postérieure.

Le phénotype *bifasciatum*, que j'ai décrit en 1947, avait été signalé précédemment par FORSMAN (1944) sous la dénomination d' « albinisme partiel ».

*Polychromatisme additionnel*. — Le phénotype *bifasciatum*, pourtant très caractéristique, offre, notamment dans l'espèce *forsmani* où je les étudierai, de multiples variantes secondaires, dont certains aspects sont apparemment si éloignés du phénotype fondamental que seule l'analyse génétique a permis d'établir les relations réelles qui les unissent à celui-ci. Sans prétendre à représenter leur gamme presque illimitée, la planche III donne, de ce polychromatisme additionnel, une idée d'ensemble plus précise que de longues descriptions.

En nous attachant seulement aux tendances générales que traduisent ces variations, nous remarquerons que les bandes, normalement limitées à la tête et au premier segment thoracique d'une part, aux segments thoraciques 6 et 7 d'autre part, dans le phénotype principal, peuvent gagner, en s'étendant du côté postérieur pour la bande antérieure, et aussi, quoique plus rarement, du côté anté-

rieur pour la bande postérieure, une grande partie des segments thoraciques moyens. L'intensité de la pigmentation, pour ces segments colorés surnuméraires, est très variable : parfois très faible, elle peut atteindre à celle des bandes caractéristiques du phénotype *bifasciatum* normal. Le pléotelson offre, lui aussi, des colorations très diverses, mais qui peuvent, en gros, être rapportées à quatre types moyens, que nous retrouverons chez divers phénotypes principaux :

Type I : dépigmentation totale ou presque (analogue à celle du phénotype *bifasciatum*).

Type II : coloration uniforme, avec, éventuellement, une tache claire centrale (analogue à celle du phénotype *uniforme* : Pl. I, fig. 1).

Type III : présence de deux taches très pigmentées, d'importance variable et généralement inégalement développées à droite et à gauche.

Type IV : dessin complexe laissant, en clair, quatre taches marginales et une large tache centrale, auxquelles s'ajoutent parfois, dans la région basale du pléotelson, deux plages allongées, s'étendant entre la tache centrale et les taches marginales antérieures.

Les divers types de coloration additionnelle des segments thoraciques moyens et de pigmentation du pléotelson peuvent se trouver associés.

La fig. XII de la planche III représente un phénotype particulièrement curieux et difficile à déceler : la partie dorsale du corps est presque entièrement colorée, comme dans le phénotype *uniforme*, à l'exception de la région frontale et de la plage sub-trapézoïdale des segments thoraciques 4 et 5. La marque du phénotype *bifasciatum* n'apparaît que dans la coloration très intense des bandes caractérisant ce phénotype, en comparaison de celle des autres segments, qui montrent en outre, un gradient, décroissant dans le sens antéro-postérieur, dans l'intensité de leur pigmentation.

C'est dans le cas de ces variantes secondaires du phénotype *bifasciatum* qu'ont été observées quelques différences sexuelles dans la réalisation du type structural. Par exemple, tous les mâles nés d'un croisement ♀ *bifasciatum* normal × ♂ *uniforme* appartenaient au type *bifasciatum* rigoureusement normal ; toutes leurs sœurs montraient, en plus des bandes caractéristiques, une coloration du bord antérieur du deuxième segment thoracique (extension postérieure de la bande antérieure), et du bord postérieur du cinquième segment thoracique (extension antérieure de la bande postérieure). Chez les vieux mâles, frères de femelles représentées par la fig. XII, Pl. III, la coloration des segments thoraciques 2 à 5 demeurerait nettement moins accusée que celle des femelles de même portée ; chez certains d'entre eux, la coloration additionnelle, manifeste pour les segments thoraciques 2 et 3 et le pléotelson, n'a même jamais gagné les segments thoraciques 4 et 5. De tels faits témoignent d'une sensibilité un peu plus élevée des femelles aux facteurs de pigmentation, le polychromatisme additionnel étant qualitativement identique pour les deux sexes.

Signalons enfin une variante d'un autre type, qui se retrouve, pour le phénotype *bifasciatum*, dans toutes les formes de *J. m.*, et qui consiste en une dépigmentation des bords latéraux du premier segment thoracique. Les deux plages incolores qui en résultent ont une étendue variable suivant les individus, et diffèrent parfois à droite et à gauche pour un même animal, mais ne s'étendent jamais au delà des lignes qu'on pourrait tracer, parallèlement à l'axe de symétrie du corps, tangentiellement au bord externe de chacun des yeux.

c) Les phénotypes *pseudo-bifasciatum* (Pl. I, fig. VI à VIII).

C'est uniquement pour des raisons génétiques, qui seront exposées ultérieurement, que je séparerai des précédents le phénotype *pseudo-bifasciatum*, bien que la ressemblance soit plus frappante entre les *bifasciatum* et *pseudo-bifasciatum* qu'entre le phénotype *bifasciatum* et certaines de ses propres variantes.

Le phénotype *pseudo-bifasciatum* est beaucoup plus rare, dans les populations naturelles, que les *bifasciatum*.

La fig. VI, Pl. I, représente l'unique aspect qui ait été observé, pour le phénotype *pseudo-bifasciatum*, chez les individus *albifrons* ; c'est aussi sous ce type structural que se présente généralement ce phénotype dans la forme *forsmani*.

On retrouve les deux bandes pigmentées des *bifasciatum*, mais la bande antérieure ne couvre plus que la tête ; quelques chromatophores seulement paraissent s'en détacher, qui pigmentent le bord antérieur du premier segment thoracique, dans la région médio-dorsale. La bande postérieure occupe les sixième et septième segments thoraciques, dont les bords latéraux sont fréquemment dépigmentés. La coloration de ces deux bandes est moins intense que celle du phénotype *bifasciatum* et la pigmentation de la bande antérieure réduite est presque toujours nettement plus intense que celle de la bande postérieure, même chez les gros individus.

Les segments thoraciques 1 à 5 sont dépigmentés, ou ne portent, sur l'un ou l'autre d'entre eux, que de rares chromatophores peu chargés de pigment. Le pléotelson est, au contraire, constellé de chromatophores assez pâles, plus ou moins nombreux, mais toujours bien séparés les uns des autres.

D'autres aspects de ce phénotype, témoignant d'un polychromatisme additionnel, se rencontrent chez des *forsmani* : l'individu représenté par la fig. VII, Pl. I, se distingue surtout du précédent par les deux taches pigmentées du pléotelson, par ailleurs incolore (pléotelson du type III, précédemment défini) ; la fig. VIII, Pl. I, montre un phénotype *pseudo-bifasciatum* dont la bande postérieure

est restreinte à la région médio-dorsale des segments thoraciques 6 et 7, et dont le pléotelson est faiblement pigmenté.

d) Le phénotype *unifasciatum*.

En raison de son caractère très exceptionnel, et parce qu'il est manifestement lié aux précédents, je décrirai maintenant, sous le nom d'*unifasciatum*, un phénotype (Pl. II, fig. II et III) que je n'ai pourtant jamais rencontré dans la nature, et dont je n'ai observé que six individus, provenant de deux portées successives, nées, en deuxième génération, d'un même croisement entre une femelle *bifasciatum* et un mâle *uniforme*, appartenant tous deux à l'espèce *forsmani*.

Nous avons signalé que, chez les très jeunes *bifasciatum*, la bande pigmentée antérieure était plus colorée que la postérieure ; nous avons retrouvé, se maintenant chez les individus pubères, une différence d'intensité analogue chez les *pseudo-bifasciatum* ; nous verrons enfin que, dans la combinaison du caractère de structure *pseudo-bifasciatum* et du facteur de coloration *infra-nigrum*, l'intensité de pigmentation des deux bandes se trouve fortement atténuée : la bande antérieure demeure cependant, dans tous les cas, moyennement colorée, tandis que la bande postérieure n'est souvent représentée que par quelques chromatophores, et peut même disparaître totalement. Tous ces faits conduisent à attribuer à l'effecteur antérieur une sensibilité aux actions pigmentaires relativement élevée par rapport à celle de l'effecteur postérieur.

Il est donc d'autant plus curieux d'observer, dans le phénotype *unifasciatum*, la disparition complète de la pigmentation dans la région antérieure du corps, tandis que la bande postérieure conserve au contraire, une intensité normale, rappelant celle des *bifasciatum*. Les yeux sont normaux. Le pléotelson est incolore. Cependant, un des *unifasciatum* étudiés présentait une coloration uniforme du pléotelson, de même intensité moyenne que la bande postérieure (Pl. II, fig. III).

e) Les phénotypes *trifasciatum*.

*Phénotype principal* (Pl. II, fig. v et VI). — Le phénotype *trifasciatum* se définit par la présence de trois bandes pigmentées transversales qui couvrent :

- la tête, à l'exception de sa région frontale (bande antérieure) ;
- les deuxième et troisième segments thoraciques (bande moyenne), soit complètement (Pl. II, fig. v), soit incomplètement (Pl. II, fig. VI).

— les sixième et septième segments thoraciques (bande postérieure).

Le premier segment thoracique est incolore, à l'exception de deux lignes pigmentées qui, presque toujours, réunissent, de part et d'autre de la ligne médio-dorsale, les bandes antérieure et moyenne. Les segments thoraciques 4 et 5 sont dépigmentés. Le pléotelson montre deux taches, plus ou moins symétriques, relativement étendues (pléotelson de type III).

L'intensité de la coloration, sensiblement identique pour toutes les régions pigmentées, est généralement forte ; elle est parfois légèrement atténuée le long de la ligne médio-dorsale, pour la bande moyenne.

*Polychromatisme additionnel.* — Les variantes les plus fréquentes qu'apporte le polychromatisme secondaire à ce type principal résultent de la coloration additionnelle, toujours partielle, et ne se réalisant qu'exceptionnellement de façon symétrique, de l'un ou l'autre des segments normalement dépigmentés : on observe, par exemple, une pigmentation incomplète, unilatérale, du premier segment thoracique, ou la coloration marginale, ou sub-médiane, du quatrième segment.

Le type de coloration du pléotelson demeure au contraire très constant, mais l'une des deux taches peut être très atténuée.

Enfin, on rencontre assez rarement, dans les populations naturelles, un phénotype analogue à celui que nous avons décrit, pour les *bifasciatum* (Pl. III, fig. XII), témoignant de la réapparition, sous les caractères *trifasciatum*, d'une coloration *uniforme* sur l'ensemble du corps.

#### f) Le phénotype *album-medio-lineatum*.

Le phénotype *album-medio-lineatum* (Pl. II, fig. VII) dérive manifestement des *trifasciatum*, dont il diffère par la zone incolore longitudinale, médio-dorsale, assez large, qui coupe les bandes transversales pigmentées, et se prolonge entre les deux taches colorées du pléotelson.

Chez les jeunes, cette interruption médiane intéresse les trois bandes définies chez les *trifasciatum*. Elle se limite, chez la plupart des individus pubères, aux bandes moyenne et postérieure, la bande céphalique s'étant complétée, tout en demeurant moins large, au voisinage de la ligne de symétrie du corps, que celle des *trifasciatum*. Dans quelques cas enfin, la bande postérieure seule reste incomplète, mais on observe encore une forte réduction de la pigmentation dans la partie médiane des bandes antérieure et moyenne.

On remarquera, sur la fig. VII, Pl. II, une pigmentation additionnelle, peu intense, des régions latérales des segments thoraciques 1, 4 et 5.

#### g) Le phénotype *album-utrinque-lineatum*.

*Phénotype principal.* — Le phénotype *album-utrinque-lineatum* (fig. 2) se reconnaît à la dépigmentation latérale des premier, deuxième et,

éventuellement, troisième segments thoraciques, à la dépigmentation presque totale des quatrième et cinquième segments, et au type de coloration du pléotelson, qui montre quatre larges plages claires marginales, une tache centrale incolore, de contour et d'importance variables, enfin une tache basale dépigmentée qui se prolonge sur la partie médio-dorsale du premier segment abdominal (pléotelson de type IV, précédemment défini). Les segments thoraciques 6 et 7 sont également plus ou moins dépigmentés sur leurs bords latéral, latéro-antérieur et latéro-postérieur. L'aspect général de la pigmentation est bien différent de celui des *uni-forme*, et peut être qualifié de moucheté. La pigmentation est d'intensité moyenne. Les yeux sont normaux et noirs.

*Polychromatisme additionnel.* — Les variantes de ce phénotype sont complexes. Elles portent essentiellement sur le nombre de segments atteints par la dépigmentation latérale : des individus montrant une dépigmentation du premier segment thoracique seulement, mais présentant par ailleurs tous les caractères des *album-utrinque-lineatum*, ont été rangés dans ce phénotype ; le troisième segment thoracique, presque entièrement coloré chez l'animal représenté par la fig. 2 est, dans d'autres cas, aussi dépigmenté que les deux segments antérieurs. Les plages incolores du pléotelson sont aussi d'importance très variable, la tache claire centrale pouvant disparaître totalement.

h) Le phénotype *intricatum*.

*Phénotype principal.* — Le phénotype *intricatum* (Pl. II, fig. VIII) présente :

— une aire incolore ou soulignée par un pigment blanc jaunâtre, de contours irréguliers, dans la partie médio-dorsale du premier segment thoracique, cette plage claire se prolongeant généralement sur la partie nucale de la tête ;

— une dépigmentation totale du cinquième segment thoracique, et partielle du quatrième segment, dans sa région médio-postérieure ;

— enfin un pléotelson montrant les mêmes plages dépigmentées que le phénotype précédent (type IV) ;

Les marges latérales, latéro-antérieure, latéro-postérieure de tous les segments thoraciques sont incolores. La pigmentation est d'intensité moyenne.

*Polychromatisme additionnel.* — Les principales variantes qu'offrent les phénotypes *intricatum* tiennent :

1°) à une dépigmentation des régions latérales du premier segment thoracique ;

2°) à l'extension variable de la dépigmentation sur le quatrième segment thoracique ;

3°) à une pigmentation additionnelle des régions tout à fait latérales du cinquième segment thoracique ;

4°) aux multiples figures de dépigmentation du pléotelson : il arrive fréquemment que les taches marginales antérieures, telles que les représente la fig. VIII, Pl. II, soient scindées en une tache marginale proprement dite et en une autre tache, de petite taille, sub-circulaire, située entre la précédente et la tache centrale. Dans d'autres cas, les taches claires basale et centrale se réunissent et gagnent, vers l'arrière, le bord postérieur du pléotelson : une large bande incolore s'étend alors sur toute la longueur du pléotelson.

i) Le phénotype *sub-decoloratum*.

La dépigmentation du phénotype *sub-decoloratum* (Pl. I, fig. III) est extrêmement accusée. Des chromatophores isolés colorent faiblement la tête et le pléotelson. Les segments thoraciques sont incolores, à l'exception des sixième et septième, qui montrent une légère pigmentation dans leur région médio-dorsale, mais leurs bords postérieurs sont soulignés par une rangée, généralement continue, de chromatophores linéaires.

j) Le phénotype *immaculatum*.

Le phénotype *immaculatum* (Pl. II, fig. IV) est blanchâtre, sans la moindre trace de coloration en aucune partie du corps, à l'exception des yeux qui sont parfaitement normaux et pigmentés de noir.

Une seule femelle répondant à cette description a été récoltée dans la nature ; elle appartenait à la forme *albifrons*.

## 2. — POLYCHROMATISME DE NATURE DES PIGMENTS.

Les types structuraux précédemment décrits se présentent très généralement, dans les populations naturelles, sous des teintes grise, brunâtre ou noire, dont la variété s'explique par la densité plus ou moins grande de granulations pigmentaires noires ; la coloration des yeux est essentiellement due, elle aussi, à un pigment noir, probablement de même nature biochimique que celui des chromatophores. Cette pigmentation noire, qu'on peut qualifier de normale, définit un phénotype *nigrum* ; manifeste dès la naissance, elle n'apparaît cependant qu'à un stade tardif de la vie intra-marsupiale, et représente l'aboutissement le plus fréquent d'une évolution pigmentaire qui se produit au cours de l'ontogenèse.

Il est possible d'observer sur les embryons, à l'intérieur du marsupium de leur mère, les premières manifestations pigmentaires, et de

suivre les modifications successives de leur coloration, indices de cette évolution biochimique des pigments.

A la température de 16°, la vie intra-marsupiale dure en moyenne treize jours.

Les yeux sont visibles au sixième jour après la ponte, mais sont encore incolores. Ils commencent à se pigmenter, au septième jour, et prennent une couleur rosâtre ou rougeâtre, très pâle. Cette pigmentation oculaire s'accroît ensuite, devenant rouge vermillon, parfois légèrement carminé, jusqu'au dixième jour ; un pigment noir apparaît alors, et la couleur des yeux, passant par une série de teintes intermédiaires, allant du rouge-brun au brun-rouge, devient noire au douzième jour. Les jeunes qui, le lendemain, sortent du marsupium ont donc, comme les *Jaera* plus âgées, les yeux noirs. Le pigment rouge initialement formé subsiste cependant et explique le liseré plus ou moins étroit qu'on observe presque toujours autour de chaque ommatidie.

Quelques chromatophores, renfermant un pigment rougeâtre, s'observent à partir du huitième jour ; leurs granules pigmentaires deviennent noirâtres deux jours au moins avant la naissance.

Il est donc vraisemblable qu'un premier pigment, rougeâtre, se forme exclusivement dans les cellules oculaires, et y persiste durant toute la vie ; un second pigment, commun aux yeux et aux chromatophores du corps, apparaîtrait peu après le premier, tout d'abord à l'état de pré-pigment rouge, pour devenir, très rapidement dans le phénotype *nigrum*, noir.

Il est possible d'interpréter une partie du polychromatisme de nature des pigments offert par les *J. m.* en fonction de cette évolution pigmentaire, tout se passant comme si les mécanismes biochimiques qui en assurent le déroulement normal se trouvaient stoppés à l'une ou l'autre des étapes qu'ils franchissent successivement, dans le phénotype *nigrum*.

D'autres variétés de couleurs correspondent au contraire à des termes supérieurs au noir dans la série des pigments ; parfois décelables dès la naissance, elles ne se réalisent généralement qu'au cours de la croissance et n'intéressent d'ailleurs que la pigmentation du corps, les yeux demeurant noirs.

Au total, huit types de coloration ont été reconnus jusqu'ici chez *J. m.* : *album*, *roseum*, *rubrum*, *infra-nigrum*, *nigrum*, *sepia*, *violaceum*, *aurantiacum*.

a) Le phénotype *album*.

A la naissance, les yeux du phénotype *album* sont totalement dépourvus de pigment ; le corps est, lui aussi, entièrement incolore. Ce phénotype n'a jamais été rencontré dans la nature ; il est apparu en élevage, dans une F<sub>2</sub>, et il m'a été impossible d'élever les *Jaera* qui le présentaient : un seul des jeunes obtenus a dépassé le stade II, mais il est mort avant d'atteindre la puberté ; ses yeux avaient acquis une très légère teinte rosée.

b) Le phénotype *roseum*.

Les yeux du phénotype *roseum* ont, dès la naissance, une teinte rosâtre qui persiste toute la vie ; le corps ne porte pas de chromatophores. Ce phénotype a été récolté par A. CANTACUZENE, dans une population de la forme *ischiosetosa*.

c) Le phénotype *rubrum*.

Le phénotype *rubrum* n'a jamais été trouvé dans la nature, mais a été obtenu, en mars 1948, en élevage, dans la deuxième génération d'un croisement entre *albifrons* uniformes de type *nigrum*.

Ce phénotype se caractérise par la persistance de la coloration rouge des yeux, légèrement orangée chez les jeunes, plus vermillon chez les adultes, et par la présence de granules pigmentaires rouge orangé dans les chromatophores du corps.

Le phénotype *rubrum* des *J. m.* rappelle le mutant « red eye » que Mrs E. W. SEXTON a décrit, en 1912, chez l'Amphipode *Gammarus chevreuxi*. Divers mutants à yeux rouges ont été signalés, chez les Iso-podes terrestres (voir A. VANDEL, 1945) et cavernicoles (KOSWIG, 1940).

d) Le phénotype *infra-nigrum*.

Les yeux et le corps ont une couleur brun-rougeâtre chez le phénotype *infra-nigrum*, dont la pigmentation apparaît par ailleurs anormale. Les granules pigmentaires des chromatophores, au lieu d'être uniformément répartis, sont agglutinés par places ; de même, les pigments oculaires sont très irrégulièrement répartis, laissant presque incolores certaines ommatidies.

Sans être rare dans les populations naturelles, le caractère *infra-nigrum* est cependant trop peu fréquent pour qu'on le trouve associé à d'autres phénotypes de structure que les *uniforme*.

e) Le phénotype *nigrum*.

Le phénotype *nigrum* a été suffisamment étudié plus haut pour qu'il soit inutile de revenir sur ses caractères.

f) Le phénotype *sepia*.

La coloration *sepia* des chromatophores apparaît avec une évidence particulière sur les animaux dont la pigmentation est intense (sur des *bifasciatum*, par exemple). Les yeux sont noirs.

Le caractère *sepia*, déjà repérable sur les stades I, devient de plus en plus net au cours de la croissance. Il n'a été observé que sur des exemplaires provenant de Kiel (forme *syei*).

g) Le phénotype *violaceum*.

Le phénotype *violaceum* se reconnaît à la teinte brun-violacé assez neutre du corps. Cette coloration est surtout frappante lorsqu'on examine les individus sur fond blanc. Les yeux sont noirs.

À la naissance, les jeunes sont indiscernables du phénotype *nigrum*, mais ils acquièrent assez tôt, aux stades II ou III, leur couleur caractéristique.

Le caractère *violaceum* est fréquent dans la population que j'ai étudiée de l'espèce *forsmani*, où il est présenté par des *uniforme*, des *bifasciatum*, des *pseudo-bifasciatum*, des *trifasciatum*.

h) Le phénotype *aurantiacum*.

Les chromatophores ont une couleur orange vif qui contraste violemment sur la teinte noire des yeux.

Le caractère *aurantiacum* apparaît tardivement, les stades jeunes ayant le phénotype *nigrum*. Il se manifeste, peu avant la puberté, par une coloration orangée de la région postérieure de la tête, et s'étend rapidement à la totalité du corps.

Le phénotype de couleur *aurantiacum* a été rencontré, associé aux types structuraux *uniforme*, *bifasciatum*, *trifasciatum*, dans les populations naturelles de plusieurs espèces de *J. m.*

## 3. — POLYCHROMATISME D'INTENSITÉ DE LA PIGMENTATION.

L'intensité de la pigmentation ne semble constante que pour certains phénotypes de structure, comme les *bifasciatum*, les *pseudo-bifasciatum*, peut-être les *trifasciatum*, les *sub-decoloratum*. Elle est au contraire très variable pour les *uniforme*.

Des intensités diverses conduisent, pour un même phénotype de structure et une pigmentation de même nature, à des aspects colorés notablement différents, qu'il est pratiquement impossible de décrire ou de classer exactement. J'ajouterai seulement aux quelques indications fournies au cours de la description des types structuraux la description sommaire d'un phénotype très caractéristique, présent à Primel, dans une population de la forme *albifrons*, et qu'on pourrait nommer *ultra-nigrum*.

Ce phénotype diffère des *uniforme* de type habituel par la coloration extrêmement intense, franchement noire, de l'ensemble du corps. Seules, les impressions musculaires, une plage extrêmement réduite sur la ligne médio-dorsale du cinquième segment thoracique et quelques taches sur le pléotelson demeurent incolores. Mais la région frontale de la tête est complètement pigmentée et aussi foncée que le reste du corps. Les bases des antennules et des antennes possèdent également de nombreux chromatophores (fig. IV, Pl. I).

## B. — Étude génétique du polychromatisme.

Les *J. m.* présentent, en tant que matériel génétique, de nombreux avantages. L'espèce est très commune, et la plupart de ses phénotypes peuvent être récoltés, en toutes saisons, dans l'une ou l'autre de ses populations naturelles. Très résistante, elle s'élève facilement, dans des conditions standard, et se reproduit toute l'année. Sa taille assez petite permet des élevages assez nombreux et l'observation au binoculaire suffit à la détermination des phénotypes. Les *J. m.* ne sont pas hermaphrodites ; les femelles portent leurs œufs dans un marsupium ventral ; pour quelques phénotypes, les jeunes peuvent, dès la naissance, être triés sans ambiguïté ; dans d'autres cas, où les caractères du polychromatisme se manifestent plus tardivement, il est facile de suivre, par simple observation, la réalisation progressive du phénotype, étant donné

qu'aucune métamorphose brutale ne rompt le cours régulier du développement des individus libres.

Sans être court, le cycle n'est pas très long, des *Jaera* âgées de un mois et demi étant capables de se reproduire. Les expériences de génétique (et d'hybridation que nous étudierons ultérieurement) durent cependant six mois au moins : toutes les femelles récoltées dans la nature sont en effet déjà fécondées, et peuvent donner plusieurs portées sans nouvelle fécondation ; il est certain que des spermatozoïdes s'accumulent dans un réceptacle séminal<sup>1</sup>, après un premier accouplement, et suffisent à féconder plusieurs portées, ce qui n'exclut pas d'ailleurs, pour les femelles prélevées dans les populations naturelles, la possibilité d'accouplements multiples. Pour avoir la certitude d'effectuer des croisements dirigés entre conjoints choisis, il faut donc isoler, quatre ou cinq jours au plus tard après leur naissance, les jeunes nés de ces femelles, et attendre leur puberté : j'ai observé en effet des tentatives d'accouplement entre des mâles de bonne taille et des jeunes *Jaera* de stades II ou III et j'ai pu m'assurer que certaines de ces fécondations étaient effectives. Le fait que des femelles soient fécondées pour plusieurs pontes est d'ailleurs parfois avantageux, notamment lorsque le mâle utilisé dans certains croisements, destinés à l'obtention de phénotypes rares, meurt en cours d'expérience, et compense en partie le plus grand inconvénient des *J. m.*, du point de vue génétique, qui tient au nombre relativement faible des descendants que comporte chacune des portées successives.

En moyenne, les portées obtenues ne comprennent en effet pas plus de quinze à vingt jeunes. Des portées de l'ordre de 40 à 50, qu'on obtient quelquefois à partir de grosses femelles récoltées dans la nature, sont très exceptionnelles en élevage. Les portées se succèdent assez exactement à trois semaines d'intervalle, mais il est rare qu'une femelle en donne plus de quatre à cinq. Il en résulte que, dans les cas les plus favorables, les descendance de chaque couple ne dépassent guère cent à cent vingt-cinq individus, et restent souvent très en deçà de ces chiffres.

Les caractères génétiques des divers phénotypes seront étudiés par rapport à un phénotype fondamental, que j'ai défini, chez les *J. m.*, en raison de sa fréquence dans les populations naturelles, comme un *nigrum-uniforme*, et qui constitue, dans les espèces offrant un polychro-

1. Voir FORSMAN, 1944, pp. 13 et 15.

matisme naturel important, un état génétique de référence, homologue du type sauvage de la génétique classique.

Les propositions suivantes seront successivement démontrées :

Par rapport au phénotype fondamental, le phénotype *bifasciatum* est déterminé par un gène dominant, autosomique, auquel est liée une série de gènes responsables de la nature de la pigmentation : *rubrum*, qui est récessif par rapport à *nigrum* ; *sepia*, *violaceum* et *aurantiacum* qui sont dominants par rapport au facteur de coloration correspondant au phénotype fondamental, et qui viennent d'être énumérés dans l'ordre d'une dominance ou d'une épistasie croissante. Il sera dès lors possible de montrer la liaison du gène *bifasciatum* et des gènes de structure *pseudo-bifasciatum* et *trifasciatum*, tous deux dominants sur le phénotype fondamental, du gène *bifasciatum* et des gènes *album-medio-lineatum*, *album-utrinque-lineatum intricatum*, récessifs, enfin du même gène *bifasciatum* et d'un gène modificateur du phénotype *bifasciatum* normal.

Je procéderai alors à l'étude des gènes de structure *immaculatum* et de coloration *infra-nigrum*, qui, au contraire des gènes précédemment étudiés, sont indépendants du gène *bifasciatum*. J'exposerai ensuite les renseignements que j'ai obtenus sur les phénotypes de structure *unifasciatum* et *sub-decoloratum*, de nature des pigments *album* et *roseum* et d'intensité *ultra-nigrum* et qui, sans permettre, pour le moment, la localisation de ces facteurs, suffisent en tout cas à prouver leur déterminisme génétique.

Avant d'aborder le sujet même de cette étude de génétique formelle, il est intéressant de noter qu'aucun des facteurs du polychromatisme n'apparaît lié au sexe. Aucun gène sex-linked n'a d'ailleurs été décelé jusqu'ici chez les Isopodes, le gène signalé par DE LATTIN (1949) chez *Porcellio scaber* et qui modifie le sex-ratio chez cet Isopode (dans le sens d'une réduction considérable du pourcentage des mâles) étant lui-même autosomique.

## 1. — ÉTUDE GÉNÉTIQUE DU PHÉNOTYPE *bifasciatum*.

L'étude génétique des *bifasciatum*, qui seront ici envisagés sous leur aspect typique, le plus fréquent, est très simple, le tri des portées pouvant être fait dès que les jeunes quittent le marsupium maternel et conduisant à des résultats très homogènes et très significatifs, que j'exposerai tout d'abord pour les *albifrons*.

Trois catégories de croisements ont été effectuées :

- a) Des ♀♀ *bifasciatum* fécondées par des ♂♂ *bifasciatum* donnent :
- $a_1$ ) soit exclusivement des *bifasciatum* (246 descendants pour 10 croisements),
  - $a_2$ ) soit des *bifasciatum* et des *uniforme* en proportions compatibles avec le rapport mendélien 3 : 1 (110 *bifasciatum* et 39 *uniforme* pour 5 croisements).
- b) Des ♀♀ *bifasciatum* fécondées par des ♂♂ *uniforme*, ou les croisements réciproques ♀ *uniforme* × ♂ *bifasciatum* ont conduit :
- $b_1$ ) soit à des descendance *bifasciatum* exclusives (211 descendants pour 8 croisements),
  - $b_2$ ) soit à des *bifasciatum* et à des *uniforme* en proportions compatibles avec le rapport mendélien 1 : 1 (396 *bifasciatum* et 415 *uniforme* nés de 18 croisements).
- c) Des croisements entre *uniforme* provenant de portées de type  $a_2$  ou  $b_2$  ont uniquement produit des *uniforme*.

Ces résultats s'interprètent de la façon la plus simple en supposant que le phénotype *bifasciatum* est déterminé par un gène *bifasciatum*  $B$ , dominant, qui, à l'état hétérozygote ou homozygote, provoque la concentration du pigment dans un effecteur limité (les deux bandes transversales caractéristiques) et supprime pratiquement toute coloration dans la région thoracique moyenne (segments 2 à 5) et la partie abdominale du corps. L'allèle récessif  $+^B$  de  $B$  permet, à l'état homozygote  $+^B +^B$ , la réalisation du phénotype *uniforme*. Le gène  $B$  se comporte comme un caractère autosomique, le fait que des descendance monophénotypiques *bifasciatum* soient nées des deux types de croisements : ♀ *bifasciatum* × ♂ *uniforme* et ♀ *uniforme* × ♂ *bifasciatum* excluant la possibilité d'une hérédité liée au sexe de type *Drosophila* ou *Abraxas*.

L'étude du même phénotype *bifasciatum*, dans les autres formes de *Jaera marina*, mène à des conclusions identiques et montre la valeur générale des résultats précédents. C'est ainsi, pour ne signaler que les descendance comportant les deux phénotypes *bifasciatum* et *uniforme*, que j'ai relevé :

— chez les *seyi* :

15 *bifasciatum* pour 5 *uniforme*, nés d'un croisement entre *bifasciatum*, et 81 *bifasciatum* pour 78 *uniforme*, nés de cinq croisements *bifasciatum* × *uniforme*.

— chez les *forsmani* :

130 *bifasciatum* pour 46 *uniforme*, nés de quatre croisements entre *bifasciatum*, et 406 *bifasciatum* pour 386 *uniforme*, nés de vingt croisements *bifasciatum* × *uniforme*.

— chez les *praehirsuta* :

47 *bifasciatum* pour 52 *uniforme*, nés de 3 croisements *bifasciatum* × *uniforme*.

Des résultats semblables ont été obtenus dans les croisements inter-spécifiques, par exemple entre *bifasciatum* de forme *forsmani* et *uniforme* de forme *albifrons* (35 *bifasciatum* et 46 *uniforme* nés de 6 croisements), ou entre *bifasciatum* de forme *albifrons* ou *forsmani* et *uniforme* de forme *ischiosetosa* (73 *bifasciatum* et 64 *uniforme* nés de 7 croisements).

Il est d'ailleurs très vraisemblable que les gènes *bifasciatum*, qui peuvent ainsi être définis pour chacune des espèces de *J. m.*, sont portés par des chromosomes homologues, et peuvent être considérés comme des gènes homologues. Trois ordres d'arguments, qui se complètent l'un l'autre, étayent cette hypothèse, dont la démonstration rigoureuse nécessitera pourtant de nouvelles recherches :

a) Nous allons montrer, dans les pages qui suivent, la liaison du gène *B* et de certains gènes dont dépend la nature du pigment des chromatophores ; en aucun cas, pour une espèce donnée, je n'ai observé de *bifasciatum* qui se comporte de façon indépendante par rapport à ces facteurs de coloration : il n'y a donc aucune raison de penser que, dans les génomes spécifiques, plusieurs gènes, situés à des loci différents, puissent présenter des mutations se manifestant par des phénotypes *bifasciatum* indiscernables les uns des autres.

b) On observe, dans les formes *albifrons* et *forsmani*, qui possèdent, toutes deux, des gènes *bifasciatum* et *aurantiacum*, ou dans les espèces *forsmani* et *prae-hirsuta*, chez lesquelles on trouve des gènes *bifasciatum*, *violaceum*, *aurantiacum*, les mêmes liaisons entre le gène *B*, et les gènes responsables d'états pigmentaires analogues.

Nous retrouverons de même, chez les *albifrons* et les *forsmani*, la même indépendance des gènes *bifasciatum* et *infra-nigrum*.

c) Enfin, tous les résultats génétiques relatifs aux croisements inter-spécifiques s'interprètent de la manière la plus simple en supposant que les gènes responsables de phénotypes semblables, dans des espèces distinctes, sont portés par des chromosomes homologues. Deux exemples, portant malheureusement sur des portées extrêmement faibles, semblent montrer que chez les hybrides inter-spécifiques, les deux chromosomes, apportés chacun par un des parents et marqués, l'un par le gène *B*, l'autre par un facteur de coloration lié à *B*, se disjoignent, au cours de la méiose, comme deux chromosomes homologues (voir pp. 328-329).

2. — ÉTUDE DE LA SÉRIE *rubrum*, *sepia*, *violaceum*, *aurantiacum*.LIAISON DE CES GÈNES DE NATURE DES PIGMENTS  
ET DU GÈNE *bifasciatum*.

Avant de poursuivre l'étude des autres phénotypes de structure, il est indispensable d'analyser quelques caractères de nature de la pigmentation, dont je montrerai le déterminisme génétique, et dont les gènes responsables sont liés au gène *B* : c'est ensuite par les relations de linkage entre les gènes *rubrum*, *violaceum* et *aurantiacum* et d'autres gènes déterminant les types de dessin coloré que seront définies, en général, les relations existant entre ces derniers et le gène *bifasciatum*.

a) Le gène *rubrum*.

*Récessivité du gène rubrum.* — Le caractère *rubrum*, associé au phénotype de structure *uniforme*, est apparu en deuxième génération, à partir d'une femelle *albifrons* de type normal (*nigrum-uniforme*), récoltée à Roscoff, près du Laboratoire. Tous les descendants de première génération présentaient, comme leur mère, des yeux noirs et des chromatophores noirs uniformément répartis sur le corps. En  $F_2$ , un seul des cinq couples qui en avaient été isolés a donné des jeunes *rubrum-uniforme*, à côté de jeunes de type normal, dans la proportion mendélienne 1 pour 3 (25 *rubrum* pour 77 *nigrum*, tous *uniforme*).

Les mutants, isolés, puis croisés entre eux, m'ont fourni, à la génération suivante, une souche pure, entretenue depuis 1948, pour le caractère *rubrum*.

Dans les croisements entre *uniforme* de couleur *rubrum* et *nigrum*, quel que soit le sens du croisement, tous les descendants ont des yeux noirs et une pigmentation noire des chromatophores.

La réalisation d'une pigmentation rouge dans les chromatophores de type *rubrum* dépend donc de la présence, dans le génome des *J. m.*, d'un gène autosomique récessif *r*, à l'état homozygote. L'allèle normal de *r*, + *r*, permet, à l'état hétérozygote ou homozygote, la pigmentation noire du corps et des yeux.

Il est évident que les premiers *rubrum* obtenus ne résultaient pas d'une mutation apparue en élevage ; la fréquence du gène *r*, dans les populations naturelles, est sûrement très faible.

On peut supposer que, chez les mutants *rubrum*, la formation du pigment noir des chromatophores s'arrête à un stade intermédiaire, rouge, par suite de l'absence d'une substance nécessaire à l'accomplissement de la pigmentogenèse normale. Ce pré-pigment rouge doit se déposer aussi dans les yeux et s'y superposer au pigment rouge initialement formé.

Les gènes *bifasciatum* et *rubrum* ne sont pas des allèles, mais sont des facteurs liés. — En vue d'obtenir des *rubrum-bifasciatum*, une partie des descendants de première génération (51 individus réalisant tous le phénotype *nigrum-bifasciatum*), issus d'un croisement ♀ *nigrum-bifasciatum* × ♂ *rubrum-uniforme*, ont été croisés en retour avec des *rubrum-uniforme*, suivant les deux modalités réciproques :

- ♀ *rubrum-uniforme* × ♂ de F<sub>1</sub> (phénotype *nigrum-bifasciatum*).
- ♀ de F<sub>1</sub> (phénotype *nigrum-bifasciatum*) × ♂ *rubrum-uniforme*.

Sur 10 ♀♀ *rubrum-uniforme*, fécondées par les mâles de F<sub>1</sub>, 3 sont mortes sans descendance, et 3 n'ont donné qu'une seule portée. Au total, 129 jeunes seulement sont nés des croisements en retour ; ils se répartissent en 65 *nigrum-bifasciatum* et 64 *rubrum-uniforme*.

L'absence de *rubrum-bifasciatum* et de *nigrum-uniforme* montre que les gènes *B* et *r* ne sont pas indépendants, mais laisse subsister deux possibilités :

- α) Les couples de facteurs *B* et +<sup>*B*</sup>, *r* et +<sup>*r*</sup> sont portés par des chromosomes homologues ;
- β) Les facteurs *r*, + et *B* constituent une série d'allèles multiples correspondant respectivement aux aspects phénotypiques *rubrum-uniforme*, *nigrum-uniforme*, *nigrum-bifasciatum*.

Les résultats de 10 croisements réciproques des précédents (♀ de F<sub>1</sub> × ♂ *rubrum-uniforme*), dont le détail est donné ci-dessous, conduisent à écarter cette dernière hypothèse, et prouvent que les gènes *B* et *r* sont distincts, mais liés (voir tableau B).

TABLEAU B.

Descendances de 10 croisements entre ♀♀ de F<sub>1</sub> (♀ *nigrum-bifasciatum* × ♂ *rubrum-uniforme*) et ♂ *rubrum-uniforme*.

	<i>nig-bif.</i>	<i>rub-unif.</i>	<i>rub-bif.</i>	<i>nig-unif.</i>
croisement 1	49	50	1	0
» 2	26	24	0	0
» 3	18	14	0	0
» 4	46	45	1	0
» 5	16	30	0	1
» 6	16	12	1	1
» 7	8	6	0	0
» 8	9	12	0	0
» 9	14	20	0	0
» 10	13	20	0	0
	215	233	3	2

Les quelques *rubrum-bifasciatum* et *nigrum-uniforme* obtenus témoignent en effet de rares crossing-over se produisant, tout au moins chez les femelles hétérozygotes de  $F_1$ , entre les loci des gènes *B* et *r*, le taux de recombinaison étant de l'ordre de 1,1 %. Les chiffres correspondant aux descendances issues des croisements ♀ *rubrum-uniforme* × ♂ de  $F_1$  sont trop faibles pour qu'on puisse en déduire, s'opposant au linkage partiel observé chez les femelles de  $F_1$ , un linkage absolu chez les mâles de  $F_1$ , comme c'est le cas pour les *Drosophila melanogaster*.

Les *rubrum-bifasciatum* ont les yeux rouges, et la pigmentation de leurs chromatophores, limités aux deux bandes transversales qui caractérisent le phénotype de structure *bifasciatum*, est rouge orangé.

Les premiers *rubrum-bifasciatum*, par croisement avec des *rubrum-uniforme*, ont produit pour moitié des *rubrum-bifasciatum* et des *rubrum-uniforme* (respectivement 53 et 49 pour 3 croisements). Un croisement entre *rubrum-bifasciatum* a fourni 27 *rubrum-bifasciatum* pour 10 *rubrum-uniforme*. Croisés avec des *nigrum-uniforme*, les *rubrum-bifasciatum* donnent, soit des *nigrum-bifasciatum* exclusifs, soit, pour moitié, des *nigrum-bifasciatum* et des *nigrum-uniforme*.

#### b) Le gène *sepia*.

Des croisements, d'ailleurs peu nombreux, suffisent pourtant à établir la dominance du gène *sepia*, responsable de la réalisation de cette couleur, et la liaison de ce facteur et du gène *B*.

Parmi les exemplaires reçus de Kiel (forme *syei*) figurait une femelle *sepia-bifasciatum*, qui, en  $F_1$ , donna 23 *sepia-bifasciatum* et 18 *nigrum-uniforme*.

Trois couples de ces *sepia-bifasciatum* ont produit 55 *bifasciatum*, tous de couleur *sepia*, pour 20 *uniforme*, tous *nigrum*.

La répartition des descendants entre 3 individus *sepia* pour 1 *nigrum* montre la dominance d'un gène *sepia S* sur la coloration normale; le fait que ces descendants appartiennent uniquement aux *sepia-bifasciatum* et aux *nigrum-uniforme*, à l'exclusion de *nigrum-bifasciatum* et de *sepia-uniforme*, peut s'interpréter, comme dans le cas précédemment étudié des gènes *B* et *r*, par la liaison des facteurs *B* et *S*, plutôt que par une série d'allèles multiples, encore qu'aucune évidence expérimentale ne puisse être fournie à l'appui de cette assertion.

La coloration *sepia* des *J. m.* dépend donc de la présence dans le génome de certains individus, à l'état homozygote ou hétérozygote, d'un gène *sepia S*, autosomique, dominant le caractère de coloration *nigrum*. Le gène *S* est sans action sur les pigments oculaires. L'allèle + *s*

de *S* permet, à l'état homozygote, la pigmentation normale, noire, du corps. Les gènes *S* et + *s* sont portés par les mêmes chromosomes que *B* et + *B*.

Divers croisements entre les formes *seyi* et *albifrons* confirment les déductions précédentes.

Une femelle *nigrum-uniforme*, de forme *albifrons*, fécondée par un mâle *seyi* offrant le phénotype *sepia-bifasciatum*, a produit 18 *sepia-bifasciatum* pour 16 *nigrum-uniforme*.

D'un croisement ♀ *nigrum-bifasciatum* de forme *albifrons* × ♂ *sepia-bifasciatum* de forme *seyi* sont nés :

21 *sepia-bifasciatum*, 9 *nigrum-bifasciatum* et 11 *nigrum-uniforme* ; ces résultats concordent admirablement avec les prévisions théoriques, qui ressortent de l'équation génétique :

$$\text{♀ } \frac{B \ + \ s}{+ \ B \ + \ s} \times \text{♂ } \frac{B \ S}{+ \ B \ + \ s} \rightarrow \frac{B \ S}{B \ + \ s} + \frac{B \ S}{+ \ B \ + \ s} + \frac{B \ + \ s}{+ \ B \ + \ s} + \frac{+ \ B \ + \ s}{+ \ B \ + \ s}$$

c) Le gène *violaceum*.

*Dominance du gène violaceum sur nigrum.* — L'analyse du conditionnement génétique du caractère de nature des pigments *violaceum* est assez simple, en raison de l'apparition peu tardive de cette coloration. Son étude a surtout porté sur des *Jaera marina forsmanni*.

Plusieurs ♀♀ *violaceum*, de type structural *uniforme*, récoltées dans la nature, ont donné moitié de *violaceum-uniforme* et moitié de *nigrum-uniforme* (283 *violaceum* et 299 *nigrum*, pour 10 descendance).

Ces *violaceum* de F<sub>1</sub>, isolés, ont été utilisés dans des croisements de deux types :

α) ♀ *violaceum* × ♂ *violaceum*, qui ont donné des *violaceum* et des *nigrum* en proportion 3 : 1 (144 *violaceum* pour 53 *nigrum*, nés de 5 croisements).

β) ♀ *violaceum* × ♂ *nigrum* (et croisements réciproques), qui ont donné des *violaceum* et des *nigrum* en proportion 1 : 1 (132 *violaceum* pour 145 *nigrum*, nés de 7 croisements).

De leur côté, les individus *nigrum* de F<sub>1</sub>, croisés entre eux, n'ont produit que des *nigrum* (152 jeunes dénombrés pour 4 croisements).

Le phénotype *violaceum* apparaît donc comme déterminé par un gène *V*, dominant le caractère *nigrum*. A l'état hétérozygote ou homozygote, le gène *V* est responsable de la couleur violacée du pigment des chromatophores, mais reste sans action sur les pigments oculaires. L'allèle + *v* de *V* permet, à l'état homozygote, la pigmentation normale, noire, du corps.

*Liaison des gènes violaceum et bifasciatum.* — Deux femelles *forsmanni*, appartenant toutes deux au phénotype *violaceum-bifasciatum*, et provenant d'une même récolte, ont produit, en F<sub>1</sub> :

— pour la ♀ A, en cinq portées :

38 *nigrum-uniforme* + 44 *violaceum-bifasciatum* + 1 *nigrum-bifasciatum*.

— pour la ♀ B, en deux portées :

14 *violaceum-uniforme* + 18 *nigrum-bifasciatum*.

Les *nigrum-uniforme* nés en F<sub>1</sub> de la ♀ A, isolés des autres descendants, puis croisés entre eux n'ont donné que des *nigrum-uniforme*. De même, deux croisements entre *nigrum-bifasciatum*, provenant de la ♀ B, ont donné 33 *bifasciatum* pour 10 *uniforme*, tous *nigrum*.

5 croisements entre *violaceum-bifasciatum*, issus de la ♀ A, ont fourni au total :  
95 *violaceum-bifasciatum* + 2 *nigrum-bifasciatum* + 31 *nigrum-uniforme*.

Abstraction faite des *nigrum-bifasciatum* apparus dans les descendance de la ♀ A, les équations suivantes rendent compte des données génétiques, en supposant, ce qui est vraisemblable en raison de la fréquence du phénotype fondamental dans les populations naturelles, que les femelles A et B avaient été fécondées, avant leur capture, par des mâles *nigrum-uniforme* :

$$(A) \quad \text{♀} \frac{B \quad V}{+B \quad +V} \times \text{♂} \frac{+B \quad +V}{+B \quad +V} \rightarrow \frac{1}{2} \frac{B \quad V}{+B \quad +V} + \frac{1}{2} \frac{+B \quad +V}{+B \quad +V}$$

$$(B) \quad \text{♀} \frac{+B \quad V}{B \quad +V} \times \text{♂} \frac{+B \quad +V}{+B \quad +V} \rightarrow \frac{1}{2} \frac{+B \quad V}{+B \quad +V} + \frac{1}{2} \frac{B \quad +V}{+B \quad +V}$$

Ces résultats, qui confirment la dominance de *violaceum* sur *nigrum*, montrent donc que le caractère de nature des pigments *violaceum* est lié au caractère de structure *bifasciatum*. Quant aux *nigrum-bifasciatum*, nés en F<sub>1</sub> et en F<sub>2</sub> de la ♀ A, ils prouvent que les gènes *B* et *V* sont bien distincts, puisqu'un faible pourcentage de crossing-over permet une recombinaison des gènes *B* et *+V*. Corrélativement, des *violaceum-uniforme*, provenant de la recombinaison *+B* et *V*, auraient dû s'observer dans les descendance de la ♀ A ; leur absence tient vraisemblablement au nombre d'individus trop restreint que comportaient ces descendance.

La même liaison d'un gène de structure *bifasciatum* et d'un gène de couleur *violaceum* se retrouve chez les *prae-hirsuta*, dont une femelle *violaceum-bifasciatum* a donné, en effet, 23 *nigrum-bifasciatum* et 19 *violaceum-uniforme*.

*Le gène violaceum, très probablement lié à sepia, est dominant ou épistatique sur sepia.*

Des croisements entre deux femelles *violaceum-uniforme* (de forme *forsmani*) et un même mâle *sepia-bifasciatum* (de forme *syei*), dont l'homozygotie pour les caractères *sepia* et *bifasciatum* avait été prouvée antérieurement, ont respectivement produit :

8 *violaceum-bifasciatum* + 10 *sepia-bifasciatum*.  
11 *violaceum-bifasciatum* + 15 *sepia-bifasciatum*.

Ces descendance prouvent la dominance ou l'épistasie de *violaceum* sur *sepia*. Les gènes *bifasciatum* pouvant être considérés comme homologues dans les différentes espèces, *violaceum*, *sepia* et *rubrum*, liés chacun à *bifasciatum*, seraient donc portés par des chromosomes homologues. Mais des expériences complémentaires, portant sur des croisements beaucoup plus nombreux, permettraient seules, si elles révèlent des taux de crossing-over identiques entre *bifasciatum* et chacun des gènes de coloration, de conclure à l'existence d'une série d'allèles multiples, pour les gènes de nature des pigments, et, par là-même, à la dominance simple de *violaceum* sur *sepia*.

d) Le gène *aurantiacum*.

*Dominance d'aurantiacum sur nigrum*. — L'étude du caractère *aurantiacum* est un peu plus difficile que les précédentes, en raison de la réalisation tardive de la coloration orange qui la définit. Les principaux résultats ont été obtenus sur les formes *albifrons* et *forsmani*, et seront exposés parallèlement pour ces deux espèces.

Les femelles *aurantiacum-uniforme* récoltées dans les populations naturelles ont toujours donné, en quantités statistiquement égales, des *aurantiacum* et des *nigrum*.

Cinq croisements entre *aurantiacum-uniforme*, de forme *albifrons*, ont produit 123 jeunes dont 101, parvenus à l'état pubère, se répartissaient en 73 *aurantiacum* et 28 *nigrum*, chiffres qui ne diffèrent pas d'une proportion mendélienne 3 : 1.

Six croisements entre *aurantiacum-uniforme*, de forme *forsmani*, ont conduit, de même, à 125 *aurantiacum* pour 37 *nigrum* (à partir de 190 descendants dénombrés à la naissance).

Pour l'une et l'autre formes, les croisements entre *nigrum-uniforme*, frères et sœurs des *aurantiacum*, ont exclusivement donné des *nigrum*.

Le phénotype *aurantiacum* apparaît donc comme déterminé par un gène *A*, dominant, qui, à l'état hétérozygote ou homozygote, est responsable de la couleur orange du pigment des chromatophores, mais qui demeure sans action sur les pigments oculaires. La dominance du gène *A* ne se manifeste qu'à un stade tardif de la croissance. L'allèle + *A* de *A* permet, à l'état homozygote, la pigmentation normale, noire, du corps.

*Liaison des gènes aurantiacum et bifasciatum*. — Les femelles *aurantiacum-bifasciatum* sont assez rares dans les populations naturelles. Les descendance de deux d'entre elles, appartenant, la première, à la forme *albifrons*, la seconde, à la forme *forsmani*, se composaient respectivement :

de 21 *nigrum-bifasciatum* + 17 *aurantiacum-uniforme* (pour 51 jeunes dénombrés à la naissance),

et de 43 *nigrum-bifasciatum* + 37 *aurantiacum-uniforme* (pour 90 jeunes dénombrés à la naissance).

Divers croisements ont été tentés chez des *albifrons*, entre des *aurantiacum-bifasciatum* hétérozygotes (provenant d'un couple ♀ *nigrum-bifasciatum* × ♂ *aurantiacum-uniforme*) et des *nigrum-uniforme* : les dix descendance analysées ont montré la répartition des animaux pubères en 73 *nigrum-bifasciatum* et 63 *aurantiacum-uniforme*, mais de nombreux décès ont été enregistrés dans cette expérience (212 jeunes, en effet, avaient été dénombrés lors de leur naissance) et lui enlèvent toute valeur significative, quant aux possibilités de crossing-over entre les gènes *B* et *A*.

Enfin, un croisement, réalisé chez des *forsmani*, entre ♀ et ♂ *aurantiacum-bifasciatum* nés au Laboratoire, à partir d'un couple ♀ *nigrum-bifasciatum* × ♂ *aurantiacum-uniforme*, a donné :

52 *aurantiacum-bifasciatum* + 27 *nigrum-bifasciatum* + 21 *aurantiacum-uniforme*.

Ces résultats correspondent bien aux proportions attendues d'après l'équation génétique :

$$\frac{B}{+B} \frac{+A}{A} \times \frac{B}{+B} \frac{+A}{A} \rightarrow 2 \frac{B}{+B} \frac{+A}{A} + 1 \frac{B}{B} \frac{+A}{+A} + 1 \frac{+B}{+B} \frac{A}{A}$$

Bien qu'aucun crossing-over n'ait été observé, il semble logique de supposer que les gènes *B* et *A* sont distincts, et liés.

*Dominance ou épistasie d'aurantiacum sur sepia.* — La dominance (ou l'épistasie) du gène *A* sur le gène *S* est démontrée par un croisement entre une femelle *aurantiacum-uniforme*, de forme *ischiosetosa*, et un mâle *sepia-bifasciatum*, de forme *syei*, dont l'homozygotie pour les caractères *sepia* et *bifasciatum* avait été antérieurement prouvée : les 37 survivants, à l'état pubère, des 43 descendants, présentaient tous le phénotype *aurantiacum-bifasciatum*.

Une des femelles issues de ce croisement, de constitution génotypique probable  $\frac{B \ S \ (\text{origine } syei)}{+B \ A \ (\text{origine } ischiosetosa)}$ , fécondée par un mâle *nigrum-uniforme* de forme *ischiosetosa*, a donné 8 *sepia-bifasciatum* + 6 *aurantiacum-uniforme* ; ce résultat témoigne d'un comportement normal des chromosomes, provenant l'un de la forme *syei*, l'autre de la forme *ischiosetosa*, et respectivement marqués par le gène *B* et par le gène *A*, lors de la formation des gamètes de la femelle.

*Dominance ou épistasie d'aurantiacum sur violaceum.* — La dominance, ou l'épistasie, du gène *A* sur le gène *V* est démontrée par un croi-

sement entre une femelle *violaceum-bifasciatum*, de l'espèce *forsmani*, et un mâle *aurantiacum-uniforme*, de forme *ischiosetosa*, dont la descendance comportait :

8 *aurantiacum-bifasciatum* + 5 *violaceum-bifasciatum* + 9 *aurantiacum-uniforme* + 10 *nigrum-uniforme*.

Ce résultat peut être représenté par l'équation :

$$\varphi \frac{B}{+B} \frac{V}{+V} \times \sigma \frac{+B}{+B} \frac{A}{+A} \rightarrow \frac{1}{4} \frac{B}{+B} \frac{V}{+A} + \frac{1}{4} \frac{B}{+B} \frac{V}{+A} + \frac{1}{4} \frac{+B}{+B} \frac{+V}{+A} + \frac{1}{4} \frac{+B}{+B} \frac{+V}{+A}$$

qui montre que, si *V* avait été dominant ou épistatique sur *A*, tous les *bifasciatum* auraient été *violaceum*.

Il semble possible d'émettre l'hypothèse que les gènes de nature des pigments *rubrum*, *nigrum*, *sepia*, *violaceum*, *aurantiacum*, tous liés à *B*, constituent une série d'allèles multiples et qu'ils ont été énumérés dans l'ordre des dominances croissantes. Pour la raison énoncée plus haut (à propos du gène *violaceum*) il est cependant impossible d'écarter pour le moment l'hypothèse de gènes épistatiques, liés à *B*, mais distincts et qui ont été étudiés dans l'ordre d'une épistasie croissante.

Enfin, un dernier croisement effectué entre une femelle *aurantiacum-bifasciatum*, issue du précédent, et un mâle *forsmani*, de phénotype normal, qui a fourni : 6 *violaceum-bifasciatum* et 4 *aurantiacum-uniforme*, confirme le comportement normal, chez les hybrides inter-spécifiques, des chromosomes marqués par *B* et par un gène de nature du pigment lié à *B*, montrant, par là, l'homologie réelle de ces gènes.

3. — ÉTUDE DES GÈNES DE STRUCTURE *pseudo-bifasciatum*, *trifasciatum*, *album-medio-lineatum*, *album-utrinque-lineatum*, *intricatum*, ET D'UN GÈNE MODIFICATEUR DU PHÉNOTYPE *bifasciatum*. LIAISON DE CES FACTEURS ET DU GÈNE *bifasciatum*.

a) Le gène *pseudo-bifasciatum*.

*Dominance du gène pseudo-bifasciatum par rapport au système génique fondamental.* — Une femelle *pseudo-bifasciatum*, de forme *albifrons*, récoltée à Roscoff, près du Laboratoire, a donné naissance à 14 *uniforme* et 12 *pseudo-bifasciatum*, tous de couleur noire.

Croisés entre eux, trois couples de ces *pseudo-bifasciatum* de  $F_1$  ont produit 123 *pseudo-bifasciatum* et 47 *uniforme*. Ces deux phénotypes se retrouvent donc dans la proportion mendélienne 3 : 1.

Trois autres femelles *pseudo-bifasciatum* de  $F_1$  ont été fécondées par des mâles

*uniforme* : leurs descendance (57 *pseudo-bifasciatum* pour 65 *uniforme*) ne diffèrent pas d'une proportion mendélienne 1 : 1.

Des résultats analogues ont été obtenus pour les *pseudo-bifasciatum* de forme *formani* (25 *pseudo-bifasciatum* pour 27 *uniforme* nés de deux croisements ♀ *pseudo-bifasciatum* × ♂ *uniforme* ; 82 *pseudo-bifasciatum* pour 31 *uniforme* nés de quatre croisements entre *pseudo-bifasciatum*).

Nous pouvons en conclure que le phénotype *pseudo-bifasciatum* dépend de la présence, dans le génome des *J. m.* étudiées, à l'état hétérozygote ou homozygote, d'un gène  $P_B$  dominant, dont l'allèle récessif +  $P_B$ , à l'état homozygote, permet la réalisation du phénotype fondamental.

*Les gènes pseudo-bifasciatum et rubrum et, par conséquent bifasciatum, sont liés.* — Croisés entre eux, les *pseudo-bifasciatum* hétérozygotes, issus d'un couple ♀ *nigrum-pseudo-bifasciatum* × ♂ *rubrum-uniforme*, qui a produit 45 *pseudo-bifasciatum* pour 36 *uniforme*, tous *nigrum*, ont donné, pour le total de sept descendance dont on trouvera le détail dans le tableau C : 311 *nigrum-pseudo-bifasciatum* + 100 *rubrum-uniforme* + 4 *nigrum-uniforme* + 1 *rubrum-pseudo-bifasciatum*.

TABLEAU C.

*Descendance de sept croisements entre individus de phénotype nigrum-pseudo-bifasciatum, nés en F<sub>1</sub> du couple ♀ nigrum-pseudo-bifasciatum × ♂ rubrum-uniforme.*

	<i>nig-pseudo-bif.</i>	<i>rub-unif.</i>	<i>nig-unif.</i>	<i>rub-pseudo-bif.</i>
croisement 1	46	17	0	0
» 2	49	14	1	0
» 3	62	22	1	0
» 4	32	11	1	0
» 5	54	16	0	0
» 6	43	13	0	0
» 7	25	7	1	1
	311	100	4	1

Ces résultats montrent que les caractères *pseudo-bifasciatum* et *rubrum* ne subissent pas de ségrégation indépendante, et sont des caractères distincts, mais liés, le taux de crossing-over qui provoque leur recombinaison étant faible.

Lié à *rubrum*, le gène *pseudo-bifasciatum* l'est aussi au gène *bifasciatum*, dont il est peut-être allèle.

*Récessivité ou hypostasie du gène P<sub>B</sub>, par rapport au gène B.* — Deux croisements seulement ont été tentés entre ♀ *bifasciatum* et ♂ *pseudo-bifasciatum*. Leurs descendance ont comporté au total :

$$30 \text{ bifasciatum} + 13 \text{ pseudo-bifasciatum} + 17 \text{ uniforme.}$$

Ils peuvent s'interpréter par l'une ou l'autre des équations :

$$(\alpha) \frac{B + PB}{+B + PB} \times \frac{+B P_B}{+B + PB} \rightarrow \frac{1}{4} \frac{B + PB}{+B P_B} + \frac{1}{4} \frac{B + PB}{+B + PB} + \frac{1}{4} \frac{+B P_B}{+B + PB} + \frac{1}{4} \frac{+B + PB}{+B + PB}$$

$$(\beta) B + B \times +B P_B \rightarrow \frac{1}{4} B P_B + \frac{1}{4} B + B + \frac{1}{4} P_B + B + \frac{1}{4} +B + B$$

qui montrent, de toutes manières, la dominance ou l'épistasie du gène *B* sur *P<sub>B</sub>*, puisque la moitié des jeunes obtenus appartenait au phénotype *bifasciatum* et non pas au phénotype *pseudo-bifasciatum*.

b) Le gène *trifasciatum*.

*Dominance du gène trifasciatum par rapport au système génique fondamental.* — Le déterminisme du phénotype *trifasciatum* est facile à étudier chez les *forsemi*, les jeunes *trifasciatum* étant reconnaissables dès leur naissance.

10 femelles *trifasciatum*, nées au Laboratoire, et fécondées par des mâles *uniforme*, ont donné naissance à des *trifasciatum* et des *uniforme* en proportion mendélienne 1 : 1 (326 *trifasciatum* pour 312 *uniforme*).

7 croisements entre *trifasciatum* hétérozygotes ont reproduit des *trifasciatum* et des *uniforme* dans la proportion 3 : 1 (284 *trifasciatum* pour 91 *uniforme*).

D'autres croisements, entre *trifasciatum* et *uniforme*, ont conduit à des descendance monophénotypiques *trifasciatum*.

Le phénotype *trifasciatum* est donc déterminé par un gène dominant *T* qui, à l'état hétérozygote ou homozygote, provoque une répartition très particulière de la pigmentation. Son allèle récessif  $+^T$  permet, à l'état homozygote, la réalisation du phénotype *uniforme*.

*Les gènes trifasciatum, violaceum, aurantiacum, et, par conséquent bifasciatum, sont liés.* — Deux femelles *violaceum-trifasciatum*, prélevées dans la nature, ont respectivement donné naissance à 11 *nigrum-trifasciatum* et 7 *violaceum-uniforme*, et à 27 *nigrum-trifasciatum* et 32 *violaceum-uniforme*, tandis qu'une troisième femelle de même phénotype, a produit 17 *violaceum-trifasciatum* et 13 *nigrum-uniforme*.

De même, d'une femelle *aurantiacum-trifasciatum* sont nés 25 *nigrum-trifasciatum* et 31 *aurantiacum-uniforme*.

La présence de deux phénotypes seulement dans chacune des descendance mentionnées conduit à admettre que les couples d'allèles *T* et  $+^T$ , *V* et  $+^V$ , *A* et  $+^A$  sont portés par la même paire de chromosomes, et prouve, par voie de conséquence, la liaison des gènes *trifasciatum* et *bifasciatum*.

*Relations entre les gènes trifasciatum, bifasciatum, pseudo-bifasciatum.*

— Il est très difficile de préciser les relations de dominance ou d'épistasie qui unissent

les gènes *trifasciatum* et *bifasciatum*. Les hybrides entre *trifasciatum* et *bifasciatum* sont en effet assez variés, et couvrent une gamme étendue entre les aspects phénotypiques des parents : certains d'entre eux rappellent les *bifasciatum*, par la bande transversale antérieure qui s'étend sur la tête et le premier segment thoracique libre, mais en diffèrent par la présence de larges taches colorées sur le pléotelson. D'autres ressemblent à des *pseudo-bifasciatum* ; d'autres enfin ont l'aspect des *trifasciatum*, et leur caractère hybride ne m'a été révélé que par leurs croisements ultérieurs avec des *uniforme*, dont les descendances comportaient, à côté de *trifasciatum* normaux, une moitié de *bifasciatum* typiques. Cette variabilité tient peut-être aux nombreux modificateurs qui peuvent altérer, dans des sens divers, les phénotypes *bifasciatum* et *trifasciatum* normaux. Il se peut également, bien que je n'en aie trouvé aucune confirmation dans les élevages, que les *bifasciatum* et *trifasciatum*, tous deux dominants et liés, puissent, s'ils sont portés par le même chromosome, et s'ils occupent des loci voisins sur ce chromosome, être transmis simultanément, sans que des crossing-over aient des chances de se produire, étant donné les faibles effectifs des portées, et donner l'illusion d'un gène majeur unique, tel que celui que j'ai étudié sous le nom de *pseudo-bifasciatum*, ou de l'existence d'un gène modificateur, tel que celui qui serait responsable du phénotype représenté par la figure II, Pl. III. Mais on comprend mal, dans ces conditions, le phénotype *pseudo-bifasciatum* observé dans la forme *albifrons*, à laquelle les *trifasciatum* font défaut. La question délicate des relations génétiques des trois gènes de structure *bifasciatum*, *pseudo-bifasciatum*, *trifasciatum*, ne pourra recevoir de solution satisfaisante qu'après de nouvelles études, probablement fort longues et passablement délicates.

### c) Le phénotype *album-medio-lineatum*.

Une femelle *album-medio-lineatum*, capturée dans la nature, a donné en première génération 47 jeunes, dont une partie, à la naissance, présentaient le phénotype maternel, tandis que d'autres appartenaient manifestement aux *trifasciatum* normaux. Au cours de la croissance, les jeunes qui montraient la bande incolore médio-dorsale caractéristique des *album-medio-lineatum* ont progressivement acquis une pigmentation, qui, d'abord nettement plus pâle que celle des bords de la tête, des deuxième et troisième segments thoraciques, et des sixième et septième segments thoraciques est rapidement, avant la puberté, parvenue au même degré d'intensité que celle-ci. Tous les descendants, à partir de la puberté, étaient indiscernables les uns des autres et réalisaient un phénotype commun *trifasciatum*.

Croisés avec des *nigrum-uniforme*, ces *trifasciatum* de  $F_1$ , portant à l'état récessif le gène (*aml*) responsable de la dépigmentation linéaire médio-dorsale, ont produit moitié de *trifasciatum* normaux et moitié d'*uniforme*.

Croisés entre eux, ils ont donné, pour 4 couples, 28 *album-medio-lineatum* + 75 *trifasciatum* + 32 *uniforme*,

A ces chiffres correspond l'équation génétique :

$$\frac{T}{+T} \frac{(aml)}{+aml} \times \frac{T}{+T} \frac{(aml)}{+aml} \rightarrow \frac{1}{4} \frac{T}{T} \frac{(aml)}{(aml)} + \frac{1}{2} \frac{T}{+T} \frac{(aml)}{+aml} + \frac{1}{4} \frac{+}{+} \frac{+}{+} \frac{am}{+aml}$$

La liaison des gènes *trifasciatum* et (*aml*) apparaît certaine du fait qu'aucun des *uniforme* ne présentait de dépigmentation médio-dorsale.

Le gène *album-medio-lineatum*, rare chez les *forsmani*, n'a d'ailleurs jamais été observé, associé à d'autres phénotypes que le *trifasciatum*, chez les *praehirsuta*, où il est nettement plus fréquent.

Le phénotype *album-medio-lineatum* dépend donc de la présence, dans le génome, à l'état homozygote, d'un gène récessif (*aml*), lié au gène *T*. La dominance de l'allèle + *aml* qui lui correspond, et qui permet, à l'état homozygote ou hétérozygote, la coloration normale des *trifasciatum*, ne se manifeste, en général, qu'assez tardivement au cours de la croissance.

d) Le phénotype *album-utrinque-lineatum*.

L'étude du déterminisme génétique des *album-utrinque-lineatum* est complexe, en raison des aspects polymorphes que revêt ce phénotype, dont l'interprétation nécessite des hypothèses difficilement vérifiables, faisant intervenir soit la sensibilité d'un gène *album-utrinque-lineatum* à l'action de multiples modificateurs, soit l'existence de plusieurs gènes d'importance sensiblement égale et simultanément nécessaires à sa réalisation, chacun d'eux étant particulièrement actif sur un territoire limité du corps, sans qu'il soit encore possible de préciser la signification et, à plus forte raison, le taux de crossing-over qui peuvent se produire entre leurs loci respectifs.

Certains résultats se présentent cependant d'une manière assez simple pour qu'il soit permis d'en tirer quelques conclusions.

*Le système génique album-utrinque-lineatum.* — Deux croisements ont été effectués chacun entre une femelle typique *album-utrinque-lineatum* et un mâle appartenant au phénotype fondamental, et offrant notamment une coloration complète de tous les segments thoraciques (à l'exception d'une petite plage incolore sur le cinquième segment) et du pléotelson (à l'exception d'une bande claire assez étroite axée sur la ligne de symétrie). Tous les descendants (39 pour l'un des croisements, 47 pour l'autre) de première génération réalisent, tout au moins transitoirement, un état phénotypique intermédiaire qui se traduit par une dépigmentation des bords latéraux du premier segment thoracique libre, par une extension assez notable de la tache médio-dorsale des quatrième et cinquième segments thoraciques et par la présence de quatre petites taches marginales sur le pléotelson (analogues à celles que présente, sur le pléotelson, la femelle représentée par la fig. II, Pl. I. Ces états intermédiaires, plus ou moins accentués, à taille égale, suivant les individus de  $F_1$ , s'atténuent peu à peu à mesure que les *J. m.* vieillissent, mais demeurent apparents chez certaines d'entre elles, tandis que d'autres acquièrent finalement un état phénotypique presque indiscernable de celui de leur père, dont elles ne diffèrent plus que par la trace, très peu marquée, des taches claires du bord du pléotelson.

Croisés entre eux, les descendants de première génération ont reproduit des *uniforme* typiques, des individus sub-uniformes qui rappellent, par leur aspect phénotypique, les *J. m.* obtenues en première génération, et des animaux montrant une pigmentation lâche, pourvus d'une tache médio-dorsale assez large ou large, sur les quatrième et cinquième segments thoraciques, de taches assez larges ou larges sur la marge du pélotelson, et offrant une dépigmentation latérale soit des trois premiers segments thoraciques, soit des deux segments antérieurs ou même d'un seul de ces segments.

En groupant d'une part les individus *uniforme* et sub-uniformes, en considérant d'autre part, comme des *album-utrinque-lineatum* l'ensemble des variantes énumérées ci-dessus, les descendance de deuxième génération, pour 6 croisements, se répartissent en :

246 *uniforme* + sub-uniformes et 74 *album-utrinque-lineatum*, chiffres qui correspondent bien à une proportion 3 : 1, attendue de croisements entre hétérozygotes.

Trois croisements entre *album-utrinque-lineatum*, conformes à la fig. 2, ont donné 79 descendants, appartenant tous, *rigoureusement*, au phénotype des parents. Mais plusieurs croisements entre diverses variantes d'*album-utrinque-lineatum* ont reproduit les multiples aspects de ce phénotype, sans qu'il soit possible, pour le moment, d'en fournir une interprétation formelle détaillée.

Il apparaît donc que le phénotype *album-utrinque-lineatum* se comporte comme s'il était déterminé par un système de gènes, récessif dans l'ensemble. Mais des *J. m.* de phénotype sub-uniforme, montrant par exemple une légère dépigmentation des bords latéraux du premier segment thoracique ou des taches marginales sur le pléotelson, ont parfois été prélevées dans la nature, qui, dans leurs descendance successives, n'ont jamais donné naissance à des *album-utrinque-lineatum*. Il semble donc qu'on soit en droit de supposer l'existence, dans le génome de nombreux individus, de gènes mineurs, qui agissent spécifiquement, tout au moins à titre d'effet pléiotrope, sur la pigmentation ou la dépigmentation de telle ou telle partie du corps, et dont l'activité se trouverait renforcée, suivant un équilibre complexe, par d'autres gènes, moins fréquents. L'analyse de ces états d'équilibre, dont la solution fera sans aucun doute intervenir les notions de pénétrance et d'expressivité, introduites par TIMOFEEFF-RESSOVSKY, s'avère très complexe, en raison, d'une part, des effectifs trop limités que comporte chaque descendance, d'autre part, de la difficulté même qu'on rencontre à définir de façon précise la gamme quantitative des variations phénotypiques observées, elles-mêmes variables au cours de la croissance des individus.

*Liaison des gènes responsables du phénotype album-utrinque-lineatum et du gène bifasciatum.* — Divers croisements montrent que les princi-

paux gènes dont dépend le phénotype *album-utrinque-lineatum* sont portés par la même paire de chromosomes que le gène *bifasciatum*.

Un couple ♀ *bifasciatum* × ♂ *album-utrinque-lineatum* typique a produit 14 *bifasciatum* et 12 individus de phénotype sub-uniforme.

Or, les *bifasciatum* de F<sub>1</sub>, croisés entre eux, ont produit 3/4 de *bifasciatum* et 1/4 d'*album-utrinque-lineatum* typiques (120 *bifasciatum* pour 45 *album-utrinque-lineatum*, nés de cinq croisements), à l'exclusion de tout individu *uniforme* ou sub-uniforme.

On peut en inférer la liaison du gène *bifasciatum* et des gènes responsables du phénotype *album-utrinque-lineatum*, puisque leur ségrégation indépendante aurait conduit aux proportions 12 *bifasciatum* + 3 *uniforme* et sub-uniformes + 1 *album-utrinque-lineatum*.

e) Le phénotype *intricatum*.

*Récessivité du système génique intricatum.* — L'étude génétique du phénotype *intricatum* (de l'espèce *forsmani*) est plus facile que celle du phénotype précédent, encore qu'elle offre des difficultés assez analogues, qui interdisent de pousser très loin son analyse.

Les individus nés en première génération de croisements : ♀ *uniforme* × ♂ *intricatum* montrent des phénotypes plus ou moins intermédiaires, que caractérise la présence d'une petite tache claire médio-dorsale sur le premier segment thoracique, d'une plage dépigmentée d'importance moyenne sur les quatrième et cinquième segments, et de quatre taches claires marginales, d'importance assez faible à faible, sur le pléotelson. Ces aspects intermédiaires s'atténuent à mesure que les animaux vieillissent, mais demeurent généralement perceptibles.

Croisés entre eux, ces descendants de F<sub>1</sub> reproduisent des *uniforme* typiques, des individus sub-uniformes, et des *intricatum* qui, tout en différant largement entre eux par l'étendue des territoires pigmentés, peuvent cependant être déterminés sans ambiguïté. Dix croisements ont ainsi conduit, en F<sub>2</sub>, à :

292 *uniforme* et sub-uniformes pour 105 *intricatum*.

La récessivité, tout au moins partielle, du système génique dont dépend le phénotype *intricatum*, et qui ressort des informations précédentes, est confirmée par les résultats de 7 croisements entre *intricatum* typiques qui ont donné naissance à 263 *intricatum*. Mais l'étude plus précise des variantes du phénotype *intricatum* et l'interprétation exacte de l'aspect intermédiaire des individus F<sub>1</sub> se heurte aux difficultés précédemment exposées pour les *album-utrinque-lineatum*.

*Liaison des gènes responsables du phénotype intricatum et du gène bifasciatum.* — Les principaux gènes dont dépend le phénotype *intri-*

*catum* sont liés au gène *bifasciatum*. La validité de cette proposition ressort de l'expérience suivante : des *violaceum* de phénotype sub-uniforme, obtenus à partir du croisement ♀ *violaceum-uniforme* × ♂ *intricatum*, ont été croisés en retour avec des *nigrum-intricatum* ; les trois descendance observées n'ont comporté que 32 *violaceum* de phénotype sub-uniforme et 39 *nigrum-intricatum*, à l'exclusion de sub-uniforme de couleur noire et de *violaceum-intricatum* qui auraient dû apparaître si les facteurs *intricatum* et *violaceum* avaient été indépendants.

Liés à *violaceum*, les gènes responsables du phénotype *intricatum* sont donc également liés à *bifasciatum*.

f) Nature génétique du polychromatisme secondaire. Étude d'un modificateur de *bifasciatum*, lié à *bifasciatum*.

La nature héréditaire des petites variantes qui ont été décrites, pour chacun des phénotypes principaux, sous le nom de polychromatisme additionnel ou secondaire, ne saurait faire de doute. Chacune d'elles se rencontre régulièrement dans certaines lignées, alors qu'elle ne s'observe jamais dans d'autres séries de descendance. Leur étude génétique n'a cependant pu être abordée que dans quelques cas : le phénotype représenté par la fig. II, Pl. I par exemple, dépend d'un facteur récessif, et une souche pure pour le caractère : dépigmentation complète du cinquième segment thoracique, a été conservée pendant plusieurs générations ; de même, les deux aspects sous lesquels se présentent les *pseudo-bifasciatum* de l'espèce *forsmani* (fig. VII et VIII, Pl. I) se sont maintenus au cours de descendance successives et dépendent vraisemblablement d'une différence génique, un modificateur lié à *pseudo-bifasciatum* se trouvant, dans les génomes correspondant à chacun des deux phénotypes, sous deux états différents.

Les multiples variantes du phénotype *bifasciatum* (Pl. III) ont pu lui être rapportées par le fait que les descendance de toutes les femelles dessinées comportaient, à la naissance, moitié de *bifasciatum* typiques et moitié d'individus *uniforme* ou sub-uniformes. Une seule d'entre elles, qui est reproduite par la fig. XII, Pl. III et qui sera désignée par le symbole (B-U), a fait l'objet d'une analyse génétique un peu poussée.

Une femelle de type (B-U), *violaceum-bifasciatum*, laissant apparaître sur tout le corps une pigmentation de type *uniforme*, de couleur *violaceum*, et appartenant à une population naturelle de *forsmani*, a donné en F<sub>1</sub> :

19 *violaceum-uniforme* + 17 *nigrum-bifasciatum* + 1 *violaceum* (B-U).

Les 17 *nigrum-bifasciatum* réalisaient un phénotype *bifasciatum* normal.

La naissance d'un *violaceum*-(B-U) ne peut s'interpréter que par un crossing-over survenu entre les loci de +*B* et ceux d'un gène modificateur *M*, de *bifasciatum*, et du gène *violaceum*, les gamètes formés par la mère portant, pour la plupart, les chromosomes *B + M + V* ou +*BMV* et quelques autres, les chromosomes affectés par le crossing-over +*B + M + V* ou *BMV*. La femelle de phénotype (B-U), de F<sub>1</sub>, fécondée par un *nigrum-uniforme*, a donné :

35 *nigrum-uniforme* + 39 individus *violaceum*, réalisant le phénotype de structure (B-U).

Deux autres croisements, réalisés entre *violaceum-uniforme* de F<sub>1</sub> et des *nigrum-bifasciatum* de type normal, ont produit :

24 *nigrum-bifasciatum* (phénotype *bifasciatum* normal) + 22 *violaceum*-(B-U) + 17 *violaceum-uniforme* + 21 *nigrum-uniforme*,

résultats qui s'interprètent par l'équation :

$$\frac{B + M + V}{+ B + M + V} \times \frac{+ B M V}{+ B + M + V} \rightarrow \frac{1}{4} \frac{B + M + V}{+ B + M + V} + \frac{1}{4} \frac{B + M + V}{+ B M V} + \frac{1}{4} \frac{+ B + M + V}{+ B M V} + \frac{1}{4} \frac{+ B + M + V}{+ B + M + V}$$

Le phénotype (B-U) dépend donc d'un gène *M*, modificateur du phénotype *bifasciatum* normal, dominant, lié à *bifasciatum*, dont l'allèle récessif permet, à l'état homozygote, la réalisation du phénotype *bifasciatum* normal. Le gène *M* ne provoque aucune modification d'intensité chez les *uniforme*.

#### 4. — ÉTUDE DU GÈNE DE STRUCTURE *immaculatum*, ET DU GÈNE DE COLORATION *infra-nigrum*. INDÉPENDANCE DE CES GÈNES ET DES FACTEURS PRÉCÉDEMMENT ÉTUDIÉS.

##### a) Le gène *immaculatum*.

Il ressort des expériences qui seront résumées ci-dessous que le phénotype *immaculatum* dépend d'un gène *im*, récessif, autosomique, indépendant du gène *bifasciatum* et dont l'allèle +*im* est un facteur conditionnel, dont la présence est nécessaire pour que les autres gènes de structure puissent manifester leur activité.

*Récessivité du gène immaculatum.* — Une femelle *immaculatum*, de forme *albifrons*, récoltée dans la nature, a donné naissance au Laboratoire, en deux portées, à 21 jeunes, possédant tous une pigmentation normale, de type *uniforme*.

Trois couples de ces *uniforme* de F<sub>1</sub>, ont produit, en seconde génération : 20 *immaculatum* pour 63 *uniforme*.

De trois croisements entre *immaculatum*, dont les femelles sont d'ailleurs toutes mortes après une première portée, ce qui témoigne d'une fragilité particulière de ce phénotype, sont nés 26 *immaculatum*, à l'exclusion de tout autre type.

Enfin, les descendance de deux croisements ultérieurs entre ♀ *immaculatum* ×

♂ *uniforme* et ♀ *uniforme* × ♂ *immaculatum* se composaient exclusivement d'*uniforme* normaux.

Ces expériences suffisent à démontrer la récessivité du gène *im*, autosomique.

*Le gène immaculatum est indépendant du gène bifasciatum.* — L'indépendance des gènes *immaculatum* et *bifasciatum* ressort directement de l'étude de croisements entre des individus appartenant aux phénotypes correspondants, et se trouve confirmée par la mise en évidence de l'indépendance des gènes *immaculatum* et *rubrum*.

D'un croisement entre une ♀ *bifasciatum*, homozygote pour ce caractère, et un ♂ *immaculatum* sont nés 65 jeunes, tous phénotypiquement *bifasciatum*.

Ces *bifasciatum* génotypiquement hétérozygotes pour *B* et *im*, croisés entre eux, n'auraient produit, en F<sub>2</sub>, si les gènes *B* et *im* étaient liés, que des *bifasciatum* et des *immaculatum* en proportion 3 : 1. Dans le cas de l'indépendance des gènes *B* et *im*, au contraire, les proportions théoriques qu'on pouvait attendre en deuxième génération, étaient

$$9 \text{ bifasciatum} + 3 \text{ uniforme} + 4 \text{ immaculatum.}$$

Les résultats expérimentaux :

$$24 \text{ bifasciatum} + 9 \text{ uniforme} + 8 \text{ immaculatum}$$

concordent manifestement avec cette deuxième interprétation, et prouvent l'indépendance des gènes considérés.

De même, les 13 *Jaera*, réalisant toutes le phénotype *nigrum-uniforme*, issues en première génération d'un couple ♀ *rubrum-uniforme* × ♂ *immaculatum*, croisées entre elles, ont conduit, en F<sub>2</sub>, à

$$29 \text{ nigrum-uniforme} + 8 \text{ immaculatum} + 11 \text{ rubrum-uniforme} + 2 \text{ rubrum-immaculatum,}$$

alors que, si *B* et *im* étaient liés, deux phénotypes seulement, *rubrum-uniforme* et *immaculatum* seraient apparus.

Les *rubrum-immaculatum* se caractérisent par leurs yeux rouges, et non pas rosâtres, comme ceux des *roseum*.

*L'allèle +<sup>im</sup> de im est un facteur conditionnel.* — Un croisement entre une femelle *album-utrinque-lineatum* et un mâle *immaculatum* n'ayant produit que des *nigrum-uniforme*, il faut en conclure que le parent *immaculatum* portait, à l'état homozygote, les facteurs nécessaires à la réalisation du phénotype *uniforme*, mais que ces facteurs ne pouvaient manifester leur action, en présence du gène *im* à l'état homozygote. La présence de l'allèle +<sup>im</sup>, dans le génome des individus, est donc indispensable pour que les autres gènes de structure puissent se révéler phénotypiquement.

b) Le gène *infra-nigrum*.

Le phénotype de couleur *infra-nigrum* dépend d'un gène récessif *in*, autosomique, indépendant du gène *bifasciatum*, et, par conséquent, de la série précédemment étudiée de gènes de coloration. Une expérience conduit à considérer l'allèle dominant + *in* de *in* comme un facteur conditionnel, dont la présence est nécessaire pour que les autres gènes de coloration puissent manifester leur activité.

*Récessivité du gène infra-nigrum.* — D'une femelle de couleur *infra-nigrum*, de l'espèce *albifrons*, récoltée dans la nature, sont nées 63 *Jaera*, possédant toutes une pigmentation normale, de type *nigrum*.

Cinq couples en furent isolés, qui donnèrent : 59 *infra-nigrum* pour 199 *nigrum*.

Les descendance de couples *infra-nigrum* n'ont jamais comporté que des *infra-nigrum*.

Les croisements ultérieurs, entre *infra-nigrum* et *nigrum* de lignée pure, ont exclusivement produit des *nigrum*, quelqu'en soit le sens.

Ces résultats démontrent la récessivité du gène *infra-nigrum*, par rapport à *nigrum*, et son caractère autosomique.

*Le gène infra-nigrum est indépendant des gènes bifasciatum et pseudo-bifasciatum.* — Diverses expériences ont été conduites, entre *bifasciatum* et *infra-nigrum* de l'espèce *albifrons*, et entre *pseudo-bifasciatum* et *infra-nigrum* de l'espèce *forsmani*, qui démontrent que le gène *infra-nigrum* n'est pas porté par la paire de chromosomes marqués par les gènes *bifasciatum* ou *pseudo-bifasciatum*.

Des *Jaera* hétérozygotes pour *bifasciatum* et *infra-nigrum*, nées d'un couple ♀ *bifasciatum* × ♂ *infra-nigrum*, et possédant le phénotype *nigrum-bifasciatum* ont été croisées en retour avec des ♂♂ *infra-nigrum*.

Les descendance de cinq croisements :

49 *nigrum-bifasciatum* + 51 *infra-nigrum-bifasciatum* + 40 *nigrum-uniforme* + 44 *infra-nigrum-uniforme*

prouvent la ségrégation indépendante des gènes *bifasciatum* et *infra-nigrum*.

Le phénotype *infra-nigrum-bifasciatum* possède la couleur et les anomalies pigmentaires du corps et des yeux qui caractérisent les phénotypes *infra-nigrum*. Il révèle en outre une différence d'intensité très manifeste entre la bande transversale colorée antérieure et la bande postérieure des sixième et septième segments thoraciques, dont la pigmentation est moins dense que celle de la précédente. Le phénotype *infra-nigrum-bifasciatum* reproduit ainsi un aspect phénotypique qui

s'observe chez les très jeunes *nigrum-bifasciatum*, mais qui est seulement transitoire pour ce phénotype. Ces faits s'interprètent aisément si on suppose que le gène *in*, à l'état homozygote, réduit la quantité de matériel pigmentaire dont dispose une *J. m.* donnée, et que ce matériel pigmentaire s'accumule particulièrement dans la bande antérieure, dont le seuil de pigmentation serait plus bas que celui de l'effecteur postérieur.

Par des expériences confirmant les précédentes, j'ai pu facilement réaliser la combinaison génétique du caractère de structure *pseudo-bifasciatum* et du caractère de coloration *infra-nigrum*. Les phénotypes correspondants montrent une coloration de la bande transversale, de couleur brun-rouge, sur la tête, tandis que la coloration de la bande postérieure, bien marquée chez les *nigrum-pseudo-bifasciatum*, se réduit à quelques chromatophores (Pl. II, fig. 1) et peut même disparaître totalement.

*L'allèle +<sup>in</sup> de in est un facteur conditionnel.* — Un croisement, réalisé chez des *forsmani*, entre une femelle *nigrum-bifasciatum*, provenant d'une souche dont tous les individus étaient *nigrum*, et un ♂ *infra-nigrum*, récolté dans la population naturelle de Roc'h Iliévec, a donné naissance à des *bifasciatum* et à des *uniforme*, mais chacun de ces deux phénotypes se répartissait, pour moitié, en *violaceum* et en *nigrum*. Étant donné la dominance de *violaceum* sur *nigrum*, et de *nigrum* sur *infra-nigrum*, on ne peut interpréter ce résultat qu'en supposant que l'action du gène *V*, existant dans le génome du mâle *infra-nigrum*, ne pouvait se manifester dans le phénotype, à cause de la présence du gène *in* à l'état homozygote. L'allèle dominant +<sup>in</sup> de *in* apparaît donc comme un facteur conditionnel de la manifestation phénotypique des gènes de coloration.

##### 5. — NATURE GÉNÉTIQUE DES PHÉNOTYPES DE STRUCTURE *unifasciatum* ET *sub-decoloratum*, DES PHÉNOTYPES DE COULEUR *album* ET *roseum* ET DU PHÉNOTYPE D'INTENSITÉ *ultra-nigrum*.

###### a) Le phénotype *unifasciatum*.

Le phénotype *unifasciatum* est apparu, en deuxième génération, dans un croisement entre *bifasciatum* présentant déjà une dépigmentation latérale du premier segment thoracique libre, et provenant eux-mêmes d'un couple *bifasciatum* × *uniforme*. A côté de 6 *unifasciatum*, les deux portées de deuxième génération obtenues comprenaient 10 *bifasciatum*, de type parental, et 7 *uniforme*.

Il est probable que le gène responsable du phénotype *unifasciatum* est un facteur récessif, lié à *B*. Mais les *unifasciatum* que j'ai observés étant morts sans descendance, il ne m'a pas été possible de confirmer cette hypothèse.

b) Le phénotype *sub-decoloratum*.

Une femelle *sub-decoloratum*, récoltée dans une population de forme *albifrons*, a donné en  $F_1$  une descendance *uniforme* exclusive. Le phénotype *sub-decoloratum* est réapparu en  $F_2$ , dans la proportion mendélienne 1 *sub-decoloratum* : 3 *uniforme* (22 *sub-decoloratum* pour 75 *uniforme*, nés de 3 couples de  $F_1$ ).

Croisés entre eux, les *sub-decoloratum* ont uniquement donné des *sub-decoloratum*, que j'ai pu conserver pendant deux générations.

Leur souche s'est éteinte avant que j'aie pu entreprendre les croisements qui m'auraient permis de localiser le gène *sub-decoloratum*, dont la récessivité seule est certaine.

c) Le phénotype *album*.

Je n'ai observé d'individus *album* que dans un seul croisement entre *uniforme* d'espèce *albifrons*. Trois portées ont été triées, le jour même de la naissance des jeunes, et comprenaient : 19 *album* pour 64 *uniforme*.

Le gène *album*, sûrement récessif, est probablement létal ou semi-létal : 16 jeunes sur 19 étaient mort-nés, et aucun des trois autres n'a vécu jusqu'à la puberté.

d) Le phénotype *roseum*.

Une femelle *roseum* m'a été donnée par A. CANTACUZÈNE, qui l'avait récoltée dans une population naturelle de forme *ischiosetosa*.

Les 30 jeunes qu'elle donna, en  $F_1$ , étaient tous normalement pigmentés et de teinte noire. 23 *roseum* pour 80 *nigrum-uniforme* sont nés en deuxième génération de quatre croisements entre  $F_1$ .

Des croisements entre *roseum* ont été tentés, mais tous les parents sont morts sans descendance.

Le gène *roseum* est donc un facteur récessif, qui, comme *album*, agit sur la vitesse de formation des pigments oculaires, et dont il a malheureusement été impossible de préciser les relations avec *immaculatum*.

e) Le phénotype *ultra-nigrum*.

Divers croisements entre des *ultra-nigrum* de souche pure et d'autres *albifrons* possédant une pigmentation très pâle ont donné, en  $F_1$ , des

individus d'intensité intermédiaire. Cette même intensité intermédiaire de la pigmentation s'est retrouvée chez les 65 *Jaera* de F<sub>2</sub>, à l'exclusion de celles qui caractérisaient les grands-parents. On peut probablement inférer de ce résultat la nature multifactorielle des caractères d'intensité de la coloration chez les *J. m.*.

## CHAPITRE V

### GÉNÉTIQUE COMPARÉE DES POLYCHROMATISMES DES DIVERSES FORMES DE *JAERA MARINA*

Par l'étude précédente, *Jaera marina* vient s'ajouter aux quelques Crustacés marins qui ont, jusqu'ici, fait l'objet d'un essai d'investigation génétique, et qui comprennent l'Amphipode *Gammarus chevreuxi* SEXTON, dont d'assez nombreux mutants ont été sélectionnés, en élevage, au Laboratoire de Plymouth, par Mrs E. W. SEXTON, l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma serratum* (FABRICIUS) et le Copépode Harpacticoïde *Tisbe reticulata* BOCQUET, dont les polychromatismes naturels ont été analysés, durant ces dernières années, à la Station Biologique de Roscoff.

Mais l'intérêt de ce nouvel exemple réside surtout dans les inférences immédiates qu'entraîne son analyse, et dont la convergence avec certaines déductions morphologiques va nous permettre de préciser l'origine des *J. m.* actuelles.

Les homologues et les différences qu'offrent les polychromatismes des diverses espèces fournissent en effet les premiers éléments d'une génétique comparée des *J. m.*.

L'importance théorique des études consacrées à la comparaison génétique de races ou d'espèces voisines est grande, puisque ces recherches sont à l'origine de la conception génétique de l'espèce, qu'on trouve exprimée, dès 1921, par A. H. STURTEVANT, à propos des espèces du genre *Drosophila*, sous la forme : « Species, then, differ from each other « in many genes. The differences though numerous are such that each « produces only a slight effect on the organism. These differences are

« of the same kind as are the mutational differences and may be supposed to have arisen by mutation. » Il ne m'a pas semblé nécessaire d'énumérer ici les exemples, encore peu nombreux, sur lesquels ont porté les recherches de génétique comparée : ils ont été rappelés et discutés dans le beau travail de S. C. HARLAND, sur le genre *Gossypium*, et surtout dans le livre de T. DOBZHANSKY (« Genetics and the origin of species », ch. III : Mutation as a basis for racial and specific differences).

Cherchant à déceler quelque régularité dans les polymorphismes extrêmement complexes des plantes cultivées, VAVILOV (1922) déduisit, de nombreuses observations, la loi des séries homologues dans la variation, encore appelée loi des variations homologues : « Closely allied Linnean species are characterized by similar and parallel series of varieties ; and, as a rule, the nearer these Linneons are genetically, the more precise is the similarity of morphological and physiological variability. Genetically nearly related Linneons have consequently similar series of hereditary variation. » La plupart des exemples invoqués par VAVILOV n'impliquaient qu'une ressemblance phénotypique, mais il est hors de doute que, dans la pensée de ce généticien, la règle qu'il proposait gardait toute sa portée dans le cadre de la variation génotypique. Les travaux de génétique comparée ont montré la validité de la loi de VAVILOV, sous sa forme de loi des mutations homologues. Malgré les difficultés que soulève la notion d'homologie génique (voir SPURWAY, 1948), il est certain que des mutations parallèles existent pour des unités taxinomiques voisines, et qu'elles sont d'autant plus nombreuses et semblables que ces unités taxinomiques sont plus proches d'une souche commune. Étant donné le caractère très général de cette loi, il m'a semblé possible de l'appliquer, chez les *J. m.*, à des fins systématiques, des groupes taxinomiques pouvant être considérés comme d'autant plus voisins qu'ils présentent des mutations homologues, ou parallèles, plus nombreuses.

#### A. — Mutations parallèles dans les diverses formes de *Jaera marina*.

J'ai nécessairement été conduit à donner, dans le chapitre précédent, quelques indications sur les espèces dont provenaient les différentes mutations naturelles qui ont été étudiées. Il importe maintenant de compléter ces informations partielles en fonction de l'ensemble des observations qui ont été faites, et d'établir ainsi, pour les éléments du polychromatisme, la grande ressemblance génétique des formes de *J. m.*,

puisqu'on nous savons que les phénotypes semblables dépendent, dans les diverses formes, de gènes dont l'homologie est très hautement vraisemblable.

Seules des comparaisons portant sur les phénotypes naturels les plus fréquents peuvent avoir un sens : il est évident, par exemple, que le phénotype *rubrum*, pourtant déterminé par un gène présent dans les populations naturelles, mais qui n'a été obtenu qu'une fois, dans un élevage d'*albifrons*, ne saurait être considéré comme particulier à cette espèce ; il en va de même pour tous les phénotypes exceptionnels, comme les *unifasciatum*, les *immaculatum*, les *sub-decoloratum*, les *album*, les *roseum*.

Dans toutes les espèces, la plupart des *J. m.* appartiennent à un phénotype *uniforme*, sous l'une ou l'autre de quelques variantes qui seront signalées ultérieurement. Le phénotype *bifasciatum* est également réalisé dans toutes les formes de *J. m.* : je l'ai observé dans toutes les populations d'*albifrons*, de *forsmani* et de *praehirsuta*, de la côte Nord du Finistère ; il figurait parmi les exemplaires de *syei* provenant de Kiel ; absent dans les populations roscovites d'*ischiosetosa*, il est signalé par FORSMAN chez les *ischiosetosa* suédoises ; il était enfin représenté parmi les quinze femelles d'origine américaine à partir desquelles FORSMAN a défini la forme *posthirsuta*. Le phénotype *pseudo-bifasciatum*, pourtant rare, a été rencontré à Roscoff dans les deux populations, qui ont fait l'objet d'une analyse plus poussée, d'*albifrons* et de *forsmani*. Le phénotype *trifasciatum* est connu jusqu'ici chez les *forsmani*, les *praehirsuta*, et un phénotype très voisin, mais qui n'a pas été étudié d'un point de vue génétique, existe chez les *syei*. Le phénotype *album-medio-lineatum* est commun aux *forsmani* et aux *praehirsuta*. Enfin, le phénotype *album-utrinque-lineatum* se rencontre chez les *albifrons*, les *forsmani*, et, sous un aspect très voisin, chez les *ischiosetosa*.

La couleur la plus fréquente varie, pour toutes les *J. m.*, du gris au brun, et dépend de la présence de granules pigmentaires noirs dans les chromatophores. Mais des phénotypes *infra-nigrum* ont été récoltés chez les *albifrons* et les *forsmani*, des phénotypes *violaceum* chez les *forsmani* et les *praehirsuta*. Les populations d'*albifrons*, d'*ischiosetosa*, de *forsmani*, de *praehirsuta* étudiées au voisinage du Laboratoire renfermaient des individus *aurantiacum*, et la présence de ce phénotype dans la forme *syei* a été signalée par REMANE. Seul, parmi les caractères de coloration dominants, le facteur *sepia* n'a été rencontré jusqu'ici que dans une seule

espèce (*syei*), mais il n'est nullement impossible que des recherches ultérieures le révèlent pour d'autres formes.

Certaines variations du polychromatisme secondaire se retrouvent également dans plusieurs espèces : c'est ainsi que, parmi les *uniforme*, des *J. m.* dépourvues de tache claire frontale existent chez les *albifrons*, les *forsmani*, les *syei*, et sont particulièrement fréquentes chez les *ischiosetosa* ; que j'ai observé, chez des *albifrons*, des *syei*, des *forsmani*, la même pigmentation complète du cinquième segment thoracique ; que l'on retrouve, alliées à des phénotypes parfois différents, les mêmes plages dépigmentées, marginales et centrale, sur le pléotelson des *albifrons*, *forsmani*, *ischiosetosa* et *syei*. Parmi les variantes des *bifasciatum*, un phénotype montrant une légère extension des bandes antérieure et postérieure (intéressant le bord antérieur du deuxième segment thoracique et le bord postérieur du cinquième segment) est commun aux *albifrons*, *forsmani* et *praehirsuta* ; le modificateur qui détermine cet élargissement des bandes colorées existe aussi chez les *ischiosetosa* roscovites, dont les populations ne comportent cependant pas de *bifasciatum*.

Il est certain que d'autres ressemblances s'ajouteront à celles qui viennent d'être signalées, — et qui résultent de l'examen des populations bretonnes, d'une centaine d'individus *syei*, et de quelques données des auteurs — à mesure que des populations plus nombreuses des formes *albifrons*, *syei*, *ischiosetosa*, *praehirsuta* et *forsmani* seront soigneusement analysées, et lorsque l'étude du polychromatisme de la forme *posthirsuta* pourra être entreprise. Les faits actuellement connus suffisent cependant à mettre en évidence des séries de mutations homologues communes à toutes les *J. m.* ou à plusieurs de leurs formes, témoignant ainsi d'une grande uniformité de leur constitution génique.

#### B. — Différences entre les polychromatismes spécifiques.

Des différences existent pourtant, entre les polychromatismes des diverses formes de *J. m.*, et il convient d'en mesurer l'importance, en comparaison des similitudes que nous venons de reconnaître.

Certaines d'entre elles se déduisent immédiatement de la lecture du paragraphe précédent, mais les informations dont nous disposons sont encore trop fragmentaires pour qu'il soit possible de décider si elles correspondent à la réalité ou à de simples lacunes de nos connaissances.

Il est certain, par ailleurs, que les gènes communs à plusieurs espèces n'ont pas même fréquence dans leurs populations respectives, pour la région qui a été prospectée. Mais il existe sûrement des différences de fréquence entre les populations d'une même espèce et c'est donc la comparaison de séries de résultats, calculés pour de nombreuses populations de chacune des formes, à l'intérieur d'une aire géographique vaste, qui pourrait seule nous démontrer l'existence de particularités spécifiques. Ce travail n'a pas été abordé, mais il serait extrêmement intéressant d'effectuer, dans l'avenir, ces recherches de *génétique évolutive comparée* : elles permettront de résoudre le problème qui vient d'être signalé, et il serait important qu'elles révèlent, pour des gènes homologues, des gradients géographiques spécifiques, semblables ou différents entre eux, semblables ou différents aussi de ceux qu'a mis en évidence une étude consacrée aux *Sphaeroma serratum*, pour les régions où les *J. m.*, boréales, et les *Sphaeroma serratum*, d'origine méditerranéenne, cohabitent.

Les différences entre les polychromatismes doivent encore être envisagées d'un autre point de vue : les recherches de génétique inter-spécifique ont généralement démontré la présence de facteurs modificateurs, monogéniques ou polygéniques, propres à chacune des espèces considérées. Bien que leur étude génétique ne soit encore qu'ébauchée, certaines différences entre les formes de *J. m.* paraissent ressortir d'une telle interprétation.

Les individus *uniforme* de la forme *ischiosetosa*, pour les populations suédoises aussi bien que françaises, sont très généralement de teinte brunâtre, assez foncée, la pigmentation, dense, serrant de très près les impressions musculaires et ayant, en outre, gagné la presque totalité de la région frontale de la tête ; les animaux gris, à pigmentation plus lâche, à région frontale bien dépigmentée, sont peu fréquents. Ces mêmes aspects se retrouvent, mais avec des fréquences sensiblement inversées, chez les *albifrons*. Ce sont ces fréquences voisines des individus *albifrons* et *ischiosetosa* réalisant un phénotype assez exceptionnel pour leurs formes respectives qui ont conduit FORSMAN à l'hypothèse d'une hybridation entre *albifrons* et *ischiosetosa*. Mais les hybrides inter-spécifiques, entre les phénotypes d'intensité de la pigmentation les plus fréquents pour chaque espèce, sont de teinte intermédiaire, et on n'observe pas, en seconde génération, de ségrégation simple : un système multifactoriel, agissant sur l'intensité de la pigmentation et la répartition des chroma-

tophores, joue pratiquement comme un modificateur presque caractéristique des *ischiosetosa*, mais pourtant insuffisant pour permettre leur détermination systématique sûre.

A côté de rares individus normalement pigmentés, les *praehirsuta*, qu'ils proviennent de populations du Bohuslän ou de Roscoff, présentent généralement une coloration très pâle, qui tient à ce que les ramifications des chromatophores, relativement peu nombreux, sont trop courtes pour s'enchevêtrer. Une telle disposition des cellules pigmentaires ne se rencontre que très exceptionnellement chez les *albifrons* ou les *forsmani*, et jamais, à ma connaissance, chez les *syei* ou les *ischiosetosa*.

Enfin, je rappellerai les multiples aspects du polychromatisme additionnel des *bifasciatum* de l'espèce *forsmani*, dont la plupart semblent dépendre de modificateurs propres, puisque ce polychromatisme secondaire n'apporte que quelques variantes, peu fréquentes, aux *bifasciatum* des autres formes de *J. m.*

L'ensemble de ces différences n'apporte toutefois que des modifications peu importantes, et probablement apparues secondairement, dans le temps évolutif, à un système génique fondamental qu'elles ne suffisent pas à masquer.

### C. — Existence d'une *Jaera marina* ancestrale.

Les ressemblances génétiques fondamentales de toutes les *J. m.*, en ce qui concerne les types de structure et de nature de leur pigmentation, sont d'autant plus frappantes qu'un polychromatisme analogue ne semble se retrouver dans aucune des autres espèces du genre *Jaera* ou de la famille des *Janiridae*. Je n'ai personnellement observé que d'assez nombreux exemplaires de *Jaera hopeana* COSTA, vivant en commensalisme avec *Sphaeroma serratum*, et plusieurs populations, d'ailleurs très denses, de *Jaera nordmanni* (RATHKE), mais sans rencontrer, pour l'une ou l'autre de ces espèces, aucun des mutants caractéristiques décrits plus haut, ni même de variantes notables du phénotype *uniforme*, à pigmentation noire, sous lequel se présentent tous les individus. La littérature ne fournit pas davantage d'information qui permette de soupçonner l'existence de variétés de coloration chez les autres espèces de *Jaera* ou chez les genres voisins.

L'application de la loi de VAVILOV au problème des *J. m.* nous conduit donc :

1<sup>o</sup>) à considérer comme très proches parentes, du point de vue évolutif, les diverses formes de cet Isopode, en raison de leurs potentialités héréditaires communes ;

2<sup>o</sup>) à séparer l'ensemble de ces formes des autres ensembles systématiques reconnus à l'intérieur du genre *Jaera*, et qui en diffèrent par leurs potentialités génétiques.

Nous aboutissons donc aux mêmes conclusions auxquelles nous avaient conduit les études de morphologie comparée, dans la première partie de ce travail.

L'identité de ces résultats, obtenus par deux ordres de recherches indépendants, ne saurait résulter d'une convergence fortuite et donne une valeur rigoureuse aux inférences suivantes, touchant l'évolution des *Jaera*.

Des variations héréditaires, intéressant notamment, dans leurs manifestations les plus visibles, les pléopodes copulateurs des mâles, qu'elles ont modifiés dans des sens divers, ont tout d'abord provoqué la différenciation des populations d'une forme ancestrale, commune à toutes les *Jaera* actuelles, en un certain nombre de groupes systématiques, sexuellement isolés les uns des autres. Les caractères des préopercules se sont alors stabilisés, par épuisement momentané ou définitif de leurs potentialités évolutives, et suffisent à définir les espèces actuelles du genre *Jaera*. L'une de ces espèces, issue de cette différenciation de premier ordre, caractérisée par un préopercule de type particulier, et manifestant déjà, ou possédant tout au moins à l'état potentiel, un polychromatisme très singulier, représente la forme ancestrale des *Jaera marina*, équivalente, du point de vue évolutif, aux autres espèces de *Jaera*, mais que des variations ultérieures, portant sur plusieurs modèles de différenciations sexuelles secondaires, ont scindé, dans une deuxième étape évolutive, qui se poursuit sans doute de nos jours, en un certain nombre de formes, dont six sont maintenant connues.

Si l'existence d'une *Jaera marina* ancestrale ne saurait faire de doute, nous ne pouvons évidemment prétendre à en connaître, de façon précise, la morphologie, à l'exception évidemment de caractères communs aux *Jaera* et de la forme du préopercule des mâles, notamment en ce qui concerne les différenciations sexuelles secondaires des mâles et le style du gradient biométrique du corps. Nous reviendrons ultérieurement (Deuxième partie, chapitre VII) sur les hypothèses qu'on peut émettre à ce sujet.

Au cours de l'évolution des *J. m.*, les mutations dont dépend le polychromatisme se sont maintenues, ou sont apparues parallèlement dans les différentes formes : la rareté des hybrides naturels exclut en effet toute possibilité d'échanges géniques inter-spécifiques par hybridation introgressive. Ces caractères de coloration n'ont probablement pas de valeur évolutive efficace, ce qui conduit à refuser aux gènes qui les déterminent toute action physiologique propre, et toute liaison étroite avec des gènes physiologiquement actifs. Le polychromatisme des *J. m.* appartient, de toutes manières, à la catégorie du « polymorphisme équilibré » (« balanced polymorphism ») de E. B. FORD (1940, 1945).

Nous allons montrer, à partir de l'étude des hybrides inter-spécifiques, que d'autres mutations, dont la signification évolutive ne saurait être discutée, sont responsables du polytypisme actuel des *J. m.*

## CHAPITRE VI

### HYBRIDATION INTER-SPÉCIFIQUE CHEZ LES *JAERA MARINA*

B. FORSMAN a, le premier, démontré expérimentalement la possibilité d'une hybridation entre des *albifrons* et des *ischioetosa*, bien qu'il n'ait obtenu, à partir des croisements effectués entre ces deux formes, qu'une seule portée de cinq jeunes, qu'il n'a pu d'ailleurs élever jusqu'à leur puberté. C'est à partir d'une hypothèse probablement inexacte que FORSMAN fut amené à tenter ces expériences de croisements entre formes différentes de *J. m.* : frappé par les proportions faibles, et, de plus, sensiblement égales, d'individus pâles, à pigmentation « lâche », réalisant le phénotype le plus fréquent chez les *albifrons*, parmi les *ischioetosa*, et d'individus brunâtres, à pigmentation dense, réalisant le phénotype le plus fréquent chez les *ischioetosa*, parmi les *albifrons*, dans une population complexe formée d'*ischioetosa* et d'*albifrons*, cet auteur considéra ces exemplaires montrant une pigmentation atypique comme des hybrides *albifrons-ischioetosa* et chercha à vérifier le bien-fondé de cette interprétation. En fait, si celle-ci était correcte, quelques mâles hybrides, de première génération, auraient dû figurer dans le lot

étudié, et nous verrons que de tels hybrides se caractérisent par des caractères sexuels secondaires, intermédiaires entre ceux des espèces parentes, si évidents, qu'ils n'auraient sans aucun doute pas échappé à l'excellent observateur qu'est FORSMAN.

Quoi qu'il en soit, l'hybridation inter-spécifique des *J. m.* est un fait, et j'ai obtenu et élevé, au Laboratoire de Roscoff, depuis 1947, généralement sans difficulté spéciale, de nombreux hybrides, en isolant des femelles vierges d'une forme avec des mâles d'autres formes. Les hybrides de première génération se croisent facilement, soit avec les espèces parentes, soit entre eux ; les hybrides de deuxième génération sont également féconds.

Je n'ai étudié en détail, du point de vue morphologique, que les hybrides de première génération, dont la description est donnée ci-dessous, accompagnée de quelques données sur les hybrides nés de croisements en retour entre des hybrides *ischiosetosa-albifrons* et les formes parentes *albifrons* et *ischiosetosa*. Je désignerai, dans ce texte, les hybrides de première génération par les initiales majuscules des formes parentes, la première lettre correspondant à l'espèce maternelle ; un hybride issu du croisement ♀ *ischiosetosa* × ♂ *albifrons* s'écrira donc : I-A ; un hybride issu du croisement réciproque ♀ *albifrons* × ♂ *ischiosetosa* : A-I ; un hybride né du croisement en retour ♀ *albifrons* × ♂ I-A : A-(I-A). La lettre P sera employée comme symbole des *praehirsuta*.

Les hybrides suivants ont été observés :

I-A et A-I. — F-A et A-F. — F-I et I-F. — A-S et S-A. — I-S. — F-S. — A-P. — I-P. — F-P.

On voit qu'il manque à cette série, pour qu'elle soit complète, les hybrides S-P, les croisements entre *seyi* et *praehirsuta* n'ayant pu être effectués en raison du trop petit nombre de *seyi* dont je disposais, et les hybrides réciproques de certains croisements. Cette dernière lacune est probablement peu importante, les hybrides réciproques I-A et A-I, F-A et A-F, F-I et I-F étant identiques entre eux. Il serait enfin souhaitable d'étudier, dans l'avenir, les hybrides entre les cinq formes analysées dans ce travail et les *posthirsuta*.

Seuls, les I-A, A-I, F-A, F-I ont été obtenus en nombre suffisant pour permettre, sur les mâles, une analyse de leurs caractères biométriques.

La comparaison de ces données quantitatives et de celles des espèces parentes, jointe à l'identité des hybrides réciproques et aux données

qualitatives recueillies sur les hybrides A-(I-A) et I-(I-A) permet d'affirmer le déterminisme génétique, multifactoriel, des différences morphologiques inter-spécifiques, et de préciser, par là même, la nature des transformations évolutives qui ont différencié la forme ancestrale des *J. m.*.

Tous les hybrides sur lesquels portent ces recherches sont d'origine expérimentale, mais l'existence d'hybrides naturels, rares, est cependant certaine : dans la seule population complexe (constituée d'*albiifrons* et de *forsmani*), — assez importante pour qu'on puisse en tirer des conclusions valables, — que j'ai observée, un mâle F-A (ou A-F), hybride naturel indiscutable de première génération figurait parmi les 116 mâles récoltés.

L'ensemble de ces données relatives à l'hybridation, s'ajoutant à l'acquis précédent, nous permettra d'apporter une solution satisfaisante au problème taxinomique des *J. m.* et de retracer, dans le dernier chapitre, les grandes lignes de leur évolution, en même temps que seront recherchés les mécanismes probables dont elle résulte.

#### A. — Caractères morphologiques des hybrides.

##### I. — CARACTÈRES DES HYBRIDES DE PREMIÈRE GÉNÉRATION.

Tous les mâles hybrides de première génération sont d'aspect intermédiaire entre ceux de leurs parents, en ce sens qu'ils possèdent, réunis sur leurs péréiopodes, mais réalisés sous une forme atténuée, les deux types de caractères sexuels secondaires qui servent à définir respectivement, d'un point de vue qualitatif, chacune des formes parentes.

C'est donc la description de ces péréiopodes qui fera l'objet principal de cette étude morphologique. Cependant les données biométriques relatives au corps, qui expriment au mieux la forme de celui-ci, au cours de sa croissance, seront exposés pour les hybrides entre *albiifrons*, *ischio-setosa* et *forsmani*.

Tous les hybrides analysés ci-dessous proviennent de croisements entre des individus appartenant aux populations naturelles mêmes, à partir desquelles ont été définis, dans la première partie de ce travail, les caractères des différentes espèces de *J. m.* Tous ont été maintenus dans les conditions d'élevage standard données pp. 212-214.

Hybrides entre *albifrons* et *ischiosetosa* (A-I et I-A).

a) Description des péréiopodes 6 et 7 chez les mâles A-I et I-A.

Les caractères sexuels secondaires propres aux mâles *albifrons* et *ischiosetosa* se manifestant sur les mêmes péréiopodes postérieurs 6 et 7, c'est à la description de ces appendices que je limiterai l'étude de morphologie qualitative des mâles hybrides. Cette description vaut pour tous les hybrides de première génération, qui sont apparemment identiques, quel que soit le sens du croisement dont ils proviennent ( $\text{♀ albifrons} \times \text{♂ ischiosetosa}$  ou  $\text{♀ ischiosetosa} \times \text{♂ albifrons}$ ), et entre lesquels l'étude biométrique, qui précisera ces indications relatives aux péréiopodes et présentera les données relatives à la forme générale du corps, ne révèle pas de différence significative.

Les deux dernières paires de pattes des mâles hybrides (fig. 43) rappellent, par le lobe de leurs carpopodites, les mâles *albifrons*, et par les soies de leurs ischiopodites, les mâles *ischiosetosa*. Mais ces différenciations sexuelles, ainsi réunies chez les hybrides, n'y acquièrent qu'un faible développement, en comparaison de celui qu'elles atteignent dans les formes naturelles.

Les carpopodites sont nettement plus allongés que ceux des *albifrons* et portent chacun, dans leur partie distale interne, un lobe indiscutable, mais assez peu proéminent, et qui se projette à peine, distalement, sur le bord proximal des propodites. Comme chez les mâles *albifrons*, le lobe des P 7 commence plus distalement que celui des P 6. Mais il demeure, sur ces septièmes pattes thoraciques, moins développé que sur les sixièmes, et il est aussi moins déjeté distalement, même chez les plus grands hybrides observés (L = 2,5 mm.), alors que, dans la forme *albifrons*, ce lobe des P 7 prend très tôt plus d'importance que celui des pattes précédentes.

L'ornementation de ces lobes est très voisine de celle qu'on observe chez ceux des *albifrons*. Mais, distalement par rapport à la soie droite sub-distale, les soies en crochet sont, chez les hybrides, presque toujours terminées en un filament régulièrement atténué qui fait défaut aux *albifrons*. Très généralement, les lobes des P 6 portent davantage de soies en crochet que ceux des P 7, mais les différences entre les nombres respectifs de soies correspondant aux lobes 6 et 7 sont, le plus souvent, très supérieures à celles qu'on trouve chez les *albifrons* (tableau XXVI).



FIG. 43. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. albifrons* et *J. m. ischiosetosa* : périopodes postérieurs P6 et P7 d'un même hybride. Comparer aux figures 5 et 31. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

Enfin, il est important de noter que, chez les hybrides de grande taille, le nombre des soies en crochet dépasse régulièrement 15 (maximum observé chez les *albifrons*) et atteint 24. Ce fait tient sans doute à ce que la marge interne des lobes 6, entre la soie droite et le bord terminal du

carpopodite, étant plus large que chez les *albifrons*, permet l'apparition d'un nombre plus élevé de soies. Il existe d'ailleurs, pour la forme des lobes des sixièmes périopodes, une ressemblance certaine entre les grands hybrides I-A ou A-I et les mâles *syei*.

En relation avec le faible développement des lobes, il subsiste, au bord terminal interne des carpopodites de P 6 et P 7, une frange réduite de soies courtes, analogue à celle qui, présente chez les jeunes *albifrons*, disparaît régulièrement, dans cette espèce, à partir de la puberté.

Les ischiopodites des mâles hybrides sont à peine plus forts que ceux des mâles *albifrons*. Au lieu du riche feutrage de soies qui, chez les mâles *ischioetosa*, orne la moitié distale de leur bord interne, on n'observe, chez les hybrides, que des soies assez rares, toujours dénombrables, et qui sont, en outre, relativement longues. Le maximum obtenu est de 10 soies pour l'ischiopodite de P 7, presque toujours un peu plus fourni que celui de P 6 (tableau XXVI).

Les deux types de différenciations sexuelles des hybrides apparaissent parfois simultanément, chez les prémâles. Cependant, alors que le lobe est toujours visible dès cette étape de croissance, il arrive fréquemment que les soies des ischiopodites ne se manifestent qu'au stade suivant (premier stade mâle).

Les lobes présentent, suivant les prémâles, des garnitures diverses ; j'ai observé, sur différents prémâles hybrides (en plus de la soie droite, toujours présente) les combinaisons suivantes :

Sur le lobe 6	Sur le lobe 7
1 épine	0 épine ; 0 soie en crochet
1 soie en crochet	1 épine
0 épine ; 0 soie en crochet	0 épine ; 0 soie en crochet
0 épine ; 1 soie en crochet	0 épine ; 0 ou 1 soie en crochet
0 épine ; 2 soies en crochet	0 épine ; 0 à 2 soies en crochet

Un des prémâles présentait, sur les lobes de P 6, d'un côté une soie en crochet, à l'exclusion d'épine, de l'autre côté, une épine, à l'exclusion de soie en crochet. Il semble donc que ces deux formations, pourtant si différentes d'aspect, puissent être considérées comme équivalentes, d'un point de vue morphogénétique. L'étude d'autres hybrides nous fournira des arguments complémentaires en faveur de cette interprétation.

Les ischiopodites des P 6 et P 7, chez les prémâles, sont parfois tous dépourvus de soies ; on trouve, chez d'autres individus, une soie à l'ischiopodite des P 6, ou des P 7, ou des P 6 et P 7.

b) *Étude biométrique des mâles I-A et A-I.*

*Grandeurs du corps.* — Les mesures habituelles ont porté d'une part sur 217 prémâles et mâles I-A (dont 157 mâles), d'autre part sur 202 prémâles et mâles A-I (dont 138 mâles). On trouvera les résultats biométriques relatifs aux deux catégories de mâles hybrides dans les tableaux XXVII et XXVIII. La grandeur de référence L varie, en logarithmes népériens, de 2,0 à 2,80 pour l'ensemble des prémâles et des mâles, et de 2,10 à 2,80 pour les mâles traités à part, aussi bien dans le cas des I-A que des A-I. Pour les hybrides I-A, la longueur de l'opercule va de 1,30 à 1,95.

Les coefficients d'allométrie de grandeurs homologues, pour les hybrides I-A et A-I, sont légèrement différents, et régulièrement plus élevés pour les A-I que pour les I-A. Il n'existe cependant aucune évidence statistique qui empêche de considérer ces deux lots d'individus comme deux échantillons d'une même population d'hybrides : les valeurs de la statistique F, auxquelles conduisent les comparaisons effectuées suivant la méthode de REEVE, n'indiquent la possibilité d'une différence, sans que celle-ci puisse d'ailleurs être considérée comme statistiquement prouvée, qu'entre les valeurs de  $\alpha'$ , pour les  $l_6$  et  $l_7$ , et de B', pour un certain nombre d'organes. Ces écarts tiennent peut-être au fait que la population de l'Aber de Roscoff (forme *ischiosetosa*) était disparue au moment où une partie des croisements, d'où sont issus les hybrides A-I, ont été effectués, et que, en conséquence, ce sont des mâles *ischiosetosa*, gardés au Laboratoire, et peut-être inconsciemment sélectionnés au cours des générations successives qui ont été utilisés pour féconder des femelles *albifrons*. Il est possible aussi que des analyses biométriques portant sur des hybrides plus nombreux montrent, à l'avenir, de légères différences entre les hybrides réciproques.

Quoi qu'il en soit, il m'a semblé légitime de réunir l'ensemble des résultats dont je disposais, et de présenter, dans le tableau XXIX, les valeurs des coefficients d'allométrie calculés pour l'ensemble des hybrides entre *ischiosetosa* et *albifrons*.

*Périopodes.* — Les résultats biométriques relatifs aux périopodes figurent dans le tableau XXX, que complètent les données suivantes : en logarithmes népériens,  $L_{p_2}$  varie de 0,9 à 1,80 pour les prémâles et mâles I-A, de 1 à 1,80 pour les mâles I-A, de 0,9 à 1,75 pour les prémâles et mâles A-I, de 1 à 1,75 pour les mâles A-I ; pour les hybrides I-A + A-I,  $L_{p_6}$  va de 1,35 à 2,05 pour les mâles, de 1,25 à 1,575 pour les prémâles, et  $L_{p_7}$  de 1,30 à 2,2 pour les mâles et de 1,25 à 1,6 pour les prémâles.

Les seuls écarts un peu importants entre les hybrides I-A et A-I s'observent pour les constantes d'équilibre de  $L_{P_2}$  étudiée en fonction de L ; ils sont d'ailleurs dépourvus de valeur différentielle sûre. Pour les autres grandeurs, seuls les résultats correspondant à l'ensemble des hybrides méritent d'être donnés. Les calculs ont porté séparément sur les prémâles et les mâles, pour les largeurs de P 6 et de P 7 étudiées en fonction des longueurs respectives des carpopodites ; ils montrent, les valeurs de  $\alpha$  traduisant seules la réalité graphique, que, chez les hybrides, comme chez les mâles *albifrons*, la phase de prépuberté représente, pour les carpopodites des périopodes postérieurs, une période de sensibilité particulière aux mécanismes dont dépend la réalisation des différenciations sexuelles.

c) *Comparaison biométrique des hybrides I-A + A-I et des espèces parentes albifrons et ischiosetosa.*

Les hybrides ne manifestant aucune évidence d'hétérosis, la comparaison de leurs caractères biométriques et de ceux des formes parentes n'offre aucune difficulté particulière.

La simple observation de la fig. 44, sur laquelle ont été reportés, en valeurs de  $\alpha$ , les gradients d'allométrie des mâles *albifrons*, *ischiosetosa* et hybrides (I-A + A-I), conduit à une vue d'ensemble de leurs relations, pour les grandeurs du corps, et montre en particulier que la courbe des hybrides suit avec une régularité très satisfaisante celle des *albifrons*, mais qu'elle se trouve décalée par rapport à celle-ci dans le sens des valeurs plus élevées de  $\alpha$ . Elle se place, pour la région antérieure du corps, de  $l_{tête}$  à  $l_2$ , entre les courbes parentales, mais, en raison du palier qui confère au gradient des *ischiosetosa* un caractère très particulier, elle coupe ensuite la courbe des *ischiosetosa*, pour la suivre de très près à partir de  $l_5$ .

L'application de la méthode de REEVE permet des comparaisons plus sûres, tenant compte de la précision avec laquelle sont connus les résultats comparés. Il apparaît comme pratiquement certain que, pour les largeurs de la tête et du premier segment thoracique, les hybrides sont intermédiaires entre les parents, tout en étant un peu plus voisins toutefois de la forme *ischiosetosa*, qui présente les constantes d'équilibre les plus fortes. Les valeurs de la constante d'équilibre, tout en s'écartant

ensuite, de façon significative pour  $l_2$ , probable pour  $l_3$  à  $l_6$  de celles des *albifrons*, ne diffèrent pas, à partir de  $l_2$  (à l'exception d'une différence probable :  $0,01 < P < 0,05$  pour  $l_4$ ) de celles de la forme *ischiosetosa* et deviennent presque identiques aux coefficients de cette espèce dans la partie postérieure du corps, à partir de  $l_5$ .

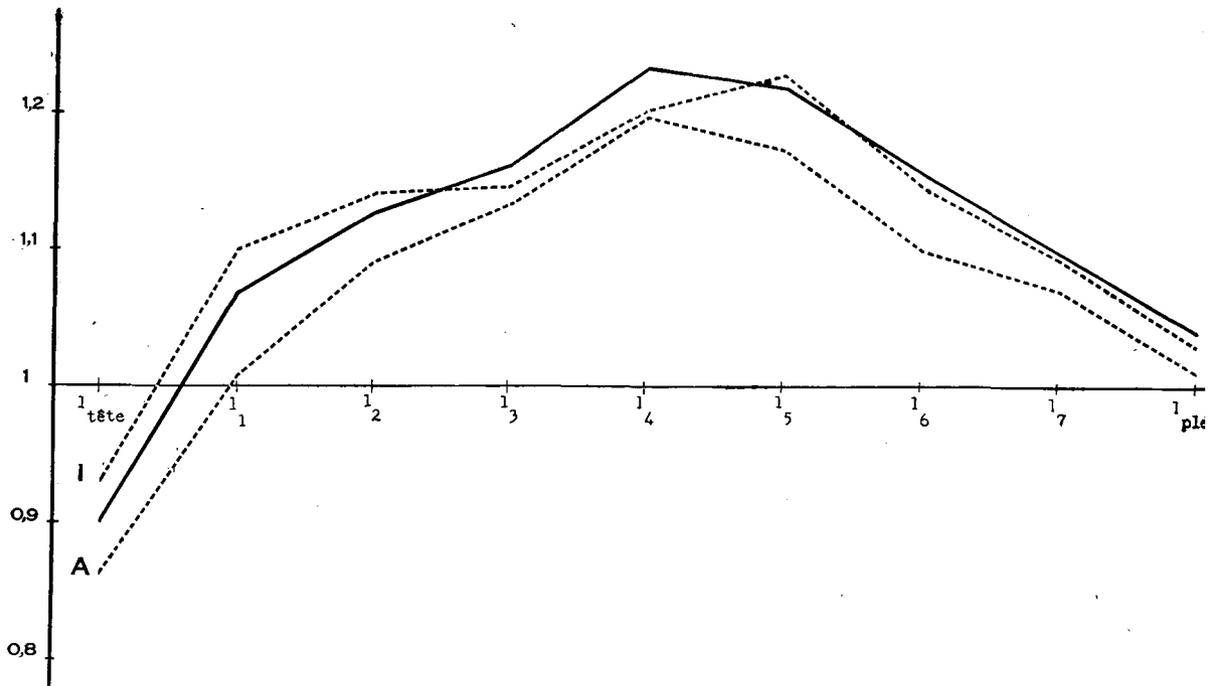


FIG. 44. — Comparaison des gradients d'allométrie des espèces *J. m. albifrons*, *J. m. ischiosetosa* (représentés en traits interrompus) et de leurs hybrides A-I + I-A (représenté en trait plein).

La comparaison des caractéristiques biométriques des péréiopodes apparaît avec une netteté suffisante dans le tableau XXXI pour rendre superflu tout commentaire détaillé. On remarquera que les constantes d'équilibre des hybrides diffèrent nettement, pour  $L_{p 2}$  en fonction de  $L$ ,  $L_{p 6}$  et  $L_{p 7}$  en fonction de  $L_{p 2}$ , des  $\alpha'$  homologues de l'espèce *albifrons* et sont très voisines de celles de l'espèce *ischiosetosa*, plus élevées. Seule, l'étude de  $l_{p 6}$  et  $l_{p 7}$  en fonction de  $L_{p 6}$  et  $L_{p 7}$  exige quelques remarques. Pour les prémâles, la méthode de REEVE, portant sur les valeurs de  $\alpha'$ , ne met en évidence, pour  $l_{p 6}$  en fonction de  $L_{p 6}$ , que des différences affaiblies, et son application n'aurait aucun sens pour  $l_{p 7}$  considéré en fonction de  $L_{p 7}$ . Il est hors de doute que, dans ces derniers cas, l'étude

graphique, ou les valeurs de  $\alpha$ , traduisent plus réellement les caractères intermédiaires des hybrides. Encore convient-il d'insister un peu sur la signification des chiffres obtenus : les croissances de  $l_{p6}$  et  $l_{p7}$  ont été étudiées relativement aux grandeurs  $L_{p6}$  et  $L_{p7}$  qui ont, elles-mêmes, des allométries différentes chez les hybrides et les parents ; si on rapporte les valeurs de  $l_{p6}$  et  $l_{p7}$  à  $L$ , on obtient, en valeurs de  $\alpha$  :

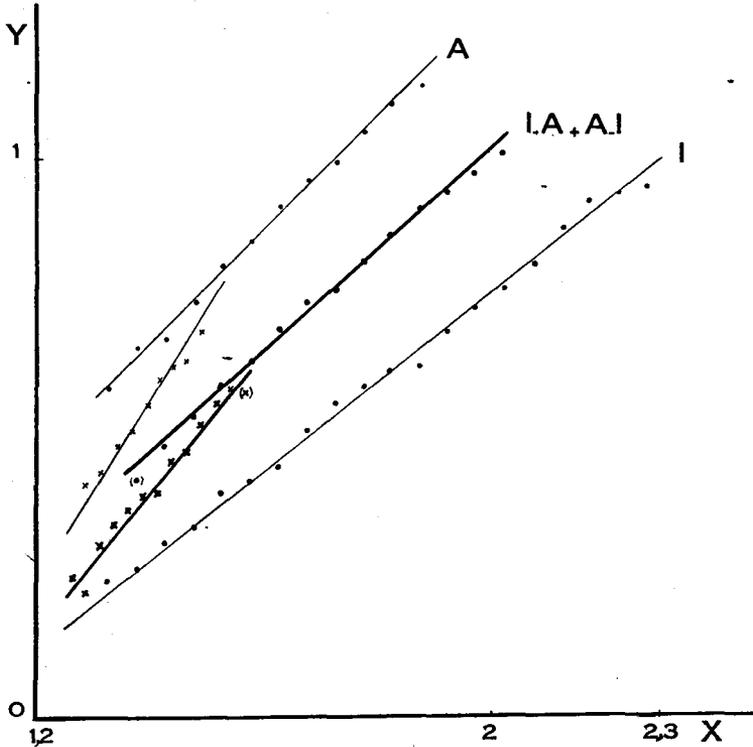


FIG. 45. — Croissance relative de  $l_{p6}$  en fonction de  $L_{p6}$ , pour les prémâles et les mâles, chez les *J. m. ischiotetosa* (I), les *J. m. albifrons* (A) et leurs hybrides de première génération (I-A + A-I).

— chez les prémâles :

pour  $l_{p6}$  en fonction de  $L$  : 1,51<sub>1</sub> chez les hybrides contre 1,68<sub>8</sub> chez les *albifrons*.

pour  $l_{p7}$  en fonction de  $L$  : 1,57<sub>6</sub> chez les hybrides contre 1,73<sub>3</sub> chez les *albifrons*.

— chez les mâles :

pour  $l_{p6}$  en fonction de  $L$  : 0,97<sub>5</sub> chez les hybrides contre 1,00<sub>7</sub> chez les *albifrons*,

pour  $l_{p7}$  en fonction de  $L$  :  $0,86_4$  chez les hybrides contre  $0,96_2$  chez les *albifrons*.

Ces chiffres rendent plus manifeste la ressemblance des hybrides et des *albifrons*, en ce qui concerne la croissance relative du lobe de P 6,

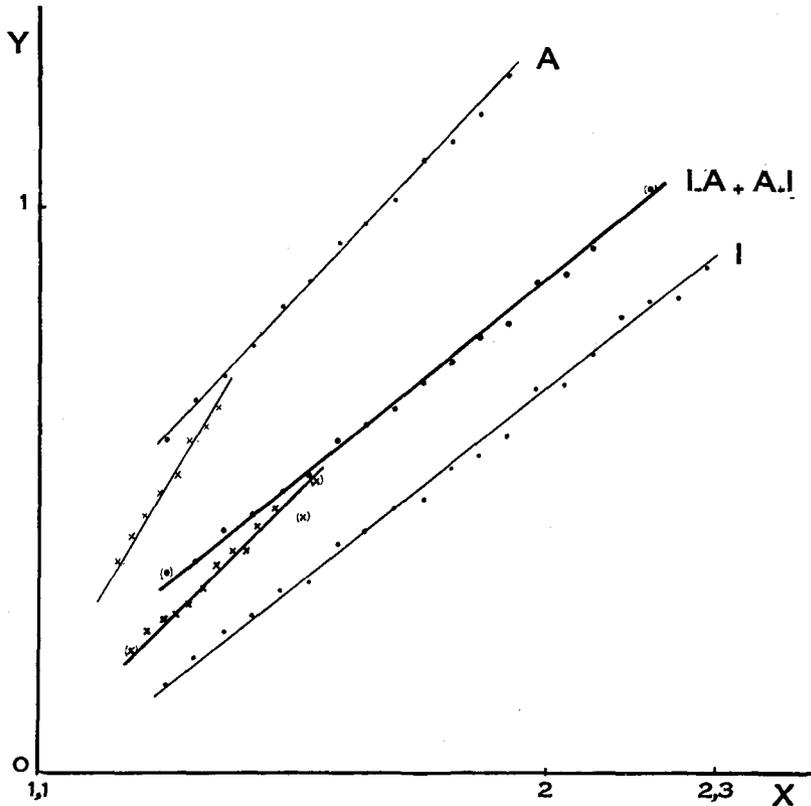


FIG. 46. — Croissance relative de  $l_{p7}$  en fonction de  $L_{p7}$ , pour les prémâles et les mâles, chez les *J. m. ischiosetosa* (I), les *J. m. albifrons* (A) et leurs hybrides de première génération (I-A + A-I).

pendant toute la vie des animaux de sexe mâle, et la croissance relative du lobe de P 7, chez les prémâles. Au contraire, pour  $l_{p7}$  rapportée à  $L_{p7}$ , la valeur de  $\alpha$  devient, après la phase de sensibilité particulière aux actions morphogénétiques sexuelles, et pour l'ensemble des stades post-pubéraux, très semblable à celle de la grandeur homologue des mâles *ischiosetosa*. Ainsi s'explique, par le fait que le lobe de P 7 obéit successivement, au cours des étapes de croissance, aux deux modalités biométriques qui caractérisent respectivement chacune des formes

parentes, tandis que celui de P 6 poursuit régulièrement une croissance proche de celle des mâles *albifrons*, la différence d'aspect morphologique des péréiopodes 6 et 7. Les courbes de croissance portées sur les fig. 45 et 46, établies d'après les valeurs de  $\alpha$  et des indices origine, représentent bien l'aspect intermédiaire des lobes de P 6 et P 7 des hybrides, assez voisins, pour P 6, de ceux des *albifrons*, beaucoup moins marqués, sur P 7, que ceux de cette espèce.

Le cas de  $l_{P7}$ , étudiée relativement à  $L_{P7}$ , constitue la seule exception, d'ailleurs très remarquable, et dont une interprétation sera ultérieurement proposée (p. 381-382), à la conclusion qui résume toutes les autres comparaisons biométriques entre les hybrides I-A + A-I et les espèces *albifrons* ou *ischiosetosa*, et selon laquelle les hybrides se rapprochent, généralement de très près, de celui de leurs parents qui, pour chacune des grandeurs considérées, possède la constante d'équilibre la plus forte.

Hybrides entre *albifrons* et *forsmani* (A-F et F-A).

a) Description des péréiopodes chez les mâles A-F et F-A.

Les péréiopodes antérieurs, notamment leurs deux premières paires, portent, chez les vieux mâles hybrides, que ceux-ci proviennent des croisements ♀ *albifrons* × ♂ *forsmani* ou ♀ *forsmani* × ♂ *albifrons*, de rares soies recourbées, témoignant de la transmission aux hybrides d'une différenciation sexuelle, pourtant peu marquée, des mâles *forsmani*.

Mais ce sont surtout les carpopodites des péréiopodes postérieurs (fig. 47) qui caractérisent les hybrides A-F et F-A, et révèlent leur caractère intermédiaire.

Ces carpopodites, et surtout celui de P 6, sont nettement plus larges, dans leur ensemble, que ceux des mâles *albifrons*, et montrent, dans leur partie distale interne, un lobe assez peu marqué, mais toujours apparent dans les stades post-pubéraux, manifestement hérité des parents *albifrons*. Le lobe de P 6 se marque par une sinuosité régulière débutant vers le milieu du carpopodite ; le lobe de P 7 est plus distal ; aucun d'eux n'est déjeté distalement et ne se projette notablement sur le bord interne du propodite. Le faible développement des lobes permet la persistance, dans la région distale des carpopodites, de la frange de soies courtes.

L'ornementation des lobes est assez variable d'un hybride à l'autre, indépendamment de la taille des individus (tableau XXXII).



FIG. 47. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. albifrons* et *J. m. forsmanni* : péréiopodes postérieurs P6 et P7 d'un même hybride. Comparer aux figures 5 et 40. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

Chez certains mâles, les lobes de P 6 et de P 7 ne portent, en plus de la soie droite, que des soies homologues des soies en crochet, mais qui sont, à la différence des soies typiques des *albifrons*, longues et régu-

lièrement effilées ; il arrive fréquemment qu'une ou plusieurs soies de ce type apparaissent en position proximale par rapport à la soie droite.

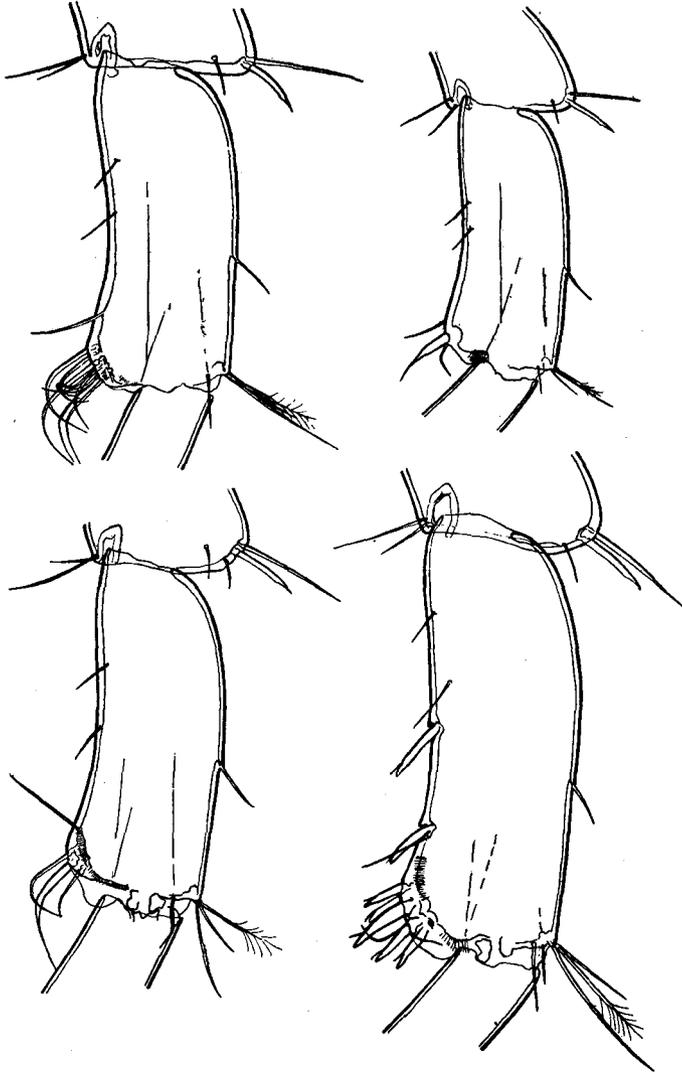


FIG. 48. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. albifrons* et *J. m. forsmanni* : divers aspects des carpopodites de P7.

Les soies sont toujours plus nombreuses sur le lobe de P 6 ; leur nombre est généralement inférieur à 15, mais un hybride possédant 18 soies a été observé.

On rencontre fréquemment une autre garniture plus caractéristique :

aux soies homologues des soies en crochet, parfois sur P 6 et sur P 7, mais bien plus régulièrement sur P 7 seulement, s'ajoute une épine bifurquée, ou une soie épineuse. On peut d'ailleurs trouver divers intermédiaires (fig. 48) entre une épine véritable et une soie à peine plus forte que les autres, ce qui confirme l'analogie de ces formations. Rarement, et toujours chez de gros exemplaires, j'ai observé la présence simultanée d'une épine et d'une soie épineuse, ou de deux épines (toujours sur P 7). Enfin, j'ai obtenu un hybride qui présentait, sur P 7, 5 épines distales, 1 soie en crochet, et deux épines marginales (fig. 48), tout se passant alors comme si la plupart des soies du type *albifrons* étaient transformées en épines du type *forsmani*.

Les lobes sont généralement repérables dès l'état prémâle, mais leur apparition, dans une série de portées provenant d'un même croisement, fut plus tardive. Dès ce stade, on rencontre des individus pourvus ou dépourvus d'épine aux carpopodites des pattes postérieures. Il n'existe qu'assez rarement de soies homologues des soies en crochet, leur nombre étant toujours faible (maximum : 2 soies sur le lobe de P 6, 1 sur le lobe de P 7).

#### b) Étude biométrique des mâles F-A.

45 prémâles et mâles ayant seulement été mesurés pour les hybrides A-F, l'étude suivante portera uniquement sur les hybrides F-A. Les points relatifs aux A-F se placent d'ailleurs régulièrement dans les nuages représentatifs correspondant aux grandeurs homologues des hybrides réciproques.

*Grandeurs du corps.* — Les mesures ont porté sur 184 prémâles et mâles F-A (dont 136 mâles). Les résultats biométriques relatifs aux grandeurs du corps figurent dans le tableau XXXIII. En logarithmes népériens, les valeurs de L s'échelonnent entre 2,05 et 2,90, et la longueur de l'opercule varie de 1,20 à 1,95.

*Périopodes.* — Les résultats biométriques relatifs aux périopodes figurent dans le tableau XXXIV. La constante d'équilibre de  $l_p 6$  étudiée relativement à  $L_p 6$  est entachée d'une forte erreur standard. Le nombre trop restreint des prémâles hybrides de stade V (29) n'autorise pas l'étude de la croissance de  $l_p 7$  en fonction de  $L_p 7$ , chez les prémâles.

Les données suivantes complètent les indications portées dans le tableau : en logarithmes népériens,  $L_p 2$  va de 0,95 à 1,80 pour l'ensemble des individus mesurés, et de 1,05 à 1,80 pour les mâles ;  $L_p 6$  est comprise pour les prémâles entre 1,30 et 1,60 ; pour les mâles entre 1,35 et 2,05 ;  $L_p 7$  varie entre 1,40 et 2,10 chez les mâles.

c) Comparaison biométrique des hybrides F-A et des espèces parentes albifrons et forsmanni.

La fig. 49 montre que les valeurs de  $\alpha$ , pour les hybrides, se placent en général entre les valeurs homologues des constantes d'équilibre correspondant aux *albifrons* et aux *forsmanni*. Mais, alors que le taux d'allo-

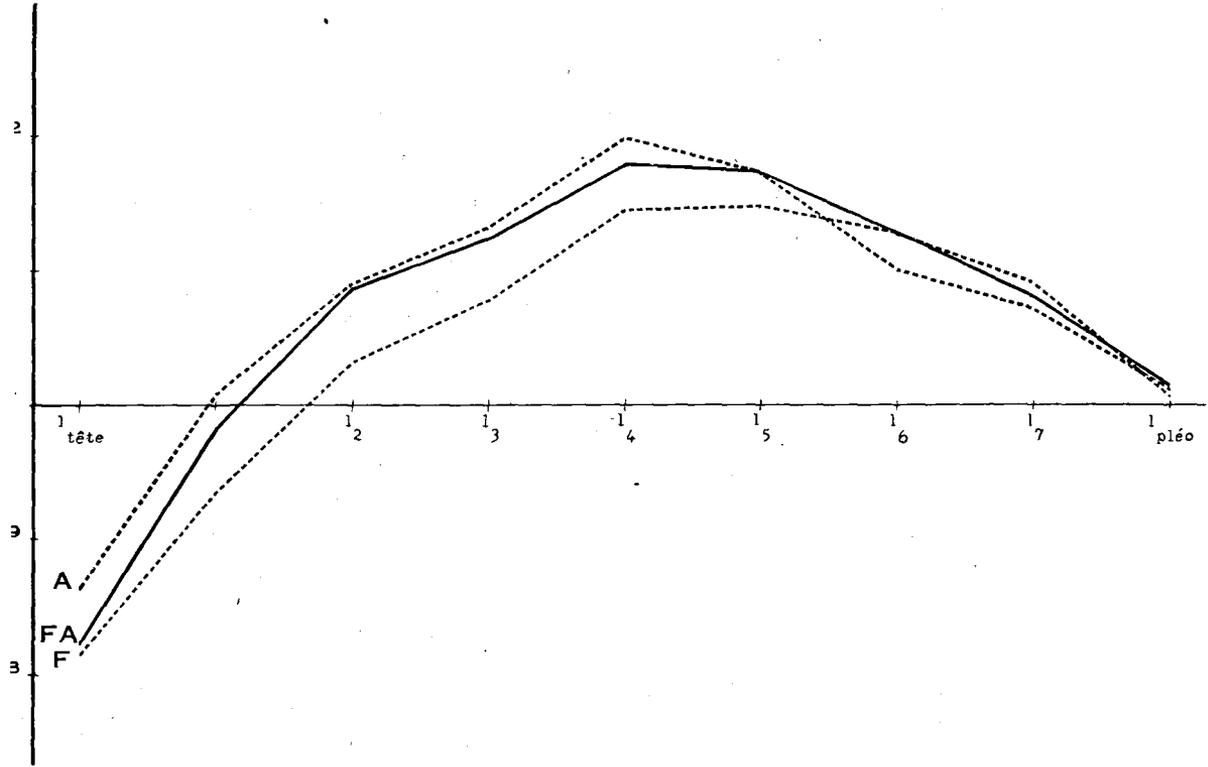


FIG. 49. — Comparaison des gradients d'allométrie des espèces *J. m. albifrons* (A), *J. m. forsmanni* (F) représentés en traits interrompus) et des hybrides F-A (représenté en trait plein).

métrie de  $l_{\text{tête}}$  est très voisin de celui des *forsmanni*, les différences deviennent significatives, à partir de  $l_1$ , entre les F-A et les *forsmanni* (tableau XXXV) ; à partir de  $l_2$ , la courbe des hybrides suit de très près le gradient des *albifrons*, c'est-à-dire de celle des formes parentes qui possède les valeurs les plus élevées de  $\alpha$ .

De même, pour  $L_{p_2}$  considérée relativement à  $L$ ,  $L_{p_6}$  et  $L_{p_7}$ , étudiées en fonction de  $L_{p_2}$ , c'est du parent auquel correspondent les plus fortes valeurs de la constante d'équilibre que se rapprochent les hybrides.

Au contraire, pour  $l_p 6$  rapportée à  $L_p 6$ , après une phase fortement majoritaire (mais atténuée par rapport à celle des *albifrons*), durant l'état prémâle, la croissance reste, au cours des stades post-pubéraux, voisine de celle des *albifrons* et s'écarte significativement de celle des *forsmani*, que caractérise pourtant, pour la grandeur envisagée, une valeur de  $\alpha$  supérieure à celle des *albifrons*. Il en va de même pour  $l_p 7$ , rapportée à  $L_p 7$  chez les mâles. On retrouve donc, mais cette fois pour les deux paires de périopodes postérieurs, une particularité analogue à celle qu'offre l'étude de  $l_p 7$ , rapportée à  $L_p 7$  chez les hybrides I-A + A-I.

Hybrides entre *forsmani* et *ischiosetosa* (F-I et I-F).

a) Description des périopodes des mâles hybrides F-I et I-F.

Des soies recourbées apparaissent plus ou moins tôt (mais à des tailles L toujours supérieures à 1,9 mm.) sur les périopodes antérieurs et surtout sur les carpopodites et méropodites des P 1 et P 2, chez les mâles F-I ou I-F : cette différenciation prouve la transmission aux hybrides d'un caractère sexuel propre aux *forsmani*. Les nombres maxima de soies recourbées ont été observés sur un mâle de 2,26 mm., qui en possédait 6 au carpopodite et 3 au méropodite de P 1, 5 au carpopodite et 2 au méropodite de P 2, 2 au carpopodite de P 3.

Par les caractères de leurs périopodes postérieurs (fig. 50), les hybrides se révèlent intermédiaires entre les *forsmani* et les *ischiosetosa* : ils rappellent ces derniers par les soies qui garnissent leurs ischiopodites et, par la forme et les épines de leurs carpopodites, les mâles *forsmani*.

Pour des *Jaera* de même taille, les soies des ischiopodites de P 6 et P 7 sont toujours beaucoup moins nombreuses, et aussi relativement plus longues, chez les hybrides que chez les *ischiosetosa*. En règle générale, la garniture des ischiopodites des P 7 est un peu plus riche que celle des ischiopodites des P 6. Les petits mâles (1,35 mm. < L < 1,50 mm.) n'ont que 1 à 5 soies aux ischiopodites de P 6, 1 à 7 à ceux de P 7 ; des mâles de taille moyenne (1,7 mm. < L < 1,8 mm.) possèdent rarement plus d'une douzaine de soies.

Les carpopodites des P 6 et P 7, nettement plus larges que ceux des mâles *ischiosetosa*, ont une forme assez voisine de ceux des *forsmani* ; ils portent toujours, dans leur partie distale, au moins une épine, assez forte, qu'accompagne, chez certains hybrides de taille supérieure à 1,9 mm., plus fréquemment sur P 7 que sur P 6, une seconde épine distale,



FIG. 50. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. forsmanni* et *J. m. ischiosetosa* : péréiopodes postérieurs, P6 et P7 d'un même hybride. Comparer aux figures 31 et 40. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

ou même deux épines, de taille inégale (fig. 50). Une ou deux épines, apparaissant, en position plus proximale, sur le bord interne du carpopodite de P 7, complètent parfois cette ornementation.

Le développement de plusieurs épines distales constitue évidemment

un caractère transmis par le parent *forsmani*, la présence de deux épines, d'ailleurs relativement grêles, étant tout à fait exceptionnelle chez les mâles *ischiosetosa*.

Les caractères sexuels secondaires des péréiopodes se manifestent parfois, chez les prémâles hybrides, par la présence d'une soie légèrement coudée, sur les ischiopodites des P 6 et P 7, mais leur première manifestation ne s'observe fréquemment que sur les premiers stades mâles et se trouve alors retardée par rapport à la période normale d'apparition de cette différenciation dans l'espèce *ischiosetosa*. Il existe très généralement, chez les prémâles hybrides, une épine à chacun des carpopodites des péréiopodes postérieurs.

#### b) Étude biométrique des mâles F-I.

*Grandeurs du corps.* — 191 prémâles et mâles (dont 136 mâles) F-I ont été mesurés. Les coefficients d'allométrie des grandeurs du corps sont présentés dans le tableau XXXVI. En logarithmes népériens, L va de 2,10 à 2,95 pour l'ensemble des individus mesurés, et de 2,15 à 2,95 pour les mâles ;  $L_{\text{péréop.}}$  est comprise entre 1,25 et 2,00.

*Péréiopodes.* — Les résultats biométriques relatifs aux péréiopodes figurent dans le tableau XXXVII, que complètent les données suivantes : en logarithmes népériens,  $L_{P_2}$  varie entre 1,20 et 1,95 pour les mâles, entre 1,10 et 1,95 pour l'ensemble des F-I ;  $L_{P_6}$ , pour l'ensemble des hybrides, est comprise entre 1,30 et 2,25,  $L_{P_7}$ , pour les mâles, entre 1,40 et 2,30.

Pour  $l_{P_6}$  étudiée en fonction de  $L_{P_6}$ , on ne remarque aucun point anguleux ni aucune discontinuité entre les prémâles et les mâles : les coefficients d'allométrie ont donc été calculés pour l'ensemble des hybrides mesurés. En raison de la différence de longueur que présentent les carpopodites de P 7, entre prémâles de stades IV et V ou VI, les calculs n'ont porté, pour  $l_{P_7}$  considérée relativement à  $L_{P_7}$ , que sur les mâles ; mais les résultats obtenus valent pour les prémâles de stade V ou VI.

#### c) Comparaison biométrique des hybrides F-I et des espèces parentes *forsmani* et *ischiosetosa*.

Étant donné les différences biométriques considérables qui séparent les formes *forsmani* et *ischiosetosa*, la comparaison de chacune d'elle avec les hybrides F-I est particulièrement démonstrative ; elle confirme d'ailleurs pleinement les résultats auxquels nous avait conduit l'étude des hybrides précédents.

La fig. 51 montre que les hybrides F-I se caractérisent, pour  $l_{\text{tête}}$ ,  $l_1$  et  $l_2$ , rapportées à L, par des constantes d'équilibre intermédiaires entre celles des grandeurs homologues des parents. Des différences certaines sont mises en évidence, par la comparaison statistique des  $\alpha'$ , pour  $l_{\text{tête}}$  et  $l_1$ , aussi bien entre les F-I et les *forsmani* qu'entre les F-I

et les *ischioetosa* (tableau XXXVIII) ; les hybrides ont pourtant, pour ces grandeurs mêmes, des constantes d'équilibre un peu plus voisines de celles des *ischioetosa*, qui possèdent les  $\alpha$  les plus élevés. Cette ressemblance devient indiscutable à partir de  $l_2$ , et, pour  $l_3$  et  $l_4$ , les hybrides dépassent même, sans que les différences soient significatives entre les

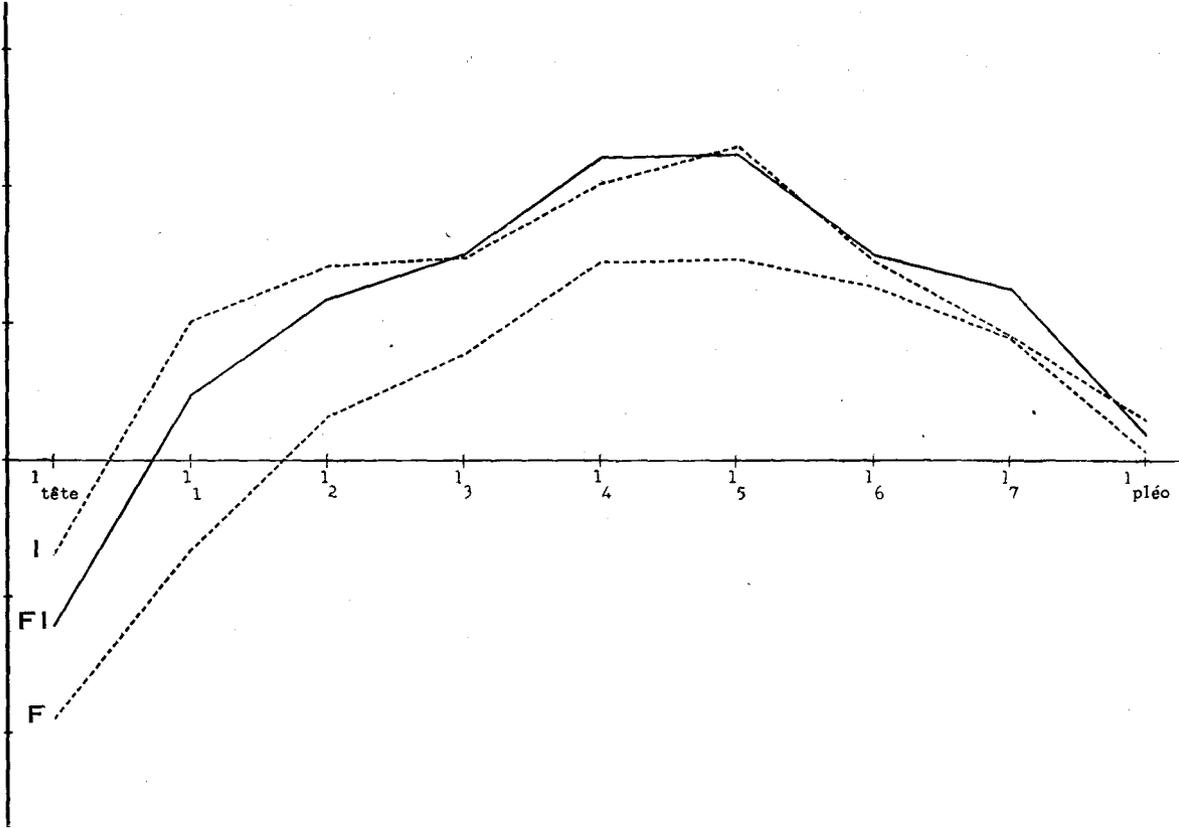


FIG. 51. — Comparaison des gradients d'allométrie des espèces *J. m. forsmanni* (F), *J. m. ischioetosa* (I) (représentés en traits interrompus) et des hybrides F-I (représenté en trait plein).

hybrides et les *ischioetosa*, et en raison du profil particulier du gradient d'allométrie de cette forme, les valeurs obtenues pour ces *ischioetosa*. Pour  $l_5$  à  $l_{pléo}$ , les  $\alpha$  sont très voisins, à la fois pour les deux espèces parentes et leurs hybrides.

Pour  $L_p 2$  rapportée à L, de même que pour  $L_p 6$  et  $L_p 7$  rapportées à  $L_p 2$ , c'est aussi du parent *ischioetosa*, dont les taux d'allométrie sont les plus forts, que se rapprochent indiscutablement les hybrides (tableau XXXVIII).

Enfin, si les différences, pour  $l_p 6$  rapportée à  $L_p 6$ , sont hautement significatives entre les F-I et chacun des parents, les valeurs de la constante d'équilibre s'écartent nettement plus entre les F-I et les *forsmani* qu'entre les F-I et les *ischioetosa* ; un résultat du même ordre, mais accentué, se retrouve pour  $l_p 7$  rapportée à  $L_p 7$ , où la différence, hautement significative entre les F-I et les *forsmani*, n'est plus que très probable entre les F-I et les *ischioetosa*. Comme pour les hybrides précédemment étudiés, les largeurs des carpopodites de P 6 et P 7, rapportées à leurs longueurs, offrent un cas particulier, en obéissant à une allométrie voisine de celle de l'espèce pour laquelle elle est la plus faible, alors que pour toutes les autres grandeurs mesurées, c'est la forme que caractérisent les  $\alpha$  les plus élevés qui impose aux hybrides, d'une manière plus ou moins absolue, son propre mode de croissance.

Il m'a été impossible de faire l'analyse biométrique des hybrides autres que ceux qui viennent d'être décrits, soit en raison du matériel parental trop peu abondant dont je disposais, soit, pour les hybrides A-P, I-P, F-P, à cause des difficultés rencontrées dans leur obtention. Mais, la simple étude descriptive de ces hybrides révèle sans doute leurs particularités les plus importantes.

Hybrides entre la forme *syei* et les espèces *albifrons*, *ischioetosa* et *forsmani*.

a) *Hybrides entre albifrons et syei*.

Les caractères intermédiaires des hybrides A-S ou S-A ressortent mieux de la comparaison des figures 52, 5 et 27-28, que d'une description que rend délicate la ressemblance certaine des différenciations sexuelles des périopodes, entre les espèces *albifrons* et *syei*.

Il suffit de noter que les lobes des carpopodites de P 6 et de P 7 ont, entre la soie sub-distale et la partie terminale du carpopodite, un bord interne sub-rectiligne, nettement plus important que celui de la forme *albifrons* (caractère des *syei*), mais que ces lobes apparaissent plus distalement et se projettent plus loin sur le bord interne du propodite que chez les mâles *syei* (caractère des *albifrons*). Le nombre des soies en crochet est nettement moindre que chez les *syei*, mais, en moyenne, plus élevé que chez les *albifrons* : le mâle de 2,30 mm., dont les périopodes 6 et 7 sont représentés fig. 52, ne portait que 13 soies à chacun des lobes,

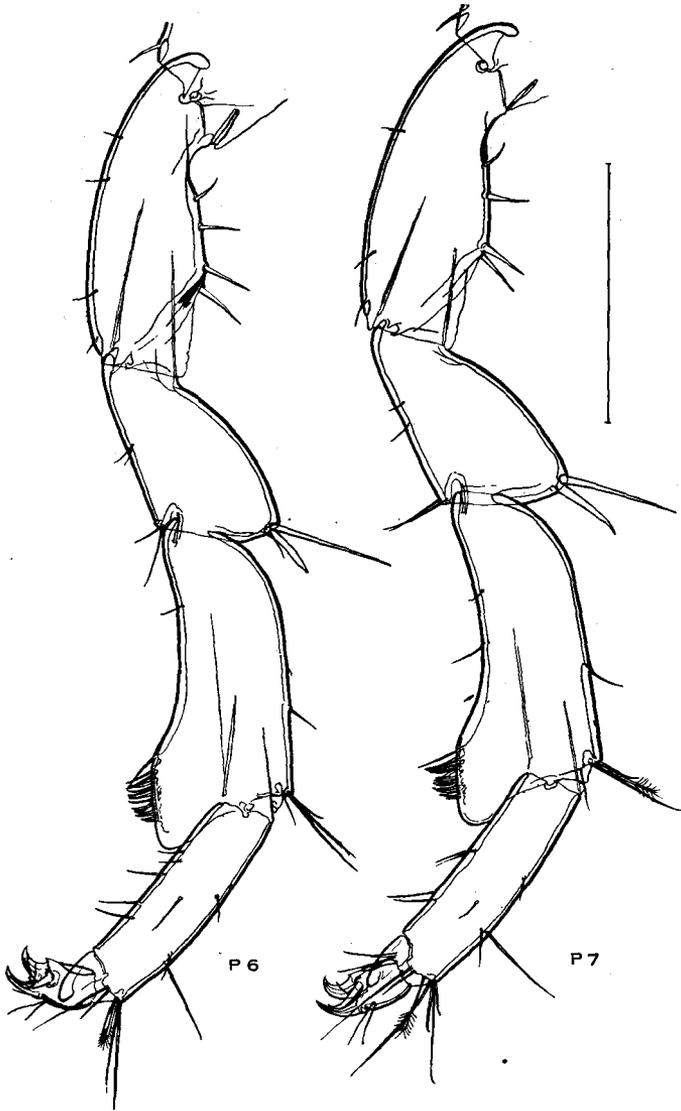


FIG. 52. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. albifrons* et *J. m. syei* : périopodes postérieurs P6 et P7. Comparer aux figures 5 et 27-28. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

mais un autre mâle, de 1,7 mm., possédait déjà 16 soies au lobe de P 6 et 13 à celui de P 7 (maximum observé chez les *albifrons*, sur P 6 : 15).

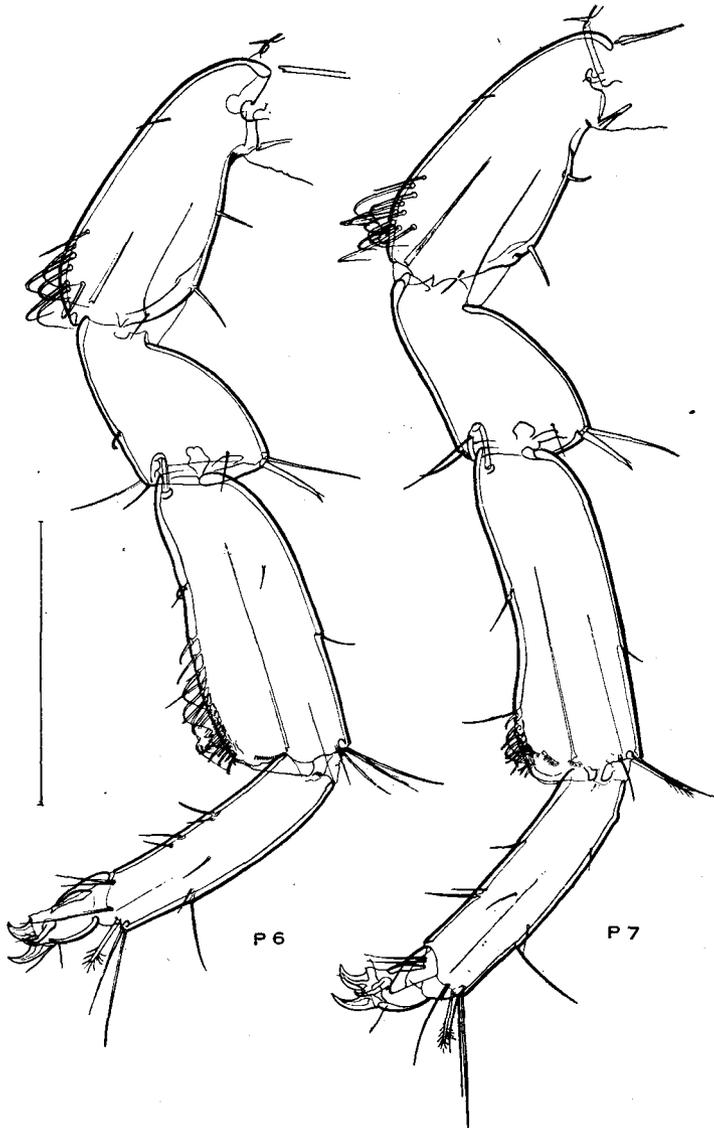


FIG. 53. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. syei* et *J. m. ischiosetosa* : péréiopodes postérieurs P6 et P7. Comparer aux figures 27-28 et 31. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

b) *Hybrides entre ischiosetosa et syei.*

Les mâles hybrides I-S rappellent leurs parent *ischiosetosa* par les soies que portent les ischiopodites de leurs péréiopodes postérieurs, et leur parent *syei* par la différenciation d'un lobe sur le carpopodite de ces mêmes péréiopodes 6 et 7 (fig. 53).

Ils sont très voisins des hybrides A-I ou I-A en ce qui concerne les caractères des ischiopodites postérieurs. Les nombres de soies les plus élevés que j'ai observés, sur ces articles, étaient de 10 pour l'ischiopodite de P 6, de 15 pour celui de P 7. On remarquera cependant, sur le méropodite du périopode 6 représenté par la fig. 53, une courte soie recourbée, analogue à celles qui apparaissent sur les méropodites des mâles *ischiosetosa* de grande taille, et qui ne semblent pas se retrouver chez les hybrides entre *albifrons* et *ischiosetosa*.

Les carpopodites des hybrides ont un aspect très différent pour les sixième et septième périopodes. Celui de P 6 est fortement renflé sur la plus grande partie de sa longueur, sub-piriforme, et pourvu, de part et d'autre de la soie droite, ou distalement par rapport à celle-ci, de soies en crochet, parfois typiques, parfois étirées en un filament terminal. Le carpopodite de P 7, nettement moins large dans l'ensemble que le précédent, montre distalement un lobe bien différencié, mais peu accentué et non déjeté distalement. Les soies en crochet que porte ce lobe de P 7 sont toujours beaucoup moins nombreuses que sur le lobe de P 6. Les maxima observés sont de 24 soies au lobe de P 6, et de 12 soies au lobe de P 7 (pour un mâle de 2,1 mm.).

La frange terminale de soies courtes subsiste sur les carpopodites de P 6 et de P 7.

Les lobes apparaissent dès l'état prépubéral ; ils sont, chez certains prémâles, dépourvus de soies, ou n'en portent qu'un petit nombre (deux au maximum), ce qui témoigne du retard dans la manifestation de cette différenciation sexuelle des hybrides, par rapport à sa période normale de réalisation dans l'espèce *syei*. Le même retard s'observe, par rapport aux *ischiosetosa*, dans le développement du caractère sexuel des ischiopodites, les prémâles hybrides portant une soie au plus sur leurs ischiopodites postérieurs.

c) *Hybrides entre forsmanni et syei*.

Les carpopodites des périopodes postérieurs des mâles hybrides F-S (fig. 54) rappellent ceux des F-A ou A-F : ils sont élargis, dans leur partie distale, en un lobe peu accentué, plus distal sur P 7 que sur P 6, ne se projetant jamais de façon notable sur le propodite. La fig. 54 représente les garnitures les plus fréquentes de ces lobes : soies en crochet, et soies homologues des soies en crochet, étirées en un filament terminal, pour

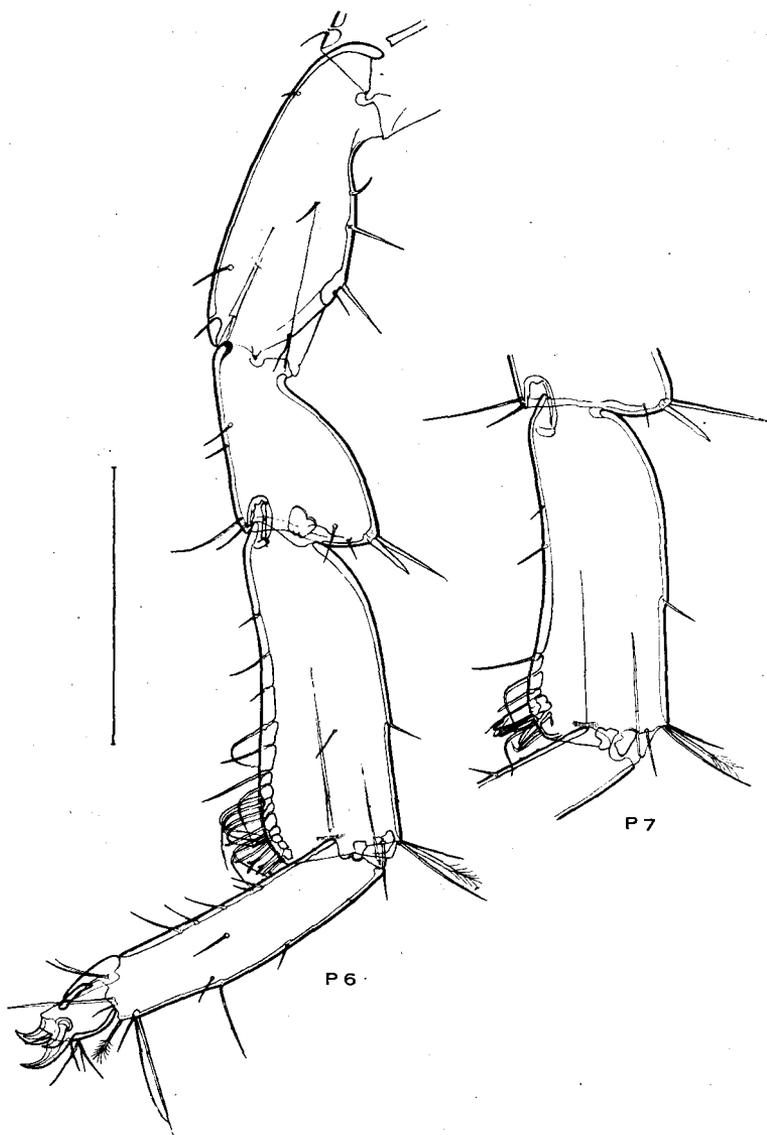


FIG. 54. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. syei* et *J. m. forsmanni* : péréiopodes postérieurs P6 et P7. Comparer aux figures 27-28 et 40. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

P<sub>6</sub> ; soies moins nombreuses, appartenant aux types précédents, accompagnées d'une forte épine, pour P<sub>7</sub>. La frange terminale de soies courtes persiste sur ces carpopodites.

Chez les hybrides F-S de grande taille, quelques soies recourbées

s'observent sur les carpopodite et méropodite des pattes antérieures (caractère des *forsmani*).

Hybrides entre l'espèce *praehirsuta* et les formes *albifrons*, *ischiosetosa* et *forsmani*.

Je n'ai obtenu qu'un trop petit nombre d'hybrides A-P, I-P et F-P pour que les descriptions suivantes puissent fournir une idée de leur variabilité.

a) *Hybrides entre albifrons et praehirsuta.*

Les hybrides A-P montrent, à partir de tailles supérieures à 1,5 mm., des soies recourbées sur leurs péréiopodes antérieurs. Sur le plus grand mâle hybride que j'aie obtenu (L = 1,95 mm.) s'observaient :

pour P 1 : 4 soies recourbées sur le carpopodite, 1 sur le méropodite (fig. 55<sub>2</sub>),

pour P 2 : 4 soies recourbées sur le carpopodite, 1 sur le méropodite

pour P 3 : 5 soies recourbées sur le carpopodite, 1 sur le méropodite

pour P 4 : 3 soies recourbées sur le carpopodite, 0 sur le méropodite

Il est intéressant de noter, parce que c'est dans la partie distale des articles que se marquent toutes les différenciations sexuelles, à l'exception, pour les formes que j'ai élevées, de celles des *praehirsuta*, que les soies recourbées des méropodites et la plupart des soies recourbées des carpopodites occupent, chez les hybrides A-P, où ce caractère sexuel des *praehirsuta* ne se manifeste que sous une forme très atténuée, une position distale ou sub-distale.

Les carpopodites des péréiopodes postérieurs témoignent de caractères *albifrons* (fig. 56), et ressemblent beaucoup à ceux des hybrides F-A ou A-F. Mais les lobes, peu marqués, qui se développent dans leur partie distale ne portaient, sur l'exemplaire dont les péréiopodes ont été dessinés, aussi bien sur P 6 que sur P 7, que des soies homologues des soies en crochet, étirées en un long filament recourbé, à l'exclusion de toute épine.

b) *Hybrides entre ischiosetosa et praehirsuta.*

Le caractère *praehirsuta* se manifeste, chez les mâles hybrides I-P par le développement de soies recourbées sur les méropodite, carpopo-

dite et propodite des quatre paires antérieures de pattes thoraciques (fig. 55<sub>1</sub>). Cette différenciation est beaucoup moins atténuée chez les hybrides I-P que chez les A-P, et on retrouve même, sur les carpopodites, la répartition des soies sur plusieurs rangées, disposition qui s'observe chez les *praehirsuta*.

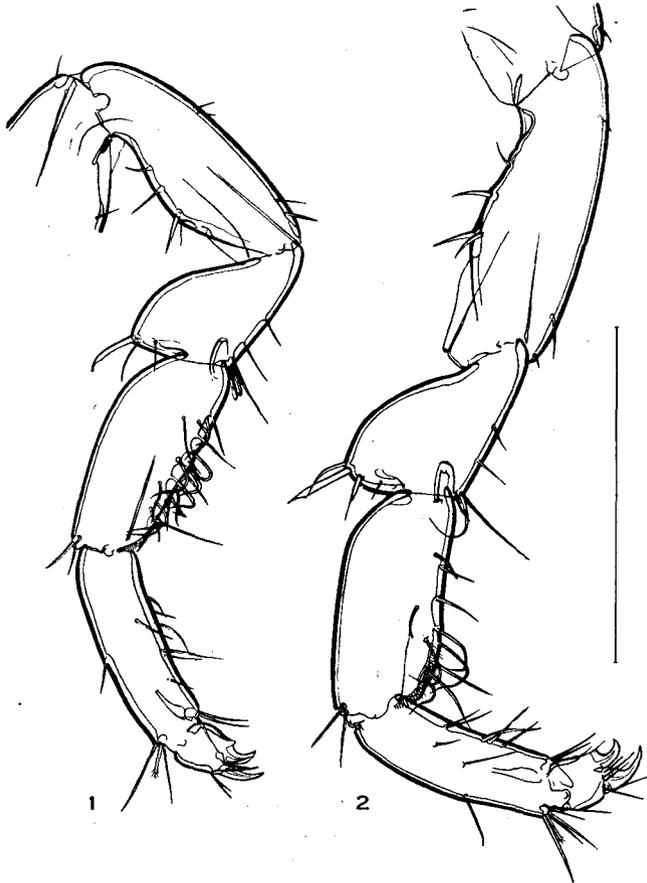


fig. 55. — Hybrides de première génération entre : 1) les espèces *J. m. praehirsuta* et *J. m. ischiosetosa* (P1) ; 2) les espèces *J. m. praehirsuta* et *J. m. albifrons* (P1). Comparer aux figures 36 d'une part, 6 et 32, d'autre part. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

Les périopodes postérieurs ressemblent à ceux des hybrides F-I ou I-F : leurs ischiopodites portent des soies assez nombreuses, plus longues que celles des *ischiosetosa* ; leurs carpopodites, plus larges que ceux de cette forme, présentent, sur P 7, une épine distale plus forte que celle des *ischiosetosa*, moins longue cependant que l'ergot caractéristique des *praehirsuta*.

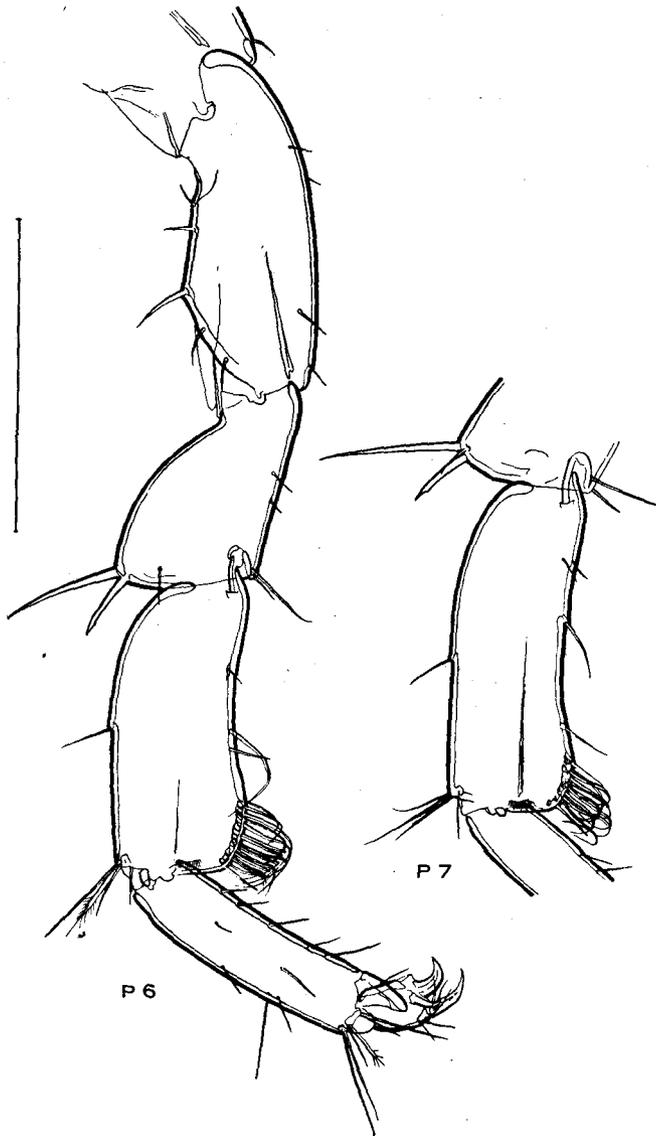


FIG. 56. — Hybrides de première génération entre les espèces *J. m. praehirsuta* et *J. m. albifrons* : péréiopodes postérieurs P6 et P7. Comparer aux figures 5 et 37. Le trait qui indique l'échelle représente 0,2 mm.

c) *Hybrides entre forsmanni et praehirsuta.*

Les mâles hybrides F-P, de taille moyenne, que j'ai difficilement obtenus, ne sauraient être séparés avec certitude des *praehirsuta* : ils montrent les mêmes soies courbes sur leurs péréiopodes antérieurs, et

je ne puis dire, l'étude quantitative de cette différenciation sexuelle étant difficile et nécessitant de toutes façons de nombreux individus, si la manifestation de ces caractères est atténuée par rapport à celle des *praehirsuta*. Les péréiopodes postérieurs n'offrent pas davantage de caractères différentiels certains entre les F-P et leurs parents ; l'épine distale de leurs carpopodites semble pourtant, chez les hybrides, moins longue que celle des *praehirsuta*.

## 2. — CARACTÈRES DES HYBRIDES A-(I-A) ET I-(I-A).

Quelques croisements seulement entre femelles *albifrons* ou *ischiosetosa* et mâles hybrides (I-A) ont pu être tentés. L'étude morphologique des hybrides A-(I-A) et I-(I-A) qui en sont nés, en nombre très insuffisant pour permettre une analyse biométrique, témoigne nettement de leur variabilité assez grande, et, en ce qui concerne les différenciations sexuelles portées par leurs péréiopodes postérieurs, de leur état intermédiaire entre ceux de leurs parents.

24 mâles, issus de croisements en retour ♀ *albifrons* × ♂ (I-A) ont atteint des tailles moyennes ou assez grandes (1,5 mm. < L < 2,15 mm.). La plupart des mâles A-(I-A) de taille inférieure à 1,8 mm. ne possédaient aucune soie de type *ischiosetosa* sur les ischiopodites de leurs péréiopodes 6 et 7 ; mais 9 sur 10 des mâles de taille supérieure à 1,8 mm. portaient, soit sur les ischiopodites de P 6 et de P 7, soit sur l'un ou l'autre d'entre eux, une ou deux soies coudées. Il est évidemment impossible de savoir si le mâle de 1,91 mm. qui était encore dépourvu de soies particulières sur les ischiopodites, aurait finalement manifesté cette différenciation. Mais le caractère *ischiosetosa*, déjà atténué chez les hybrides I-A ou A-I, très retardé dans son apparition et extrêmement affaibli dans sa réalisation chez les hybrides A-(I-A), finit cependant par se révéler dans un pourcentage pour le moins très élevé des hybrides nés de croisements en retour.

Les lobes que possèdent, sur les carpopodites de leurs péréiopodes postérieurs, tous les mâles A-(I-A) sont si variables qu'il serait nécessaire, pour donner une idée précise de leur forme, de présenter un dessin ou une photographie de chacun des carpopodites pour chacun des animaux, ou de procéder, sur de très nombreux individus, à leur analyse biométrique. Je puis cependant affirmer, les contours des lobes des P 7

étant particulièrement démonstratifs à cet égard, que tous les lobes observés, sur ces hybrides A-(I-A), étaient intermédiaires entre ceux des *albifrons* et des I-A.

Les 13 mâles de taille moyenne (1,65 mm. < L < 1,95 mm.) issus des croisements en retour ♀ *ischiosetosa* × ♂ (I-A) portaient tous, sur leurs ischiopodites de P 6 et P 7, des soies nombreuses ; tous montraient aussi, sur les carpopodites de leurs péréiopodes postérieurs, un lobe parfois rudimentaire sur P 7, mais toujours indiscutable, garni d'un petit nombre de soies en crochet (maximum observé : 6 sur le lobe de P 6, 3 sur celui de P 7).

Dans ce cas, comme dans le précédent, aucun des hybrides provenant des croisements en retour n'a reproduit exactement les aspects caractéristiques des péréiopodes, qui définissent les *albifrons* ou les *ischiosetosa*.

#### B. — Nature génétique des différences qualitatives et quantitatives entre les espèces de *Jaera marina*.

Chez tous les mâles hybrides de première génération entre les diverses formes de *J. m.*, de même que chez les mâles nés de croisements en retour, les péréiopodes apparaissent comme des effecteurs particulièrement malléables, extrêmement sensibles aux facteurs dont dépendent les différenciations sexuelles secondaires propres à chaque espèce. La croissance des segments du corps dépend, elle aussi, chez les hybrides, des croisements qui ont été effectués, donc de facteurs qui règlent la croissance allométrique pour chacune des formes dont ils proviennent.

Par le fait même que ces espèces, bien distinctes dans leurs populations naturelles, conservent intactes, lorsqu'elles sont élevées dans des conditions identiques, toutes leurs caractéristiques, et ne peuvent donc être considérées comme des accommodats, la nature héréditaire de ces particularités spécifiques était certaine, préalablement à toute connaissance des hybrides. Mais les recherches sur l'hybridation nous permettent de préciser, dans une large mesure, leur déterminisme, qui semble relativement uniforme et simple, en comparaison de ceux que G. COUSIN a mis en évidence dans des recherches sur les hybrides de *Gryllus campestris* et *G. bimaculatus*.

La comparaison qualitative des hybrides et des parents dont ils réunissent les différenciations caractéristiques, en premier lieu, les caractères quantitatifs des péréiopodes, chez les hybrides et leurs parents, en second lieu, les différences biométriques entre les gradients d'allométrie du corps, enfin, autorisent quelques déductions génétiques, dont je chercherai, à mesure qu'elles seront définies, à établir les relations.

Les caractères intermédiaires des différenciations sexuelles secondaires portées par les péréiopodes des hybrides de première génération et le fait que les hybrides entre deux espèces données soient identiques, indépendamment du sens du croisement dont ils sont issus, permettent d'énoncer la proposition suivante :

Les différenciations sexuelles des péréiopodes, qui définissent les espèces de *Jaera marina*, sont déterminées par des systèmes géniques, partiellement épistatiques, dont l'action ne se manifeste phénotypiquement que chez les mâles, mais qui ne sont pas, au sens génétique de cette expression, liés au sexe.

L'identité certaine des hybrides I-A et A-I, F-A et A-F, probable entre I-F et F-I, A-S et S-A, montre en effet que les facteurs déterminants des caractères sexuels secondaires sont très probablement transmis par les noyaux des éléments sexuels, bien qu'il soit évidemment impossible d'exclure irrévocablement l'hypothèse d'une hérédité cytoplasmique, les facteurs envisagés pouvant être portés par la faible masse de cytoplasme des spermatozoïdes, tant qu'une liaison de ces facteurs et d'un gène incontestable n'aura pas été prouvée. Elle exclut aussi la possibilité d'une hérédité liée au sexe et montre que les femelles des diverses espèces, qui pourtant ne peuvent être déterminées avec certitude, tant leurs phénotypes morphologiques sont voisins, possèdent des génomes aussi différents entre eux que ceux des mâles correspondants.

Le fait que les croisements en retour ne conduisent pas à une ségrégation simple des caractères grands-parentaux montre que les facteurs responsables des caractères sexuels secondaires ne sont pas monogéniques, mais qu'ils sont de nature complexe, multifactorielle ou, selon la terminologie de MATHER, polygénique.

Il ressort enfin à l'évidence de toutes les descriptions qui précèdent, que chacun de ces systèmes multifactoriels s'impose dans les phénotypes hybrides, sans exclure la manifestation du polygène différent qu'intro-

duit le second parent dans les croisements inter-spécifiques ; ce fait traduit la dominance, ou, plus probablement l'épistasie partielle, de chacun des systèmes géniques spécifiques.

Ainsi se trouvent définis un système génique *ischiosetosa* se manifestant phénotypiquement par les soies qui garnissent les ischiopodites des mâles *ischiosetosa*, des systèmes géniques *praehirsuta* et *forsmani*, responsables des soies recourbées plus ou moins nombreuses que portent les péréiopodes antérieurs des mâles *praehirsuta* et *forsmani*, des systèmes géniques *albifrons* et *seyi* (dont les actions quantitatives seront étudiées ultérieurement pour l'espèce *albifrons*) responsables des lobes caractéristiques des carpopodites de P 6 et P 7, chez les mâles *albifrons* et *seyi*. Un système génique *post-hirsuta* sera probablement, dans l'avenir, mis en évidence chez les *Jaera* de cette espèce.

L'analyse du déterminisme des différences spécifiques portant sur les péréiopodes peut aussi être entreprise d'un autre point de vue, en fonction des résultats que nous ont apportés les recherches sur la croissance relative.

Nous savons que, chez les trois catégories d'hybrides A-I + I-A, F-A, F-I, les valeurs des constantes d'équilibre de  $L_{P_2}$  rapportée à L et de  $L_{P_6}$  et  $L_{P_7}$  rapportées à  $L_{P_2}$  ne diffèrent jamais de façon significative des taux d'allométrie homologues de la forme parente pour laquelle ils sont les plus élevés, et sont même, le plus souvent, presque identiques à ces derniers, alors qu'ils s'écartent sans doute possible des  $\alpha$  homologues de l'autre espèce parente.

Nous pouvons en déduire, bien qu'aucune analyse biométrique n'ait porté sur les hybrides de deuxième génération, et en raison de l'identité statistique des hybrides A-I et I-A, identité qui se retrouverait probablement entre hybrides réciproques d'autres espèces, que les valeurs des constantes d'équilibre correspondant à la croissance en longueur des carpopodites des péréiopodes dépendent, pour chaque espèce, d'un gène ou d'un système polygénique, autosomique ; un système génique spécifique, responsable d'un taux d'allométrie plus majorant (ou moins minorant) domine toujours plus ou moins complètement un système génique responsable d'un taux d'allométrie moins majorant (ou plus minorant), ou est plus ou moins totalement épistatique par rapport à ce dernier.

Chacun des systèmes géniques spécifiques d'allométrie des périopodes détermine, chez les mâles et les femelles de l'espèce à laquelle il correspond, des valeurs différentes des constantes d'équilibre homologues exprimant la croissance en longueur des carpopodites ; mais il s'agit là de manifestations phénotypiques différentes d'une même action génique (hérédité de type sex-limited) et non pas d'une véritable hérédité sex-linked.

A ces données relatives à la croissance en longueur des carpopodites semblent s'opposer, d'une manière très générale, les résultats que révèle l'étude biométrique de leur croissance en largeur (les largeurs des carpopodites étant rapportées à leurs longueurs).

Pour les hybrides A-I + I-A, après une croissance fortement majorante, de type *albifrons*, durant la phase de prépuberté, la croissance en largeur de P 7 se rapproche beaucoup de celle, fortement minorante, des *ischiosetosa*. Tout se passe donc, dans ce cas, comme si les taux de croissance des hybrides, au cours des étapes prépubérale et pubérale, étaient successivement voisins de celui du parent le plus majorant, puis de celui du parent le plus minorant. Les hybrides F-A montrent des faits analogues, en ce sens qu'après une croissance prépubérale fortement majorante, de type *albifrons*, la croissance se poursuit, après la puberté, suivant celle du même parent, qui offre alors, par rapport aux *forsmani*, le taux de croissance le plus faible. Ces résultats rappellent ceux que CASTLE a obtenus, pour le poids des hybrides entre deux races de Lapins : le taux de croissance des hybrides est successivement égal à celui du parent le plus grand, puis à celui du parent le plus petit ; TEISSIER interpréta cet exemple, dès 1934, en écrivant que : « tout se passe, pour « la première génération d'hybrides, comme si le taux de croissance « se transmettait suivant les règles mendéliennes, avec cette particularité « qu'il se produit un changement de dominance au moment de la « puberté. » Les recherches biométriques sur les hybrides I-A + A-I et F-A établissent en tout cas, et les hybrides A-P conduiraient sûrement aux mêmes conclusions, la dominance du taux d'allométrie qui entraîne la formation du lobe *albifrons*, pendant une période de sensibilité survenant au cours de la croissance des hybrides (phase de prépuberté).

Il ne semble pas que la croissance en largeur des carpopodites de P 6 et P 7, chez les hybrides F-I, intermédiaire entre celles des *ischiosetosa*

et des *forsmani*, mais constamment plus voisine de celle des *ischiosetosa*, pour lesquels les  $\alpha$  sont les plus faibles, puisse s'interpréter comme celle des hybrides précédents, par un changement de dominance, les animaux suivant, au cours de l'étape juvénile, une croissance de type *forsmani*, pour ensuite se rapprocher d'une croissance de type *ischiosetosa*. Mais il faut se garder de conclure à une récessivité, ou une hypostasie, des caractères *forsmani*, dans ce cas particulier. Il existe en effet une corrélation négative entre la longueur et la largeur des carpopodites, sans que cela implique d'ailleurs, à taille égale, une identité volumétrique des carpopodites homologues entre les diverses espèces, pas plus qu'une identité volumétrique entre les carpopodites de P 6 et P 7 pour un individu d'une espèce donnée. La longueur et la largeur d'un carpopodite ne peuvent donc être dissociés, en toute rigueur, et considérés comme deux caractères différents d'une même espèce, et il est probable que, par la présence de deux systèmes géniques particuliers, apportés par chacun des parents, se trouve déterminée la quantité de matériel cellulaire impartie au carpopodite des hybrides, en même temps que s'affrontent deux tendances à la distribution, à l'intérieur même du carpopodite, de ce matériel. Or, nous savons que la croissance en longueur des carpopodites des hybrides F-I, par exemple, est très voisine de celle des *ischiosetosa*, nettement majorante par rapport à celle des *forsmani* ; il apparaît donc normal que la croissance en largeur des carpopodites des hybrides soit plus faible que celle des *forsmani*, et le fait qu'elle soit intermédiaire prouve la dominance du caractère *forsmani* qui apporte au carpopodite un volume de matière vivante supérieur à celui des *ischiosetosa*. On peut supposer de même, pour les hybrides F-A, par exemple; que les facteurs morphogénétiques *forsmani* provoquent, par rapport à ceux de la forme *albifrons*, un élargissement, non pas de sa partie distale, mais du carpopodite tout entier, s'opposant, après la phase de prépuberté, — où la dominance des facteurs *albifrons* s'est affirmée, — au détournement, au profit du seul lobe, d'une quantité importante du matériel cellulaire limité dont dispose, pour sa croissance, le carpopodite. Des mesures planimétriques permettront sans doute, dans l'avenir, de préciser ces hypothèses, et de vérifier s'il existe réellement des sensibilités différentes, aux mêmes actions géniques, des carpopodites de P 6 et de P 7.

Il ressort également de cette dernière interprétation que les systèmes géniques d'allométrie des péréiopodes font partie intégrante des poly-

gènes *ischiosetosa*, *albifrons*, *forsmani* précédemment définis à partir des faits qualitatifs. Un système génique d'allométrie particulier pourrait sans aucun doute être mis en évidence pour chacune des autres espèces de *J. m.*.

Les comparaisons statistiques des gradients d'allométrie du corps, chez les hybrides et leurs parents, nous ont prouvé que les taux de croissance des largeurs des segments thoraciques, à partir de  $l_2$ , et du pléotelson étaient, chez tous les hybrides, très voisins de ceux du parent pour lequel ils sont les plus élevés. Pour  $l_{tête}$  et  $l_1$ , rapportées à  $L$ , les constantes d'équilibre sont plus intermédiaires entre celles des deux parents, mais restent cependant (à l'exception de la constante d'équilibre de  $l_{tête}$  pour les hybrides F-A) plus voisines de celles du parent « dominant ». Il semble d'ailleurs que ces croissances de type intermédiaire dépendent de la différenciation ontogénique précoce des segments antérieurs du corps, les taux d'allométrie les plus élevés agissant avec une efficacité particulière au cours de cette différenciation : la largeur de la tête, chez les plus petits hybrides F-A que j'ai mesurés, était sensiblement égale à celle des *albifrons* de même taille, les *albifrons* possédant, pour ce caractère, un taux d'allométrie plus fort que les *forsmani* ; la croissance de la tête des hybrides F-A devient ensuite voisine de celle des mâles *forsmani*.

Nous pouvons déduire de ces résultats, et de l'identité statistique des gradients d'allométrie, chez les hybrides I-A et A-I, que ces gradients d'allométrie du corps dépendent, pour chaque espèce, d'un gène, ou plutôt d'un système génique, autosomique, et que, entre les diverses espèces, le système génique spécifique qui détermine les constantes d'équilibre les plus élevées domine toujours, plus ou moins complètement, celui dont dépendent des constantes d'équilibre plus faibles, soit, très généralement, pendant toute la vie des hybrides, soit au cours d'une période de leur croissance.

Pour une espèce donnée, les gradients d'allométrie des mâles et des femelles sont sûrement différents, mais traduisent, suivant le sexe, deux manifestations phénotypiques d'une même action génique, et non pas l'existence de génomes distincts.

Étant donné que les gradients d'allométrie des hybrides I-A, A-I, F-I ont le même profil régulier que ceux des *albifrons* ou des *forsmani*,

l'anomalie observée dans le gradient des *ischioetosa* (palier situé entre  $l_1$  et  $l_4$ ) apparaît comme récessive ou hypostatique.

Il est sans doute prématuré de soulever le problème de l'identité ou de l'indépendance de ces systèmes géniques d'allométrie du corps, propres à chaque espèce, et des systèmes géniques spécifiques dont dépendent, pour chacune d'elles, la forme et les différenciations des péréiopodes. La forme *syei*, qu'elle résulte de la stabilisation, par le jeu de la sélection naturelle, d'hybrides naturels initiaux entre *albifrons* et *ischioetosa*, ou d'une évolution particulière, fournit cependant un argument de poids en faveur de leur indépendance : elle possède en effet un gradient d'allométrie du corps très voisin de celui des *ischioetosa*, tandis que les caractères morphologiques et biométriques de ses péréiopodes montrent sa ressemblance frappante avec les *albifrons*.

Il résulte de cette étude que la forme et les caractères sexuels secondaires des mâles sont, pour chacune des espèces de *J. m.*, déterminés par des systèmes géniques particuliers, inscrits dans le génome de tous ses individus. Il est hors de doute que les différences qui séparent chacune des espèces actuelles de la forme ancestrale commune à toutes les *J. m.*, dont nous avons précédemment démontré l'existence, sont, comme les différences même qu'on observe entre les espèces actuelles, d'ordre génétique, et qu'elles sont apparues, au cours du temps, par suite de mutations, et probablement de séries additives de mutations, qui ont modifié, dans des directions diverses, l'espèce initiale.

#### C. — Hybridation naturelle chez les *Jaera marina*. Niveau spécifique des formes actuelles.

L'interstérilité entre deux ensembles d'animaux, même très semblables morphologiquement, est un critère absolu de leur séparation spécifique ; leur interfécondité n'entraîne pas la même sécurité d'une conclusion contraire et de nombreux exemples d'hybridation inter-spécifique sont classiques.

D'un point de vue taxinomique, en effet, la distinction entre l'hybridation expérimentale et l'hybridation naturelle est fondamentale. L'hybridation expérimentale entre deux formes voisines offre un intérêt

biologique considérable en apportant des arguments à la conception génétique des espèces et en affirmant de la manière la plus sûre des parentés évolutives, mais, réalisée dans des conditions artificielles, où le libre choix des partenaires, essentiel dans la nature, est en particulier supprimé, elle ne fournit qu'une image faussée des relations naturelles — qui, seules, ont une importance systématique — existant entre les formes considérées. C'est donc uniquement de l'absence ou de la présence d'hybrides naturels qu'on peut déduire des conclusions taxinomiques valables.

L'absence totale d'hybrides naturels montre que l'on est en présence de bonnes espèces : pour en citer un exemple récemment analysé, GORDON et ROSEN ont obtenu, au Laboratoire, entre *Platypoecilus maculatus* et *Xiphophorus hellerii* de nombreux hybrides, alors qu'ils n'ont trouvé aucun hybride naturel sur plus de 12.000 de ces *Poeciliidae*, bien que ces formes soient sympatriques ; leurs résultats ont conduit ces auteurs à grouper dans le même genre *Platypoecilus* les quatre espèces de *Platypoecilus* précédemment reconnues par les systématiciens et les trois espèces du genre *Xiphophorus*, mais ils considèrent à juste titre comme de bonnes espèces chacune de ces sept formes.

Une fréquence élevée d'hybrides naturels, dans les régions marginales (zones d'hybridation) communes aux aires de distribution de deux formes conduit au contraire, nécessairement, à considérer ces formes comme des sous-espèces.

La solution semble moins immédiate lorsque, dans les territoires où deux formes deviennent sympatriques, on n'observe qu'un pourcentage très faible d'hybrides naturels. C'est à cette troisième catégorie, intermédiaire entre les deux précédentes, qu'appartient l'exemple des *Jaera marina*.

Je n'ai observé qu'un seul hybride naturel indiscutable de première génération, de type F-A ou A-F, que caractérisait sans doute possible les lobes assez peu marqués des carpopodites relativement larges de P 6 et de P 7, portant des soies homologues des soies en crochet, étirées en filament terminal, parmi lesquelles se trouvait, sur P 7, une forte épine. Cet hybride figurait parmi les 116 mâles de l'unique population complexe importante (formée d'*albifrons* et de *forsmani*) qui ait été récoltée au voisinage de Roscoff (Santec). Il convient en effet de rappeler que la plupart des formes de *J. m.* ne sont pas sympatriques, que leurs populations ne se mêlent que dans les zones marginales de leurs aires d'exten-

sion, et que, malheureusement, dans le cas des *forsmani* et des *prae-hirsuta*, qu'on rencontre sur les mêmes *Fucus*, les hybrides F-P éventuels ne sauraient être distingués des *prae-hirsuta*.

Il serait très souhaitable que les hybrides les plus aisément repérables, notamment A-I ou I-A, que j'ai vainement cherchés dans la population de Morgat, d'effectif trop restreint, comprenant des *albifrons* et des *ischiosetosa* sympatriques, fassent l'objet de prospections attentives dans toutes les populations complexes un peu importantes, afin que la fréquence des hybrides naturels entre les *J. m.* puisse être déterminée avec quelque précision.

Il serait en outre très intéressant de savoir si les fréquences des hybrides naturels sont différentes pour les divers groupes d'espèces contiguës de *J. m.* et si elles varient notablement, pour un groupe donné, d'un point géographique à un autre.

Mais il résulte des nombreuses récoltes effectuées dans les populations naturelles roscovites que les hybrides naturels entre les *J. m.*, dont l'existence est certaine, sont très rares, voire exceptionnels.

Leur grande rareté montre que les croisements entre les formes de *J. m.* sont fort loin de se produire librement dans la nature, à la différence de ceux qui, entre mâles et femelles de chaque forme, assurent leur pérennité. Leur existence témoigne seulement du non-fonctionnement « accidentel » des mécanismes d'isolement qui, en règle presque absolue, maintiennent l'intégrité de génomes distincts.

Les différentes formes de *Jaera marina* se comportent donc, actuellement, comme des espèces bien séparées et doivent être placées, dans la hiérarchie taxinomique, à un niveau, non pas sub-spécifique, mais spécifique.

Cependant, la présence indéniable d'hybrides, même exceptionnels, dans les populations naturelles de *J. m.*, s'ajoutant à la facilité avec laquelle se réalise l'hybridation expérimentale<sup>1</sup>, nous révèle que les discontinuités spécifiques qui séparent les espèces de *J. m.* ne sont pas rigoureusement parfaites et que ces espèces demeurent encore, dans l'état actuel de leur évolution — malgré une origine parfois relativement ancienne, comme nous le verrons — à la limite même de l'échelon spécifique.

1. Remarquons que tous les essais entrepris en vue d'obtenir des hybrides entre les *J. m.* et *J. nordmanni* ont échoué jusqu'ici.

Envisagées par rapport à la *J. m.* ancestrale, les transformations dont témoignent les espèces actuelles offrent évidemment la même valeur spécifique ; mais il semble très probable que les différentes formes de *J. m.* sont, de nos jours, inégalement éloignées de leur forme ancestrale commune. Les intervalles évolutifs, comptés à partir de cet état initial, qui définiraient au mieux le degré de spéciation atteint par chacune d'elles, et par là son niveau taxinomique réel, repéré quantitativement, sont sûrement bien différents suivant les *J. m.* actuelles : les croisements expérimentaux entre *albifrons* et *ischiosetosa*, *albifrons* et *forsmani*, *ischiosetosa* et *forsmani* et entre l'une quelconque de ces formes et les *seyi* réussissent beaucoup plus fréquemment que ceux qu'on peut tenter entre les *prae-hirsuta* d'une part, et l'une ou l'autre des autres espèces. Il est permis d'espérer qu'en reprenant ces expériences d'hybridation sur des croisements plus nombreux, ou en conduisant les recherches sur le modèle des études d'homogamie, il sera possible de définir, à partir des taux d'hybridation entre les espèces prises deux à deux, le niveau relatif de spéciation de chacune d'elles et leur rang quantitatif dans la hiérarchie juxta-spécifique.

## CHAPITRE VII

### MÉCANISMES PROBABLES DE L'ÉVOLUTION DES *JAERA MARINA*

La concordance entre les données micro-phylogéniques auxquelles conduisent nécessairement, d'une part, les études de morphologie comparée des diverses espèces de *J. m.*, d'autre part, l'analyse du parallélisme entre les polychromatismes spécifiques, nous a permis de démontrer l'existence d'une forme ancestrale, commune à toutes les *J. m.* actuelles. Cette *J. m.* ancestrale représente un état monotypique initial, point de départ du phénomène de micro-évolution abordé dans ce travail.

Par ailleurs, la définition de l'état actuel de l'évolution des *J. m.* ressort de la description morphologique et biométrique de chacune de leurs six formes naturelles, des possibilités d'hybridation inter-spécifique, de la rareté des hybrides naturels dans les populations de *J. m.*, qui,

de nos jours, peuplent la zone inter-cotidale : chacune des six formes connues jusqu'ici doit être considérée comme une espèce, encore qu'elle se situe à la limite même de la discontinuité spécifique, et les *J. m.* constituent un groupe d'espèces ou une super-espèce, mais très voisine encore d'une espèce polytypique.

L'analyse morphologique et biométrique des hybrides inter-spécifiques, obtenus expérimentalement, nous a prouvé, en outre, la nature génétique des différences qui séparent les unes des autres les espèces actuelles de *J. m.*, nous montrant, par une inférence immédiate, que ces formes se sont différenciées, à partir de la *J. m.* ancestrale, par voie de mutations additives. Six systèmes géniques multifactoriels sont responsables du polytypisme des caractères sexuels secondaires portés par les périopodes des mâles ; présents dans le génome de tous les représentants, femelles aussi bien que mâles, d'une même forme, mais ne se réalisant phénotypiquement que chez les seuls mâles, ils caractérisent chacun l'une des six espèces qui se sont maintenues jusqu'à nous ; cinq de ces espèces, tout au moins, — s'il est permis, comme semble le montrer l'observation de *J. m.* suédoises, de généraliser les résultats acquis sur les populations roscovites étudiées d'un point de vue biométrique —, différent entre elles, de plus, par les gradients d'allométrie du corps de leurs mâles, ces caractères biométriques obéissant, eux aussi, à un déterminisme génétique.

Les diverses *J. m.*, par les homologies très probables de leurs gènes de pigmentation, par le conditionnement génétique de caractères, aussi importants du point de vue taxinomique, que leurs variants sexuels secondaires et leurs particularités biométriques, offrent un certain intérêt, quant au problème de la conception génétique des espèces. Mais surtout elles nous sont apparues comme un matériel exceptionnellement favorable à la mise en évidence d'un fait d'évolution presque aussi complètement analysable qu'on peut l'espérer chez un Métazoaire. Cependant, nous n'avons envisagé, jusqu'ici, que les termes extrêmes de cette évolution, et que les mécanismes internes, d'ordre mutationnel, par lesquels elle s'est accomplie. C'est en fonction de l'équilibre, perpétuellement menacé, qui permet seul la survivance d'une espèce dans le milieu où elle s'est établie, que nous essayerons maintenant de coordonner les données précédentes, en cherchant à définir les facteurs ou mécanismes externes de cette évolution, et d'approfondir, dans leur complexité

biologique, biogéographique et chronologique, les termes du passage de la *J. m.* monotypique aux espèces actuelles, nous proposant ainsi, à l'aide d'hypothèses logiques, de retracer l'histoire des *Jaera marina*

#### A. — Considérations générales sur les mécanismes de spéciation.

De nombreuses recherches ont été consacrées, depuis DARWIN, et grâce à l'essor admirable de la génétique, au problème difficile et magnifique des mécanismes de spéciation. Il n'est pas question de donner ici un aperçu, même succinct, de ces travaux, œuvre d'une génération de chercheurs, dans les domaines de la systématique, de la génétique, de la génétique évolutive : on en trouvera les références bibliographiques dans les synthèses de DOBZHANSKY, de HUXLEY, de MAYR et dans les notes de HALDANE, de TEISSIER, de WRIGHT... Mais quelques résultats de portée très générale, témoignant d'une grande uniformité des phénomènes de spéciation, ressortent de la somme des exemples qui nous sont aujourd'hui connus, sous leur complexité individuelle, et nous aideront à interpréter le cas des *J. m.*

Toute spéciation, ou presque, implique un isolement géographique, ou tout au moins micro-géographique, initial. La théorie de la spéciation géographique, ou allopatrique, repose sur ce postulat, profondément étayé par nos connaissances présentes, qui fut exprimé par MAYR (1942) sous la forme suivante : « In bisexual animals a new species can develop only « if a population, which has become geographically isolated from « its parental species, acquires during this period of isolation characters « which promote or guarantee reproductive isolation when the external « barriers break down ». Le même auteur a montré (MAYR, 1947) que la théorie de la spéciation sympatrique, soutenue par certains biologistes, et notamment par des écologistes, n'était imposée par aucun des exemples qui ont été, jusqu'ici, invoqués en sa faveur. Cependant, les objections des écologistes, celles de THORPE (1945) en particulier, ont conduit MAYR (1947) à développer, plus qu'il ne l'avait fait précédemment, sa position à l'égard de l'importance des facteurs écologiques dans la spéciation, encore qu'il ait, dès 1942, insisté sur le fait qu'un isolement géographique s'accompagne toujours de variations écologiques, et qu'un isolement écologique ne se conçoit pas en dehors d'un isolement pour le moins micro-géographique, montrant, par là-même, le caractère artificiel de

la distinction de races géographiques et écologiques, souvent reconnue par les systématiseurs biologistes.

Les lignes suivantes, empruntées à MAYR (1947) me paraissent résumer au mieux l'état présent de la question :

« A balanced evaluation of the respective roles in speciation of ecological and « geographical factors is still missing. Both work closely together and « there « is no geographical speciation that is not at the same time ecological and genetic « speciation » (Mayr, 1942). The first step in the speciation process is founding of « a new intraspecific population. This is very often possible only through a shift « in ecological tolerance, and insofar THORPE's statement is quite correct that « an ecological rather than a geographical event may be the first step in speciation, « or-since the new population will be not only ecological different but also spatially « segregated from the parental one-that the ecological event (adaptation to a « new ecological niche) is at least simultaneous with the first geographical event. « This first step leads to the establishment of a spatially segregated population « that is exposed to different selection pressure owing to the more or less differing « ecological conditions under which it lives. The ecological factors here lead to « evolutionary divergence. These population will drift apart genetically (probably « at an accelerating rate !) until a discontinuity through reproductive isolation « develops, provided extrinsic barriers reduce dispersal (= gene flow) to such an « extent that it can no longer neutralize the effects of the different selection pressures « in the two populations. It is still unknown whether this can happen between « contiguous populations without the help of extrinsic factors that reduce gene « flow. »

J'ajouterai à ces considérations générales, avant d'aborder le problème particulier de la spéciation des *J. m.*, l'hypothèse de l'origine unique, du « monogénisme » de toutes les populations qui, actuellement, constituent chacune de leurs diverses formes. De son acceptation dépend en partie la validité de certaines conclusions biogéographiques, étayées d'ailleurs par d'autres arguments. Étant donné que des mutations identiques réapparaissent régulièrement, à des taux qu'il est possible de calculer et de prévoir, et qui, dans les souches à haute mutabilité, peuvent être relativement élevés, dans le génome des populations d'une race ou d'une espèce donnée, ne peut-on admettre que plusieurs évolutions parallèles se soient produites, en des points géographiques divers, qui aient abouti chacune à des *albifrons* ou à des *ischiosetosa*, par exemple ?

Cette origine multiple de chacune des espèces de *J. m.* ne serait vraisemblable que si les génomes des formes actuelles différaient seulement de celui de l'espèce ancestrale par un petit nombre de gènes. Il se peut que de multiples essais de spéciation se soient poursuivis, pour un temps, à l'intérieur de diverses populations, dans les mêmes directions

évolutives qui ont abouti aux formes actuelles. Mais, à l'exception d'un seul pour chacune des directions évolutives que nous révèle la systématique actuelle des *J. m.*, tous ont du avorter : la probabilité me semble nulle que des systèmes de mutations additives aussi complexes que ceux qui séparent entre elles les formes actuelles, et, par conséquent, que ceux qui séparent de sa forme ancestrale chacune des formes actuelles, aient pu être sélectionnés indépendamment et conduire à des populations naturelles aussi identiques que le sont, par exemple, les *J. m. albiifrons* de Roscoff et de Suède ; les petites différences biométriques que des études minutieuses révéleraient probablement entre ces dernières ressortissent d'une divergence secondaire, d'une différenciation des *albiifrons* en micro-races, plutôt que d'une convergence stupéfiante entre des formes, multiples quant à leur origine, ce qui impliquerait une canalisation inconcevable, par la sélection naturelle, des possibilités évolutives des *J. m.*

#### B. — Spéciation des *Jaera marina*.

Les *J. m.* nous proposent un exemple singulièrement complexe de spéciation, en ce sens qu'il n'est sans doute pas de région, à l'intérieur de leur aire de distribution présente, où deux mêmes formes ne se retrouvent, habitant des niveaux écologiques voisins, et puisque, dans le domaine déjà très vaste que constituent nos côtes européennes, toujours trois et parfois quatre espèces se partagent, suivant une succession régulière, la zone inter-cotidale, en fonction de leurs préférences écologiques fort proches d'exigences réelles. Nous verrons, en sériant les difficultés, que l'ancienneté relative de la plupart des espèces, — malgré leur position encore limite par rapport à l'échelon spécifique —, et l'homogénéité du milieu marin qu'elles habitent expliquent leur vaste répartition et le fait que leur origine, en des districts géographiques distincts, bien décelable pour les formes les plus récentes, soit le plus souvent complètement masquée. Mais il demeure que la localisation des *J. m.* à des niveaux écologiques étroits, régulièrement étagés, — distribution verticale que nous interpréterons par la contiguïté secondaire d'espèces occupant des zones adjacentes —, pose avec une acuité toute particulière le problème, difficilement accessible, du rôle des facteurs écologiques dans la spéciation.

1. — CHRONOLOGIE DE LA DIFFÉRENCIATION DES *Jaera marina*.

Il est hors de doute que les phénomènes de spéciation ne se sont pas déroulés simultanément pour les six formes de *J. m.* que nous connaissons aujourd'hui.

S'il n'y a guère de chances qu'on retrouve des *J. m.* fossiles dans des couches géologiques datées, la répartition biogéographique des formes actuelles autorise quelques hypothèses, intéressantes malgré leur imperfection et leur caractère fragmentaire, quant à la chronologie de leurs différenciations. Rappelons en effet que seules, d'après les recherches de FORSMAN sur les collections de nombreux musées, les deux espèces *albifrons* et *praehirsuta* se rencontrent dans l'ensemble de l'aire de distribution des *J. m.*, sur les côtes atlantiques de l'Amérique du Nord et de l'Europe, tandis que l'espèce *posthirsuta* ne se trouve que du côté américain, et que les formes *ischiosetosa*, *syei* et *forsmani* n'existent que sur les rivages européens. Il est inconcevable que les *J. m. albifrons* et *praehirsuta*, Isopodes littoraux, marcheurs, sédentaires, dont le développement ne comporte aucun stade pélagique, aient pu, dans l'état actuel de la géographie du monde, émigrer d'Amérique en Europe, ou *vice-versa*. Il en résulte que la spéciation de ces deux espèces, et d'elles seules, était achevée avant l'effondrement de terres qui, avant l'Oligocène ou le Miocène, réunissaient le Groenland à la Scandinavie, sur l'emplacement du seuil Wyville Thomson<sup>1</sup>. La forme *posthirsuta*, d'une part, les formes *ischiosetosa*, *forsmani* et *syei*, d'autre part, se seraient différenciées postérieurement à l'affaissement, respectivement sur les deux rivages séparés depuis lors.

La déduction précédente, qui démontre l'origine relativement ancienne des formes *albifrons* et *praehirsuta*, en comparaison de celle des autres formes, ne vaut évidemment que dans la mesure où des recherches méthodiques, qu'il serait important de poursuivre sur les côtes américaines, ne révéleront pas dans ces régions d'autre espèce européenne de *J. m.* Elle est cependant fortement étayée par la grande difficulté que j'ai rencontrée à obtenir des hybrides entre *praehirsuta* et toutes les autres formes de *J. m.*, alors que les croisements entre espèces autres que *praehirsuta* réussissent aisément. Ce dernier argument n'est pas,

1. Il est peu probable que les liaisons précaires qu'ont constituées, au début du Quaternaire, des glaciations couvrant l'ensemble Groenland-Scandinavie aient permis le transfert inter-continental des *J. m.*

en soi, un gage suffisant de l'ancienneté des *praehirsuta*, mais il renforce le précédent, dont il bénéficie en retour, et lui confère une valeur assez démonstrative.

Par ailleurs, la stricte localisation des *syei* sur les côtes de la Baltique, et peut-être même sur les côtes allemandes de cette mer, nous conduit à attribuer à cette espèce une origine très récente, sûrement postérieure à la régression des glaciers würmiens. L'extension des *ischiosetosa* témoigne de leur formation plus ancienne, mais qu'il est impossible de préciser entre le Miocène et le Würmien. L'absence de renseignements biogéographiques relatifs aux *forsmani* interdit, pour le moment, toute hypothèse quant à l'époque de leur différenciation.

## 2. — HYPOTHÈSES RELATIVES A LA *Jaera marina* ANCESTRALE.

Avant d'examiner la spéciation des *J. m.* les plus anciennes : *albiifrons* et *praehirsuta*, il importe que nous discutons de quelques alternatives concernant la morphologie, la biologie et la répartition géographique de la *J. m.* ancestrale, monotypique, dont l'existence est certaine, à une période du temps évolutif anté-oligocène ou anté-miocène. Il n'est évidemment pas question d'aboutir ainsi à la reconstitution de l'état de l'espèce *J. m.*, avant sa différenciation, mais seulement de délimiter les quelques états, plus ou moins probables, sous lesquels elle pouvait alors se trouver, et dont l'un correspond à une réalité révolue et à jamais inaccessible.

S'il est sûr que les caractères morphologiques des femelles de la *J. m.* initiale étaient ceux-là mêmes qu'ont gardés en commun les femelles des six espèces actuelles, si nous pouvons déduire de leur uniformité chez les six types de mâles aujourd'hui connus la morphologie générale et la forme du préopercule des mâles ancestraux, nous ne savons rien des différenciations sexuelles secondaires qu'ils présentaient peut-être sur leurs péréiopodes.

On peut concevoir que les mâles ancestraux, encore dépourvus de telles différenciations sexuelles, appartenaient à un type « indifférencié ». Le fait que la *Jaera sarsi*, qui est, par les caractères du préopercule, l'espèce la plus voisine des *J. m.*, ne montre aucun variant sexuel sur aucun des péréiopodes de ses mâles, parle en faveur de cette première hypothèse, sans constituer un argument décisif. La loi d'ontogenèse,

étant donnée l'uniformité morphologique des avant-prémâles de toutes les *J. m.* actuelles, conduit sans doute à penser qu'à un stade primitif de leur évolution, les mâles de *Jaera* ne possédaient pas de différenciations sexuelles sur leurs péréiopodes ; mais il est douteux qu'elle s'applique à des caractères dont les manifestations phénotypiques ont été, de tout temps, très tardives, et rien ne prouve d'ailleurs que cet état « indifférencié » n'a pas été l'apanage d'une *Jaera ancestrale*, et non de la *J. m.* ancestrale. Quant à l'argument selon lequel les différenciations sexuelles des espèces actuelles se manifestant, tantôt sur les péréiopodes antérieurs, tantôt sur les péréiopodes postérieurs, les mâles ancestraux, moins différenciés que chacune des formes actuelles, ne devaient présenter de différenciation sur aucun de leurs péréiopodes, il a déjà été invoqué dans divers exemples d'évolution et peut, dans tous les cas, être réfuté par l'absurde.

La remarquable sensibilité aux gènes morphologiques de l'effecteur que constituent les péréiopodes, chez les formes actuelles, rend très plausible le remplacement d'une différenciation initiale par une différenciation nouvelle, portant soit sur les mêmes pattes thoraciques, soit même sur d'autres péréiopodes. Le groupe d'hypothèses les plus vraisemblables qu'on puisse édifier, à partir de cette opinion, suggère que les mâles ancestraux possédaient des différenciations sexuelles très voisines, tout au moins dans leur style, de celles qui caractérisent l'une des formes actuelles. Le champ des possibilités semble dès lors restreint à l'une ou l'autre des formes les plus anciennes : *albifrons* ou *praehirsuta*, les potentialités d'hybridation expérimentale respectives de ces espèces rendant d'ailleurs plus logique le choix des *albifrons* comme forme ancestrale ou comme forme la plus voisine de la souche originelle. Mais une autre solution peut être raisonnablement proposée ; il paraît peu probable qu'une forme ancestrale *albifrons* ait pu, au cours de deux spéciations distinctes, subir deux redifférenciations aboutissant à des variants sexuels de même style, sur les mêmes péréiopodes, comme le sont ceux des *ischiosetosa* et des *posthirsuta* ; cette difficulté se trouve écartée si on suppose que la *J. m.* ancestrale appartenait soit à un type indifférencié, soit, plus probablement, qu'elle portait sur les péréiopodes de ses mâles des variants sexuels réalisant un type voisin de ceux des *ischiosetosa* et des *posthirsuta* actuelles. On voit que, dans cette dernière hypothèse, trois formes de *J. m.* (forme ancestrale, *albifrons*, *praehirsuta*) devaient exister à l'Oligocène ou au Miocène, avant la séparation de l'Amérique et de l'Europe, alors que dans l'hypothèse d'une *J. m. albi-*

*frons* ancestrale, deux formes seulement (*albifrons*, *prachirsuta*) auraient vécu à cette époque.

Si le centre de dispersion de la *J. m.* ancestrale doit être sûrement placé dans le domaine atlantique de l'hémisphère boréal, l'extension géographique de l'espèce monotypique, préalablement à sa scission systématique, nous demeure inconnue. N'occupait-elle qu'une aire limitée, le long des rivages atlantiques ? S'étendait-elle déjà, au contraire, sur un ensemble considérable de territoires, comparable, compte tenu des modifications géologiques des zones côtières, à celui où vivent les *J. m.* actuelles ? Le choix entre ces deux possibilités demeure impossible.

Il y a enfin tout lieu de penser que la *J. m.* ancestrale était, comme les espèces actuelles qui en dérivent, une forme côtière, exclusivement marcheuse, sédentaire, et qu'elle était constituée par de multiples populations, chacune d'effectif moyen, variant entre quelques centaines et quelques milliers d'individus. Fondées de proche en proche par des individus entraînés par les courants, ces populations s'étaient établies dans toutes les niches où régnaient des conditions favorables, à un niveau indéterminable de la zone inter-cotidale, mais probablement aussi limité que celui qu'occupent aujourd'hui chacune des diverses *J. m.* : il n'y a en effet aucune raison d'attribuer à la *J. m.* ancestrale des capacités d'adaptation écologique particulièrement larges, l'évolution biogéographique des espèces et leurs facultés éventuelles de différenciations subsécifiques étant au contraire généralement liées à un accroissement de leurs tolérances écologiques, facteur limitant de leur tendance à l'expansion, contrebalancée en outre par la sélection naturelle. Il est probable qu'entre la plupart de ces populations, des mélanges géniques se produisaient continuellement, par immigration et émigration d'individus, mais aussi que certaines d'entre elles, résultant d'une colonisation plus ou moins accidentelle d'un territoire éloigné, ou secondairement séparées, à la suite de modifications géographiques locales, à l'intérieur d'un domaine préalablement colonisé, se trouvaient à l'abri d'échanges autres qu'exceptionnels avec les populations sœurs les plus voisines, pouvant ainsi être considérées comme génétiquement isolées, tout au moins temporairement.

### 3. — SPÉCIATION DES *Jaera marina albifrons* ET *praehirsuta*.

Les différenciations spécifiques de la *J. m.* ancestrale peuvent s'interpréter par un petit nombre de modèles attribuant des poids différents à l'un ou l'autre des aspects, géographique et écologique, de la spéciation, encore que ces deux groupes de facteurs interviennent nécessairement, simultanément ou successivement, dans toute formation d'espèces nouvelles, sans qu'on ait pu jusqu'ici préciser leur rôle respectif.

Je définirai tout d'abord ces modèles théoriques, pour discuter ensuite de leur application aux premières spéciations des *Jaera marina*.

Les schémas qui suivent reposent sur un postulat fondamental commun, celui de la nécessité d'un isolement génique initial de certaines populations, condition formelle du succès d'une tentative de spéciation. Mais cet isolement génique peut s'être trouvé réalisé :

— soit pour des populations de *J. m.* suffisamment isolées par leur éloignement géographique, mesuré dans une direction parallèle aux lignes du rivage, des populations les plus voisines de cette espèce ;

— soit pour des populations ayant exceptionnellement subi une modification notable de leurs exigences écologiques et qui, établies à des niveaux inter-cotidaux défavorables aux immigrants issus des populations initiales, isolées de celles-ci micro-géographiquement (à notre échelle humaine) ou géographiquement, auraient évolué sous la protection efficace d'une barrière écologique : l'isolement sexuel des *J. m. albifrons* et *praehirsuta* actuelles apparaît de nos jours, par exemple, comme une sécurité superflue, les deux espèces, qu'on trouve pourtant à quelques dizaines de mètres l'une de l'autre, mais dans une direction perpendiculaire à la côte, demeurant, par leurs préférences écologiques bien distinctes, localisées dans des bandes non contiguës de la zone inter-cotidale.

*Spéciation « géographique »*. — La première des conceptions précédentes nous conduit à deux modèles peu différents l'un de l'autre, dont le premier correspond à une spéciation « géographique » au sens strict.

Supposons une population de la *J. m.* ancestrale, occupant son niveau écologique normal, mais dans un territoire suffisamment isolé géographiquement pour que la pression de mutation, le jeu des forces sélectives et la fixation au hasard dépassent, dans la population considé-

rée, l'effet homogénéisateur des mélanges géniques avec les immigrants éventuels provenant de populations sœurs. De telles conditions pouvaient se rencontrer soit dans les zones frontalières de l'aire d'extension de l'espèce, soit peut-être dans des régions rocheuses limitées de part et d'autre par de grandes étendues sableuses, soit encore sur des îles secondairement séparées du rivage, et assez éloignées de celui-ci.

Des nombreuses mutations fortuites qui se sont alors produites, la plupart se sont éteintes, après une durée plus ou moins éphémère, parce que défavorables à l'espèce. Mais d'autres mutations, additives dans leurs effets, et que l'on peut désigner, afin de ne pas préjuger de nos connaissances sur cette question, sous le terme général de mutations d'isolement sexuel, ont été favorisées par une sélection novatrice et se sont progressivement implantées dans le stock génique isolé.

Les expériences d'homogamie, qui se poursuivent actuellement dans plusieurs laboratoires, ont en effet montré, au cours de ces dernières années, que certains gènes, dont l'action phénotypique était connue depuis déjà longtemps, règlent en outre la répulsion ou l'attraction, d'ordre nécessairement biochimique, entre mâles et femelles d'une même espèce de *Drosophile*. Il est donc concevable que les phénomènes de spéciation puissent dépendre, dans une certaine mesure, de telles mutations biochimiques sexuelles et il n'est même pas impossible que l'apparition de différences morphologiques (y compris les différenciations sexuelles secondaires) apparaisse, dans certains cas, comme un épiphénomène, résultat d'un effet pléiotrope des mutations précédentes ou de l'action de gènes liés à celles-ci. Dans le cas des *J. m.* actuelles, par exemple, les larges possibilités d'hybridation expérimentale prouvent bien que, lorsqu'on supprime la possibilité d'un choix entre les partenaires d'espèces différentes, les caractères sexuels secondaires, pourtant de types très divers, ne suffisent pas à garantir l'intégrité spécifique qui se maintient au contraire, presque absolue, dans les populations naturelles sympatriques, en raison, très probablement, de l'intervention additionnelle d'un déterminisme biochimique d'isolement.

Quoi qu'il en soit, une partie tout au moins de ces mutations d'isolement sexuel ont progressivement déterminé, chez les mâles de la population considérée, soit l'apparition de variants sexuels sur les périopodes, soit une modification des différenciations sexuelles qui caractérisaient les mâles des populations sœurs. Les caractères biométriques des individus se sont également modifiés peu à peu, soit par une action pléiotrope des mutations sexuelles, soit en raison de la fixation dans le génome de mutations indépendantes ou liées aux précédentes. Enfin, par les mêmes mécanismes, des facteurs physiologiques fortuits, légèrement différents de ceux de l'espèce initiale, ont été simultanément sélectionnés.

Triés à chaque génération, préservés par une homogamie naissante, transmis héréditairement par les individus des deux sexes (les femelles, phénotypiquement indifférenciées, possédant la même constitution génotypique que les mutants mâles), ces caractères nouveaux favorables se sont peu à peu substitués aux anciens. Une nouvelle population génique homogène a finalement remplacé localement l'ancienne. Par épuisement, tout au moins momentanément, de potentialités évolutives favorables, la nouvelle espèce s'est stabilisée : les mutations fortuites qui continueront d'apparaître, ayant beaucoup plus de chances d'être défavorables que favorables, ne proposeront plus à l'espèce que des perspectives fugaces, généralement abortives et seront éliminées à mesure par la sélection conservatrice, protégeant l'œuvre antérieure de la sélection novatrice.

A la suite du rétablissement des liaisons géographiques, momentanément interrompues entre son centre de spéciation et les territoires voisins, la nouvelle forme a commencé de se répandre sur un domaine plus vaste, entrant en lutte avec les populations de l'ancienne et avec d'autres espèces d'Invertébrés côtiers. C'est au cours de cette compétition, donc postérieurement à la formation proprement dite, géographique, de l'espèce nouvelle, qu'interviennent les facteurs écologiques. Le succès des formes qui se sont maintenues jusqu'à nous, comme l'échec de nombreuses tentatives qui n'ont laissé aucune trace, dépendent en effet surtout, pour des formes biologiquement voisines comme le sont les *J. m.*, de la qualité des adaptations respectives des espèces concurrentes à des conditions écologiques définies. Les modifications physiologiques subies par l'espèce nouvelle lui ont permis, si nous supposons l'exemple favorable, de se maintenir, grâce à son isolement sexuel, en populations contiguës avec celles de l'espèce initiale et de se propager, constamment limitée par la concurrence vitale à un niveau d'adaptation préférentielle, en une bande discrète, parallèlement à la distribution de la forme ancestrale. La répartition verticale des *J. m.* a pu, à la suite de cette spéciation, soit demeurer sans changement, si les deux espèces se sont partagé le niveau occupé au préalable par la forme ancestrale, soit, plus probablement, s'étendre de façon plus ou moins notable, marquant un premier gain, qui, renouvelé par les spéciations successives, a permis aux *J. m.* actuelles de conquérir la totalité de la zone inter-cotidale. Au cours de cette phase d'expansion, de nouvelles mutations, adaptant l'espèce à des conditions locales, par exemple aux conditions thermiques, ont été peut-être incor-

porées au nouveau génotype spécifique, sans en modifier pour autant les facteurs morphologiques et écologiques différentiels.

*Spéciation « géographique-écologique »*. — Le schéma précédent ne met en cause, dans les phénomènes de spéciation proprement dits, que des mutations fortuites. Mais il n'est pas interdit de penser que, dans son aire d'isolement géographique, la forme en voie de spéciation n'a pas, en raison de l'absence d'un concurrent habituel, étendu plus ou moins largement le niveau inter-cotidal où se trouvaient confinées les populations de la forme ancestrale : cette colonisation de zones écologiques inhabituelles a pu entraîner, au cours de la spéciation, une sélection de gènes physiologiques adaptatifs qui, par la suite, sont intervenus dans la concurrence avec les populations ancestrales et dans la répartition des niveaux inter-cotidaux entre cette forme ancestrale et la nouvelle espèce de *J. m.*.

*Spéciation « écologique »*. — Il est possible enfin que les facteurs écologiques aient joué, dès le début de la spéciation, un rôle essentiel, en rendant infranchissable, à la suite d'un événement exceptionnel, une barrière micro-géographique ou en modifiant temporairement les conditions de milieu dans un domaine géographique défini.

La migration en profondeur des *J. m.* littorales, au cours d'un hiver particulièrement rigoureux, fait observé par FORSMAN, peut nous en fournir une première image. Il est probable que de nombreuses *J. m.* ont succombé au cours de cette migration et que d'autres, qui ont tant bien que mal survécu, ont regagné, après le retour des conditions normales, leur niveau habituel ; mais il semble possible que, dans un cas analogue, d'autres *Jaera* encore soient demeurées dans une zone relativement profonde, grâce à une adaptation rapide à de nouvelles conditions écologiques, et aient fondé, à un niveau exceptionnel, une nouvelle colonie, très suffisamment isolée pour subir une spéciation éventuelle, malgré la faible distance métrique qui la sépare de la zone d'adaptation initiale, pour peu que le phénomène dont elle tire origine soit rare. Cette spéciation, effectuée sous le couvert d'une barrière écologique, comporterait, outre les mutations d'isolement sexuel et les mutations biométriques mentionnées dans le schéma géographique, une sélection de gènes physiologiques adaptant étroitement la forme nouvelle aux conditions écologiques qui règnent dans le milieu où elle a pris naissance. Une fois

stabilisée par la sélection conservatrice, une espèce différenciée dans de telles conditions a pu se propager dans une aire considérable, le long de son niveau adaptatif, non contigu de celui de la forme initiale, sans entrer en compétition avec celle-ci, sauf dans des tentatives d'évasion éventuelles vers des zones adjacentes.

Un tel mode d'isolement écologique n'est pas nécessairement micro-géographique. On peut supposer par exemple que le retrait d'une glaciation ait, pour un temps, diminué très notablement la salinité des eaux marines dans une région assez vaste. La mort différentielle de la plupart des *J. m.* n'aurait laissé subsister dans ces territoires qu'un petit nombre de survivants qui se seraient adaptés de plus en plus étroitement à la vie dans un milieu saumâtre et auraient pu subir une spéciation dans des conditions écologiques rendant abortive toute tentative d'immigration de la part des populations établies dans les régions non touchées par le changement climatique. Après le retour des conditions normales, le territoire considéré sera de nouveau colonisé par les autres *J. m.*, mais la nouvelle espèce, dans le cas où son isolement écologique aurait suffisamment duré pour lui permettre d'achever son isolement sexuel, entrant en compétition avec la ou les formes anciennes, gardera son intégrité spécifique et se maintiendra dans la bande côtière euryhaline, saumâtre, aux conditions de laquelle elle est, par sa spéciation même, mieux adaptée que les autres.

On ne peut opter avec sécurité pour l'une plutôt que pour l'autre des solutions qui viennent d'être proposées au problème de la spéciation des *J. m.* Une étude très précise de la distribution biogéographique des *J. m. praehirsuta* et *albifrons*, comportant la délimitation exacte des territoires occupés par leurs populations respectives, dans des régions où les *forsmani*, de formation probablement récente, écologiquement intermédiaires entre les formes précédentes, sont absentes, fournirait seule, si elle mettait en évidence une discontinuité micro-géographique constante (dans le sens perpendiculaire à la côte) entre ces deux espèces, un argument très puissant en faveur de la spéciation « écologique » des *praehirsuta*, suivant le premier des modèles proposés de ce type de spéciation.

Dans l'hypothèse où la *J. m. albifrons* représenterait la forme ancestrale des *J. m.*, l'état anté-oligocène ou anté-miocène des *J. m.* se trouverait dès lors interprété.

Dans l'hypothèse où une forme ancestrale, distincte d'*albifrons* et de *praehirsuta*, se serait maintenue après la différenciation spécifique des *albifrons* et des *praehirsuta*, un schéma « géographique » ou plus probablement « géographique-écologique » donne une représentation plus satisfaisante de l'origine et de l'extension des *albifrons*, tout en laissant subsister la possibilité d'une spéciation « écologique » des *praehirsuta*.

#### 4. — SPÉCIATION DES AUTRES FORMES DE *Jaera marina*. SPÉCIATION PAR HYBRIDATION DES *syei*.

Les *J. m. albifrons* et *praehirsuta* qui, avant l'affaissement du seuil Wyville Thomson, avaient gagné une grande partie des côtes boréales de l'Atlantique, ne semblent pas avoir varié depuis le Miocène, puisque leurs populations respectives montrent aujourd'hui les mêmes caractères, qu'elles proviennent des rivages orientaux de l'Amérique du Nord ou des régions occidentales de l'Europe. Mais de nouvelles spéciations se sont produites postérieurement à cette période, qui ont achevé en certains points, comme en Bretagne, la conquête de la zone inter-cotidale.

Les premières de ces spéciations post-miocènes ont différencié sur les côtes américaines les *posthirsuta*, et les *ischiosetosa*, voisines des précédentes, sur les côtes européennes, nous donnant un premier exemple d'une origine géographique indiscutablement distincte chez les *J. m.* On peut chercher la souche parente de ces deux espèces parmi les *albifrons*, dont elles dériveraient par deux spéciations semblables à bien des égards, mais il est possible qu'elles résultent d'une ségrégation du stock ancestral, subsistant après la formation des *albifrons* et des *praehirsuta*<sup>1</sup>. Il paraît légitime de rechercher l'origine des *forsmani* chez les *praehirsuta*, en raison des ressemblances morphologiques et écologiques de ces espèces ; cependant l'hybridation expérimentale difficile entre les *praehirsuta* et les autres *J. m.*, facile entre les *forsmani* et les autres formes (à l'exception des *praehirsuta*) oppose à cette hypothèse une difficulté certaine. Enfin, à partir des *albifrons*, ou éventuellement par leur hybridation avec les *ischiosetosa*, se sont formés les *syei*, encore confinés, de nos jours, dans leur centre de spéciation<sup>2</sup>.

1. La comparaison biométrique des caractères du corps entre les *posthirsuta* et les *ischiosetosa* permettrait, si elle révélait leur identité, ou tout au moins leur grande ressemblance, de trancher avec une meilleure probabilité entre ces deux hypothèses, en faveur de l'origine directe des *posthirsuta* et des *ischiosetosa* à partir d'un stock ancestral différent d'*albifrons*.

2. Il convient également de rappeler l'intérêt tout particulier qu'offrirait l'étude des populations méditerranéennes de *J. m.* (voir p. 203) dont la formation demeure hypothétique et qui, isolées les unes des autres et des populations atlantiques, sont peut-être différenciées en espèces ou en sous-espèces encore inconnues.

Il serait vain de discuter longuement du mode de spéciation de chacune des espèces *posthirsuta*, *ischiosetosa* et *forsmani*. Il est possible que les *ischiosetosa*, persistance de la forme ancestrale, refoulées par les formes mieux adaptées, aient trouvé refuge en bordure du milieu marin, dans des zones saumâtres et peut-être parfois dulçaquicoles, apparaissant ainsi comme une espèce relique. Peut-être aussi ont-elles survécu, par une adaptation différentielle, à des conditions qui, dans un domaine géographique défini, ont éliminé les autres formes de *J. m.*, tant qu'elles se sont maintenues, suivant le deuxième modèle, donné plus haut, de spéciation « écologique ». Un schéma géographique ou géographique-écologique semble, en tout cas, parfaitement ajusté à la spéciation des *forsmani*.

Mais si les mécanismes qui ont été invoqués jusqu'ici peuvent s'appliquer à la formation des *seyi*, à partir des *albifrons*, la comparaison des *seyi* et de l'ensemble constitué par les *albifrons*, les *ischiosetosa* et leurs hybrides de première et seconde générations conduit à envisager l'hypothèse de leur origine hybride.

Je n'ignore pas, que dans le règne animal, la spéciation par hybridation est considérée comme un phénomène très exceptionnel et que les hybridations naturelles entre sous-espèces ou « espèces » aboutissent plutôt à l'abolition de discontinuités systématiques préexistantes qu'à l'établissement de discontinuités nouvelles. Cependant, PATTERSON (1942) croit à l'origine hybride de *Drosophila americana* et il est possible que la *Notonecta glauca hybrida*, dont l'origine hybride est certaine (entre *N. g. rufescens* et *N. obliqua meridionalis*) représente une espèce naissante (POISSON, 1933).

L'hypothèse de la spéciation des *seyi* par hybridation entre des *albifrons* et des *ischiosetosa* ne manque pas d'arguments. Nous avons montré, dans l'étude morphologique des formes actuelles de *J. m.*, les ressemblances frappantes des caractères sexuels secondaires chez les *albifrons* et les *seyi*, et insisté sur les différences constantes qui séparent ces formes. Nous savons aussi que, chez les hybrides entre *albifrons* et *ischiosetosa* [(I-A, A-I, A-(I-A) ou (A-I)], le lobe des carpopodites des sixième et septième périopodes est plus proche encore, dans sa forme, de celui des *seyi* que le lobe des *albifrons* et que cette ressemblance est accentuée par l'augmentation du nombre des soies en crochet, par rapport à celui qu'on observe chez les *albifrons*. Par ailleurs, les caractères biométriques des segments du corps sont, chez les hybrides I-A ou A-I, statistiquement

identiques à ceux des *ischioetosa*, et à ceux des *syei*. De même, la garniture de soies du pléotelson, des parties latérales des segments thoraciques et de la tête est très voisine chez les *ischioetosa*, les *syei*, les hybrides I-A ou A-I et nettement distincte de l'ornementation correspondante des *albifrons*. Enfin, rappelons que les *syei*, actuellement localisés à leur centre de spéciation baltique, dans une eau à faible salinité, se rapprochent, par leurs exigences écologiques, des *ischioetosa*, mais semblent s'étendre dans une bande inter-cotidale qui correspond, sur le reste des côtes européennes, aux deux bandes préférentielles des *albifrons* et des *ischioetosa*.

Il me paraît donc possible que la forme *syei* résulte d'une sélection ayant favorisé, dans une population d'effectif faible, au détriment des parents *albifrons* et *ischioetosa*, certains hybrides entre ces deux formes, et fixé dans le génotype commun à toutes les *syei* actuelles, une recombinaison du système génique *ischioetosa*, responsable du gradient d'allométrie du corps et du système génique *albifrons*, modifié par quelques gènes *ischioetosa*, responsable des caractères sexuels secondaires des périopodes postérieurs. Il est permis d'espérer que des expériences, réalisées sur le principe de la méthode dénométrique, permettront un jour de soumettre cette hypothèse à des essais de vérification expérimentale.

### C. — Conclusions.

Il serait vivement souhaitable que de nouvelles investigations, poursuivies sur le terrain et au laboratoire, viennent élargir les données aujourd'hui acquises sur les *J. m.* Divers ordres de recherche ont été suggérés au cours de ce mémoire : comparaison biométrique de nombreuses populations, géographiquement éloignées les unes des autres, de chacune des formes de *J. m.* ; étude biométrique des *J. m. posthirsuta* et sa comparaison avec celle des *ischioetosa* ; délimitation de l'aire d'extension des *forsmani* et détermination très précise, dans une aire géographique aussi vaste que possible, des territoires respectivement occupés par les *albifrons* et les *praehirsuta* ; prospection faunistique des îles, des côtes orientales d'Amérique du Nord, des régions méditerranéennes ; génétique évolutive comparée des polychromatismes spécifiques ; cytologie comparée des diverses formes ; recherches sur l'homogamie des espèces, la fréquence des hybrides naturels, la stabilisation éventuelle d'hybrides

entre *albifrons* et *ischiosetosa*. Bien d'autres possibilités expérimentales restent évidemment ouvertes, mais les résultats de recherches effectuées dans les directions qui viennent d'être rappelées, apportant des précisions sur des points seulement probables ou presque inconnus, permettraient sans doute de réduire le champ des hypothèses que j'ai du exprimer, donnant, par là-même, plus de poids à celles qui subsisteront, à moins qu'ils ne conduisent à modifier profondément les conceptions qui, dans l'état présent de nos connaissances, semblent les plus probables.

Les considérations générales suivantes me paraissent cependant offrir dès maintenant une sécurité suffisante.

La répartition des formes actuelles de *Jaera marina*, qui s'étagent aujourd'hui à des niveaux très étroits de la zone inter-cotidale et se retrouvent, dans leur succession régulière, en des points très nombreux d'un domaine géographique extrêmement vaste, résulte de contiguités secondaires d'espèces<sup>1</sup>, considérées deux à deux, dont chacune s'est différenciée, en un territoire particulier de cette aire d'extension, sous la protection d'un isolement spatial, géographique ou micro-géographique, efficace en soi, ou rendu efficace par l'intervention d'un isolement écologique. Cette répartition s'est établie et se maintient remarquablement constante en raison des préférences écologiques extrêmement strictes des différentes espèces, de l'existence, dans le milieu marin, de conditions écologiques homologues le long de bandes géographiques très étendues et de l'efficacité de la sélection naturelle qui, de nos jours, voue à l'échec toute évasion d'une espèce vers les bandes écologiques adjacentes à son niveau d'adaptation préférentielle.

Bien des exemples ont déjà été analysés, qui ont mis en évidence une contiguité secondaire de « sous-espèces » écologiquement différentes (MAYR, 1947). Mais aucun d'entre eux, à ma connaissance, ne montre ce phénomène poussé au point extrême que réalisent les *J. m.* : il n'existe aucune différence entre les répartitions géographiques — ce terme étant pris dans son acception courante — des *J. m. albifrons* et *praehirsuta* qu'on rencontre sur les côtes de l'Amérique du Nord, du Groenland, et, en Europe, de la Scandinavie jusqu'au sud de la France ; sur l'ensemble des côtes occidentales d'Europe, les *J. m. albifrons* et *ischiosetosa* se rencontrent en populations réellement contiguës ; à Roscoff, et proba-

1. Dans l'hypothèse d'une origine « écologique », microgéographique, des *J. m. praehirsuta* à partir des *albifrons*, les populations initiales de *praehirsuta* ne sont pas contiguës avec les populations ancestrales. En Bretagne, c'est entre les *praehirsuta* et les *forsmani* qu'existe une contiguité secondaire. La question de la contiguité réelle des *praehirsuta* et des *albifrons*, dans les régions où manquent les *forsmani*, demeure ouverte.

blement en bien d'autres points de nos côtes, quatre espèces de *J. m.* se disposent en quatre bandes contiguës, occupant, dans leur ensemble, la totalité de la zone inter-cotidale, pourtant relativement étroite. L'exemple des *J. m.* n'est d'ailleurs singulier que par les possibilités exceptionnelles d'expérimentation, partant d'analyse, qu'offre cette super-espèce. Les espèces de plusieurs genres d'Invertébrés — par exemple de Gastropodes — inter-cotidaux montrent, par leur étagement local et la persistance de celui-ci dans une aire de distribution vaste, une répartition qui rappelle celle des *J. m.* et participe probablement de l'interprétation proposée pour ces Isopodes.

L'inscription dans le génome des différentes espèces de *J. m.* de gènes physiologiques, sélectionnés au début de la phase d'expansion de chaque espèce, ou au cours même de certaines spéciations, qui adaptent chaque forme, dans le domaine géographique très vaste qu'elle a colonisé, à un niveau écologique étroit soulève une difficulté intéressante. N'existe-t-il pas de différences écologiques bien plus importantes entre les milieux où prospèrent les *J. m. albifrons* de Roscoff, de Suède ou du Groenland qu'entre les niveaux préférentiels qu'habitent respectivement, dans la région de Roscoff, les *J. m. ischiosetosa*, *albifrons*, *forsmani* et *praehirsuta* ?

Remarquons que cette objection pourrait s'étendre à une grande partie de la faune inter-cotidale, ainsi qu'aux algues, par exemple aux diverses Fucacées, qui définissent des niveaux repères très constants, le long du littoral européen, depuis la Scandinavie jusqu'au Portugal.

Les notions de seuil physiologique et de sensibilité différentielle des espèces à l'égard de l'un ou l'autre des facteurs écologiques fournissent une interprétation de cette apparente contradiction. On conçoit par exemple que les conditions d'euryhalinité qui règnent dans les niveaux inter-cotidaux supérieurs puissent jouer le rôle de facteur limitant pour la plupart des espèces de *J. m.* et n'être supportées que par les seules *ischiosetosa*, tandis que des différences dans la température moyenne des eaux, à l'intérieur d'une marge dont dépend la répartition géographique de l'ensemble des *J. m.*, n'exercent aucune action différentielle sur leurs diverses formes. De même l'importance relative des durées d'émergence et d'immersion, variable suivant les niveaux inter-cotidaux, peut permettre l'établissement d'une des *J. m.* à l'un de ces niveaux et interdire ce niveau aux autres formes de la même super-espèce. Dans

l'ensemble extrêmement complexe des conditions écologiques, ce sont ainsi tantôt l'un, tantôt l'autre des facteurs, considérés chacun dans sa variabilité, ou plutôt les divers états d'équilibre, difficiles à définir sous leurs états moyens et extrêmes, résultant de leur interaction, qui apparaissent comme des éléments décisifs du succès ou de l'extinction des espèces en un point donné, réglant par là leur répartition. La connaissance des mécanismes écologiques de spéciation progressera parallèlement aux études analytiques, puis synthétiques, des facteurs de micro-écologie, qui permettront de définir, dans chaque cas particulier, l'action favorable ou limitante des divers milieux sur des génotypes voisins et remplaceront par des faits scientifiques les observations écologiques significatives, mais non élucidées, qui nous sont directement accessibles. Mais, de toutes manières, la répartition des diverses *J. m.*, comme celle des divers *Fucus*, est un fait et montre que les différences écologiques existant entre des niveaux inter-cotidaux homologues, en des points géographiquement éloignés, ne comportent pas de facteur limitant, alors que, localement, une variation verticale de faible amplitude prend une importance déterminante.

Indépendamment de son déterminisme précis, que nous ne faisons qu'entrevoir, la distribution singulière des *J. m.* et de nombreux êtres inter-cotidaux dépend de leur double apparentement biologique. En effet, par leur localisation à divers niveaux inter-cotidaux, émergés plus ou moins fréquemment et pour des temps, variables suivant les marées, mais caractéristiques, par leur moyenne et leurs extrêmes, de chacun d'eux, les différentes *J. m.* participent toutes, à des degrés divers, de la vie dans les zones terrestres, évidemment sub-continetales : par rapport à celles-ci, la mer figure l'élément variable, cause déterminante, par l'amplitude et la périodicité de ses mouvements verticaux continuels, de variations et de discontinuités écologiques efficaces. Mais, par l'extension géographique considérable de la plupart de leurs espèces, les *J. m.* apparaissent sous leurs traits fondamentaux d'animaux marins, habitants d'un milieu continu, où des conditions écologiques identiques ou très voisines se trouvent reproduites sur des étendues immenses. La distribution des *J. m.* résulte de cette dualité, dans son rôle écologique, du milieu marin, aux niveaux frontières que se partagent chaque jour la terre et la mer.

L'exemple des *J. m.* ne constitue donc qu'un cas limite de spéciation marine et nous avons vu que leurs différenciations successives ont toutes

nécessité la mise en jeu de phénomènes continentaux. Mais les mécanismes de spéciation des *J. m.*, sous leur triple aspect « géographique », « géographique-écologique », « écologique », — ceux-là même qu'ont établis les recherches sur les formes terrestres et d'eau douce — ont une valeur générale, et s'appliquent à l'origine des espèces dans l'ensemble du milieu marin, où se sont produites les spéciations originelles et la différenciation de tous les embranchements. Il est évident que la notion d'isolement géographique, encore qu'elle perde de sa signification immédiate du fait de la continuité des mers et des océans du globe, garde une valeur indiscutable pour de nombreuses formes marines : indépendamment de son importance, qu'illustre l'exemple des *J. m.*, pour toutes les espèces intercotidales, elle s'applique à la plupart des formes liées au plateau continental, et sans doute même aux masses océaniques, à l'intérieur desquelles des courants établissent des barrières parfois infranchissables (voir la distribution des espèces du Mysidacé *Lophogaster* (FAGE, 1942)). Mais, le plus souvent relatif, un isolement géographique ne peut devenir efficace que par sa combinaison avec un isolement écologique : des zones de température, de salinité, par exemple, témoignent, dans la masse continue des mers, d'une hétérogénéité écologique, évidemment spatiale, dans laquelle on peut voir, du moins pour certaines espèces, un principe de l'isolement génique préalable à toute spéciation.

### RÉSUMÉ

Les *Jaera marina*, Isopodes Asellotes marins, dont les innombrables populations, toutes établies dans la zone inter-cotidale, se rencontrent surtout le long des côtes occidentales d'Europe (de la Scandinavie jusqu'au sud de la France), sur les côtes d'Angleterre et du Groenland et sur les rivages atlantiques de l'Amérique du Nord, ont été longtemps considérées comme formant une espèce monotypique. Leur complexité ne commença d'être révélée qu'en 1944, par B. FORSMAN. Aujourd'hui, six formes en sont connues, qui avaient été classées jusqu'ici comme races ou sous-espèces, mais que le présent travail conduit à considérer comme autant d'espèces, encore qu'elles se placent à la limite de l'échelon spécifique. Les *J. m.*, dans leur ensemble, apparaissent dès lors comme une super-espèce, mais suffisamment voisine du niveau d'espèce

polytypique pour qu'il demeure légitime de parler de leur polytypisme. Très communes dans un vaste domaine géographique, où la plupart de leurs espèces sont accessibles à toute marée, les *J. m.*, par la facilité de leur élevage, par leur polytypisme remarquable, par le riche polychromatisme de presque toutes leurs populations, par leurs larges possibilités d'hybridation inter-spécifique expérimentale, fournissent un matériel exceptionnellement favorable pour des recherches de systématique moderne ou évolutive.

Dans la première partie de ce mémoire, l'état actuel des *J. m.* a été étudié sous ses aspects morphologiques et écologiques, d'un point de vue purement statique, indépendamment de tout essai d'interprétation de sa complexité présente.

Les caractères morphologiques que Sars et de nombreux auteurs avaient attribués autrefois à l'« espèce » *Jaera marina* sont ceux-là mêmes que présentent en commun toutes les formes qui en ont été récemment définies et fournissent ainsi la diagnose de la super-espèce qu'elles constituent. C'est en particulier l'identité des caractères sexuels primaires et notamment du préopercule, chez plusieurs catégories de mâles différant entre elles par ailleurs, qui a permis de considérer les formes taxinomiques correspondantes comme des subdivisions d'une unité *Jaera marina*, homologue des autres unités, monotypiques et sûrement spécifiques, reconnues à l'intérieur du genre *Jaera*.

J'ai abordé ensuite l'étude différentielle des six espèces de *J. m.* décrites jusqu'ici : *albifrons*, *syei*, *ischiosetosa*, *posthirsuta*, *praehirsuta* et *forsmani*, qui se définissent qualitativement par autant de manifestations distinctes des différenciations sexuelles secondaires portées par certains péréiopodes des mâles, mais dont les femelles sont phénotypiquement si semblables que leur détermination sûre s'avère impossible. Étant donné que je n'ai pu me procurer la forme américaine *posthirsuta*, décrite assez sommairement par FORSMAN, l'analyse détaillée des particularités spécifiques a malheureusement dû être limitée aux quatre espèces roscovites : *albifrons*, *ischiosetosa*, *praehirsuta*, *forsmani*, et aux *syei*, provenant de Kiel.

Les différenciations sexuelles secondaires des péréiopodes, propres à chaque forme, qui constituent les plus marquants des caractères morphologiques distinctifs, ont été décrites qualitativement, de façon aussi

précise que possible, afin de donner le maximum de rigueur aux comparaisons entre formes voisines ou entre les formes naturelles et leurs hybrides. En dehors même d'une variabilité individuelle notable, il convenait en effet de tenir compte de la période d'apparition des variants sexuels au cours de l'ontogenèse, de leurs diverses manifestations aux différentes étapes du développement — les comparaisons entre étapes ou stades homologues ayant seules une signification — et du fait que les *Jaera* étant des Crustacés à croissance « illimitée », la morphologie d'un individu se modifie graduellement jusqu'à sa mort, au cours de ses mues successives.

La série des stades que comporte le développement post-embryonnaire, à partir du moment où les jeunes *J. m.* quittent le marsupium maternel pour mener leur vie libre, a été définie complètement chez les *albifrons*, cette description servant de référence pour les comparaisons avec les autres espèces. Il est intéressant de noter que ce développement peut se poursuivre, pour les divers individus, futurs mâles, d'une même portée, suivant l'une ou l'autre des trois modalités suivantes, dont les deux premières seules sont cependant fréquentes :

a) Stade I → stade II → avant-prémâle de stade III → prémâle de stade IV → mâle de stade V...

b) Stade I → stade II → stade III de sexe indéterminable → avant-prémâle de stade IV → prémâle de stade V → mâle de stade VI...

c) Stade I → stade II → stade III de sexe indéterminable → stade IV présentant un élargissement de la partie postérieure du corps, mais non avant-prémâle → avant-prémâle de stade V → prémâle de stade VI → mâle de stade VII...

L'étape juvénile comprend ainsi trois, quatre ou exceptionnellement cinq stades ; l'étape prépubérale ne comporte jamais qu'un seul stade ; l'étape postpubérale, qui commence au stade V, ou au stade VI, ou même au stade VII, groupe un nombre indéterminé de stades mâles.

Les caractères sexuels secondaires apparaissent en général chez les prémâles, mais leur différenciation débute parfois précocement chez les avant-prémâles de stade IV.

Pour chaque espèce, une étude biométrique de la croissance relative des péréiopodes et de certaines grandeurs du corps — rendant possible des comparaisons objectives, pour chacune des dimensions homologues, entre les coefficients d'allométrie spécifiques, calculés avec une précision

connue — a permis de définir quantitativement les caractères descriptibles et de chiffrer le gradient d'allométrie du corps, dont la connaissance qualitative était trop imprécise pour offrir une valeur réelle. Ces allométries de croissance ont été déterminées pour la totalité du développement post-embryonnaire des *albifrons*. L'analyse, au cours de l'étape juvénile, a nécessité un soin particulier et a porté sur des séries d'animaux de stade connu : j'ai montré que la seule représentation statistiquement valable de la croissance de certaines grandeurs postérieures du corps, rapportées à une grandeur de référence antérieure, comportait plusieurs droites, séparées les unes des autres par des discontinuités progressivement décroissantes, alors que l'application inconsidérée de la méthode des moindres carrés à l'ensemble des mêmes mesures aurait conduit à leur ajuster une droite unique, de pente évidemment beaucoup plus élevée que celles de la série des droites d'allométrie réelles ; cette droite représentative unique, dont la pente correspond à la moyenne des pentes des courbes individuelles de croissance, simule une droite d'allométrie et peut être appelée droite d'allométrie fictive. Pour les stades prémâles et pour les stades mâles, la meilleure courbe représentative est toujours une droite d'allométrie réelle. Il résulte de cette étude assez poussée des allométries de croissance, dans l'espèce *albifrons*, que les comparaisons biométriques entre espèces peuvent, dans le cadre d'un travail réalisable, être limitées aux données relatives aux mâles et aux prémâles.

Pour chaque espèce ont été calculés le gradient d'allométrie du corps en fonction de la taille, les coefficients d'allométrie de la longueur du carpopodite du deuxième périopode rapportée à cette taille, et les caractéristiques biométriques des carpopodites des sixième et septième périopodes étudiés en fonction de la longueur du carpopodite du deuxième périopode. Toutes les mesures, afin de supprimer une action éventuelle du milieu et d'autoriser les comparaisons entre les formes parentes et leurs hybrides expérimentaux, ont été faites sur des individus d'élevage, issus, pour chaque espèce, de géniteurs assez nombreux, prélevés dans une population naturelle déterminée et cultivés, au Laboratoire, dans des conditions standard.

Enfin, la confrontation des observations écologiques effectuées par FORSMAN sur les *J. m.* des côtes suédoises et de celles que j'ai faites sur les *J. m.* des côtes bretonnes m'a permis de mettre en évidence, pour

chaque espèce, des préférences écologiques propres, fort proches d'exigences vitales. Dans la région de Roscoff, les formes *ischiosetosa*, *albifrons*, *forsmani* et *praehirsuta* se partagent, toujours dans le même ordre (en allant des niveaux supérieurs vers les niveaux inférieurs) la totalité de la zone inter-cotidale. Un étagement semblable, tout au moins pour les trois espèces *ischiosetosa*, *albifrons* et *praehirsuta*, se retrouve régulièrement, en des points géographiquement très éloignés.

On peut concilier les ressemblances frappantes de toutes les *J. m.* (ressemblances manifestées tout particulièrement par l'identité morphologique de leurs préopercules) et leurs dissemblances morphologiques (portant surtout sur les différenciations sexuelles des périopodes mâles), biométriques (établies par la comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues, par la méthode de REEVE) et écologiques, en proposant au problème taxinomique des *J. m.* l'une ou l'autre des solutions suivantes, qui expriment toutes deux que les différentes *J. m.* sont très proches les unes des autres, alors qu'elles sont toutes bien séparées de l'une quelconque des autres espèces de *Jaera* : *Jaera marina* est-elle une super-espèce, dont les espèces constituantes sont les formes qui ont été définies ? ou une espèce polytypique comprenant les six sous-espèces ou formes qui ont été décrites ? Le choix entre ces deux possibilités demeure interdit, en toute rigueur, en fonction des seuls faits établis par les méthodes classiques de la systématique traditionnelle, mais sera autorisé, en faveur de la première, que nous avons adoptée par anticipation dès le début de cet exposé, par d'autres résultats, relatés dans la seconde partie de ce mémoire.

Celle-ci est en partie consacrée à la comparaison des polychromatismes spécifiques et à l'étude de l'hybridation inter-spécifique des *J. m.* Elle complète, en ce sens, nos connaissances sur l'état actuel des *J. m.*, mais elle permet surtout, par des inférences immédiates, de reconstituer, parallèlement au plan historique, les deux phases d'évolution (état initial monotypique ; mécanismes internes et externes du passage de cet état ancestral à l'état actuel) antérieures à celle que nous révèle le monde vivant, méritant ainsi d'être considérée comme un essai de systématique évolutive.

Le polychromatisme presque déconcertant des *J. m.* peut être classé en polychromatisme structural (lui-même subdivisé en principal, secondaire ou additionnel et résiduel), en polychromatisme de nature des

pigments et en polychromatisme d'intensité de la pigmentation. Sous ses multiples aspects, il obéit à un déterminisme génétique : les relations de dominance ou de récessivité ont été définies pour dix-huit gènes, tous autosomiques, par rapport à un phénotype fondamental, homologue du type sauvage de la génétique classique. Onze des gènes mis en évidence sont portés par une même paire de chromosomes ; deux autres sont sûrement indépendants des précédents ; la position des cinq derniers n'a pu être précisée.

Certains aspects du polychromatisme sont communs à toutes les espèces de *J. m.* ; presque tous se retrouvent chez plusieurs d'entre elles tout au moins, alors qu'ils n'ont jamais été observés dans aucune des autres espèces du genre *Jaera*. Les quelques particularités du polychromatisme qu'offrent certaines espèces de *J. m.*, ou qui sont particulièrement fréquentes dans l'une ou l'autre d'entre elles, apparaissent comme des modifications peu importantes, probablement secondaires, d'un système génique fondamental. Il semble enfin hautement probable que les phénotypes identiques dépendent, dans les différentes espèces, de gènes réellement homologues.

Par application de la loi des variations homologues de VAVILOV, on peut inférer de ces comparaisons des polychromatismes spécifiques la grande parenté de toutes les formes de *J. m.*, et les opposer aux autres ensembles systématiques reconnus à l'intérieur du genre *Jaera*. La concordance entre les déductions micro-phylogéniques, *indépendamment* acquises par les recherches de morphologie comparée et de génétique comparée du polychromatisme, démontre l'existence, à une période indéterminée du temps évolutif, d'une *Jaera marina* ancestrale (et non pas seulement d'une *Jaera* ancestrale), état initial, quant au problème de micro-évolution envisagé, commun à toutes les *J. m.* actuelles.

Il est en général très facile d'obtenir au Laboratoire, en supprimant la possibilité d'un choix des partenaires, des hybrides entre les différentes espèces de *J. m.* : seuls, les croisements où intervenaient des *praehirsuta* n'ont réussi que dans un pourcentage assez faible des essais effectués. Les hybrides de première génération suivants ont été décrits (ils seront désignés ci-dessous par les initiales majuscules de leurs formes parentes, la première lettre correspondant à l'espèce maternelle, et la lettre P étant employée comme symbole des *praehirsuta*) : I-A et A-I, F-A et A-F, F-I et I-F, A-S et S-A, I-S, F-S, A-P, I-P, F-P, ainsi que

les hybrides nés de croisements en retour entre des femelles *albiïrons* et *ischiosetosa* et des mâles I-A. Tous les mâles hybrides de première génération montrent sur leurs péréiopodes des caractères sexuels secondaires intermédiaires entre ceux des mâles des espèces parentes. Les hybrides réciproques sont semblables entre eux. Les hybrides de première génération sont féconds entre eux et avec leurs espèces parentes, mais on n'observe pas, dans les croisements en retour, de ségrégation simple des caractères parentaux.

Seuls, les hybrides A-I, I-A, F-A, F-I ont été obtenus en nombre suffisant pour permettre une étude biométrique analogue à celles qui ont été faites pour chacune des espèces naturelles. Il résulte de l'identité statistique des caractères biométriques chez les hybrides réciproques I-A et A-I, de la comparaison des caractères biométriques homologues des hybrides I-A, A-I, F-A, F-I et des espèces parentes respectives, de l'absence de ségrégation simple dans les croisements en retour que les différenciations sexuelles des péréiopodes, de même que le gradient d'allométrie du corps dépendent, pour chaque espèce, d'un système génique multifactoriel propre. Ces systèmes géniques spécifiques sont autosomiques, mais leur activité ne se manifeste phénotypiquement que chez les mâles. En règle générale, un système génique spécifique, responsable d'un taux d'allométrie plus majorant (ou moins minorant) domine toujours plus ou moins complètement un système génique responsable d'un taux d'allométrie moins majorant (ou plus minorant), ou est plus ou moins totalement épistatique par rapport à ce dernier.

On peut inférer de cette comparaison génétique des *J. m.* actuelles que les différences qui séparent chacune d'elles de la forme ancestrale commune sont également d'ordre génétique et résultent de séries additives de mutations qui ont modifié, dans diverses directions, l'espèce initiale monotypique.

Les hybrides naturels sont très rares, tout au moins sur les côtes de Bretagne, dans les régions marginales de zones d'adaptation préférentielle spécifiques, où deux espèces de *J. m.* sont réellement sympatriques. Ce fait nous montre que les diverses *J. m.*, dans les conditions naturelles, se comportent comme des espèces, bien que la discontinuité qui les sépare ne soit pas absolument parfaite.

La micro-évolution des *J. m.* apparaissant comme un fait indiscutable, la nature mutationnelle des mécanismes internes ayant déterminé

le passage de l'état monotypique initial à l'état actuel polytypique étant précisée, je me suis proposé, en coordonnant l'ensemble de nos connaissances présentes sur les *J. m.*, de rechercher les mécanismes ou facteurs externes de leur évolution, de retracer, en fonction des milieux où elle s'est poursuivie, leur histoire évolutive. L'originalité essentielle de l'exemple qu'elles nous offrent réside dans leur répartition très singulière : d'une part, chacune des espèces de *J. m.* est limitée à un niveau très étroit de la zone intercotidale, alors que la plupart d'entre elles ont gagné un domaine géographique immense ; d'autre part, il n'est pas de région où deux espèces au moins ne soient présentes, à des niveaux contigus ou tout au moins très voisins.

Après avoir soutenu l'hypothèse de l'origine unique de chacune des espèces de *J. m.*, j'ai déduit de leur répartition biogéographique, dans la mesure où celle-ci peut être considérée comme actuellement connue, la chronologie relative de leurs spéciations, dont les plus anciennes seraient antérieures à l'Oligocène ou au Miocène et la plus récente post-würmienne. J'ai montré ensuite que l'un ou l'autre de trois modèles, attribuant chacun une importance différente aux facteurs géographiques et aux facteurs écologiques : « géographique », « géographique-écologique », « écologique » était susceptible de fournir une image de ces spéciations, en rendant possible, pour un temps, un isolement génique efficace d'une population ou d'un petit groupe de populations et je me suis efforcé d'interpréter la naissance de préférences écologiques apparemment voisines et pourtant bien distinctes. Pour les *syei*, j'ai enfin émis l'hypothèse de leur origine par hybridation entre des *albifrons* et des *ischiosetosa*.

De l'ensemble des arguments discutés dans le dernier chapitre ressortent les conclusions générales suivantes :

La répartition des formes actuelles de *J. m.*, qui s'étagent aujourd'hui à des niveaux très étroits de la zone inter-cotidale et se retrouvent, dans leur succession régulière, en des points très nombreux d'un domaine géographique extrêmement vaste, résulte de contiguités secondaires d'espèces, considérées deux à deux, dont chacune s'est différenciée, en un territoire particulier de cette aire d'expansion, sous la protection d'un isolement spatial, géographique ou micro-géographique, efficace en soi, ou rendu efficace par l'intervention d'un isolement écologique. Cette répartition s'est établie et se maintient remarquablement constante en raison :

- 1<sup>o</sup>) des préférences écologiques extrêmement strictes des différentes

espèces, déterminées par des gènes physiologiques spécifiques, sélectionnés au début de la phase d'expansion des espèces nouvelles, ou au cours même de leur spéciation ;

2°) du double rôle écologique, aux niveaux inter-cotidaux, du milieu marin, élément de discontinuité écologique par ses mouvements verticaux et de continuité par le maintien de conditions écologiques homologues le long de bandes géographiques très étendues ;

3°) de l'efficacité de la sélection naturelle qui, de nos jours, voue à l'échec toute évasion d'une espèce vers les bandes écologiques adjacentes à son niveau d'adaptation préférentielle.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1949. ANDERSON (E.). — Introgressive hybridization (John Wiley & Sons, N. Y.).
1934. ARCANGELI (A.). — Il genere *Jaera* LEACH nel Mediterraneo e la covivenza occasionale di *Jaerea Hopeana* COSTA con *Sphaeroma serratum* (Fabr.) (Boll. Mus. Zool. Torino, 44, ser. III, pp. 273-292).
1866. BATE (Sp.). — Lords Naturalist in British Columbia, 2, p. 282.
1868. —, WESTWOOD. — A history of the British sessile-eyed Crustacea. Vol. 2, pp. 317-322.
1951. BIRSTEIN (J. A.). — Asellote (*Faune de l'U.R.S.S.*, tome VII, fasc. 5).
1947. BOCQUET (C.). — Étude d'une mutation chez *Jaera marina* (Fabr.) (Isopode Asellote) (*C. R. Acad. Sc.*, 225, pp. 897-899).
1949. — La mutation *rubra* de *Jaera marina* (Fabr.) (Isopode Asellote) (*C. R. Acad. Sc.*, 228, pp. 1521-1523).
1950. — Le problème taxonomique des *Jaera marina* (Fabr.) (*J. albifrons* Leach) (*C. R. Acad. Sc.*, 230, pp. 132-134).
1951. — Recherches sur *Tisbe* (= *Idyaea*) *reticulata* n. sp. (*Arch. Zool. Exp.*, 87, pp. 335-416).
1951. BOCQUET (C.), LEVI (C.), TEISSIER (G.). — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.) (*Arch. Zool. Exp.*, 87, pp. 245-298).
1886. BOVALLIUS (C.). — Notes on the family *Asellidae*. *Bihang Till K. Svenska vet.-Akad. Handlingar* Stockholm, 11, n° 15, pp. 40-49.
1936. CUENOT (L.). — L'espèce (Paris, Doin édit.).
1951. — L'évolution biologique (Masson édit.).
1916. — DAHL (F.). *Die Asseln oder Isopoden Deutschlands*. Jena.
1859. DARWIN (C.). — On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life (John Murray. London).
1925. DERUGIN (K. M.). — Reliktvoev ozero Mogilnoe (*Tr. Peterg. Est. naoutchn. Inst.*, n° 2) (Cité dans VALKANOV).
1823. DESMAREST (A. G.). — Malacostracés (*Dict. Sc. Nat.*, pp. 380-381).
1825. — Considérations générales sur la classe des Crustacés (Paris, p. 316).

1951. DOBZHANSKY (T.). — Genetics and the origin of species (Columbia Univ. Pr., 3d Edition).
1780. FABRICIUS (O.). — Fauna Groenlandica (Hafniae et Lipsiae, p. 252).
1938. FAGE (L.). — Leçon d'ouverture du cours de Zoologie faite au Muséum National d'Histoire Naturelle, le 25 février 1938 (*Bull. Muséum*, 2<sup>e</sup> s., 10, n° 2, 139-158).
1942. — Mysidacea Lophogastrida. II. (Dana-report, n° 23, pp. 1-67).
1882. FAXON (W.). — Selections from embryological monographs. N° 1 Crustacea (*Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 9, n° 1).
1946. FISHER (R. A.). — Statistical Methods for research workers (Oliver and Boyd).
1948. FISHER (R. A.), YATES (F.). — Statistical tables for Biological, agricultural and medical research (Oliver and Boyd).
1940. FORD (E. B.). — Polymorphism and taxonomy (dans *The new systematics*, pp. 493-513).
1945. — Polymorphism (*Biol. Rev.*, 20, pp. 73-88).
1944. FORSMAN (B.). — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwedischen West Küste (*Ark. f. Zool.*, 35 A, n° 11, pp. 1-33).
1949. — Weitere Studien über die Rassen von *Jaera albifrons* Leach (*Zool. Bid. f. Uppsala*, 27, pp. 451-463).
1951. GORDON (M.), ROSEN (D. E.). — Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of Xiphophorin fishes (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 95, art. 7, 411-464).
1930. GUYENOT (E.). — La variation et l'évolution (Doin édit., 2 vol.).
1942. — L'hérédité (Doin édit., Paris, 3<sup>e</sup> édition).
1909. HANSEN (H. J.). — Revideret Fortegnelse over Danmarks marine Arter of Isopoda, Tanaidacea, Cumacea, Mysidacea og Euphausiacea (*Vig. Meddelelser Naturh. For. Kjobenhavn*, pp. 208-211).
1916. — The order Isopoda (Danish Ingolf Exp. : Crustacea Malacostraca, 3, pp. 12-13).
1936. HARLAND (S. C.). — The genetical conception of the species (*Biol. Rev.*, 11, pp. 83-112).
1889. HOECK (P. P. C.). — Nieuwe Lijst van Tot de Fauna van Nederland behorende schaaldieren, Crustacea Neerlandica (*I. Tijds. Ned. Dierk. Ver.* (2), 2, pp. 170-234).
1950. HOLTHUIS (L. B.). — Isopodes et Tanaidacés marins de la Belgique ; remarques sur quelques espèces de la zone méridionale de la Mer du Nord (*Bull. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 26, n° 53).
1934. HUBBS (C. L.). — Racial and individual variation in animals, specially fishes (*Amer. Nat.*, 68, pp. 115-128).
1941. HULT (J.). — On the soft bottom isopods of the Skager Rak (*Zool. Bid. f. Uppsala*, 21, pp. 1-234).
1932. HUXLEY (J.). — Problems of relative growth (Methuen and Co, London).
1939. — Ecology and taxonomic differentiation (*J. of Ecology*, 27, n° 2, pp. 408-420).
1942. — Évolution. The modern synthesis (G. Allen and Unwin. London).
1936. HUXLEY (J.), TEISSIER (G.). — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative (*C. R. Soc. Biol.*, 121, pp. 934-936).
1940. HUXLEY (J.), éditeur. — The new systematics (Oxford University Press).

1950. KERMAK (K. A.), HALDANE (J. B. S.). — Organic correlation and allometry (*Biometrika*, **37**, pp. 30-41).
1938. KESSELYÁK (A.). — Die Arten der Gattung *Jaera* Leach (Isopoda, Asellota) (*Zool. Jahrb. Abt. f. syst., Öko. u. Geog. d. Tiere*, **71**, pp. 219-252).
1829. LATREILLE. — Dans « *Le Règne animal* » de G. CUVIER, **4**, p. 141.
1949. LATTIN (G. DE). — Ein Farbgen als relativer Geschlechtsrealisator bei *Porcellio scaber* (Isopoda) (*Naturwiss.*, **36**, Heft 3, 89-91).
- 1813-1814. LEACH (W. E.). — Crustaceology (Edinburgh Encyclopedia, **7**, p. 434).
1815. — A tabular review of the external characters of four classes of animals... (*Trans. Linn. Soc. London*, **11**, p. 373).
1945. LE GROS CLARK (W. E.), MEDAWAR (P. B.), éditeurs. — Essays on growth and form presented to d'Arcy Wentworth Thompson (Oxford. Clarendon Press).
1852. LILLJEBORG (W.). — Hafs-Crustaceer vid Kullaberg (*Öfversigt of Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl.*, **9**, p. 11).
1761. LINNÉ (C.). — Fauna suecica (Editio altera auctior, Stöckholm, p. 2057).
- 1766-1768. — Systema naturae (Editio duodecima, Holmiae, I, pp. 1060-1061).
1940. LUMER (H.). — Evolutionary allometry in the skeleton of domesticated dog. (*Amer. Nat.*, **74**, pp. 439-467).
1895. MAC MURRICH. — Embryology of the Isopod Crustacea (*J. Morph.*, **11**, pp. 63-146).<sup>4</sup>
1941. MATHER (K.). — Variation and selection of polygenic character (*J. Genet.*, **41**, pp. 159-193).
1942. — The balance of polygenic combinations (*J. Genet.*, **43**, pp. 309-336).
1943. — Polygenic inheritance and natural selection (*Biol. Rev.*, **18**, pp. 32-64).
1927. MAURY (A.). — Une nouvelle station dulçaquicole de *Jaera marina* (Fabricius) (Crustacé, Isopode). (*Bulletin Soc. Linn. Normandie, sér. 7*, **8**, p. 144).
1927. — Une nouvelle station dulçaquicole de *Jaera marina* (Fabricius) (Crustacé, Isopode). (*Ibid.*, sér. 7, **9**, pp. 103-105).
1928. — Tanaidacés et Isopodes des Côtes normandes (excl. Epicarides) (Crustacés marins d'eaux saumâtres et d'eaux douces) (*Ibid.*, sér. 8, **1**, p. 158).
1942. MAYR (E.). — Systematics and the origin of species (Columbia University Press).
1947. — Ecological factors in speciation (*Evolution*, **1**, pp. 263-288).
1877. MEINERT (Fr.). — Crust. Isopod. Amphipod. Decapod. (*Dan. Nat. Tidsskr. ser. 3*, **11**, p. 80).
1948. MENZIES (R. J.), WAIDZUNAS (R. J.). — Postembryonic growth changes in the Isopod *Pentidotea resicata* (STIMPSON) with remarks on their taxonomic significance (*Biol. Bull.*, **95**, pp. 107-113).
1838. MILNE-EDWARDS (H.). — Dans l' « Histoire naturelle des animaux sans vertèbres » de LAMARCK (**5**, pp. 266-267).
1840. — Histoire naturelle des Crustacés (**3**, pp. 147-150).
1873. MÖBIUS (K.). — On the invertebrate animals of the Baltic (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, **12**, p. 85).
1873. — Die wirbellosen Thiere der Ostsee. Jahresbericht der Commission zur Wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel (Jahrg., **1**, p. 122).

1923. MONOD (Th.). — Prodrome d'une faune des Tanaidacea et des Isopodes (excl. Epicaridea) des côtes de France (excl. Méditerranée) (*Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Inférieure*, **37**, pp. 19-124).
1925. — Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale (*Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, **5**, pp. 238-241).  
MONTAGU. — Manuscrit du British Museum.
1937. NEEDHAM (A. E.). — On relative growth in *Asellus aquaticus* (*Proc. Zool. Soc. London*, ser. A, **107**, Part 3, pp. 289-313).
1943. — On relative growth in *Asellus aquaticus*, II (*Proc. Zool. Soc. London*, ser. A, **113**, pp. 44-75).
1930. NIERSTRASZ (H. F.), SCHUURMANS, STEKHOVEN Jr (J. H.). — (Tierwelt der Nord- und Ostsee, Isopoda genuina, X<sup>e</sup>, pp. 116-117).
1907. NORMAN (A. M.). — Crustacea of the Channel Islands (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, **20**, p. 363).
1942. PATERSON (J. T.). — *Drosophila* and speciation (*Science*, **95**, pp. 153-159).
1928. PEREZ (C.). — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyours (*C. R. Acad. Sc.*, **186**, pp. 461-463).
1931. Plymouth Marine Fauna (Mar. Biol. Ass. Un. Kingdom, 2d Edition, p. 186).
1933. POISSON (R.). — Les espèces françaises du genre *Notonecta* et leurs principales formes affines paléarctiques (*Ann. Soc. ent. France*, **102**, pp. 317-358).
1951. POTIER (L.). — Croissance relative et profils de croissance des périopodes du Crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabr.) (*C. R. Acad. Sc.*, **232**, pp. 2041-2043).
1920. RACOVITZA (E. G.). — Notes sur les Isopodes. 6 *Asellus coxalis* Say-7. Les pléopodes I et II des Asellides ; morphologie et développement (*Arch. Zool. Exp.*, **58**, Notes et revues, n° 4, pp. 79-115).
1940. REEVE (E.). — Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics (*Proc. Zool. Soc. London*, ser. A, **110**, pp. 47-80).
1941. — A statistical analysis of taxonomic differences within the Genus *Tamandua* GRAY (Xenarthra) (*Proc. Zool. Soc. London*, ser. A, **111**, pp. 279-302).
1928. REMY (P.). — Crustacés, dans : Matériaux zoologiques récoltés par le « Pourquoi-Pas ? » dans les mers arctiques en 1926 (*Ann. Sc. Nat.* (10), **11**, pp. 230-233).
1947. RENSCH (B.). — Neuere Probleme der Abstammungslehre (F. Enke Verl. — Stuttgart).
1899. SABS (G. O.). — An account of the Crustacea of Norway (vol. II, Isopoda, Bergen).
1951. SEXTON (E. W.), REID (D. M.). — The life history of the multiform species *Jassa falcata* (MONTAGU) (Crustacea Amphipoda) with a review of the bibliography of the species (*J. of Linnean Society Zoology*, **42**, pp. 29-91).
1944. SIMPSON (C. G.). — Tempo and mode in evolution (Columbia Univ. Press).
1940. SØMME (O. M.). — A study of the life history of the gribble *Limnoria lignorum* (RATHKE) in Norway (Saertrykk av Nytt Magasin for Naturvidenskapsene, **81**, pp. 145-205).
1948. SPURWAY (H.). — Remarks on VAVILOV's law of homologous variation (Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazione negli animali Pallanza, pp. 18-23).

1876. STEBBING (T. R. R.). — Description of a new species of sessile-eyed Crustacea and other notes (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, 17, pp. 79-80).
1921. STURTEVANT (A. H.). — The North American species of *Drosophila* (Publ. Carneg. Inst., n° 301).
1887. SYE (C. G.). — Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Iaera marina* (Inaug.-Dissert. Univ. Kiel, 37 pp., 3 pl.).
1904. TATTERSALL (W. M.). — The marine fauna of the coast of Ireland (Rep. Fisheries Ireland Sci. Invest., 1904, II (1905), p. 51).
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes (Tr. St. Biol. Roscoff, fasc. 9, pp. 29-238).
1933. — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. (*Bull. Biol. France-Belgique*, 67, pp. 401-444).
1933. — Les lois élémentaires de la croissance (*Ann. et Bull. Soc. Roy. Sci. Méd. et Nat. Bruxelles*, n° 3-4, pp. 1-42).
1934. — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance (Act. Scient. Indust. Hermann et C<sup>ie</sup>, édit.).
1934. — Sur la croissance du céphalothorax des *Portunus* (*Bull. Soc. Zool. France*, 59, pp. 200-202).
1934. — Description quantitative de quelques croissances complexes (*Ann. Physiologie*, 10, n° 3, pp. 359-376).
1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado* L. (Trav. St. Biol. Roscoff, fasc. 13, pp. 93-130).
1935. — Les procédés d'étude de la croissance relative (*Bull. Soc. Zool. France*, 60, pp. 292-307).
1936. — Croissance comparée des formes locales d'une même espèce (Mélanges Paul Pelseener. Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, 2<sup>e</sup> sér., fasc. 3, pp. 627-634).
1936. — Les lois quantitatives de la croissance (*Ann. Physiol. et Physicoch. Biol.*, 12, n° 4, pp. 527-673).
1937. — Comparaison biométrique de deux espèces du genre *Maia* (Crustacés Brachyours) (*C. R. Acad. Sc.*, 204, p. 67).
1937. — Allométrie de taille et variabilité (*C. R. Soc. Biol.*, 124, pp. 1071-1073).
1945. — Mécanisme de l'évolution (*La Pensée*, n° 2, pp. 3-19; n° 3, pp. 15-31).
1948. — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique (*Biometrics*, 4, n° 1, pp. 14-53).
1847. THOMPSON (W.). — Additions to the Fauna of Ireland (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, 20, p. 245).
1945. THORPE (W. H.). — The evolutionary significance of habitat selection (*Journ. Animal Ecol.*, 14, pp. 67-70).
- 1937-1938. VALKANOV (A.). — Übersicht der europäischen Vertretern der Gattung *Jaera* Leach 1813 (Isopoda Genuina) (*Annuaire Univ. Sofia Phys. Math.*, 34, livre 3 (Sci. Nat.), pp. 53-78).
1922. VAVILOV (N. I.). — The law of homologous series in variation (*J. Genet.*, 12, pp. 47-87).
1943. VERHOEFF (K. W.). — Zur Morphologie, Oekologie und Systematik von *Sphaeroma*, *Eurosphaera* und *Jaera* (*Zeitschr. Morph. Oekol. der Tiere*, 40, t. 2, pp. 276-290).

1884. WEBER (M.). — Die Isopoden, gesammelt während der Fahrten des Willem Barents in das nördl. Eismeer in den Jahren 1880 und 1881 (Amsterdam).
1850. WHITE (A.). — List of British animals in the Collection of the British Museum (Part IV, Crustacea, p. 6, London).
1847. — List of the specimens of Crustacea in the Collection of the British Museum (London, p. 97).
1949. WRIGHT (S.). — Population structure in evolution (*Proc. Amer. Phil. Soc.*, 93, pp. 472-478).
1945. YULE (G. U.), KENDALL (M. G.). — An introduction to the theory of statistics (C. Griffin and Co, London).

---

### EXPLICATION DES PLANCHES I, II, III

#### PLANCHE I. — Polychromatisme des *Jaera marina*.

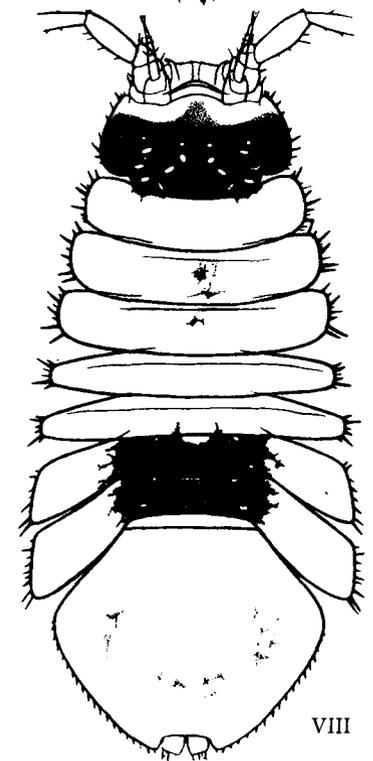
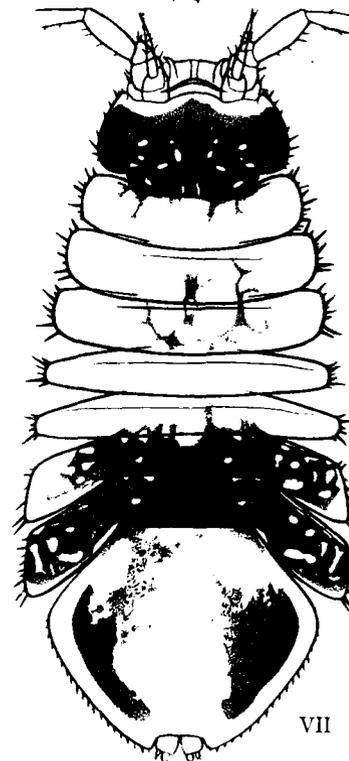
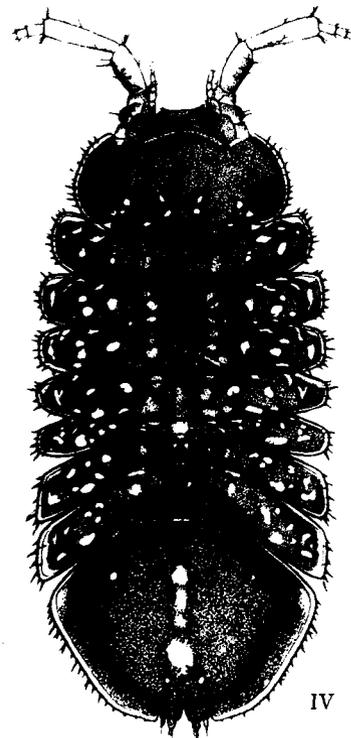
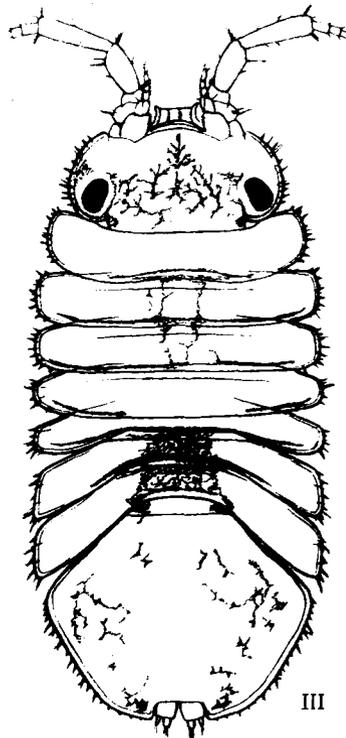
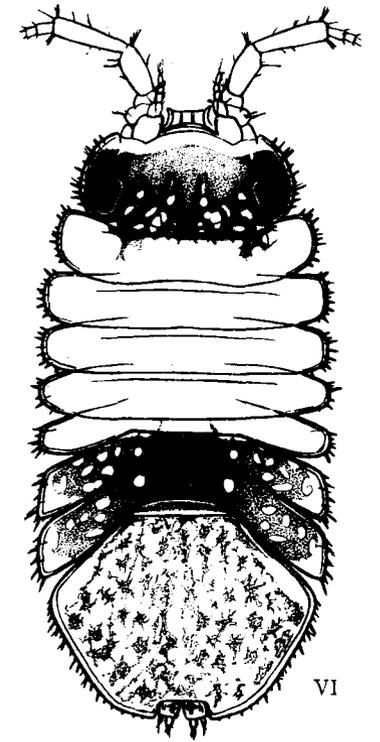
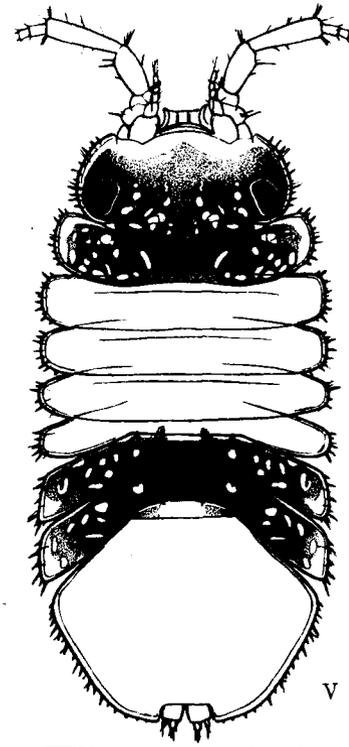
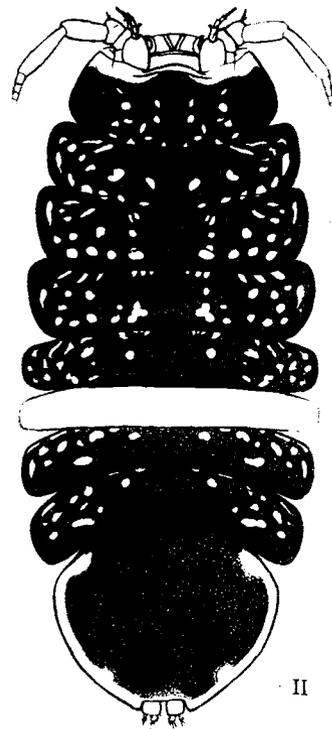
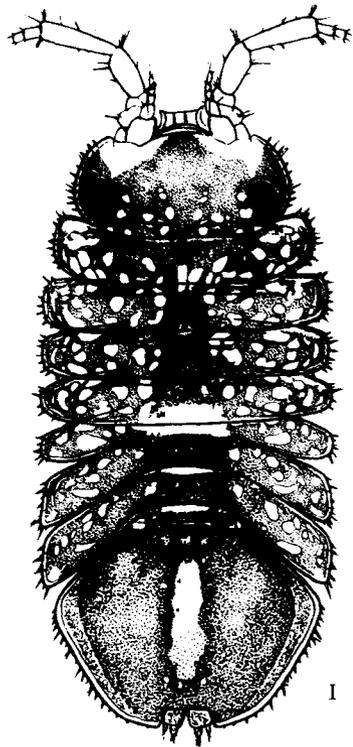
I, phénotype *uniforme* (♂ *albifrons*); II, variante du phénotype *uniforme* (♀ *albifrons*); III, phénotype *sub-decoloratum* (♂ *albifrons*); IV, phénotype *ultra-nigrum* (♂ *albifrons*); V, phénotype *bifasciatum* (♂ *albifrons*); VI, phénotype *pseudo-bifasciatum* (♂ *albifrons*); VII et VIII, phénotypes *pseudo-bifasciatum* (♂♂ *forsmani*).

#### PLANCHE II. — Polychromatisme des *Jaera marina*.

I, phénotype *infra-nigrum-pseudo-bifasciatum* (♂ *forsmani*); II et III, phénotypes *unifasciatum* (♀ et ♂ *forsmani*); IV, phénotype *immaculatum* (♀ *albifrons*); V et VI, phénotypes *trifasciatum* (♂♂ *forsmani*); VII, phénotype *album-medio-lineatum* (♂ *forsmani*); VIII, phénotype *intricatum* (♂ *forsmani*).

#### PLANCHE III. — Polychromatisme des *Jaera marina*.

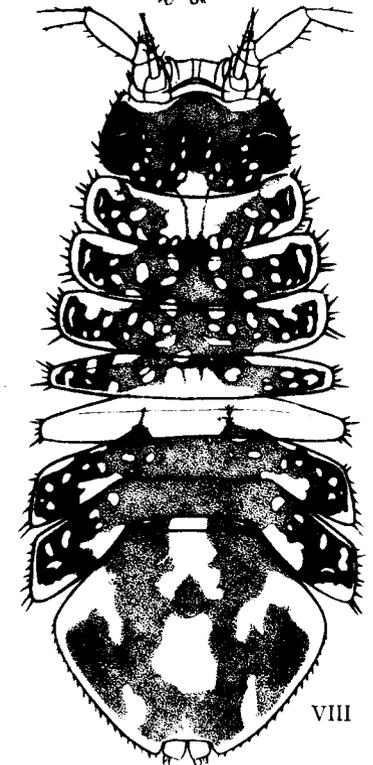
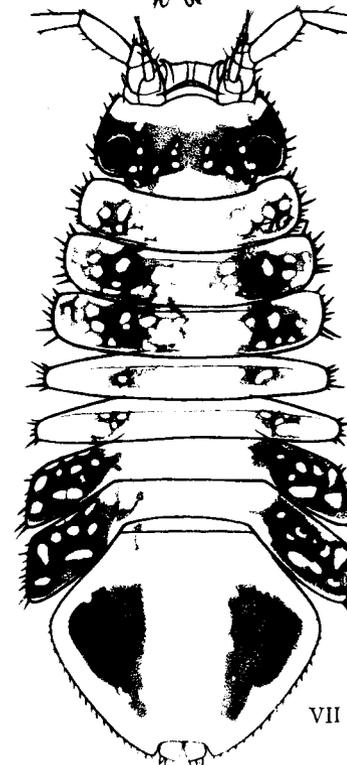
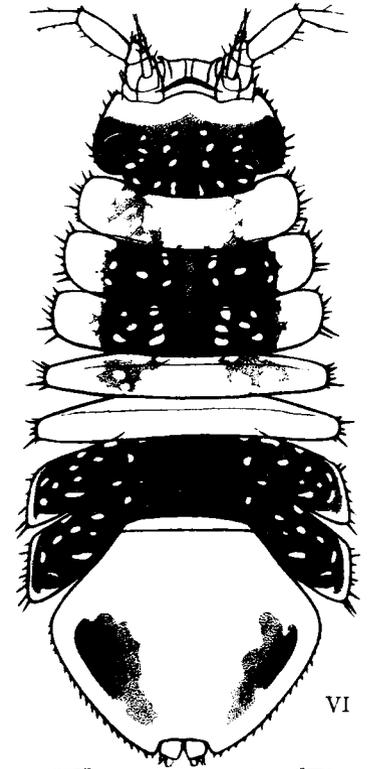
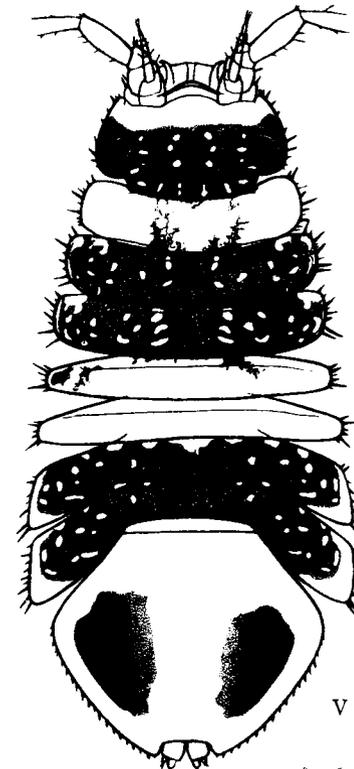
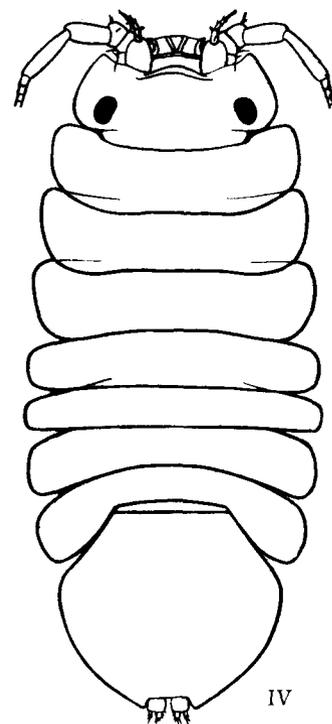
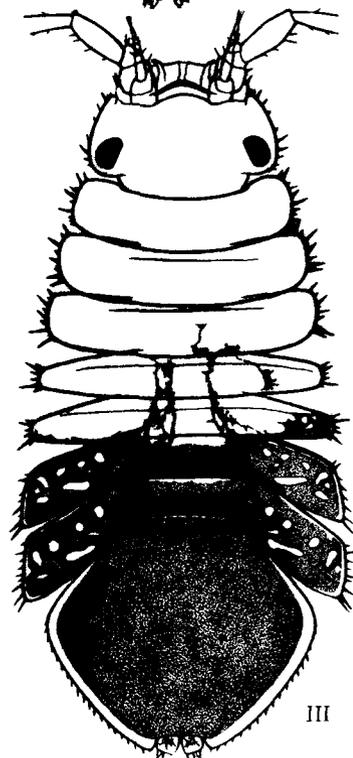
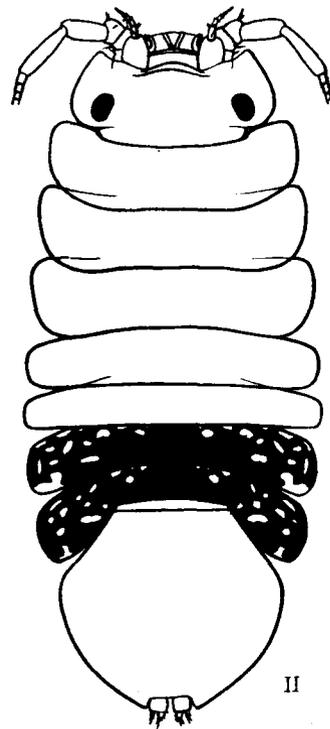
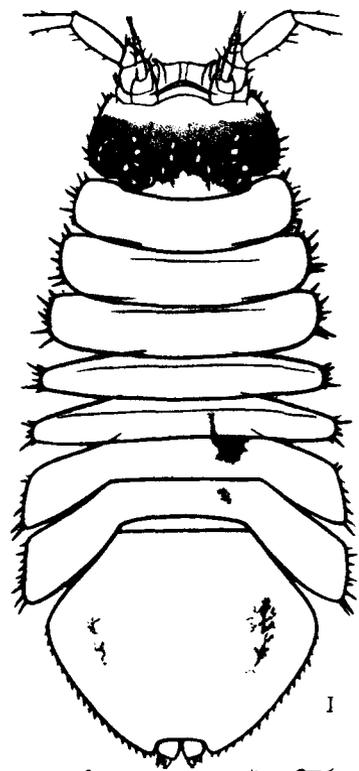
Polychromatisme additionnel des *bifasciatum* (♀♀ *forsmani*), à l'exception de I, qui représente un phénotype *bifasciatum* typique.



Bocquet del.

André Barry, imp.

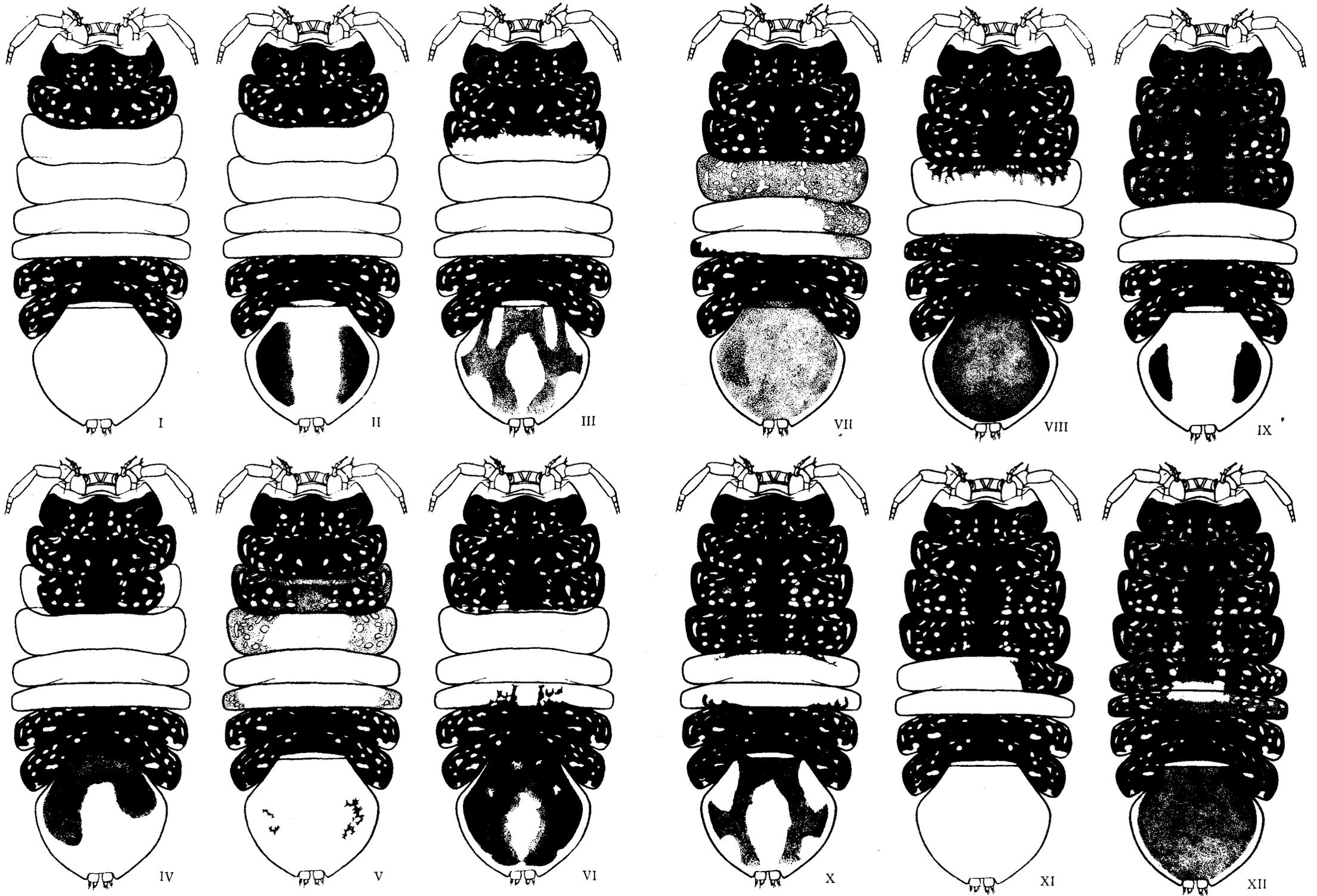
POLYMORPHISME DE JAERA MARINA



Bocquet del.

André Barry, imp.

POLYMORPHISME DE JEARA MARINA



Bocquet del.

André Barry, imp.

POLYMORPHISME DE JAERA MARINA

## APPENDICE

### TABLEAUX DE CHIFFRES

TABLEAU I. — *J. m. albifrons* (Population de Roscoff).

Coefficients d'allométrie des droites représentatives de la croissance de  $l_7$  en fonction de  $L_{p.2}$ . (Les écarts types de  $\alpha$  et de  $\alpha'$ , égaux, n'ont été donnés que pour  $\alpha$ ).

Stade ou état des animaux mesurés	Nombre d'animaux mesurés	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$
Stade I	129	$1,01_7 \pm 0,05_2$	$- 0,21_7 \pm 0,03_8$	$0,83_2$
Stade II	93	$1,24_9 \pm 0,07_9$	$- 0,25_1 \pm 0,06_4$	$0,99_3$
Stade III (sexe indéterminable)	100	$1,38_8 \pm 0,07_2$	$- 0,29_7 \pm 0,06_6$	$1,19_2$
Stade III (avant-prémâles)	41	$1,67_2 \pm 0,17_2$	$- 0,51_4 \pm 0,16_8$	$1,28_1$
Stade IV (avant-prémâles)	23	$1,24_1 \pm 0,19_8$	$- 0,03_8 \pm 0,20_8$	$0,84_3$
Stade IV (prémâles)	49	$1,25_8 \pm 0,13_5$	$- 0,03_5 \pm 0,14_9$	$0,84_3$
Stade V (prémâles)	67	$1,38_0 \pm 0,09_5$	$- 0,18_3 \pm 0,10_9$	$1,14_9$
♂♂	141	$1,07_8 \pm 0,02_2$	$- 0,19_3 \pm 0,03_2$	$1,04_3$

TABLEAU II.

Indices origines, et leurs différences de stade en stade, pour des droites parallèles, de pente 1,132, représentatives des nuages figuratifs de  $l_7$  en fonction de  $L_{P_2}$ .

Stade ou état	B	Différences de B suivant les deux modalités de développement	
Stade I	— 0,29 <sub>7</sub>		
Stade II	— 0,15 <sub>8</sub>	0,13 <sub>9</sub>	0,13 <sub>9</sub>
Stade III (sexe indéterminable)	— 0,06 <sub>6</sub>	0,17 <sub>2</sub>	0,09 <sub>2</sub>
Stade III (avant-prémâles)	0,01 <sub>4</sub>		0,14 <sub>2</sub>
Stade IV (avant-prémâles)	0,07 <sub>6</sub>	0,08 <sub>8</sub>	
Stade IV (prémâles)	0,10 <sub>2</sub>		0,02 <sub>7</sub>
Stade V (prémâles)	0,10 <sub>3</sub>	0,00 <sub>9</sub>	
♂♂	0,11 <sub>1</sub>		0,00 <sub>8</sub>

TABLEAU III.

Coefficients des droites représentatives de la croissance (droites d'allométrie ou droites d'allométrie fictive) pour les largeurs du corps et la taille, en fonction de  $L_{P_2}$ , au cours des états juvéniles de *J. m. albifrons*.

Grandeur mesurée Y	Nombre d'individus mesurés N	Constante d'équilibre ou pente de la droite d'allométrie fictive	Indice origine ou coefficient origine
$l_{tête}$	123	1,08 <sub>6</sub> ± 0,02 <sub>3</sub>	— 0,03 <sub>0</sub> ± 0,02 <sub>3</sub>
$l_1$	123	1,15 <sub>7</sub> ± 0,03 <sub>6</sub>	— 0,04 <sub>3</sub> ± 0,03 <sub>0</sub>
$l_2$	123	1,23 <sub>7</sub> ± 0,03 <sub>7</sub>	— 0,10 <sub>1</sub> ± 0,03 <sub>1</sub>
$l_3$	123	1,29 <sub>2</sub> ± 0,03 <sub>9</sub>	— 0,16 <sub>3</sub> ± 0,03 <sub>3</sub>
$l_4$	123	1,35 <sub>5</sub> ± 0,04 <sub>2</sub>	— 0,24 <sub>9</sub> ± 0,03 <sub>5</sub>
$l_5$	123	1,40 <sub>7</sub> ± 0,04 <sub>2</sub>	— 0,28 <sub>2</sub> ± 0,03 <sub>6</sub>
$l_6$	123	1,55 <sub>1</sub> ± 0,04 <sub>8</sub>	— 0,39 <sub>8</sub> ± 0,04 <sub>0</sub>
$l_7$	386	2,03 <sub>8</sub> ± 0,03 <sub>2</sub>	— 0,89 <sub>7</sub> ± 0,02 <sub>6</sub>
$l_{pléo.}$	123	2,19 <sub>2</sub> ± 0,06 <sub>9</sub>	— 1,10 <sub>0</sub> ± 0,06 <sub>0</sub>
L	123	1,45 <sub>7</sub> ± 0,04 <sub>2</sub>	0,57 <sub>3</sub> ± 0,03 <sub>5</sub>

TABLEAU IV. — *J. m. albifrons*.

Croissance relative de la taille, des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de  $L_{P_2}$  chez les prémâles + mâles ou chez les prémâles et les mâles.

(Les écarts-types de  $\alpha$  et  $\alpha'$ , d'une part, de B et B', d'autre part, étant égaux, n'ont pas été répétés dans les deux colonnes de droite).

Y		X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
L	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	200	$1,02_1 \pm 0,01_8$	$1,03_6 \pm 0,02_4$	<b>0,98<sub>7</sub></b>	1,08 <sub>1</sub>
$l_{tête}$	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	201	$0,88_2 \pm 0,01_2$	$0,19_5 \pm 0,01_6$	<b>0,86<sub>4</sub></b>	0,21 <sub>9</sub>
$l_1$	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	201	$1,02_9 \pm 0,01_3$	$0,12_5 \pm 0,01_8$	<b>1,01<sub>2</sub></b>	0,14 <sub>9</sub>
$l_2$	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	201	$1,11_3 \pm 0,01_6$	$0,06_5 \pm 0,02_2$	<b>1,09<sub>6</sub></b>	0,11 <sub>1</sub>
$l_3$	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	201	$1,15_5 \pm 0,01_4$	$0,04_2 \pm 0,01_9$	<b>1,13<sub>8</sub></b>	0,04 <sub>6</sub>
$l_4$	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	201	$1,22_2 \pm 0,01_7$	— $0,04_5 \pm 0,02_5$	<b>1,19<sub>7</sub></b>	— 0,01 <sub>1</sub>
$l_5$	(♂♂ + prémâles)	$L_{P_2}$	201	$1,19_7 \pm 0,01_5$	— $0,00_7 \pm 0,02_1$	<b>1,17<sub>8</sub></b>	0,01 <sub>9</sub>
$l_6$	{ (prémâles)	$L_{P_2}$	60	$1,32_1 \pm 0,08_5$	— $0,12_9 \pm 0,09_7$	<b>1,14<sub>9</sub></b>	0,06 <sub>8</sub>
	{ (mâles)		141	$1,10_3 \pm 0,02_3$	$0,14_9 \pm 0,03_3$	<b>1,06<sub>9</sub></b>	0,19 <sub>8</sub>
$l_7$	{ (prémâles)	$L_{P_2}$	116	$1,30_0 \pm 0,06_8$	— $0,08_7 \pm 0,07_7$	<b>1,07<sub>6</sub></b>	0,25 <sub>2</sub>
	{ (mâles)		141	$1,07_8 \pm 0,02_2$	$0,19_3 \pm 0,03_2$	<b>1,04<sub>3</sub></b>	0,24 <sub>0</sub>
$l_{pléo.}$	{ (prémâles)	$L_{P_2}$	60	$1,46_8 \pm 0,12_3$	— $0,36_4 \pm 0,14_1$	<b>1,20<sub>0</sub></b>	— 0,05 <sub>5</sub>
	{ (mâles)		141	$1,01_6 \pm 0,02_7$	$0,19_5 \pm 0,04_0$	<b>0,96<sub>4</sub></b>	0,27 <sub>0</sub>
$L_{préop.}$	{ (prémâles)	$L_{P_2}$	58	$1,43_4 \pm 0,11_4$	— $0,35_8 \pm 0,13_0$	<b>1,16<sub>1</sub></b>	— 0,04 <sub>8</sub>
	{ (mâles)		141	$0,99_0 \pm 0,02_1$	$0,17_5 \pm 0,03_0$	<b>0,96<sub>6</sub></b>	0,22 <sub>3</sub>

TABLEAU V. — Gradient de croissance chez les mâles  
de *J. m. albifrons*.

Validité des différences entre les valeurs des  $\alpha'$  successifs, pour les largeurs de la tête, des segments thoraciques et du pléotelson, rapportées à  $L_{P_2}$ .

Segments comparés	P	Différences entre les constantes d'équilibre successives
$l_{\text{tête}}$ et $l_1$	< 0,001	hautement significative.
$l_1$ et $l_2$	< 0,001	hautement significative.
$l_2$ et $l_3$	< 0,05	probable.
$l_3$ et $l_4$	< 0,01	significative.
$l_4$ et $l_5$	> 0,05	non significative.
$l_5$ et $l_6$	< 0,01	significative.
$l_6$ et $l_7$	> 0,05	non significative.
$l_7$ et $l_{\text{pléo.}}$	> 0,05	non significative.
$l_6$ et $l_{\text{pléo.}}$	< 0,05 voisine de 0,01	très probable.

TABLEAU VI. — *J. m. albifrons*.

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	$B'$
$l_{\text{ête}}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$0,86_3 \pm 0,01_1$	$- 0,69_9 \pm 0,02_7$	$0,84_9$	$- 0,66_4$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$1,00_3 \pm 0,01_3$	$- 0,91_9 \pm 0,03_1$	$0,99_2$	$- 0,88_0$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$1,09_0 \pm 0,01_3$	$- 1,04_1 \pm 0,03_2$	$1,07_4$	$- 1,00_3$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$1,13_2 \pm 0,01_5$	$- 1,13_0 \pm 0,03_6$	$1,11_3$	$- 1,08_4$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$1,19_7 \pm 0,01_6$	$- 1,28_5 \pm 0,03_8$	$1,17_6$	$- 1,23_5$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$1,17_3 \pm 0,01_5$	$- 1,22_2 \pm 0,03_6$	$1,15_3$	$- 1,17_6$
$l_6$ (mâles)	L	140	$1,10_4 \pm 0,02_4$	$- 1,03_1 \pm 0,06_0$	$1,06_8$	$- 0,93_9$
$l_7$ (mâles)	L	140	$1,07_3 \pm 0,02_3$	$- 0,95_9 \pm 0,05_8$	$1,04_3$	$- 0,87_1$
$l_{\text{pléo}}$ (mâles)	L	140	$1,02_2 \pm 0,02_3$	$- 0,90_3 \pm 0,05_8$	$0,98_6$	$- 0,81_3$
$L_{\text{préop}}$ (mâles)	L	140	$0,99_8 \pm 0,02_3$	$- 0,88_8 \pm 0,05_6$	$0,96_3$	$- 0,79_9$
$l_{\text{préop}}$ (mâles)	$L_{\text{préop}}$	136	$1,04_7 \pm 0,02_8$	$- 0,39_1 \pm 0,04_5$	$0,99_7$	$- 0,31_0$

TABLEAU VII. — *J. m. albifrons*.

Coefficients d'allométrie des périoïpodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	200	$0,98_0 \pm 0,01_8$	$- 1,01_6 \pm 0,04_2$	$0,94_8$	$- 0,93_8$
$L_{P_1}$ { (états juvéniles) ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	123	$1,01_2 \pm 0,02_9$	$- 0,03_9 \pm 0,02_4$	$0,96_2$	$0,00_3$
	$L_{P_2}$	198	$0,91_1 \pm 0,01_9$	$0,07_2 \pm 0,02_6$	$0,86_9$	$0,12_9$
$L_{P_6}$ { (états juvéniles) ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	120	$1,12_5 \pm 0,03_0$	$0,09_6 \pm 0,02_5$	$1,07_7$	$0,13_6$
	$L_{P_2}$	201	$0,92_1 \pm 0,01_4$	$0,31_8 \pm 0,01_9$	$0,90_5$	$0,33_9$
$L_{P_7}$ { (prémâles stade IV) (prémâles stade V) (mâles)	$L_{P_2}$	48	$1,28_9 \pm 0,15_2$	$- 0,23_8 \pm 0,16_8$	( $0,77_7$ )	( $0,32_8$ )
	$L_{P_2}$	66	$1,18_6 \pm 0,07_3$	$0,03_2 \pm 0,08_4$	$1,03_1$	$0,14_8$
	$L_{P_2}$	141	$0,99_7 \pm 0,01_8$	$0,21_1 \pm 0,02_6$	$0,97_4$	$0,24_5$
$L_{P_6}$ { (états juvéniles) (prémâles stades IV et V) (mâles)	$L_{P_6}$	109	$0,89_3 \pm 0,05_3$	$- 0,87_1 \pm 0,05_6$	$0,68_4$	$- 0,65_3$
	$L_{P_6}$	116	$1,83_3 \pm 0,11_7$	$- 1,97_6 \pm 0,16_0$	( $1,33_5$ )	( $- 1,29_6$ )
	$L_{P_6}$	140	$1,11_7 \pm 0,05_1$	$- 0,90_8 \pm 0,08_5$	$0,94_3$	$- 0,62_1$
$L'_{P_6}$ (mâles)	$L_{P_6}$	140	$1,14_0 \pm 0,02_3$	$- 0,15_7 \pm 0,03_8$	$1,10_7$	$- 0,10_2$
$L_{P_7}$ { (prémâles stade IV) (prémâles stade V) (mâles)	$L_{P_7}$	48	$1,66_5 \pm 0,20_0$	$- 1,57_4 \pm 0,24_0$	( $0,85_2$ )	( $- 0,59_8$ )
	$L_{P_7}$	66	$1,77_6 \pm 0,13_8$	$- 1,84_4 \pm 0,18_2$	( $1,41_2$ )	( $- 1,35_8$ )
	$L_{P_7}$	141	$1,06_7 \pm 0,03_4$	$- 0,81_0 \pm 0,05_6$	$0,99_0$	$- 0,68_8$
$L'_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_7}$	141	$1,12_0 \pm 0,02_1$	$- 0,11_2 \pm 0,03_5$	$1,09_1$	$- 0,06_4$

TABLEAU VIII. — *J. m. syei* (Population de Kiel).

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	$B'$
$l_{tête}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	199	$0,91_1 \pm 0,01_3$	$- 0,78_9 \pm 0,03_1$	<b>0,89<sub>4</sub></b>	$- 0,74_6$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	199	$1,06_1 \pm 0,01_4$	$- 1,03_2 \pm 0,03_4$	<b>1,04<sub>4</sub></b>	$- 0,98_8$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	199	$1,13_5 \pm 0,01_4$	$- 1,15_4 \pm 0,03_8$	<b>1,11<sub>5</sub></b>	$- 1,10_4$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	199	$1,16_7 \pm 0,01_5$	$- 1,21_9 \pm 0,03_8$	<b>1,14<sub>8</sub></b>	$- 1,17_1$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	199	$1,22_0 \pm 0,01_5$	$- 1,35_9 \pm 0,03_8$	<b>1,20<sub>1</sub></b>	$- 1,31_2$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	199	$1,18_8 \pm 0,01_5$	$- 1,27_6 \pm 0,03_8$	<b>1,16<sub>9</sub></b>	$- 1,22_7$
$l_6$ (mâles)	L	123	$1,15_5 \pm 0,02_4$	$- 1,16_0 \pm 0,06_4$	<b>1,12<sub>4</sub></b>	$- 1,07_7$
$l_7$ (mâles)	L	123	$1,12_1 \pm 0,02_6$	$- 1,07_0 \pm 0,06_8$	<b>1,08<sub>4</sub></b>	$- 0,97_3$
$l_{piéo.}$ (mâles)	L	123	$1,04_0 \pm 0,02_3$	$- 0,93_4 \pm 0,06_1$	<b>1,00<sub>9</sub></b>	$- 0,85_2$
$L_{préop.}$ (mâles)	L	122	$0,96_7 \pm 0,02_6$	$- 0,81_8 \pm 0,06_9$	<b>0,92<sub>4</sub></b>	$- 0,70_4$
$l_{préop.}$ (mâles)	$L_{préop.}$	122	$1,02_8 \pm 0,03_4$	$- 0,38_8 \pm 0,05_9$	<b>0,95<sub>5</sub></b>	$- 0,26_3$

TABLEAU IX. — Gradient de croissance chez les mâles de *J. m. syei*.

Validité des différences entre les valeurs de  $\alpha'$ , pour les largeurs de la tête, des segments thoraciques et du pléotelson, rapportées à L.

Segments comparés	P	Différence entre les constantes d'équilibre successives
$l_{\text{tête}}$ et $l_1$	< 0,001	hautement significative.
$l_1$ et $l_2$	< 0,001	hautement significative.
$l_2$ et $l_3$	> 0,05	non significative.
$l_3$ et $l_4$	< 0,05 voisine de 0,01	très probable.
$l_2$ et $l_4$	< 0,001	hautement significative.
$l_4$ et $l_5$	> 0,05	non significative.
$l_5$ et $l_6$	> 0,05	non significative.
$l_4$ et $l_6$	< 0,01	significative.
$l_6$ et $l_7$	> 0,05	non significative.
$l_5$ et $l_7$	< 0,01	significative.
$l_7$ et $l_{\text{pléo.}}$	< 0,05	probable.
$l_6$ et $l_{\text{pléo.}}$	< 0,001	hautement significative.

TABLEAU X. — *J. m. syei*. — Coefficients d'allométrie des péréiopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	198	$1,01_6 \pm 0,01_6$	$- 1,07_9 \pm 0,04_1$	<b>0,99<sub>0</sub></b>	$- 1,01_3$
$L_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	198	$0,91_5 \pm 0,01_0$	$0,36_1 \pm 0,01_5$	<b>0,90<sub>3</sub></b>	$0,37_9$
$L_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_2}$	122	$0,95_7 \pm 0,01_8$	$0,31_9 \pm 0,02_9$	<b>0,93<sub>3</sub></b>	$0,35_3$
$l_{P_6}$ { (prémâles)	$L_{P_6}$	76	$1,49_3 \pm 0,09_3$	$- 1,64_0 \pm 0,15_3$	( <b>1,22<sub>7</sub></b> )	( $- 1,22_3$ )
	(mâles)	$L_{P_6}$	123	$0,98_2 \pm 0,03_1$	$- 0,77_5 \pm 0,05_8$	<b>0,92<sub>2</sub></b>
$l_{P_7}$ { (prémâles)	$L_{P_7}$	60	$1,38_3 \pm 0,10_6$	$- 1,49_3 \pm 0,16_4$	( <b>1,12<sub>4</sub></b> )	( $- 1,08_7$ )
	(mâles)	$L_{P_7}$	123	$0,95_5 \pm 0,03_1$	$- 0,77_5 \pm 0,05_7$	<b>0,89<sub>3</sub></b>

TABLEAU XI. — *J. m. ischiosetosa* (Population de l'Aber de Roscoff).

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{tête}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$0,93_1 \pm 0,01_1$	$- 0,86_0 \pm 0,02_6$	<b>0,91<sub>9</sub></b>	$- 0,83_0$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$1,10_1 \pm 0,01_1$	$- 1,15_0 \pm 0,02_7$	<b>1,09<sub>0</sub></b>	$- 1,12_3$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$1,14_1 \pm 0,01_2$	$- 1,17_9 \pm 0,03_0$	<b>1,12<sub>7</sub></b>	$- 1,14_6$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$1,14_7 \pm 0,01_3$	$- 1,17_8 \pm 0,03_2$	<b>1,13<sub>3</sub></b>	$- 1,14_3$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$1,20_3 \pm 0,01_4$	$- 1,31_5 \pm 0,03_4$	<b>1,18<sub>7</sub></b>	$- 1,27_6$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$1,22_9 \pm 0,01_4$	$- 1,35_5 \pm 0,03_5$	<b>1,21<sub>2</sub></b>	$- 1,31_5$
$l_6$ (mâles)	L	153	$1,14_6 \pm 0,01_8$	$- 1,12_4 \pm 0,04_6$	<b>1,12<sub>4</sub></b>	$- 1,06_7$
$l_7$ (mâles)	L	153	$1,09_2 \pm 0,01_7$	$- 0,99_7 \pm 0,04_3$	<b>1,07<sub>1</sub></b>	$- 0,94_4$
$l_{pléo.}$ (mâles)	L	153	$1,03_0 \pm 0,01_9$	$- 0,94_7 \pm 0,04_9$	<b>1,00<sub>9</sub></b>	$- 0,89_3$
$L_{préop.}$ (mâles)	L	153	$0,91_2 \pm 0,01_6$	$- 0,65_0 \pm 0,03_9$	<b>0,89<sub>1</sub></b>	$- 0,59_3$
$l_{préop.}$ (mâles)	$L_{préop.}$	179	$1,05_0 \pm 0,01_7$	$- 0,36_3 \pm 0,02_9$	<b>1,02<sub>4</sub></b>	$- 0,31_9$

TABLEAU XII. — Gradient de croissance chez les mâles de *J. m. ischiosetosa*.

Validité des différences entre les valeurs de  $\alpha'$ , pour les largeurs de la tête, des segments thoraciques et du pléotelson rapportées à L.

Segments comparés	P	Différence entre les constantes d'équilibre successives
$l_{\text{tête}}$ et $l_1$	< 0,001	hautement significative.
$l_1$ et $l_2$	< 0,05 voisine de 0,01	très probable.
$l_2$ et $l_3$	> 0,05	non significative.
$l_1$ et $l_3$	< 0,05 très voisine de 0,01	très probable, presque significative.
$l_3$ et $l_4$	< 0,01	significative.
$l_4$ et $l_5$	> 0,05	non significative.
$l_5$ et $l_6$	< 0,001	hautement significative.
$l_6$ et $l_7$	< 0,05	probable.
$l_7$ et $l_{\text{pléo}}$ .	< 0,01	significative.

TABLEAU XIII. — *J. m. ischiosetosa*. — Coefficients d'allométrie des périopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	201	$1,02_7 \pm 0,01_3$	$1,03_3 \pm 0,03_2$	$1,01_0$	$0,99_1$
$L_{P_1}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	227	$0,98_5 \pm 0,00_9$	$0,00_5 \pm 0,01_3$	$0,97_7$	$0,01_7$
$L_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	227	$1,04_2 \pm 0,00_9$	$0,20_5 \pm 0,01_3$	$1,03_4$	$0,21_3$
$L_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_2}$	179	$1,13_1 \pm 0,01_4$	$0,08_7 \pm 0,02_3$	$1,11_4$	$0,11_3$
$l_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_6}$	227	$0,79_3 \pm 0,01_4$	$0,83_6 \pm 0,02_3$	$0,76_9$	$0,78_5$
$l_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_7}$	179	$0,77_9 \pm 0,01_9$	$0,87_9 \pm 0,03_6$	$0,73_6$	$0,79_8$

TABLEAU XIV. — *J. m. prachirsuta* (Population de la Penzé).

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles).

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{tête}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	166	$0,73_3 \pm 0,01_4$	$0,42_3 \pm 0,03_2$	$0,71_1$	$0,37_2$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	166	$0,89_3 \pm 0,01_6$	$0,69_5 \pm 0,03_3$	$0,86_8$	$0,63_7$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	166	$0,96_5 \pm 0,01_6$	$0,80_1 \pm 0,03_3$	$0,94_2$	$0,74_7$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	166	$1,01_8 \pm 0,01_7$	$0,91_5 \pm 0,04_1$	$0,99_4$	$0,85_7$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	166	$1,07_7 \pm 0,01_9$	$1,06_1 \pm 0,04_4$	$1,05_0$	$0,99_3$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	166	$1,09_2 \pm 0,01_6$	$1,07_9 \pm 0,03_7$	$1,06_7$	$1,02_1$
$l_6$ (mâles)	L	121	$1,11_3 \pm 0,02_6$	$1,05_2 \pm 0,06_3$	$1,07_6$	$0,96_4$
$l_7$ (mâles)	L	121	$1,13_3 \pm 0,02_7$	$1,09_9 \pm 0,06_4$	$1,10_1$	$1,00_9$
$l_{pléo.}$ (mâles)	L	121	$1,11_8 \pm 0,02_7$	$1,16_3 \pm 0,06_5$	$1,07_7$	$1,06_5$
$L_{préop.}$ (mâles)	L	121	$1,02_3 \pm 0,02_6$	$0,94_6 \pm 0,06_4$	$0,98_1$	$0,84_5$
$l_{préop.}$ (mâles)	$L_{préop.}$	121	$1,20_1 \pm 0,03_1$	$0,63_4 \pm 0,04_3$	$1,15_1$	$0,55_7$

TABLEAU XV. — Gradient de croissance chez les mâles de *J. m. prae-hirsuta*.

Validité des différences entre les valeurs de  $\alpha'$ , pour les largeurs de la tête, des segments thoraciques et du pléotelson, rapportées à L.

Segments comparés	P	Différences entre les constantes d'équilibre successives
$l_{\text{tête}}$ et $l_1$	< 0,001	hautement significative.
$l_1$ et $l_2$	< 0,01 voisine de 0,001	très significative.
$l_2$ et $l_3$	< 0,05	probable.
$l_3$ et $l_4$	< 0,05	probable.
$l_2$ et $l_4$	< 0,001	hautement significative.
$l_4$ et $l_5$	> 0,05	non significative.
$l_3$ et $l_5$	< 0,01	significative.
$l_5$ et $l_6$	> 0,05	non significative.
$l_6$ et $l_7$	> 0,05	non significative.
$l_4$ et $l_7$	> 0,05	non significative.
$l_7$ et $l_{\text{pléo.}}$	> 0,05	non significative.

TABLEAU XVI. — *J. m. praehirsuta* (Population de la Penzé). — Coefficients d'allométrie des périopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P\ 2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	164	$0,99_5 \pm 0,02_0$	— $0,99_0 \pm 0,04_7$	<b>0,96<sub>2</sub></b>	— $0,91_1$
$L_{P\ 6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P\ 2}$	164	$0,97_8 \pm 0,01_8$	$0,31_9 \pm 0,02_5$	<b>0,94<sub>9</sub></b>	$0,35_8$
$L_{P\ 7}$ (mâles)	$L_{P\ 2}$	121	$1,21_3 \pm 0,03_9$	$0,00_3 \pm 0,05_5$	<b>1,13<sub>7</sub></b>	$0,11_0$
$l_{P\ 6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P\ 6}$	164	$0,95_1 \pm 0,03_1$	— $1,03_7 \pm 0,05_1$	<b>0,86<sub>9</sub></b>	— $0,90_2$
$l_{P\ 7}$ (mâles)	$L_{P\ 7}$	120	$0,86_4 \pm 0,03_6$	— $0,91_1 \pm 0,07_3$	<b>0,77<sub>3</sub></b>	— $0,75_4$

TABLEAU XVII. — *J. m. forsmanni* (Population du Roc'h Iliévec).

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les mâles seuls.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{tête}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	249	<b>0,81<sub>2</sub></b> $\pm 0,00_7$	— $0,61_7 \pm 0,01_9$	<b>0,80<sub>4</sub></b>	— $0,59_7$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	249	<b>0,93<sub>4</sub></b> $\pm 0,00_8$	— $0,79_8 \pm 0,02_0$	<b>0,92<sub>6</sub></b>	— $0,77_0$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	249	<b>1,03<sub>1</sub></b> $\pm 0,00_9$	— $0,97_1 \pm 0,02_2$	<b>1,02<sub>2</sub></b>	— $0,94_8$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	249	<b>1,07<sub>7</sub></b> $\pm 0,00_7$	— $1,07_1 \pm 0,01_9$	<b>1,07<sub>1</sub></b>	— $1,05_5$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	249	<b>1,14<sub>5</sub></b> $\pm 0,01_0$	— $1,25_5 \pm 0,02_8$	<b>1,13<sub>4</sub></b>	— $1,22_7$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	249	<b>1,14<sub>7</sub></b> $\pm 0,01_1$	— $1,22_5 \pm 0,02_9$	<b>1,13<sub>3</sub></b>	— $1,19_0$
$l_6$ (mâles)	L	195	<b>1,12<sub>7</sub></b> $\pm 0,01_4$	— $1,09_6 \pm 0,03_7$	<b>1,11<sub>0</sub></b>	— $1,05_3$
$l_7$ (mâles)	L	195	<b>1,09<sub>0</sub></b> $\pm 0,01_9$	— $1,00_2 \pm 0,05_0$	<b>1,05<sub>9</sub></b>	— $0,91_9$
$l_{pléo.}$ (mâles)	L	195	<b>1,00<sub>8</sub></b> $\pm 0,01_4$	— $0,90_1 \pm 0,03_8$	<b>0,98<sub>8</sub></b>	— $0,84_9$
$L_{préop.}$ (mâles)	L	190	<b>0,92<sub>3</sub></b> $\pm 0,01_3$	— $0,73_4 \pm 0,03_4$	<b>0,90<sub>7</sub></b>	— $0,69_0$
$l_{préop.}$ (mâles)	$L_{préop.}$	188	<b>1,13<sub>0</sub></b> $\pm 0,02_1$	— $0,57_3 \pm 0,03_7$	<b>1,09<sub>2</sub></b>	— $0,50_7$

TABLEAU XVIII. — Gradient de croissance chez les mâles de *J. m. forsmanni*.

Validité des différences entre les valeurs de  $\alpha'$ , pour les largeurs de la tête, des segments thoraciques et du pléotelson, rapportées à L.

Segments comparés	P	Différence entre les constantes d'équilibre successives
$l_{\text{tête}}$ et $l_1$	< 0,001	hautement significative.
$l_1$ et $l_2$	< 0,001	hautement significative.
$l_2$ et $l_3$	< 0,001	hautement significative.
$l_3$ et $l_4$	< 0,001	hautement significative.
$l_4$ et $l_5$	> 0,05	non significative.
$l_5$ et $l_6$	> 0,05	non significative.
$l_6$ et $l_7$	< 0,05	probable.
$l_5$ et $l_7$	< 0,001	hautement significative.
$l_7$ et $l_{\text{pléo.}}$	< 0,01	significative.

TABLEAU XIX. — *J. m. forsmanni*. — Coefficients d'allométrie des périopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	244	$0,91_7 \pm 0,01_0$	$- 0,82_4 \pm 0,02_6$	$0,90_3$	$- 0,78_9$
$L_{P_1}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	243	$0,93_1 \pm 0,00_8$	$0,02_4 \pm 0,01_2$	$0,92_3$	0,03 <sub>7</sub>
$L_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	244	$0,98_3 \pm 0,00_9$	$0,30_3 \pm 0,01_4$	$0,97_2$	0,32 <sub>0</sub>
$L_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_2}$	190	$1,05_6 \pm 0,01_7$	$0,20_3 \pm 0,02_7$	$1,03_1$	0,24 <sub>8</sub>
$l_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_6}$	246	$1,18_4 \pm 0,01_9$	$- 1,44_7 \pm 0,03_5$	$1,14_7$	$- 1,37_9$
$l_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_7}$	190	$1,11_9 \pm 0,02_1$	$- 1,28_0 \pm 0,04_0$	$1,08_1$	$- 1,20_8$

TABLEAU XX. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les espèces *albifrons* et *ischioetosa*.

Grandeurs comparées	P	Différence de pente entre les droites d'allométrie homologues	Espèce à laquelle correspond la valeur la plus élevée de la constante d'équilibre
$l_{tête}$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_1$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_2$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>ischioetosa</i>
$l_3$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_4$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_5$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>ischioetosa</i>
$l_6$ rapportée à L	< 0,05	probable	<i>ischioetosa</i>
$l_7$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_{pléo.}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_2}$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_1}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_6}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_7}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (prémâles)	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (mâles)	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (prémâles V)	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (mâles)	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>

TABLEAU XXI. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les espèces *albifrons* et *syei*.

Grandeurs comparées	P	Différence de pente entre les droites d'allométrie homologues	Espèce à laquelle correspond la valeur la plus élevée de la constante d'équilibre
$l_{tête}$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>syei</i>
$l_1$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>syei</i>
$l_2$ rapportée à L	< 0,05	probable	<i>syei</i>
$l_3$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_4$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_5$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_6$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_7$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_{pléo.}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$L_{P_2}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$L_{P_6}$ rapportée à $L_{P_2}$	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$L_{P_7}$ rapportée à $L_{P_2}$	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (prémâles)	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (mâles)	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (prémâles V)	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (mâles)	< 0,05	probable	<i>albifrons</i>

TABLEAU XXII. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les espèces *ischioetosa* et *syei*.

Grandeurs comparées	P	Différence de pente entre les droites d'allométrie homologues	Espèce à laquelle correspond la valeur la plus élevée de la constante d'équilibre
$l_{tête}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_1$ rapportée à L	< 0,05	probable	<i>ischioetosa</i>
$l_2$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_3$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_4$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_5$ rapportée à L	< 0,05	probable	<i>ischioetosa</i>
$l_6$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_7$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$l_{pléo.}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>syei</i>
$L_{P_2}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_6}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_7}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (mâles)	< 0,001	hautement significative	<i>syei</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (prémâles)	< 0,001	hautement significative	<i>syei</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (mâles)	< 0,001	hautement significative	<i>syei</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (prémâles)	< 0,001	hautement significative	<i>syei</i>

TABLEAU XXIII. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les espèces *albifrons* et *forsmani*.

Grandeurs comparées	P	Différence de pente entre les droites d'allométrie homologues	Espèce à laquelle correspond la valeur la plus élevée de la constante d'équilibre
$l_{tête}$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>
$l_1$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>
$l_2$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>albifrons</i>
$l_3$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>albifrons</i>
$l_4$ rapportée à L	< 0,05	probable	<i>albifrons</i>
$l_5$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$l_6$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>forsmani</i>
$l_7$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>forsmani</i>
$l_{pléo.}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>albifrons</i>
$L_{P_2}$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>albifrons</i>
$L_{P_1}$ rapportée à $L_{P_2}$	> 0,05	non significative	<i>forsmani</i>
$L_{P_6}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$L_{P_7}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,05	probable	<i>forsmani</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (prémâles)	< 0,05	probable	<i>albifrons</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$ (mâles)	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (prémâles)	< 0,05	probable	<i>albifrons</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$ (mâles)	< 0,05	probable	<i>forsmani</i>

TABLEAU XXIV. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les espèces *ischioetosa* et *forsmani*.

Grandeurs comparées	P	Différence de pente entre les droites d'allométrie homologues	Espèce à laquelle correspond la valeur la plus élevée de la constante d'équilibre
$l_{\text{tête}}$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_1$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_2$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_3$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_4$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>ischioetosa</i>
$l_5$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_6$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_7$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$l_{\text{pléo.}}$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_2}$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_1}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_6}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$L_{P_7}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,001	hautement significative	<i>ischioetosa</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>

TABLEAU XXV. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les espèces *forsmani* et *prachirsuta*.

Grandeurs comparées	P	Différence de pente entre les droites d'allométrie homologues	Espèce à laquelle correspond la valeur la plus élevée de la constante d'équilibre
$l_{tête}$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_1$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_2$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_3$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_4$ rapportée à L	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_5$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>forsmani</i>
$l_6$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>forsmani</i>
$l_7$ rapportée à L	> 0,05	non significative	<i>prachirsuta</i>
$l_{pl60}$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>prachirsuta</i>
$L_{P_2}$ rapportée à L	< 0,01	significative	<i>prachirsuta</i>
$L_{P_6}$ rapportée à $L_{P_2}$	> 0,05	non significative	<i>forsmani</i>
$L_{P_7}$ rapportée à $L_{P_2}$	< 0,01	significative	<i>prachirsuta</i>
$l_{P_6}$ rapportée à $L_{P_6}$	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>
$l_{P_7}$ rapportée à $L_{P_7}$	< 0,001	hautement significative	<i>forsmani</i>

TABLEAU XXVI.

Ornementation du lobe des carpopodites et des ischiopodites  
chez quelques hybrides I-A ou A-I.

Taille L du mâle hybride (en millimètres)	Nombre de soies en crochet sur le carpopodite		Nombre de soies sur l'ischiopodite	
	de P 6	de P 7	de P 6	de P 7
1,31	2	1	2	1
1,39	5	0	5	5
1,47	6	2	3	6
1,47	10	7	4	8
1,58	8	2	5	7
1,64	6	5	3	4
1,66	4	2	4	4
1,73	8	4	3	5
1,81	11	4	6	7
1,86	12	5	4	3
1,97	15	7	7	6
2,06	19	11	4	6
2,09	18	9	9	9
2,12	24	14	6	9
2,20	19	7	7	10
2,23	18	16	7	7
2,50	13	6	10	10

TABLEAU XXVII. — *Jaera marina* : hybrides I-A.

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{tête}$ (mâles + prémâles)	L	217	$0,89_9 \pm 0,01_1$	$- 0,80_1 \pm 0,02_6$	$0,88_6$	$- 0,76_8$
$l_1$ (mâles + prémâles)	L	217	$1,05_9 \pm 0,01_1$	$- 1,06_2 \pm 0,02_6$	$1,04_7$	$- 1,03_8$
$l_2$ (mâles + prémâles)	L	217	$1,12_1 \pm 0,01_1$	$- 1,13_9 \pm 0,02_7$	$1,10_9$	$- 1,11_0$
$l_3$ (mâles + prémâles)	L	217	$1,15_6 \pm 0,01_3$	$- 1,20_5 \pm 0,03_0$	$1,14_1$	$- 1,16_9$
$l_4$ (mâles + prémâles)	L	217	$1,22_2 \pm 0,01_3$	$- 1,36_4 \pm 0,03_2$	$1,20_6$	$- 1,32_8$
$l_5$ (mâles + prémâles)	L	217	$1,20_6 \pm 0,01_3$	$- 1,31_1 \pm 0,03_1$	$1,19_1$	$- 1,27_6$
$l_6$ (mâles)	L	157	$1,13_6 \pm 0,01_8$	$- 1,11_1 \pm 0,04_4$	$1,11_5$	$- 1,05_7$
$l_7$ (mâles)	L	157	$1,08_1 \pm 0,01_8$	$- 0,98_6 \pm 0,04_5$	$1,05_8$	$- 0,92_7$
$l_{pléo.}$ (mâles)	L	157	$1,04_2 \pm 0,01_7$	$- 0,98_4 \pm 0,04_2$	$1,02_1$	$- 0,93_1$
$L_{préop.}$ (mâles)	L	150	$0,97_9 \pm 0,02_2$	$- 0,85_1 \pm 0,05_6$	$0,94_2$	$- 0,75_6$
$l_{préop.}$ (mâles)	$L_{préop.}$	150	$1,01_1 \pm 0,02_6$	$- 0,31_6 \pm 0,04_2$	$0,96_2$	$- 0,23_7$

TABLEAU XXVIII. — *Jaera marina* : hybrides A-I.

Croissance relative des largeurs du corps en fonction de L, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{\text{tête}}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	202	$0,90_7 \pm 0,01_1$	$— 0,80_9 \pm 0,02_6$	<b>0,89<sub>4</sub></b>	$— 0,77_7$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	202	$1,08_5 \pm 0,01_2$	$— 1,11_7 \pm 0,03_0$	<b>1,07<sub>1</sub></b>	$— 1,08_2$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	202	$1,14_1 \pm 0,01_3$	$— 1,18_0 \pm 0,03_1$	<b>1,12<sub>6</sub></b>	$— 1,14_4$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	202	$1,17_2 \pm 0,01_3$	$— 1,23_7 \pm 0,03_2$	<b>1,15<sub>7</sub></b>	$— 1,20_1$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	202	$1,25_3 \pm 0,01_5$	$— 1,42_8 \pm 0,03_5$	<b>1,23<sub>8</sub></b>	$— 1,38_7$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	202	$1,24_3 \pm 0,01_6$	$— 1,39_1 \pm 0,03_8$	<b>1,22<sub>4</sub></b>	$— 1,34_4$
$l_6$ (mâles)	L	138	$1,19_7 \pm 0,02_1$	$— 1,25_5 \pm 0,05_2$	<b>1,17<sub>2</sub></b>	$— 1,19_2$
$l_7$ (mâles)	L	138	$1,14_1 \pm 0,01_8$	$— 1,12_1 \pm 0,04_5$	<b>1,12<sub>2</sub></b>	$— 1,07_3$
$l_{\text{pléo.}}$ (mâles)	L	138	$1,05_1 \pm 0,02_4$	$— 0,99_0 \pm 0,06_1$	<b>1,01<sub>1</sub></b>	$— 0,89_1$

TABLEAU XXIX. — *Jaera marina* : hybrides I-A + A-I.

Croissance relative des largeurs du corps en fonction de L, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{\text{tête}}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	419	$0,90_2 \pm 0,00_8$	$— 0,80_2 \pm 0,01_9$	<b>0,88<sub>8</sub></b>	$— 0,76_9$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	419	$1,06_9 \pm 0,00_8$	$— 1,08_2 \pm 0,02_0$	<b>1,05<sub>8</sub></b>	$— 1,05_1$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	419	$1,12_8 \pm 0,00_9$	$— 1,15_2 \pm 0,02_2$	<b>1,11<sub>4</sub></b>	$— 1,12_0$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	419	$1,16_1 \pm 0,00_9$	$— 1,21_4 \pm 0,02_2$	<b>1,14<sub>6</sub></b>	$— 1,17_8$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	419	$1,23_3 \pm 0,01_0$	$— 1,38_6 \pm 0,02_4$	<b>1,21<sub>7</sub></b>	$— 1,34_7$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	419	$1,22_0 \pm 0,01_0$	$— 1,34_1 \pm 0,02_4$	<b>1,20<sub>2</sub></b>	$— 1,30_1$
$l_6$ (mâles)	L	295	$1,15_7 \pm 0,01_3$	$— 1,16_0 \pm 0,03_2$	<b>1,12<sub>4</sub></b>	$— 1,07_8$
$l_7$ (mâles)	L	295	$1,10_1 \pm 0,01_2$	$— 1,02_8 \pm 0,03_0$	<b>1,07<sub>7</sub></b>	$— 0,97_1$
$l_{\text{pléo.}}$ (mâles)	L	295	$1,04_3 \pm 0,01_4$	$— 0,97_6 \pm 0,03_5$	<b>1,01<sub>2</sub></b>	$— 0,90_2$

TABLEAU XXX. — *Jaera marina* : hybrides I-A + A-I.

Croissance relative des péréiopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'	
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles I-A)	L	217	$1,00_5 \pm 0,01_3$	$- 1,05_3 \pm 0,03_1$	<b>0,98<sub>6</sub></b>	$- 1,00_9$	
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles A-I)	L	202	$1,04_4 \pm 0,01_7$	$- 1,15_8 \pm 0,04_0$	<b>1,01<sub>6</sub></b>	$- 1,08_9$	
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles I-A + A-I)	L	419	$1,02_4 \pm 0,01_0$	$- 1,10_4 \pm 0,02_4$	<b>1,00<sub>1</sub></b>	$- 1,05_0$	
$L_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles I-A + A-I)	$L_{P_2}$	403	$1,03_0 \pm 0,00_7$	$0,23_0 \pm 0,01_0$	<b>1,02<sub>1</sub></b>	$0,24_3$	
$L_{P_7}$ ( $\delta\delta$ I-A + A-I)	$L_{P_2}$	289	$1,12_7 \pm 0,01_4$	$0,10_9 \pm 0,02_0$	<b>1,10<sub>0</sub></b>	$0,14_8$	
$L_{P_6}$ {	(prémâles I-A + A-I)	$L_{P_6}$	114	$1,43_3 \pm 0,09_3$	$- 1,59_6 \pm 0,13_0$	<b>(1,09<sub>6</sub>)</b>	$(- 1,12_6)$
	(mâles I-A + A-I)	$L_{P_6}$	289	$0,92_4 \pm 0,01_8$	$- 0,83_1 \pm 0,03_2$	<b>0,87<sub>1</sub></b>	$- 0,74_0$
$L_{P_7}$ {	(prémâles stade V, I-A + A-I)	$L_{P_7}$	66	$1,36_6 \pm 0,13_8$	$- 1,52_5 \pm 0,19_3$	<b>(0,71<sub>0</sub>)</b>	$(- 0,60_5)$
	(mâles I-A + A-I)	$L_{P_7}$	289	$0,81_9 \pm 0,01_9$	$- 0,76_8 \pm 0,03_3$	<b>0,75<sub>6</sub></b>	$- 0,65_4$

TABLEAU XXXI. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les hybrides I-A + A-I et chacune des espèces parentes.

Grandeurs comparées		$\alpha'$ ( <i>albifrons</i> )	Comparaison <i>albifrons</i> -hybrides		$\alpha'$ (hybrides)	Comparaison hybrides- <i>ischiosetosa</i>		$\alpha'$ ( <i>ischiosetosa</i> )
Y	X		P	Différence		P	Différence	
$l_{tête}$	L	0,84 <sub>9</sub>	< 0,01	significative	0,88 <sub>8</sub>	< 0,05 vois. de 0,01	très prob. signif.	0,91 <sub>9</sub>
$l_1$	L	0,99 <sub>2</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,05 <sub>6</sub>	< 0,05 vois. de 0,01	très prob. signif.	1,09 <sub>0</sub>
$l_2$	L	1,07 <sub>4</sub>	< 0,01	significative	1,11 <sub>4</sub>	> 0,05	non signif.	1,12 <sub>7</sub>
$L_{P_2}$	L	0,94 <sub>8</sub>	< 0,05 vois. de 0,01	très prob. signif.	1,00 <sub>1</sub>	> 0,05	non signif.	1,01 <sub>0</sub>
$L_{P_6}$	$L_{P_2}$	0,90 <sub>5</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,02 <sub>1</sub>	> 0,05	non signif.	1,03 <sub>4</sub>
$L_{P_7}$	$L_{P_2}$	0,97 <sub>4</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,10 <sub>0</sub>	> 0,05	non signif.	1,11 <sub>4</sub>
$l_{P_6}$ (prémâles)	$L_{P_6}$	(1,33 <sub>5</sub> )	> 0,05	non signif.	(1,09 <sub>5</sub> )	< 0,001	haut. signif.	0,76 <sub>9</sub>
$l_{P_6}$ (mâles)	$L_{P_6}$	0,94 <sub>3</sub>	> 0,05	non signif.	0,87 <sub>1</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,76 <sub>9</sub>
$l_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_7}$	0,99 <sub>0</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,75 <sub>6</sub>	> 0,05	non signif.	0,73 <sub>6</sub>

TABLEAU XXXII.

Ornementation des lobes des carpopodites chez quelques hybrides A-F ou F-A.

Taille L du mâle hybride (en millimètres)	Lobe du carpopodite de P 6			Lobe du carpopodite de P 7		
	soies « en crochet »	épines	soie épineuse	soies « en crochet »	épines	soie épineuse
1,33	2	1		0	1	
1,35	0	1		0	1	
1,40	1	0		1	1	
1,53	6	0		4	0	
1,56	4	1		1	1	
1,63	6	0		3	1	
1,63	2	1		1	1	
1,68	7	0		1	1	
1,78	10	0		6	0	
1,90	8	0	1	1	1	
1,97	8	0		4	1	
2,08	11	1		1	5	
2,09	12	0		8	0	
2,20	12	0	1	5	1	1
2,45	18	0		7	0	1

TABLEAU XXXIII. — *Jaera marina* : hybrides F-A.

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{tête}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	184	$0,82_2 \pm 0,01_0$	$— 0,60_6 \pm 0,02_6$	<b>0,81<sub>0</sub></b>	$— 0,57_5$
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	184	$0,98_4 \pm 0,01_2$	$— 0,88_3 \pm 0,03_0$	<b>0,97<sub>0</sub></b>	$— 0,84_3$
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	184	$1,08_7 \pm 0,01_3$	$— 1,06_0 \pm 0,03_2$	<b>1,07<sub>3</sub></b>	$— 1,02_4$
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	184	$1,12_4 \pm 0,01_4$	$— 1,13_6 \pm 0,03_5$	<b>1,10<sub>8</sub></b>	$— 1,09_6$
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	184	$1,17_9 \pm 0,01_5$	$— 1,27_2 \pm 0,03_8$	<b>1,16<sub>1</sub></b>	$— 1,22_7$
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	184	$1,17_4 \pm 0,01_4$	$— 1,23_9 \pm 0,03_5$	<b>1,15<sub>8</sub></b>	$— 1,20_1$
$l_6$ (mâles)	L	136	$1,12_3 \pm 0,01_7$	$— 1,07_0 \pm 0,04_4$	<b>1,11<sub>0</sub></b>	$— 1,02_4$
$l_7$ (mâles)	L	136	$1,08_1 \pm 0,01_7$	$— 0,95_8 \pm 0,04_3$	<b>1,06<sub>3</sub></b>	$— 0,91_0$
$l_{pléo.}$ (mâles)	L	136	$1,01_4 \pm 0,01_8$	$— 0,89_0 \pm 0,04_5$	<b>0,99<sub>3</sub></b>	$— 0,83_7$
$L_{préop.}$ (mâles)	L	136	$0,96_5 \pm 0,02_0$	$— 0,81_2 \pm 0,05_0$	<b>0,93<sub>8</sub></b>	$— 0,74_4$
$l_{préop.}$ (mâles)	$L_{préop.}$	136	$1,14_4 \pm 0,02_7$	$— 0,55_2 \pm 0,04_4$	<b>1,10<sub>2</sub></b>	$— 0,48_4$

TABLEAU XXXIV. — *Jaera marina* : hybrides F-A. — Croissance relative des péréiopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	180	$1,01_9 \pm 0,01_7$	$— 1,08_4 \pm 0,04_2$	<b>0,99<sub>3</sub></b>	$— 1,02_1$
$L_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	178	$0,99_0 \pm 0,01_1$	$0,26_9 \pm 0,01_6$	<b>0,97<sub>8</sub></b>	$0,28_6$
$L_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_2}$	131	$1,04_0 \pm 0,01_8$	$0,21_3 \pm 0,02_7$	<b>1,01<sub>9</sub></b>	$0,24_4$
$l_{P_6}$ (prémâles)	$L_{P_6}$	45	$1,56_7 \pm 0,16_3$	$— 1,96_7 \pm 0,24_0$	<b>(1,16<sub>0</sub>)</b>	$(— 1,26_7)$
$l_{P_6}$ (mâles)	$L_{P_6}$	133	$1,09_6 \pm 0,03_6$	$— 1,11_6 \pm 0,06_3$	<b>1,01<sub>7</sub></b>	$— 0,97_7$
$l_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_7}$	133	$1,03_8 \pm 0,03_7$	$— 1,07_1 \pm 0,06_5$	<b>0,94<sub>8</sub></b>	$— 0,91_2$

TABLEAU XXXV. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les hybrides F-A et chacune des espèces parentes.

Grandeurs comparées		$\alpha'$ ( <i>forsmani</i> )	Comparaison <i>forsmani</i> -(F-A)		$\alpha'$ (F-A)	Comparaison (F-A)- <i>albifrons</i>		$\alpha'$ ( <i>albifrons</i> )
Y	X		P	Différence		P	Différence	
$l_{tête}$	L	0,80 <sub>4</sub>	> 0,05	non signif.	0,81 <sub>0</sub>	< 0,05 vois. de 0,01	très prob. signif.	0,84 <sub>9</sub>
$l_1$	L	0,92 <sub>6</sub>	< 0,01	signif.	0,97 <sub>0</sub>	> 0,05	non signif.	0,99 <sub>2</sub>
$l_2$	L	1,02 <sub>2</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,07 <sub>3</sub>	> 0,05	non signif.	1,07 <sub>4</sub>
$L_{F_2}$	L	0,90 <sub>3</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,99 <sub>3</sub>	> 0,05	non signif.	0,94 <sub>8</sub>
$L_{F_6}$	$L_{F_2}$	0,97 <sub>2</sub>	> 0,05	non signif.	0,97 <sub>8</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,90 <sub>5</sub>
$L_{F_7}$	$L_{F_2}$	1,03 <sub>1</sub>	> 0,05	non signif.	1,01 <sub>9</sub>	> 0,05	non signif.	0,97 <sub>4</sub>
$l_{F_6}$ (mâles)	$L_{F_6}$	1,14 <sub>7</sub>	< 0,01	signif.	1,01 <sub>7</sub>	> 0,05	non signif.	0,94 <sub>3</sub>
$l_{F_7}$ (mâles)	$L_{F_7}$	1,08 <sub>1</sub>	< 0,01	signif.	0,94 <sub>8</sub>	> 0,05	non signif.	0,99 <sub>0</sub>

TABLEAU XXXVI. — *Jaera marina* : hybrides F-I.

Croissance relative des largeurs du corps et de la longueur du préopercule en fonction de L et de la largeur du préopercule en fonction de sa longueur, chez les prémâles + mâles ou chez les seuls mâles.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$l_{\text{tête}}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>0,87</b> <sub>9</sub> $\pm$ 0,01 <sub>1</sub>	— 0,75 <sub>8</sub> $\pm$ 0,02 <sub>8</sub>	<b>0,86</b> <sub>6</sub>	— 0,72 <sub>4</sub>
$l_1$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>1,04</b> <sub>8</sub> $\pm$ 0,01 <sub>1</sub>	— 1,05 <sub>2</sub> $\pm$ 0,02 <sub>6</sub>	<b>1,03</b> <sub>8</sub>	— 1,02 <sub>8</sub>
$l_2$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>1,11</b> <sub>8</sub> $\pm$ 0,01 <sub>2</sub>	— 1,15 <sub>1</sub> $\pm$ 0,03 <sub>0</sub>	<b>1,10</b> <sub>8</sub>	— 1,12 <sub>1</sub>
$l_3$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>1,14</b> <sub>9</sub> $\pm$ 0,01 <sub>3</sub>	— 1,21 <sub>3</sub> $\pm$ 0,03 <sub>3</sub>	<b>1,13</b> <sub>5</sub>	— 1,17 <sub>8</sub>
$l_4$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>1,22</b> <sub>2</sub> $\pm$ 0,01 <sub>4</sub>	— 1,39 <sub>7</sub> $\pm$ 0,03 <sub>5</sub>	<b>1,20</b> <sub>6</sub>	— 1,35 <sub>7</sub>
$l_5$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>1,22</b> <sub>4</sub> $\pm$ 0,01 <sub>4</sub>	— 1,37 <sub>4</sub> $\pm$ 0,03 <sub>4</sub>	<b>1,21</b> <sub>0</sub>	— 1,33 <sub>9</sub>
$l_6$ ( $\delta\delta$ )	L	137	<b>1,15</b> <sub>0</sub> $\pm$ 0,01 <sub>9</sub>	— 1,13 <sub>2</sub> $\pm$ 0,04 <sub>8</sub>	<b>1,13</b> <sub>0</sub>	— 1,08 <sub>0</sub>
$l_7$ (mâles)	L	137	<b>1,12</b> <sub>8</sub> $\pm$ 0,01 <sub>9</sub>	— 1,06 <sub>9</sub> $\pm$ 0,04 <sub>8</sub>	<b>1,10</b> <sub>5</sub>	— 1,01 <sub>5</sub>
$l_{\text{pléo.}}$ (mâles)	L	137	<b>1,01</b> <sub>9</sub> $\pm$ 0,02 <sub>1</sub>	— 0,90 <sub>8</sub> $\pm$ 0,05 <sub>4</sub>	<b>0,99</b> <sub>0</sub>	— 0,83 <sub>2</sub>
$L_{\text{préop.}}$ (mâles)	L	136	<b>0,93</b> <sub>9</sub> $\pm$ 0,01 <sub>8</sub>	— 0,75 <sub>0</sub> $\pm$ 0,04 <sub>7</sub>	<b>0,91</b> <sub>5</sub>	— 0,68 <sub>9</sub>
$l_{\text{préop.}}$ (mâles)	$L_{\text{préop.}}$	136	<b>1,07</b> <sub>2</sub> $\pm$ 0,02 <sub>2</sub>	— 0,41 <sub>9</sub> $\pm$ 0,03 <sub>7</sub>	<b>1,04</b> <sub>0</sub>	— 0,36 <sub>7</sub>

TABLEAU XXXVII. — *Jaera marina* : hybrides F-I. — Croissance relative des péréiopodes.

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	$\alpha'$	B'
$L_{P_2}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	L	191	<b>1,04</b> <sub>3</sub> $\pm$ 0,01 <sub>4</sub>	— 1,09 <sub>8</sub> $\pm$ 0,03 <sub>6</sub>	<b>1,02</b> <sub>4</sub>	— 1,05 <sub>1</sub>
$L_{P_1}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	189	<b>0,95</b> <sub>1</sub> $\pm$ 0,01 <sub>0</sub>	0,02 <sub>3</sub> $\pm$ 0,01 <sub>5</sub>	<b>0,94</b> <sub>0</sub>	0,03 <sub>9</sub>
$L_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_2}$	191	<b>1,05</b> <sub>3</sub> $\pm$ 0,01 <sub>1</sub>	0,20 <sub>1</sub> $\pm$ 0,01 <sub>7</sub>	<b>1,04</b> <sub>7</sub>	0,21 <sub>8</sub>
$L_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_2}$	134	<b>1,13</b> <sub>3</sub> $\pm$ 0,02 <sub>5</sub>	0,11 <sub>5</sub> $\pm$ 0,03 <sub>9</sub>	<b>1,09</b> <sub>7</sub>	0,17 <sub>1</sub>
$l_{P_6}$ ( $\delta\delta$ + prémâles)	$L_{P_6}$	190	<b>0,95</b> <sub>7</sub> $\pm$ 0,02 <sub>1</sub>	— 1,08 <sub>0</sub> $\pm$ 0,03 <sub>9</sub>	<b>0,91</b> <sub>3</sub>	— 0,99 <sub>9</sub>
$l_{P_7}$ (mâles)	$L_{P_7}$	133	<b>0,89</b> <sub>2</sub> $\pm$ 0,02 <sub>9</sub>	— 1,02 <sub>4</sub> $\pm$ 0,05 <sub>6</sub>	<b>0,82</b> <sub>6</sub>	— 0,89 <sub>8</sub>

TABLEAU XXXVIII. — Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les hybrides F-I et chacune des espèces parentes.

Grandeurs comparées		$\alpha'$ ( <i>forsmani</i> )	Comparaison <i>forsmani</i> -(F-I)		$\alpha'$ (F-I)	Comparaison (F-I)- <i>ischiosetosa</i>		$\alpha'$ ( <i>ischiosetosa</i> )
Y	X		P	Différence		F	Différence	
<i>l</i> <sub>tête</sub>	L	0,80 <sub>4</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,86 <sub>8</sub>	< 0,01	signif.	0,91 <sub>9</sub>
<i>l</i> <sub>1</sub>	L	0,92 <sub>6</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,03 <sub>8</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,09 <sub>0</sub>
<i>l</i> <sub>2</sub>	L	1,02 <sub>2</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,10 <sub>6</sub>	> 0,05	non signif.	1,12 <sub>7</sub>
L <sub>P 2</sub>	L	0,90 <sub>3</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,02 <sub>4</sub>	> 0,05	non signif.	1,01 <sub>0</sub>
L <sub>P 6</sub>	L <sub>P 2</sub>	0,97 <sub>2</sub>	< 0,001	haut. signif.	1,04 <sub>7</sub>	> 0,05	non signif.	1,03 <sub>4</sub>
L <sub>P 7</sub>	L <sub>P 2</sub>	1,03 <sub>1</sub>	< 0,05	probable	1,09 <sub>7</sub>	> 0,05	non signif.	1,11 <sub>4</sub>
<i>l</i> <sub>P 6</sub>	L <sub>P 6</sub>	1,14 <sub>7</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,91 <sub>3</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,76 <sub>9</sub>
<i>l</i> <sub>P 7</sub>	L <sub>P 7</sub>	1,08 <sub>1</sub>	< 0,001	haut. signif.	0,82 <sub>6</sub>	< 0,05 vois. de 0,01	très prob. signif.	0,73 <sub>6</sub>