

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ *JAERA* (ISOPODE ASELOTÉ)

II. — ÉVOLUTION DES ORGANES REPRODUCTEURS FEMELLES

par

Michel Veuille

C.N.R.S., Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives, 91190 - Gif-sur-Yvette

Résumé

Pendant la première intermue de leur cycle sexuel, les femelles de *Jaera* montrent un canal cuticulaire interne destiné à recevoir les spermatozoïdes et conduisant à un réceptacle séminal. Il existe une relation étroite entre les longueurs respectives de l'organe cuticulaire et des pièces copulatrices du mâle. Chez la plupart des espèces, ces organes sont caducs. Chez *Jaera albifrons* et *Jaera hopeana*, les anciens « organes cuticulaires » sont conservés à l'intérieur de l'organisme et servent vraisemblablement à conserver le stock de spermatozoïdes d'une mue à l'autre.

Les implications évolutives de cette structure sont discutées.

Introduction

Le genre *Jaera* a donné lieu à de nombreuses études des mécanismes de l'évolution et il s'est avéré que ces recherches requiéraient une connaissance plus approfondie de la biologie sexuelle de groupe. Les diverses spéciations ayant conduit aux formes actuelles ont essentiellement mis en jeu la modification de caractères sexuels primaires ou secondaires (Bocquet, 1953; Lemerrier, 1960). Si les variants sexuels secondaires sont aujourd'hui bien connus, la complexité des caractères primaires a longtemps été une entrave à leur étude.

La description du fonctionnement des pléopodes copulateurs des mâles (Veuille, 1978 a) ne semble pas suffisante pour interpréter les grandes différences de taille montrées par cette structure dans les diverses espèces. Il a été suggéré que cette explication viendrait de l'étude de la coaptation entre les pièces génitales mâles et femelles au sein de chaque espèce.

La structure de l'appareil copulateur de la femelle reste malheureusement mal connue et elle est suffisamment complexe et originale pour être demeurée longtemps énigmatique.

Sye (1887) est le premier à signaler l'organe dorsal des femelles de *Jaera* mais il se garde d'en proposer une interprétation. L'asso-

ciation étroite de cet organe avec les organes reproducteurs intéresse Mac Murrich (1895) qui croit reconnaître dans ce corps une structure poussant le spermatophore vers l'oviducte de la femelle. Forsman (1944) en fait une étude plus précise et détaillée : l'organe cuticulaire est formé d'un empilement de couches concentriques de cuticule dont la plus externe est la dernière formée tandis que les feuillets internes constituent les vestiges d'exuvies précédentes demeurées en place, « comme la crécelle des serpents à sonnettes ». L'ensemble s'organise autour d'un canal joignant la face dorsale de la femelle à la spermathèque dont il sert, selon cet auteur, à maintenir la stabilité.

L'observation des autres *Jaera* met également en évidence l'existence d'un organe cuticulaire, mais de structure variable selon chaque espèce.

Pour résoudre ces problèmes j'ai dans un premier temps étudié la structure et la fonction de l'organe cuticulaire en prenant comme référence celui de *Jaera italica* qui était, par sa taille et sa simplicité, le plus aisé d'observation.

La comparaison avec les autres *Jaera* a alors permis d'étudier l'évolution de cet organe, sous l'angle de ses variations de taille et de complexification structurale.

Matériel et méthodes

L'organe cuticulaire a été étudié chez *Jaera italica*, *J. (n) nordmanni*, *J. schellenbergi*, *J. sarsi caspica*, *J. hopeana*, *J. massiliensis* et une souche de Kladovo (Danube) provisoirement attribuée à l'espèce *Jaera sarsi*. Il a été recherché par éclaircissement des parties molles et coloration de la cuticule. Des femelles de différents âges, stades d'intermue et étapes du cycle reproducteur ont été utilisées dans chaque cas. L'absence de cette structure chez les mâles a été vérifiée.

L'étude de l'évolution de l'organe cuticulaire au cours du cycle sexuel a été faite par examen de coupes histologiques chez des femelles de même espèce, fixées à différents stades et ayant ou n'ayant pas été fécondées au cours de leur élevage au laboratoire. L'étude du cycle sexuel femelle nécessitait de savoir si une femelle doit être fécondée avant chaque ponte. A cette fin, des femelles ovigères ont été isolées. Celles d'entre elles donnant une descendance ont été observées pendant un autre cycle reproducteur et leur descendance éventuelle notée pour chaque individu. Dans l'épreuve témoin, les femelles accomplissaient le premier cycle sexuel de cette expérience en présence d'un mâle.

Étude de l'organe cuticulaire de *Jaera italica*

a) Le cycle sexuel femelle

L'organe cuticulaire subit de profondes transformations au cours du cycle sexuel, il est donc utile de rappeler les principales étapes de ce dernier avant d'entreprendre toute description. Chez les

femelles adultes en activité sexuelle, ce cycle se déroule sur deux intermues successives. La première phase est une étape de maturation des ovocytes dans les ovaires. Les femelles ne montrent pas alors de poche incubatrice. La mue de ponte met fin à ce stade. Les oostégites se déploient au cours de l'exuviation et forment un marsupium dans lequel seront pondus les œufs. Leur incubation se poursuit pendant tout le stade des oostégites, jusqu'à la libération des néonates qui précède de peu la mue parturielle, après laquelle recommencera un nouveau cycle sexuel. Rappelons en outre que chaque exuviation se déroule en deux temps, affectant à quelques heures d'intervalle la moitié postérieure, puis la partie antérieure de l'animal.

b) Morphologie de l'organe cuticulaire

La femelle de *Jaera italica* ne présente d'organe cuticulaire bien développé qu'au cours du premier de ces deux stades. Cet organe a la forme d'un long canal interne en continuité avec la cuticule et débouchant extérieurement au niveau de la face dorsale, à la base des apodèmes qui s'engagent dans le quatrième péréionite (Fig. 1). Il se compose de deux parties nettement distinctes. A

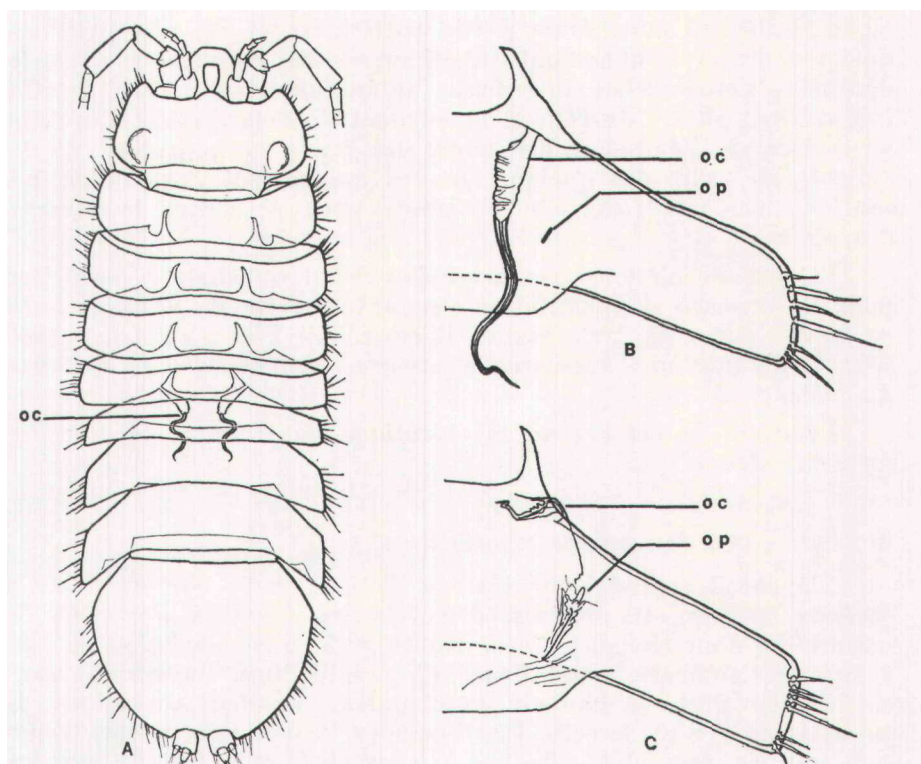


FIG. 1

Organe cuticulaire de *Jaera italica*

A : position dans l'organisme de la femelle; B : aspect des parties cuticulaires du segment 5 pendant le stade sans oostégites; C : aspect des parties cuticulaires du segment 5 pendant le stade à oostégites.

oc : organe cuticulaire (dorsal); op : organe de ponte (ventral).

partir de son débouché externe et sur le tiers de sa longueur, il consiste en un entonnoir de cuticule mince, présentant des plis transversaux formant comme des annulations régulières. Puis la cuticule qui constitue la paroi du canal subit un brusque épaississement qui réduit la lumière de l'organe sur le reste de sa longueur. Cette seconde section montre un contour lisse. Elle s'enroule en spirale, tandis que son diamètre s'amenuise progressivement d'une extrémité à l'autre.

Bien que l'organe cuticulaire s'ouvre virtuellement sur l'extérieur, son orifice est en fait maintenu fermé par suite de replis que forme la cuticule à ce niveau (Planche 1).

L'aspect de cet organe est tout autre chez les femelles ovigères, puisqu'il se réduit à un bouchon de cuticule fripée, situé au point de départ normal du canal (Fig. 1, C).

c) Morphologie et cycle de l'organe de ponte

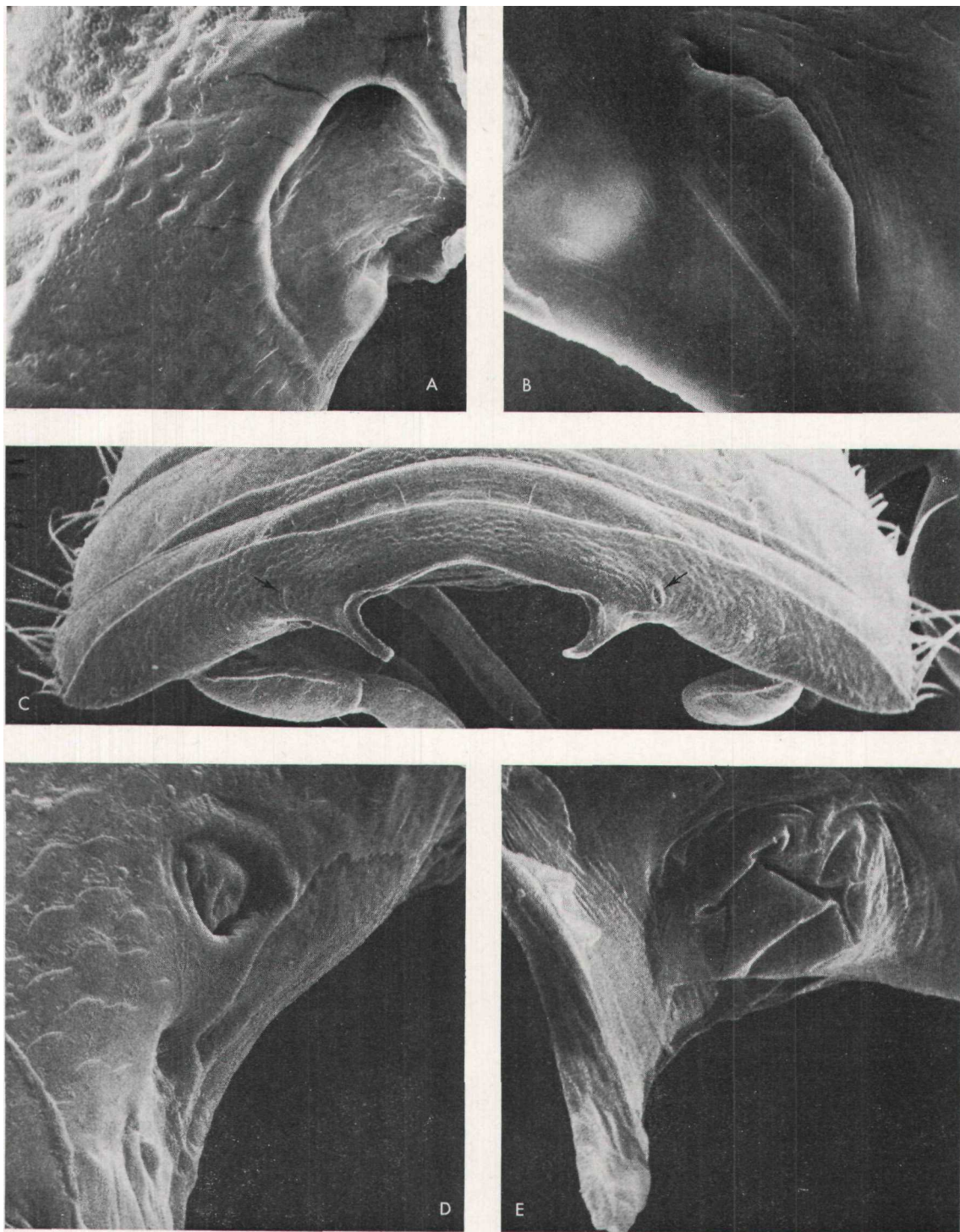
L'organe de ponte suit lui aussi les différentes phases du cycle sexuel. L'émission des œufs a lieu quelques minutes après le déploiement du marsupium, lors de la mue de la partie antérieure de la femelle. L'orifice de ponte se situe sur le cinquième segment thoracique, il dépend donc de la partie postérieure et est mis en place quelques heures auparavant. C'est un canal cuticulaire dont le débouché s'étire selon une fente antéro-postérieure (Fig. 1, C). Les rebords plissés de celle-ci témoignent de l'élargissement qu'elle subit lors de l'émission des œufs. La faible sclérification de la cuticule au cours des quelques heures qui suivent l'exuviation lui confère alors une flexibilité suffisante pour permettre le passage des œufs.

Cet organe n'est fonctionnel qu'au début du stade à oostégites mais il conserve sa constitution pendant le reste de celui-ci. Lors de l'autre étape du cycle sexuel, il est réduit à une cicatrice close (Fig. 1, B), impropre à assurer le passage des pléopodes copulateurs du mâle.

Le cycle de cet organe est identique dans toutes les espèces du genre *Jaera*.

d) Relation avec les organes reproducteurs

L'appareil reproducteur interne de la femelle comprend deux cordons dorsaux, les ovaires, dans chacun desquels s'effectue la maturation d'un chapelet d'ovocytes (Fig. 2). Leur émission se fait à travers l'oviducte, canal formé d'un épithélium unistratifié raccordé à l'ovaire à la hauteur du cinquième segment thoracique. Il se dilate au niveau de cette jonction pour former une spermathèque qui peut se présenter, elle aussi, sous différents états. Chez les femelles de *Jaera italica* en début de stade à oostégites (Fig. 2, A), la spermathèque a des dimensions réduites et sa lumière est close par accolement des parois. Sa section montre qu'elle est formée de deux épithéliums unistratifiés, indépendants et concentriques. Seule l'assise cellulaire la plus externe est en continuité avec la paroi



MICHEL VEUILLE

PLANCHE 1

Débouché externe de l'organe cuticulaire de plusieurs espèces de *Jaera*.

A) *Jaera* « *sarsi* » du Danube — femelle mature non **ovigère**; B) *Jaera* « *sarsi* » du Danube — femelle ovigère; C) *Jaera* (n) *nordmanni* — femelle non ovigère (les flèches indiquent l'orifice des organes cuticulaires; D) *Jaera* (n) *nordmanni* — femelle non ovigère; E) *Jaera italica* — femelle non ovigère.

de l'oviducte. L'autre couche est le prolongement d'un autre tissu tubulaire formé par un diverticule de l'épithélium ectodermique qu'il rejoint au niveau d'une fossette de ce dernier, sous-jacente à l'organe cuticulaire vestigial des femelles de ce stade (Fig. 2, A).

Cette fossette est située à la jonction des quatrième et cinquième segments, et la spermathèque près de l'articulation des cinquième et sixième. Le cinquième péréionite est donc traversé d'avant en arrière par un cordon creux qu'il faut interpréter comme un prolongement interne de l'ectoderme qui ne sécrète pas de cuticule à ce stade et pénètre à l'intérieur de la spermathèque.

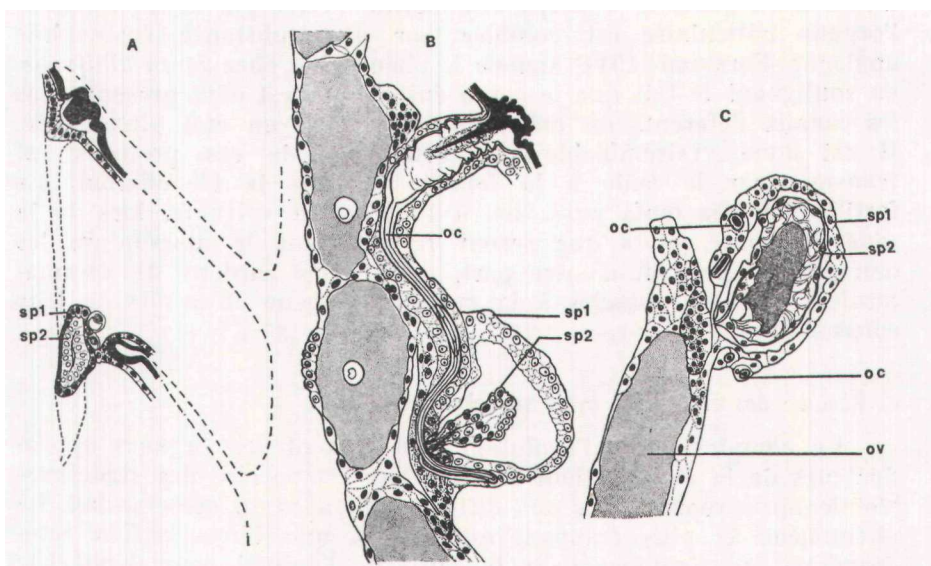


FIG. 2

Vue partielle des organes reproducteurs femelle

A : après la mue parturienne; B : avant la mue de ponte; C : après la mue de ponte.

oc : organe cuticulaire; ov : ovocyte; sp1 : spermathèque primaire; sp2 : spermathèque secondaire.

A la fin du stade à oostégites, alors que l'animal est engagé en stade D du cycle d'intermue et synthétise sa future cuticule sous l'ancienne, ces organes s'accroissent et sont profondément modifiés (Fig. 2, B). La spermathèque s'est élargie en une vésicule dans laquelle l'assise cellulaire interne vue précédemment se retrouve sous la forme d'un sac que j'appellerai « spermathèque secondaire ». Le canal qui la prolonge s'est allongé et accolé à l'ovaire. Le fait le plus caractéristique est qu'à l'instar du reste de l'ectoderme, il synthétise cette fois de la cuticule. Dans sa lumière se constitue un organe cuticulaire déjà reconnaissable qui s'étire jusqu'à l'intérieur de la spermathèque secondaire.

Après la mue de parturition et la perte de l'ancienne cuticule, l'anatomie interne des femelles aura donc subi une transformation totale par rapport à la morphologie des individus issus d'une mue de ponte. Elle est liée à l'apparition d'un organe cuticulaire et de

deux spermathèques, primaire et secondaire, très développées. Les femelles venant d'effectuer une mue parturienne et isolées des mâles au cours de leur élevage au laboratoire montrent précisément le dernier état décrit. Les femelles élevées en présence d'un mâle montrent un état différent, lié au fait que, dans cette espèce, la copulation s'effectue au moment de cette mue.

Chez ces dernières (Fig. 2, C), la spermathèque secondaire s'est élargie et occupe toute la cavité de la spermathèque primaire. La paroi de la spermathèque secondaire est distendue et l'espace ainsi ménagé est occupé par les produits génitaux du mâle et par une masse homogène, le « corps éosinophile ». La partie sclérifiée de l'organe cuticulaire est comblée par une substance éosinophile analogue. Forsman (1944) signale le phénomène chez *Jaera albifrons*, en soulignant le fait que le corps éosinophile est déjà présent dans les canaux déférents du mâle, bien que sous un état plus fluide. Il est donc vraisemblable que l'ensemble de ces produits est transmis par le mâle à la femelle lors de la fécondation. La fertilisation des œufs aura lieu à l'exuviation suivante, lors de la mue de ponte, alors que seront rejetés dans le marsupium les œufs, d'une part et, d'autre part, deux longs cordons de spermatozoïdes toujours associés à la masse homogène et ovoïde de leur corps éosinophile.

e) Résumé des étapes du cycle sexuel femelle

La complexité de l'évolution que suivent les organes reproducteurs de la femelle tient au caractère temporaire des structures histologiques représentées aux différentes étapes du cycle sexuel. Le phénomène le plus frappant est le fait que l'invagination ectodermique qui s'enfonce dans le corps de l'animal pour déboucher à l'intérieur de la spermathèque ne sécrète de paroi cuticulaire qu'une mue sur deux. L'organe cuticulaire qui n'est donc présent que lors du stade sans oostégites, doit être interprété comme la chambre copulatrice de la femelle : c'est ce que suggère la fixation de couples en cours de copulation (Veuille, 1978) et c'est la seule façon de rendre compte de la transmission des produits sexuels mâles à la spermathèque secondaire. Cette dernière a pour fonction de conserver le stock de spermatozoïdes jusqu'à la fertilisation des œufs, lors de la mue suivante; il faudrait alors interpréter le corps éosinophile comme une substance destinée à maintenir le pouvoir fertilisant des spermatozoïdes qui l'entourent. La substance analogue située à l'intérieur du conduit cuticulaire joue sans doute le rôle de bouchon, évitant ainsi la compétition spermatique d'une seconde copulation éventuelle.

Pendant toute l'intermue sans oostégites, le débouché ventral de l'oviducte était demeuré fermé. Il va donner naissance à un orifice de ponte qui se maintiendra pendant tout le stade à oostégites, alors qu'en revanche les organes internes seront réduits.

Cette suite d'événements ne rend compte que des faits observés chez *Jaera italica*. La pérennité de l'organe cuticulaire et du stock de spermatozoïdes au cours des mues chez *J. albifrons* (Forsman, 1944) montre en effet que ce schéma n'a pas de valeur générale.

Évolution de l'organe articulaire chez les différentes espèces

La structuration de l'organe cuticulaire en deux parties, l'une souple et l'autre rigide, se retrouve chez les autres formes méditerranéennes et les espèces ponto-caspiennes mais avec des proportions modifiées par rapport à *Jaera italica*. Les espèces du

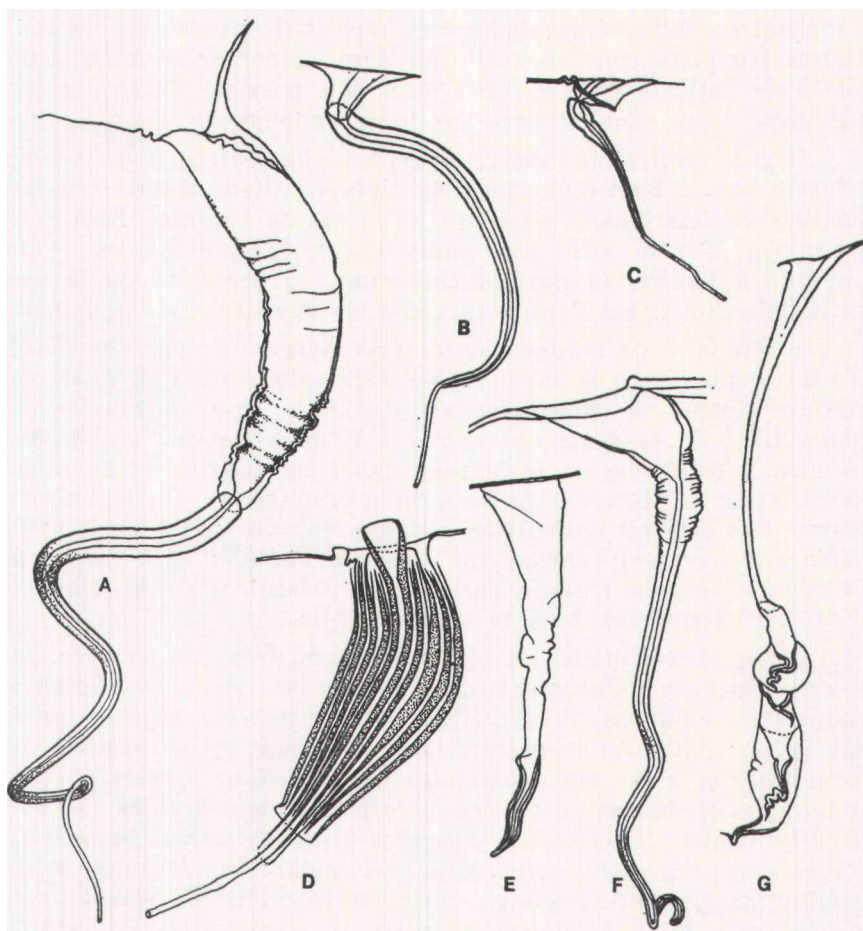


FIG. 3

Représentation des organes cuticulaires de plusieurs espèces à la même échelle.

A : *Jaera italica*; B : *Jaera schellenbergi*; C : *Jaera (nordmanni) nordmanni*;
D : *Jaera (albifrons) albifrons*; E : *Jaera sarsi*; F : *Jaera « sarsi »* du Danube;
G : *Jaera hopeana*.

complexe *nordmanni* ont un organe plus petit et linéaire (Fig. 3, C) ; celui de *J. schellenbergi* (Fig. 3, B) est intermédiaire entre ces deux types ; la réduction de longueur affecte surtout la partie proximale de l'organe. Parmi les espèces ponto-caspiennes, seule la partie sclérifiée est réduite chez *Jaera sarsi caspica* (Fig. 3, E) tandis que c'est l'entonnoir qui diminue chez les *Jaera « sarsi »* du Danube (Fig. 3, F). L'organe cuticulaire de ces espèces est formé d'une

assise unique caduque à chaque cycle sexuel et présente seulement pendant le stade à oostégites.

A la différence de celles-ci le canal cuticulaire n'est jamais rejeté avec l'exuvie chez *Jaera hopeana* et les espèces du complexe *J. albifrons* et la morphologie de leur organe cuticulaire en est modifiée.

Chez *J. hopeana*, un long entonnoir de cuticule mince s'enfonce dans le corps de la femelle à partir du squelette externe (Fig. 3, G). A son autre extrémité s'emboîte un chapelet de petits organes cuticulaires complets constitués chacun d'un entonnoir et d'un canal spiralé de cuticule épaisse, sans qu'il soit possible d'affirmer que la lumière de ce canal s'ouvre sur toute sa longueur.

L'organe cuticulaire de cette espèce s'interprète donc comme la fusion bout à bout d'une série de répliques d'une même structure apparues successivement au cours de la vie de l'animal. Sauf pour le premier d'entre eux, leur taille s'accroît régulièrement d'une extrémité à l'autre, ce qui est conforme à l'hypothèse qu'ils sont synthétisés l'un après l'autre au cours de l'existence de la femelle.

La pérennité de l'organe cuticulaire est assurée par des modalités différentes dans la super-espèce *Jaera albifrons* (Fig. 3, D). La première formation cuticulaire s'y distingue aussi de toutes les autres. C'est ici la seule qui conserve l'aspect typique décrit chez *J. italica*. L'entonnoir de ce premier canal est sclérifié et maintenu ouvert, et le conduit qui mène à la spermathèque est légèrement incurvé. Les couches cuticulaires ultérieures s'enroulent l'une après l'autre sur cet axe; encore ne comprennent-elles que la partie centrale d'un organe typique, car elles ne présentent pas d'entonnoir et ne s'enfoncent pas dans la spermathèque.

Que la conservation des organes cuticulaires soit assurée par un empilement « en chapelet » pour *hopeana*, ou « en oignon », comme chez *albifrons*, il est caractéristique que ces espèces possèdent la possibilité de conserver sur plusieurs cycles sexuels les spermatozoïdes d'une même insémination dans leur spermathèque : les femelles fécondées et élevées isolément restent fertiles pendant plusieurs pontes. Les femelles d'espèces à organe caduc, soumises à la même expérience (*J. italica*, *J. nordmanni*, « *J. sarsi* » du Danube) ne présentent jamais de seconde ponte et voient leurs ovocytes non fécondés dégénérer dans le marsupium. La comparaison de ces observations avec des femelles témoins élevées en présence d'un mâle permet de confirmer l'expulsion de la réserve de spermatozoïdes à la mue parturielle, comme il a été décrit chez *J. italica*. Il existe donc une relation entre la pérennité de l'organe cuticulaire et la stabilité du spermatophore, sans que l'on puisse affirmer que le premier est directement responsable du maintien du second. Une telle hypothèse pourrait être envisagée chez *J. albifrons* où le premier organe cuticulaire demeure engagé dans la spermathèque. Elle est sujette à caution dans le cas de *J. hopeana* puisque la première assise est recouverte par les formations ultérieures, alors que la constitution globale de l'organe suggérerait plutôt que la femelle ne peut être fécondée qu'à son premier cycle sexuel.

Il n'a pas été possible de lever les incertitudes émanant de cette question.

A l'inverse des différences structurales, les variations de longueur relative des deux éléments composant l'organe cuticulaire sont sans effet sur le mode de reproduction de diverses espèces. L'origine de cette diversité doit être recherchée dans la coaptation des pièces copulatrices mâles et femelles. On note en effet que les formes à « entonnoir » profond sont celles chez lesquelles les mâles possèdent eux-mêmes des cornes copulatrices allongées. Il est possible d'établir un diagramme représentant chaque espèce par les longueurs extrêmes relevées dans une même population naturelle pour ces deux parties coaptées (Fig. 4). L'ordre dans lequel se classent les populations est le même dans les deux cas, bien que l'éventail des variations s'étende de 1 à 50 entre les formes extrêmes. Il y a

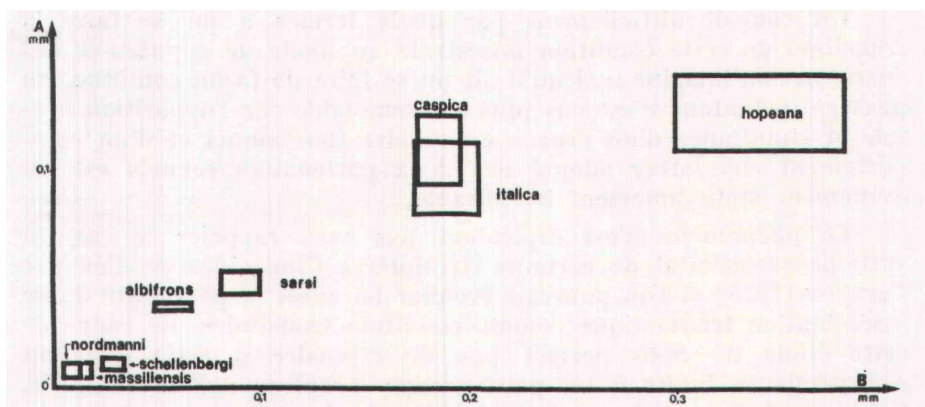


FIG. 4

Relation entre la longueur des cornes copulatrices du mâle (B) et celle de l'entonnoir de l'organe cuticulaire femelle (A) dans des populations naturelles de plusieurs espèces.

Pour chaque espèce le rectangle est construit à partir des mesures extrêmes relevées pour chaque sexe.

donc une stricte corrélation de longueur entre les pièces copulatrices mâles et femelles. La cause de leur diversité est difficile à établir mais la versatilité de ces caractères engendre d'importantes disparités au sein même des groupements naturels d'espèces que l'on peut distinguer à l'intérieur du genre. Il en va ainsi parmi les espèces ponto-caspiennes, entre *Jaera sarsi caspica* et les *Jaera* « *sarsi* » du Danube, de même que dans le groupe méditerranéen, entre les espèces du complexe *nordmanni* et *Jaera italica*. Ici encore les variations interspécifiques sont étroitement corrélées entre les pièces génitales du mâle et de la femelle et leur coévolution confirme au besoin le rôle copulateur de l'organe cuticulaire.

Discussion

De nombreux caractères font de l'organe cuticulaire une structure originale. Au fait qu'il s'agisse d'une sécrétion interne de

cuticule liée à une invagination de l'ectoderme, s'ajoute la rythmicité de sa synthèse qui est réglée sur le cycle sexuel et ne se produit qu'une mue sur deux. La rétention des anciennes enveloppes est une autre singularité de cette formation énigmatique. Mais si de nombreux auteurs y ont vu une formation énigmatique, c'est surtout parce que son rôle éventuel restait mystérieux : il était légitime d'attribuer à un organe totalement nouveau une fonction inédite. Celle-ci s'avère finalement assez banale puisque l'organe cuticulaire sert de réceptacle copulateur à la femelle.

Chez les Crustacés, ce rôle est généralement dévolu à l'orifice de ponte situé sur la face ventrale et non pas dorsale, du cinquième segment abdominal. C'est ce type d'insémination que Maercks (1931) retrouve chez *Asellus*, organisme proche de *Jaera* au point de vue phylogénétique.

On conçoit difficilement par quels termes a pu se faire la transition de cette condition ancestrale au mode de copulation des *Jaera*. Si l'on imagine mal qu'il ait pu se faire de façon continue, un passage instantané n'est pas plus vraisemblable car l'apparition brutale et simultanée d'un organe cuticulaire fonctionnel et d'un comportement copulateur adapté des deux partenaires sexuels est un événement statistiquement irréalisable.

Ce phénomène n'est cependant pas sans rappeler le cas du système paragénital de certains Hémiptères Cimicoidea étudiés par Carayon (1975) et l'on pourrait évoquer ici aussi la possibilité d'une insémination traumatique comme condition transitoire. Le cadre de cette étude ne nous permet pas de répondre à cette question puisqu'elle se limite à un petit groupe d'espèces apparentées. Or, l'organe génital existe vraisemblablement chez d'autres genres du même groupe mais il a pu passer inaperçu du fait de la petite taille et des conditions de vie le plus souvent abyssales de la plupart des espèces de Parasellides, ce qui n'en facilite guère l'étude. Il faut pourtant noter que T. Wolff (1962) signale une disposition semblable pour les conduits génitaux femelles de *Haploniscus helgei* et figure « un court canal bordé de cuticule (qui) conduit à un large bulbe ».

Il est probable que cette formation est l'homologue de l'organe cuticulaire des *Jaera* et qu'elle existe chez de nombreuses espèces de Parasellides; l'étude du seul genre *Jaera* ne saurait donc nous renseigner sur son origine.

L'ancienneté possible de l'organe cuticulaire n'a pas pour corollaire sa stabilité structurale puisqu'il nous montre une grande diversité spécifique. Cette plasticité permet une variation concomitante des pièces copulatrices du mâle et de la femelle dont résulte probablement un isolement mécanique entre certaines espèces proches, comme par exemple *Jaera nordmanni* et *Jaera italica*. Il est cependant difficile d'attribuer à cet isolement potentiel une origine adaptative, dans la mesure où les formes impliquées sont toujours vicariantes dans leur répartition actuelle et ne permettent donc pas d'invoquer le phénomène de renforcement de l'isolement sexuel : si l'on doit constater que les structures des deux sexes évoluent simultanément, nous n'avons pas à notre disposition d'élément

mettant en évidence une liaison adaptative ou génétique entre ces deux caractères et expliquant cette simultanéité.

L'autre aspect des variations de structure de l'organe copulateur est la possibilité pour la femelle d'utiliser la même réserve de spermatozoïdes pendant plusieurs cycles de ponte. Cette modification devrait avoir des implications sur la stratégie démographique et la capacité de colonisation des populations naturelles. Elle entraîne un changement des « règles du jeu » de la transmission des gènes d'un individu à la génération suivante, dont on est en droit d'attendre des répercussions sur la compétition sexuelle entre les mâles : plusieurs types morphologiques de mâles caractérisent les espèces de *Jaera* et leur étude devrait permettre d'établir s'il y a ou non une relation causale entre les deux phénomènes.

Je tiens à remercier Suzanne Mazeau pour sa collaboration.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARAYON, J., 1975. — Insémination extragénitale traumatique et système paragénital chez les hémiptères Cimicoida. Thèse Doct. Etat, Paris. 236 pp.
- FORSMAN, B., 1944. — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwedischen West küste. *Arc. f. Zool.*, 35 A (II), pp. 1-33.
- LEMERCIER, A., 1960. — La super espèce *Jaera nordmanni* (Kathke) (Isopodes Asellotes, Janiridae) — *Crustaceana*, 1, pp. 2-27.
- MAC MURRICH, J.P., 1895. — Embryology of the Isopod Crustacea. *J. Morph.*, 11, pp. 63-146.
- MAERCKS, H.H., 1931. — Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus* L. *Zool. Jb — Abt. Algem. Zool. Phys. Tiere*, 48 (3), pp. 399-507.
- SYE, C.G., 1887. — Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Jaera marina*. *Inaug., Dissert. Univ. Kiel*, 37 pp. 3 pl.
- VEUILLE, M., 1978. — Biologie de la reproduction chez *Jaera* (Isopode, Asellote). I) : Structure et mode de fonctionnement de pièces copulatrices du mâle. *Cah. Biol. Mar.* 19, pp. 299-308.
- WOLFP, T., 1962. — The systematics and Biology of Bathyal and Abyssal Isopoda Asellota — *Galathea Report*, 6, 320 pp., 19 pl.