

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ JAERA (ISOPODE ASELLOTE)

I. — STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES PIÈCES COPULATRICES MÂLES

par

Michel Veuille

C.N.R.S., Laboratoire da Biologie et Génétique Evolutives, 91(90) - Gif-sur-Yvette

Ce travail est dédié à la mémoire du Professeur Charles Bocquet qui en a eu l'idée et en a suivi l'exécution.

Résumé

A l'inverse de la situation décrite chez les autres Crustacés, la fécondation de la femelle de *Jaera* est dorsale et non ventrale. Le fonctionnement des pièces copulatrices du mâle réalise une coaptation fonctionnelle très élaborée de ces appendices. Contrairement au comportement précopulateur, le processus d'insémination varie peu d'une espèce à l'autre, comme le prévoit la théorie de la sélection intrasexuelle intraspécifique.

Introduction

Si l'abandon de la notion d'isolement mécanique entre espèces apparentées (Jordan, 1905) a fait perdre une partie de son intérêt à l'étude des pièces copulatrices, celle-ci reste fructueuse chez de nombreux Arthropodes à des fins systématiques. Dans le genre *Jaera*, la diversité de ces structures d'une espèce à l'autre est considérable et sert de base à l'étude taxinomique du groupe (Kesselyak, 1938). Ces appendices sont en fait systématiquement étudiés par les taxinomistes depuis le travail de Hansen (1905) qui a jeté les bases de la classification des Asellotes. Leur description souffre pourtant en général de la méconnaissance de leur mode de fonctionnement. Bien que l'on soupçonne de longue date que le fonctionnement des appendices sexuels des mâles, les pléopodes 1 et 2, fait intervenir une coaptation complexe de leurs diverses parties, les modalités de cette association restent ignorées.

Maercks (1931) fait la description de la copulation chez *Asellus*, mais elle ne semble pas s'appliquer aux Asellotes marins (Paramyllidae), par suite de trop grandes différences structurales.

Cette ignorance ne prête pas à conséquence pour un travail de classification auquel suffit en principe un constat formel des différences morphologiques entre les espèces. Elle devient un handicap dès que l'on aborde des problèmes de spéciation. L'évolution des pièces copulatrices et, en général, de la biologie sexuelle d'une espèce est appelée à avoir des répercussions plus ou moins profondes sur les autres caractères sexuels, sur le comportement et sur les mécanismes d'isolement interspécifiques qui seront mis en jeu lors de spéciations ultérieures.

La poursuite des recherches de systématique évolutive menées sur le genre *Jaera*, qui mettent précisément en évidence l'impact de l'évolution de la sexualité dans la spéciation, nécessitait donc la clarification de la structure et du rôle des organes copulateurs.

Matériel et méthodes

L'étude des pièces copulatrices mâles a été menée en majeure partie sur une souche de *Jaera italica*, originaire de Risan (Yougoslavie) et entretenue au laboratoire. L'observation d'appendices *in toto* ou en coupes sériées a permis d'en faire la description morphologique. La structure tridimensionnelle a été corroborée par la microscopie électronique à balayage. La coaptation des diverses parties n'étant pas directement observable sur le vivant, son étude a nécessité la fixation instantanée d'animaux en cours de copulation par l'azote liquide, suivie d'un durcissement des appendices au formol.

Description des appendices

a) Préopercule (Fig. 1)

Les appendices du premier segment abdominal (pléopodes 1) fusionnent en une structure unique, large, plate et légèrement convexe, nommée préopercule (Bocquet, 1953). La fusion se fait selon l'axe médian du corps, à la jonction des deux symподites qui portent deux exopodites non articulés contribuant à donner à l'ensemble l'aspect d'une lame rigide en forme de «T». Un jeu de canalisations joint la base du préopercule à ses deux extrémités distales. L'élément central en est un canal clos formé d'un repli ventral de cuticule courant le long de la jonction des deux pléopodes. Il s'évase à son extrémité proximale pour constituer un entonnoir auquel s'abouchent les deux papilles génitales et se termine à l'autre extrémité des symподites par un orifice dorsal. De ce point divergent deux sillons sclérisés dorsaux en forme de gouttière, dont les bords se replient progressivement à mesure qu'ils cheminent vers les angles latéraux distaux, pour former alors deux cylindres clos et épais qui se dégagent finalement du corps du préopercule et constituent les cornes copulatrices.

La marge de mobilité de cet appendice est extrêmement réduite et se limite à la rotation autour d'une ligne d'insertion perpendi-

culaire à l'axe de symétrie de l'animal. Rejeté en arrière au repos pour couvrir la chambre respiratoire, le préopercule se redresse à angle droit au cours de la copulation.

La structure fondamentale de cet organe varie peu d'une espèce à l'autre, mais sa forme connaît une grande diversité, du fait de variations considérables dans la longueur des cornes copulatrices, (Fig. 3B), et de l'orientation de celles-ci. Les cornes longues de certaines espèces sont orientées latéralement, tandis qu'elles se dirigent caudalement chez les espèces à cornes courtes.

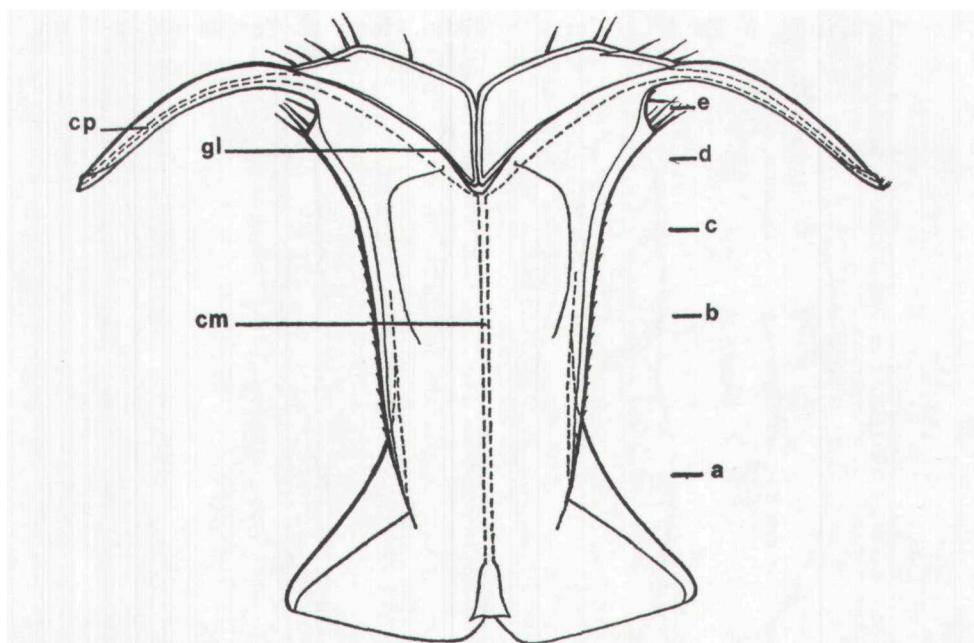


FIG. 1

Préopercule de *Jaera italica* en vue dorsale.

cm : canal médian; cp : corne copulatrice; gl : gouttière latérale; a, b, c, d, e : niveaux de coupe de la Fig. 2.

b) Les pléopodes 2 (Fig. 3)

A la différence de la première paire de pléopodes du mâle, la seconde paire a conservé la structure typique des deux appendices biramés et indépendants.

Le sympodite est plat, ovale et assez épais car il loge un important système musculaire. Son bord externe arrondi s'étire jusqu'à repousser en position interne la marge distale où s'articulent les rames, mettant celles-ci vis-à-vis du préopercule. L'exopodite discoidal montre deux zones sclérifiées et articulées ennoyées dans la lamelle de cuticule mince et souple qui constitue le reste de la rame. L'élément sclérifié proximal articule la rame au sympodite. On peut le décrire comme un pivot porté par deux condyles dont l'axe est approximativement dorso-ventral. La position de l'exopodite sur cet axe de rotation dépend du jeu antagoniste de deux apodèmes,

qui permettent de le basculer vers l'extérieur ou de le ramener vers l'endopodite. Distalement, ce pivot est articulé à l'autre secteur sclérifié de la cuticule. Il dessine une languette pointant vers l'endopodite une extrémité recourbée en crochet. La lamelle de cuticule mince qui contient cet ensemble est couverte de barbules sur sa face ventrale.

L'endopodite du pléopode 2, dont la fonction est de transmettre le sperme aux voies génitales femelles, comprend deux segments articulés. L'élément proximal est parcouru sur sa face ventrale par une rampe formée d'un repli cuticulaire en saillie allant d'une articulation à l'autre. L'article distal, long et fusiforme, est un

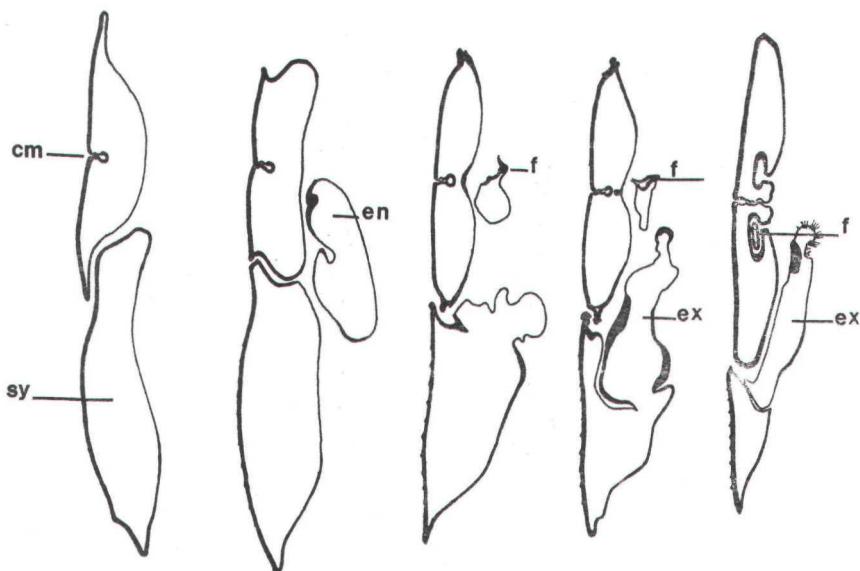


FIG. 2
Préopercule et pléopode 2 de *Jaera italica*, à divers niveaux de coupe
(voir fig. 1 et 3).

Préopercule : cm : canal médian; gl : gouttière latérale.
Pléopode 2 : sy : symphodite; en : endopodite; ex : exopodite; f : fouet copulateur.

fouet copulateur. La terminaison effilée qui lui vaut ce nom est un tube creux et flexible formé d'un repli cuticulaire longitudinal refermé sur toute sa longueur et ouvert à ses deux extrémités. Son orifice proximal forme une large poche qui permet au sperme de pénétrer dans le fouet (Planche 1). L'ensemble de ce segment distal de l'endopodite est formé de cuticule mince et souple, sauf au niveau du fouet, et d'une languette de cuticule placée dans son prolongement qui le joint à l'articulation. Cette disposition confère au fouet une rigidité suffisante pour pouvoir être poussé, lors de la copulation, dans la rainure latérale du préopercule qui lui fait face.

En raison de la coaptation du fouet copulateur et des cornes du préopercule, les variations interspécifiques des deux organes sont

concomitantes, et tous deux ont toujours même longueur relative et même orientation (Fig. 3B).

De l'observation du pléopode 2 se dégage l'impression d'une architecture étonnamment complexe, dont l'élément copulateur proprement dit, le fouet de l'endopodite, n'est que l'un des éléments

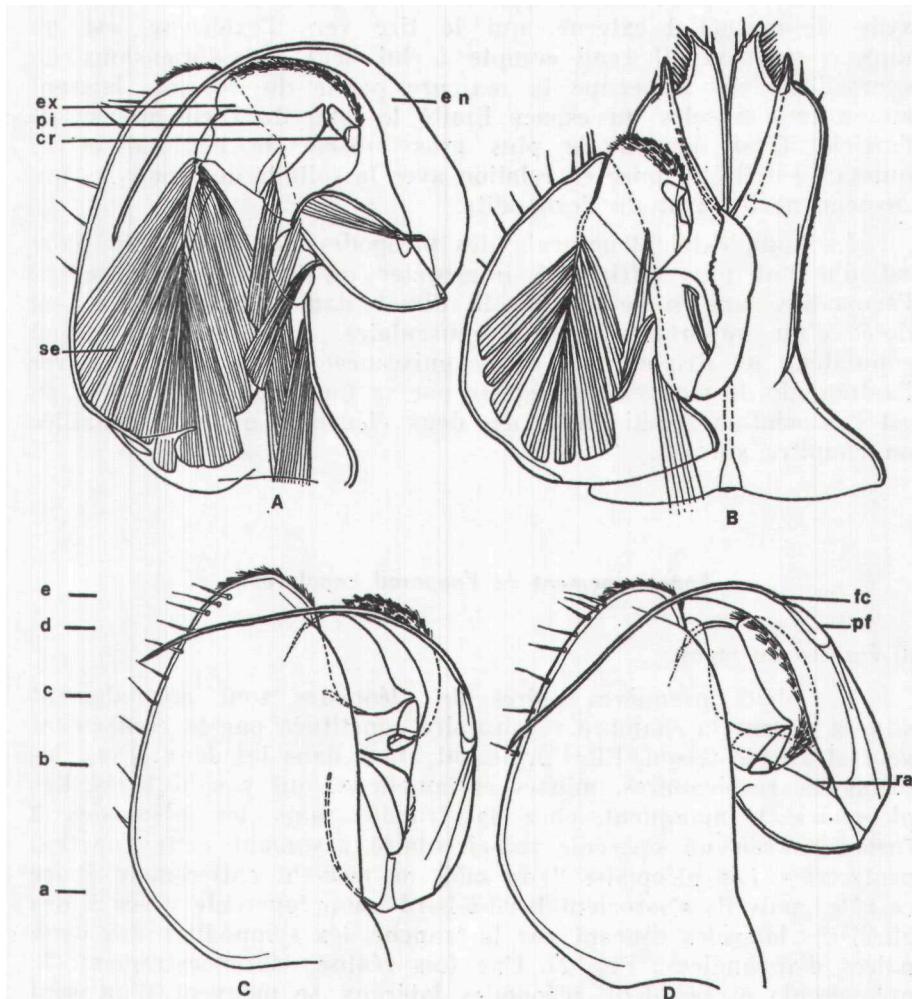


FIG. 3

A, B, C, pléopodes 2 de *Jaera italica*, respectivement en vue dorsale, ventrale et fonctionnelle.

D : pléopode 2 et préopercule de *Jaera schellenbergi*.

ex : exopodite; cr : crochet; pi : pivot; fc : fouet copulateur; pj : poche du fouet copulateur; ra : rampe d'accrochage de l'exopodite; se : muscle symподio-exopodial externe; a, b, c, d, e : niveaux de coupes de la fig. 2.

constituants. La complexité du jeu mécanique qui préside à l'introduction du sperme se confirme lorsque l'on considère l'appareil musculaire qui le met en mouvement.

Le pléopode 2 possède cinq faisceaux musculaires (Fig. 3A). Le sterno-sympodial interne qui joint le pléotelson au sympodite

permet de relever ce dernier à angle droit pour le mettre en position fonctionnelle. L'endopodite est mû par trois muscles relativement faibles qui ne peuvent avoir d'autre rôle que d'orienter le fouet copulateur dans la corne du préopercule avant l'insémination. L'exopodite est actionné par deux muscles : le sympodio-exopodial interne est un petit muscle qui ramène le pivot vers l'intérieur; le sympodio-exopodial externe, qui le tire vers l'extérieur, est un muscle puissant. Il rend compte à lui seul des dimensions du sympodite dont il occupe la majeure partie du volume, laissant aux autres muscles un espace limité le long du bord interne de l'article. C'est de loin le plus gros muscle de l'animal et sa puissance doit être mise en relation avec la solidité des condyles qui suspendent le pivot de l'exopodite.

La complexité structurale des pléopodes de la seconde paire est d'autant plus difficile à interpréter qu'elle est paradoxale : l'exopodite, une rame sans rôle direct dans l'insémination, est dotée d'un important appareil musculaire. A l'inverse, le fouet copulateur ne dispose pas d'une puissance propre à lui assurer l'autonomie de mouvement requise par sa fonction. L'explication en est l'association fonctionnelle des deux éléments, qui sera détaillée au chapitre suivant.

Fonctionnement de l'appareil copulateur

a) Position au repos

Les deux premières paires de pléopodes sont normalement situées devant la chambre respiratoire constituée par le creusement ventral du pléotelson. Elles protègent ainsi, dans les deux sexes, les pléopodes respiratoires, minces et lamelleux, qui y sont logés. Les pléopodes 1 manquent chez la femelle mais les pléopodes 2 fusionnent en un opercule sub-circulaire assumant cette fonction protectrice. Les pléopodes 2 du mâle ne peuvent entièrement jouer ce rôle, mais ils s'associent bord-à-bord au préopercule grâce à des glissières latérales courant sur la tranche des sympodites des deux paires d'appendices (Fig. 2). Une fois réalisé cet encastrement, le préopercule et les deux pléopodes latéraux se meuvent d'un seul tenant pour ouvrir ou refermer la chambre respiratoire et contrôler l'entrée d'eau. Chez les espèces méditerranéennes du genre *Jaera*, la taille réduite de l'appareil copulateur ne lui fait couvrir qu'une faible surface et la réalisation d'un opercule requiert l'association supplémentaire des pléopodes 3 dont l'exopodite, non respiratoire, est élargi et sclérisé.

b) Position lors de l'insémination

Lors de la copulation, le mâle se maintient sur la femelle en position « tête-bêche », la face ventrale tournée vers le dos de celle-ci (Forsman, 1944). L'un des pléopodes 2 est alors disjoint du préopercule lequel, toujours associé à l'autre pléopode, est



MICHEL VEUILLE

PLANCHE 1
Fouet copulateur de *Jaera nordmanni*.

relevé à angle droit. Il est inséré, par rotation du pléotelson, entre les pléonites 4 et 5 de la femelle du côté qui fait face au pléopode 2 fonctionnel. Les auteurs sont divisés sur la nature du point où s'ancre la corne du préopercule. Selon Mac Murrich (1895), il y a insémination traumatique dans le dos de la femelle et il en résulte la formation d'un organe cuticulaire dorsal qu'il interprète comme se déplaçant vers la spermathèque. L'opinion de Forsman (1944), reprise par M. Jones (1971) et Solignac (1972), est que la corne du préopercule contourne le cinquième pléonite de la femelle pour rejoindre la face ventrale. Les produits génitaux seraient déversés dans l'orifice de ponte qui, chez les Crustacés, sert généralement d'orifice copulateur. Cette dernière interprétation se heurte à de nombreuses impossibilités mécaniques : la longueur des cornes copulatrices est souvent insuffisante pour atteindre ce point et la disposition des segments abdominaux en « tuiles de toit » ne permet pas de les contourner. De surcroît, cette interprétation est proposée pour l'espèce *Jaera albifrons*, chez laquelle les cornes du préopercule sont longues et recourbées, mais elle ne saurait être envisagée chez des espèces comme *J. schellenbergi* ou *J. nordmanni*, dont les cornes sont courtes et droites.

L'observation d'animaux fixés en cours de copulation montre que l'insémination se fait par la voie dorsale, à travers l'organe cuticulaire qui préexiste à la copulation, et ne résulte donc pas d'une insémination traumatique (Veuille, 1978).

d) Trajet du sperme

Au repos, les spermatozoïdes sont conservés dans les canaux déférents. Ceux-ci débouchent extérieurement au niveau du septième segment thoracique par deux papilles ventrales accolées en position médiane. Elles y sont maintenues encapsulées dans l'entonnoir du canal préoperculaire médian auquel elles transmettent les produits génitaux. Ceux-ci transitent ensuite jusqu'au débouché distal de ce conduit, d'où ils sont émis dans la poche réceptrice formée par la base du fouet copulateur. C'est ce fouet creux qui, à son tour, transférera le sperme aux voies génitales de la femelle.

e) Cooptation entre préopercule et pléopode 2

Le fouet copulateur est guidé vers l'organe cuticulaire de la femelle par la corne du préopercule. Cette dernière est constituée d'une gouttière qui se referme progressivement par spiralisatation de l'un des bords à l'intérieur de l'autre. Elle est bien adaptée à une introduction aisée du fouet tout en ne permettant son dégagement que par retrait. L'ensemble des deux tubes coulissant l'un dans l'autre constitue alors une association stable.

f) Cooptation entre les rames du pléopode 2

La poussée du fouet copulateur dans la glissière du préopercule est permise par le couplage de l'endopodite et de l'exopodite du

pléopode 2 : le crochet de ce dernier est inséré derrière la rampe de l'article proximal de l'endopodite (Fig. 3D). Une série de contractions du muscle sympodio-exopodial externe assurent alors le va-et-vient du fouet entre l'orifice distal du canal du préopercule, où il reçoit les spermatozoïdes, et l'organe cuticulaire de la femelle, où ils sont expulsés par pression.

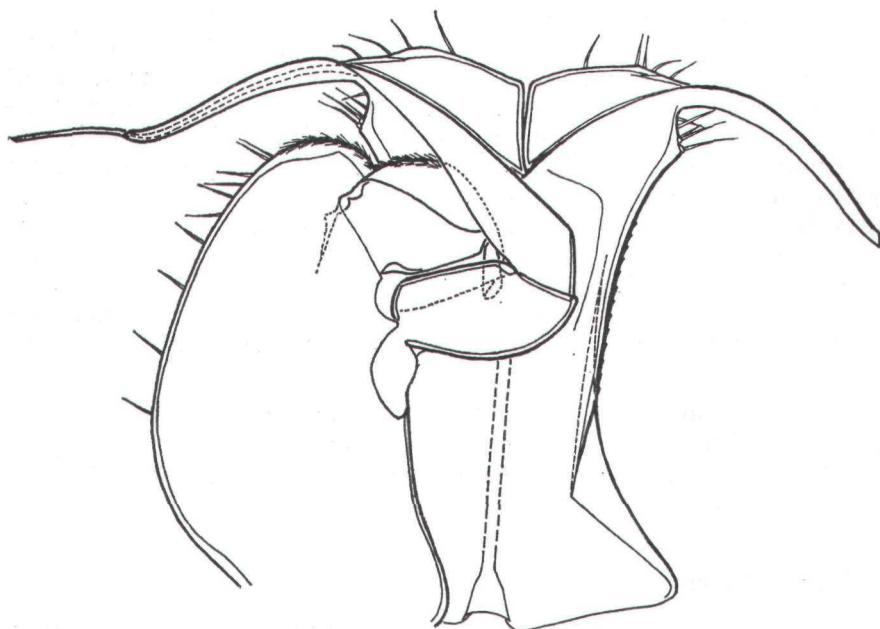


FIG. 4

Préopercule et pléopode 2 de *Jaera italica* en coaptation fonctionnelle.

Discussion

L'observation de la copulation et la fixation de couples engagés dans la pariade, ont été effectuées dans les espèces *J. italica*, *J. nordmanni*, *J. sarsi* et *J. albifrons*. Le mécanisme décrit chez *J. italica* a été vérifié dans chaque cas. Une telle conclusion n'était pas immédiate : l'adoption du mécanisme de la fécondation proposé par Forsman aurait entraîné l'hypothèse d'une insémination « ventro-ventrale » chez *J. nordmanni* : la morphologie particulière et les dimensions réduites du préopercule de cette espèce n'auraient pas permis aux mâles de féconder les femelles en se maintenant sur leur dos. Il faut pourtant reconnaître qu'une telle conclusion aurait été concordante avec la précopulation, elle-même « ventro-ventrale », des *nordmanni*, à la différence, par exemple, des *Jaera albifrons*. Les termes du passage évolutif d'un type de comportement à l'autre restaient cependant difficiles à concevoir.

Les faits démontrent qu'il n'en va pas ainsi et que les femelles de toutes les espèces sont fécondées par voie dorsale. Cela montre que le mécanisme de la fécondation est une phase comportementale d'un grand conservatisme d'une espèce à l'autre. Les importantes différences observées lors de la formation du couple ne semblent pas influencer cette phase plus en aval de la séquence du comportement de rapprochement des sexes. Une telle constatation est en accord avec les prédictions de la théorie de la sélection sexuelle : on considère que l'un des facteurs principaux de l'évolution du comportement sexuel est la compétition entre les

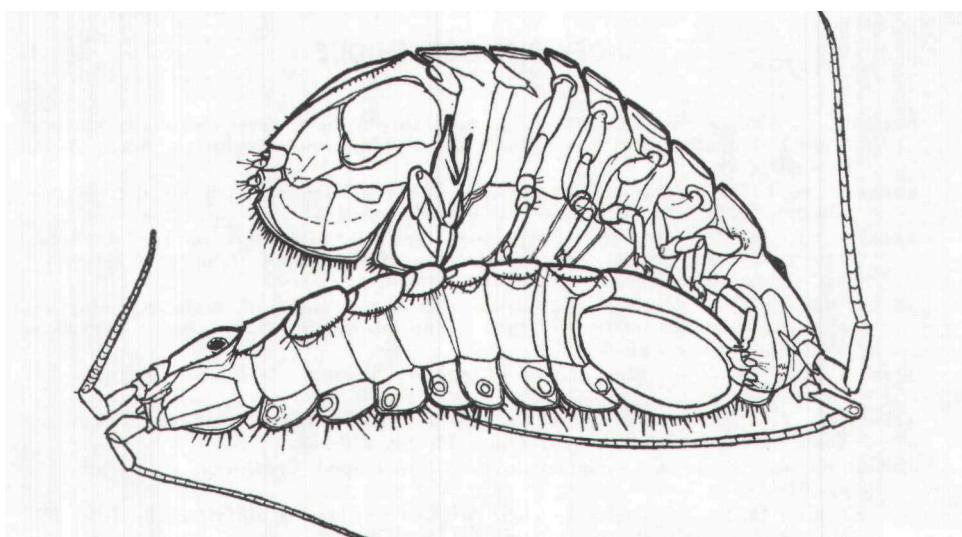


FIG. 5

Copulation chez *Jaera italica* (les pléopodes 6 et 7 du mâle et tous ceux de la femelle ont été omis).

représentants d'un même sexe pour l'accouplement avec les individus de l'autre sexe. Les femelles d'Isopodes, pondant un petit nombre d'œufs à des intervalles réguliers et espacés d'une mue sur deux, sont assurées d'être fécondées et ne subissent qu'une très faible compétition intrasexuelle. Il n'en va pas de même pour les mâles et la compétition pour l'accès aux femelles vierges doit être à l'origine d'une très forte pression de sélection. C'est lors de la formation du couple que celle-ci fait surtout sentir ses effets et il peut en résulter une évolution considérable du comportement précopulateur. Après que les partenaires sexuels aient ainsi été déterminés, le processus d'insémination proprement dit est peu sujet aux variations évolutives. La complexité du mécanisme mis en jeu lors de la fécondation n'accorde d'ailleurs que peu de marge à de tels changements qui ne sauraient que perfectionner les coaptations mises en place ou assurer l'évolution conjointe des pièces génitales mâles ou femelles; on ne saurait considérer indépendamment les pièces copulatrices de l'un des deux sexes et l'étude de l'appareil génital de la femelle fera l'objet de la seconde partie de cette étude à paraître dans les Cahiers de Biologie Marine.

Summary

Jaera females are not inseminated through a ventral opening as in other crustacea, but through a dorsal one. The males copulatory appendages show a hight functional coaptation of their different parts. Contrarily to the premating behaviour, the copulatory process is a very conservative one, as could be expected from the theory of intraspecific sexual selection.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, c., 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de Systématique Evolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, pp. 187-450.
- FORSMAN, B., 1944. — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schweidischen Westküste. *Arc. f. Zool.*, 35 A (II), pp. 1-33.
- HANSEN, H.J., 1905. — On the morphology and classifications of the Asellota, group of Crustaceans, with descriptions of the genus *Stenetrium* Hasw — and its species. *Proc. Zool. Soc. London*, 2, pp. 302-331.
- JONES, M.B., 1971. — Stereoscan electron microscope study of male reproductive characters in the *Jaera albifrons* group of species (Crustacea : Isopoda). *Mar. Biol.*, 10 (3), pp. 265-271.
- JORDAN, D.S., 1905. — The origin of species through isolation. *Science*, 22, pp. 545-562.
- KESSELYAK, A., 1938. — Die Arten der Gattung *Jaera* Leach (Isopoda, Asellota). *Zool. Gg. Syst. Okol. Geogr. Tiere*, 71, pp. 219-252.
- MAC MURRICH, J.P., 1895. — Embryology of the Isopod Crustacea, *J. Morph.*, 11, pp. 63-146.
- MAERCK, H.H., 1931. — Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus* L. *Zool. Abt. Algem. Zool. Phys. Tiere*, 48 (3), pp. 399-507.
- SOLIGNAC, M., 1972. — Le comportement sexuel des *Jaera (albifrons) praehirsuta* (Isopodes-Asellotes). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274, pp. 1570-1572.