

ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES DE LA VARIABILITÉ DE TAILLE, DE CROISSANCE ET DE CONFORMATION DES ESPÈCES DU COMPLEXE *JAERA ALBIFRONS* (CRUSTACÉS ISOPODES)

par

Monique Boitard (1), Jacques Lefebvre (1) et Michel Solignac (2)

(1) Laboratoire de Génétique Factorielle, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas, France.

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

Résumé

Des mâles et des femelles appartenant à quatre espèces du complexe *Jaera albifrons* (Crustacés Isopodes), ainsi que plusieurs catégories d'hybrides interspécifiques, ont été étudiés par l'Analyse en Composantes Principales (ACP). Un facteur synthétique de taille, extrait de l'ACP, a permis d'établir les gradients de croissance qui diffèrent notablement dans les deux sexes. L'ACP a également permis d'étudier la variabilité intra- et interpopulation et l'allométrie généralisée. Une représentation tridimensionnelle des directions de croissance et des ellipsoïdes de dispersion est donnée, ainsi que la projection des points individuels sur des plans équidistants, perpendiculaires à la direction générale. La variabilité de taille des femelles est plus grande que celle des mâles mais leurs directions de croissance sont plus semblables. Les populations de mâles sont discriminées par la deuxième composante générale. La troisième composante sépare les femelles et révèle des éléments de conformation communs aux deux sexes d'une même espèce. Les résultats de l'ACP ont été comparés à ceux de l'Analyse Discriminante (D^2).

I. INTRODUCTION

Les diverses populations et espèces du complexe *Jaera albifrons* (Crustacé, Isopode) qui avaient été étudiées par Bocquet (1953) en allométrie bidimensionnelle ont été récemment exploitées par plusieurs analyses multidimensionnelles (Boitard, 1978). Les résultats de l'étude par la Distance Généralisée de Mahalanobis (D^2) ont déjà fait l'objet d'un article (Boitard et coll., 1980). Le même fichier a servi de base à plusieurs Analyses en Composantes Principales (ACP).

La première application, déjà exposée par Boitard (1978) et Lefebvre (1980), concerne la détection des erreurs et anomalies dans les fichiers. Le protocole détaillé de la méthode sera prochainement exposé dans un article indépendant.

Une autre utilisation des Composantes Principales consiste à rechercher une variable synthétique de référence qui soit une combinaison linéaire de toutes les variables, utilisable comme facteur général de taille dans les études classiques de croissance relative en deux dimensions.

L'Analyse en Composantes Principales permet surtout de rendre compte, le plus souvent à partir des trois premières composantes seulement, de la presque totalité de la variabilité d'une population. Il devient alors possible de comparer entre elles les variabilités de taille ou de croissance et de conformation de deux ou plusieurs populations dans un espace à trois dimensions.

La description des méthodes mises en œuvre — dont certaines sont totalement originales — et les résultats obtenus font l'objet de ce travail qui constitue un développement des conceptions de Teissier (1955, 1961) et de Jolicœur (Jolicœur, 1959, 1963 a et b ; Jolicœur et Mosimann, 1960).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les populations de *Jaera albifrons* analysées dans cet article sont celles qui ont été traitées récemment par l'Analyse Discriminante (D^2 de Mahalanobis ; Boitard et coll., 1980). Quatre populations récoltées à Roscoff ou dans son voisinage représentent les quatre espèces du complexe *Jaera albifrons* qui habitent cette région (*albifrons*, *ischio-setosa*, *formani* et *praehirsuta*, respectivement symbolisées Ah, la, Fr et Prp.) ; la dernière population provient de la Baltique (*albifrons* de Kiel : Ak).

En outre, les hybrides de première génération Fr — la, Fr — Ah et trois lots d'hybrides entre des la et des Ah ont été étudiés. Les

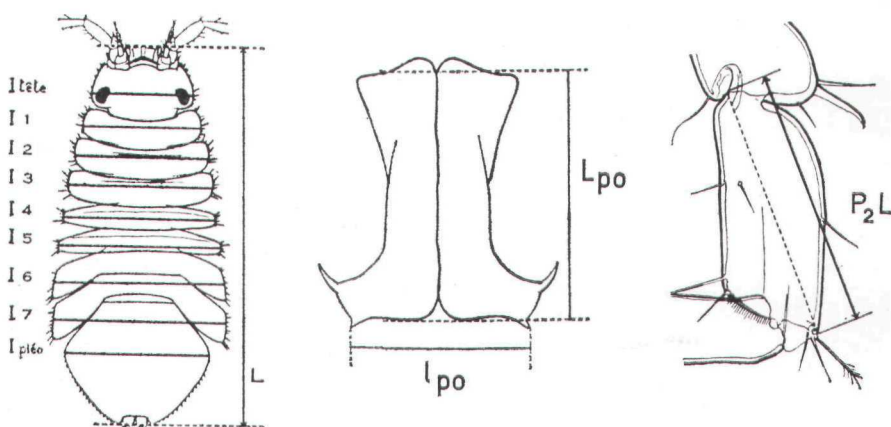


FIG. 1

Définition des mesures du corps (A), du préopercule des mâles (B) et des carpodites des périopodes (C). Repères et dessins de Bocquet (1953).

dix échantillons sont représentés par des mâles et cinq d'entre eux par des femelles (Ah, la, Fr, Fr — la, Fr — Ah). Tous les individus utilisés sont des adultes correspondant à une phase unique de développement mais, en raison de la croissance indéfinie de ces Isopodes, ils appartiennent à un nombre indéterminé de stades.

Les repères utilisés pour mesurer les différentes grandeurs (au nombre de 17, 18 ou 19 suivant les populations) et les unités de mesure ont déjà été définis (Bocquet, 1953 ; Boitard et coll., 1980). Onze mesures ont porté sur le corps : longueur (L), largeur de la tête ($l_{\text{tête}}$), largeur des sept segments thoraciques (l_1 à l_7), largeur et longueur du pléotelson ($l_{\text{pléo}}$ et $L_{\text{pléo}}$) et six sur les péréiopodes : longueur des carpopodites des péréiopodes 1, 2, 6 et 6 ($P_1 L$, $P_2 L$, $P_6 L$, $P_7 L$) et largeur des mêmes articles sur les péréiopodes postérieurs $P_6 1$ et $P_7 1$). Chez les mâles, la longueur et la largeur du préopercule L_{po} et l_{po} qui sert de guide aux organes copulateurs ont été mesurées (Fig. 1). Tous les calculs ont été effectués sur des données transformées (logarithmes népériens).

La première application de l'Analyse a consisté à rechercher pour chaque individu, une variable synthétique de taille qui soit, comme l'avait préconisé Teissier (1955), une combinaison linéaire de toutes les variables. Cette variable synthétique est ensuite utilisée pour l'étude de l'allométrie de croissance et pour l'établissement des gradients de croissance. L'ordonnée de la projection des points figuratifs individuels sur la première composante principale a été utilisée comme référence de taille dans l'établissement de la relation d'allométrie entre chacune des variables d'origine et cette nouvelle variable synthétique. Bien que la grandeur de référence soit extraite par une méthode multidimensionnelle, la relation obtenue de cette façon demeure fondamentalement une allométrie bidimensionnelle.

A la suite de Jolicœur (1963, a et b), on peut cependant considérer que la première composante principale constitue une généralisation de la relation d'allométrie, applicable simultanément à plusieurs caractères. Dans une allométrie ainsi généralisée, il est possible de comparer entre elles les directions de croissance des diverses populations en établissant les valeurs des angles que font les premières composantes entre elles et avec l'ensemble de référence, ainsi que la valeur des distances entre ces droites. Cette détermination est complétée par le calcul des angles que fait la première composante de chaque population avec les deuxième et troisième composantes générales.

Les calculs effectués dans l'espace des variables d'origine donnent un maximum d'information sur les ressemblances ou les différences entre populations. Cependant, il était intéressant de « visualiser » les populations dans un espace à trois dimensions pour faciliter les comparaisons. Tous les calculs précédents ont donc été repris dans ce nouvel espace : chaque observation a été projetée sur les trois premières composantes de l'espace des variables d'origine ; à partir des trois nouvelles variables ainsi obtenues ont été effectués les calculs des dispersions intrapopulations et intra moyennes, et la recherche des trois nouvelles premières composantes.

Dans cet espace, une représentation en volume a été réalisée. Pour construire les directions des populations, les points d'intersection avec deux plans de référence, orthogonaux à la première composante générale, ont été calculés. Les ellipsoïdes de dispersion ayant pour longueur, largeur et hauteur la racine carrée des trois valeurs propres des matrices des covariances intrapopulations ont été représentés dans l'espace des trois premières composantes générales de la matrice de dispersion intra moyenne.

Enfin, la comparaison des ellipsoïdes théoriques et des dispersions réelles a été effectuée en coupant les ellipsoïdes par des plans équidistants, perpendiculaires à la direction générale et en projetant les points compris dans chaque tranche sur le plan intermédiaire. Les intersections des directions de croissance avec ces plans de projection ont aussi été calculées. Sur ces représentations tomographiques, les sections des ellipsoïdes sont des ellipses que nous avons assimilées à des cercles.

La maquette en trois dimensions et la projection des points individuels entre les plans de coupe sont des représentations indispensables pour restituer les résultats de l'analyse de la façon la plus complète (angles, distances, points moyens, dispersion, visualisation des populations les unes par rapport aux autres, dispersions réelles et théoriques).

Deux études séparées ont été réalisées ; la première porte sur les cinq populations où l'on disposait des données dans les deux sexes (avec 17 variables) ; la seconde a été consacrée aux dix populations de mâles (avec 18 variables).

III. ALLOMÉTRIE BIDIMENSIONNELLE

La projection des points individuels sur la première composante principale constitue une nouvelle variable qui a été utilisée comme référence synthétique pour l'établissement des paramètres des axes qui traduisent la croissance relative des divers organes (il s'agit d'une allométrie de « croissance globale », comme l'a définie Mayrat, 1964). La grandeur de référence n'étant plus l'une des variables, choisie de façon arbitraire parmi les grandeurs mesurées, nous avons simplement utilisé la droite de régression pour traduire l'ajustement des données. Les corrélations entre les variables d'origine et la variable synthétique, établies dans chaque population, sont données dans le Tableau I ; leurs moyennes sont $r = 0,989$ pour les femelles et $r = 0,984$ pour les mâles ; les corrélations les plus faibles concernent les largeurs des carpopodites des périopodes 6 et 7 (P_6 1 et P_7 1).

Les paramètres des droites de régression ont été calculés pour toutes les variables dans les quinze populations. La forme des gradients de croissance obtenus pour les segments et régions du corps des mâles est voisine de celle que Bocquet (1953) avait observée sur les mêmes données mais les valeurs ne sont pas directement comparables,

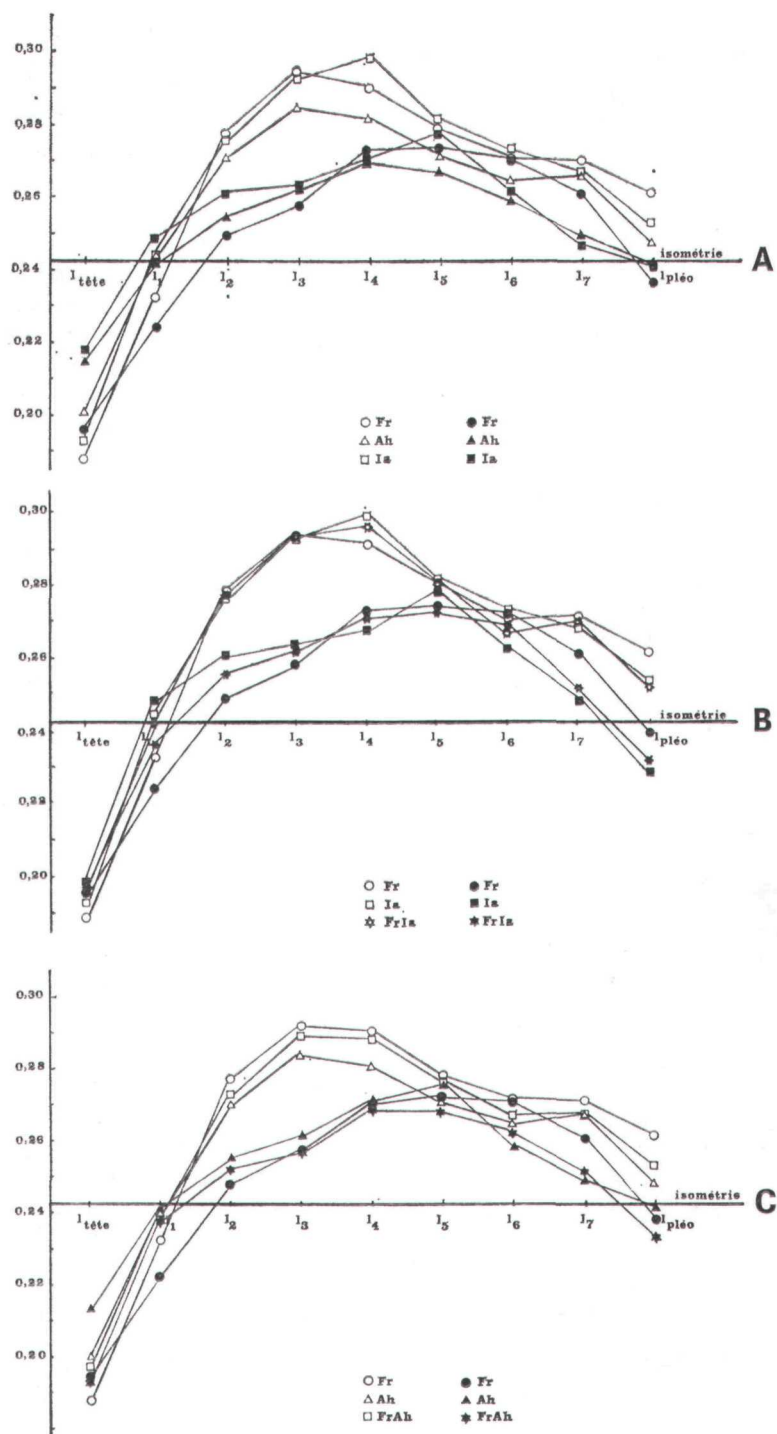


FIG. 2

TABLEAU II

Coordonnées des points moyens dans l'espace à trois dimensions (a et b correspondent à l'étude 1 et 2).

a

Population		X	Y	Z
♀	Ia	7,169	—0,796	0,428
	Fr	6,929	—0,705	0,455
	Ah	6,748	—0,867	0,200
	Fr.Ia	7,223	—0,789	0,418
	Fr.Ah	7,298	—0,815	0,330
♂	Ia	6,751	—0,729	0,464
	Fr	7,078	—0,447	0,366
	Ah	6,676	—0,259	0,121
	Fr.Ia	6,875	—0,616	0,455
	Fr.Ah	6,794	—0,461	0,280

b

♂	Ia	6,850	—1,143	0,032
	Fr	7,192	—0,874	—0,061
	Prp	6,290	—0,992	—0,002
	Ah	6,810	—0,635	—0,136
	Ak	7,281	—0,705	—0,148
	Fr.Ia	6,986	—1,038	—0,002
	Fr.Ah	6,909	—0,858	—0,065
	Ia.Ah	6,684	—0,910	—0,050
	Ia.Ah'	6,857	—0,917	—0,042
	Ah'.Ia	6,556	—0,902	—0,031

en raison du changement de la variable de référence qui modifie l'échelle. Dans nos calculs en effet, l'isométrie n'est pas égale 1 mais vaut $1/\sqrt{N}$, N étant le nombre de variables, soit 0,2425 avec 17 variables (Jolicœur, 1963, b).

Nous nous sommes particulièrement intéressés aux gradients des femelles qui n'avaient pas été établis par Bocquet. La comparaison de la forme des gradients des femelles et des mâles (Fig. 2) rend parfaitement compte de la réalisation du dimorphisme sexuel du contour du corps ; chez les femelles, les coefficients d'allométrie sont maximaux dans la région thoracique antérieure où se trouve la poche incubatrice qui abrite les œufs et dont les dimensions conditionnent certainement la fécondité. Comme Bocquet l'avait déjà noté pour

FIG. 2

Comparaison des gradients d'allométrie des mâles et des femelles. La succession des segments ou régions du corps est indiquée en abscisses ; la valeur de la pente de la droite de régression de chaque variable par rapport à la variable synthétique est portée en ordonnées. La ligne horizontale figure l'isométrie (égale ici à $1/\sqrt{17}$, soit 0,2425).

A. Comparaison des mâles et des femelles d'espèces pures.

B. Comparaison des hybrides Fr.Ia des deux sexes aux populations parentales.

C. Comparaison des hybrides Fr.Ah des deux sexes aux populations parentales.

les hybrides mâles, les gradients des femelles hybrides sont le plus souvent compris entre ceux des parents.

D'autres populations de *Jaera albifrons* sont actuellement étudiées par cette méthode, afin de comparer l'étendue de la variation au sein des espèces et de vérifier la spécificité de la forme des gradients de croissance.

IV. VARIABILITÉ DE TAILLE ET DE CONFORMATION

Les trois premiers axes canoniques rendent compte de 99 p. 100 de la variabilité intra moyenne, le premier axe expliquant à lui seul 98 p. 100 de cette variabilité. Le passage de l'espace des variables d'origine à 17 ou 18 dimensions à un espace à trois dimensions ne modifie pas notablement l'ordre de grandeur des distances et des angles entre les composantes. Aussi, bien que les calculs aient été effectués dans les deux espaces, seuls les résultats obtenus en trois dimensions seront donnés.

TABLEAU III

Racines carrées des valeurs propres des matrices de covariances intrapopulations dans l'espace à trois dimensions (a et b correspondent à l'étude 1 et 2).

a

Population	$\sqrt{\lambda_1}$	$\sqrt{\lambda_2}$	$\sqrt{\lambda_3}$
Ia	1,123	0,065	0,038
Fr	0,592	0,050	0,028
♀ Ah	1,162	0,062	0,051
Fr.Ia	0,990	0,040	0,046
Fr.Ah	0,943	0,050	0,037
Ia	0,878	0,053	0,035
Fr	0,742	0,045	0,035
♂ Ah	0,566	0,056	0,032
Fr.Ia	0,600	0,050	0,033
Fr.Ah	0,575	0,061	0,035

b

Ia	0,892	0,054	0,043
Fr	0,778	0,051	0,047
Prp	0,495	0,054	0,044
Ah	0,589	0,057	0,042
♂ Ak	0,588	0,050	0,042
Fr.Ia	0,625	0,051	0,041
Fr.Ah	0,597	0,062	0,041
Ia.Ah	0,732	0,055	0,040
Ia.Ah'	0,542	0,043	0,030
Ah'.Ia	0,456	0,067	0,037

Pour les paires de populations qui se retrouvent dans les deux études, les angles varient très peu entre les deux calculs, mais les distances peuvent différer, dans un sens ou dans l'autre, de façon plus marquée. Il est donc préférable — et plus simple — de comparer les populations au sein du cadre de référence défini par la nature des populations et des variables qui le composent.

1) Étude 1 (mâles et femelles, 17 variables)

a) Paramètres des trois premières composantes

Dans l'étude 1, les mâles et les femelles des mêmes populations ont été traités simultanément : les deux sexes diffèrent par la plupart des paramètres que fournit l'ACP (Tableau IIa et IIIa). Sur la première composante, qui explique la variabilité de taille (en grande partie liée à la croissance indéfinie), les femelles se caractérisent par une taille générale moyenne légèrement plus élevée et une plus grande variabilité, sauf pour les mâles la et les femelles Fr (1). Les directions de croissance des femelles sont beaucoup plus homogènes entre elles que celles des mâles et les deux sexes sont nettement séparés par le plan 1-3 (Fig. 3) ; la direction des mâles la, qui se distingue nettement de celle des autres mâles, se rapproche de celle des femelles. Les distances entre les axes des femelles sont plus petites que celles qui séparent les mâles (Tableau IV). Les premières composantes femelles forment donc un faisceau plus resserré que celui des mâles ; les angles et les distances sont maximaux entre les sexes, mais restent faibles cependant.

Les axes 2 et 3 expliquent, à taille égale, les différences de conformation interpopulations. L'étude est grandement facilitée si l'on a recours à l'observation de la maquette (Fig. 5A) ou si l'on suit les plans successifs de projection des points individuels (Annexe). On constate alors que, au cours de la croissance, les populations conservent les mêmes positions relatives, tout en s'écartant progressivement les unes des autres à partir des stades jeunes. Dans chaque sexe, les ellipsoïdes se situent grossièrement dans un plan et les deux « plans sexuels » sont approximativement perpendiculaires. Le deuxième axe discrimine les sexes et sépare également toutes les populations de mâles, alors qu'il faut faire appel au troisième axe pour distinguer les cinq populations femelles. Sur ce troisième axe, les mâles et les femelles appartenant à la même population se projettent pratiquement au même point. Indépendamment de la variabilité de taille et de la variabilité inter-sexe, subsiste donc une variabilité qui, malgré sa faible valeur (elle ne représente que 0,23 p. 100 de la variabilité intramoyenne), conserve néanmoins une signification et, par conséquent, ne doit pas être négligée puisqu'elle traduit la similitude de conformation des deux sexes au sein d'une même population.

(1) Ce résultat est assez paradoxal car les femelles *forsmani* de Roscoff sont parmi les plus grandes dans le complexe *Jaera albifrons*. Les animaux provenaient, comme ceux des autres populations, d'élevages réalisés en laboratoire mais Bocquet n'avait mesuré dans cette population qu'un petit nombre d'individus relativement jeunes.

TABLEAU IV

Comparaison des premières composantes intrapopulations des cinq populations de mâles et de femelles (Etude 1) : valeur des angles (première ligne, italiques) et des distances (deuxième ligne, romains) entre les axes des populations prises deux à deux.

Populations		Femelles				Mâles				
		Fr	Ah	Fr.Ia	Fr.Ah	Ia	Fr	Ah	Fr.Ia	Fr.Ah
Femelles	Ia	<i>2,1</i> 0,06	<i>2,2</i> 0,00	<i>0,7</i> 0,00	<i>0,7</i> 0,01	<i>5,0</i> 0,01	<i>10,2</i> 0,07	<i>7,4</i> 0,40	<i>8,6</i> 0,04	<i>8,2</i> 0,25
	Fr	<i>3,3</i> 0,24	<i>2,8</i> 0,07	<i>2,5</i> 0,16		<i>4,7</i> 0,02	<i>8,5</i> 0,12	<i>5,9</i> 0,49	<i>7,4</i> 0,05	<i>7,1</i> 0,28
	Ah			<i>1,9</i> 0,06	<i>1,5</i> 0,01	<i>3,3</i> 0,19	<i>9,7</i> 0,24	<i>6,6</i> 0,00	<i>7,4</i> 0,23	<i>7,1</i> 0,05
	Fr.Ia				<i>0,5</i> 0,08	<i>5,0</i> 0,01	<i>10,7</i> 0,04	<i>7,8</i> 0,34	<i>8,8</i> 0,01	<i>8,5</i> 0,21
	Fr.Ah					<i>4,5</i> 0,07	<i>10,1</i> 0,05	<i>7,3</i> 0,25	<i>8,3</i> 0,07	<i>8,0</i> 0,13
Mâles	Ia					<i>7,2</i> 0,02	<i>4,1</i> 0,06	<i>4,4</i> 0,00	<i>4,1</i> 0,14	
	Fr						<i>3,1</i> 0,16	<i>3,4</i> 0,06	<i>3,5</i> 0,05	
	Ah							<i>1,8</i> 0,48	<i>1,5</i> 0,25	
	Fr.Ia									<i>0,4</i> 0,24

b) Interprétation des composantes générales

Toutes les variables à l'exception de P_{6l} et P_{7l} montrent avec la première composante générale des corrélations supérieures à 0,99 (Tableau VI). On retrouve dans l'allométrie généralisée les mêmes corrélations élevées que dans les allométries bidimensionnelles. Pendant la phase de croissance, comportant un grand nombre de stades, malgré les changements de proportions résultant des allométries, les dimensions s'accroissent avec une remarquable uniformité, qui implique une régulation tout aussi remarquable.

Les corrélations entre la deuxième composante et les variables d'origine montrent que les mesures du corps et des périopodes, de signe contraire, jouent en opposition, mais que l'essentiel de la discrimination est apporté par les largeurs des carpopodites 6 et 7. L'existence d'un lobe sexuel sur le carpopodite de ces appendices chez les mâles *albifrons*, la robustesse de l'article chez les mâles *forsmani* et sa gracilité chez les mâles *ischioetosa* expliquent le poids de ces deux variables. Les femelles qui ne présentent pas de telles différenciations, ne sont pas discriminées par le deuxième axe cano- nique.

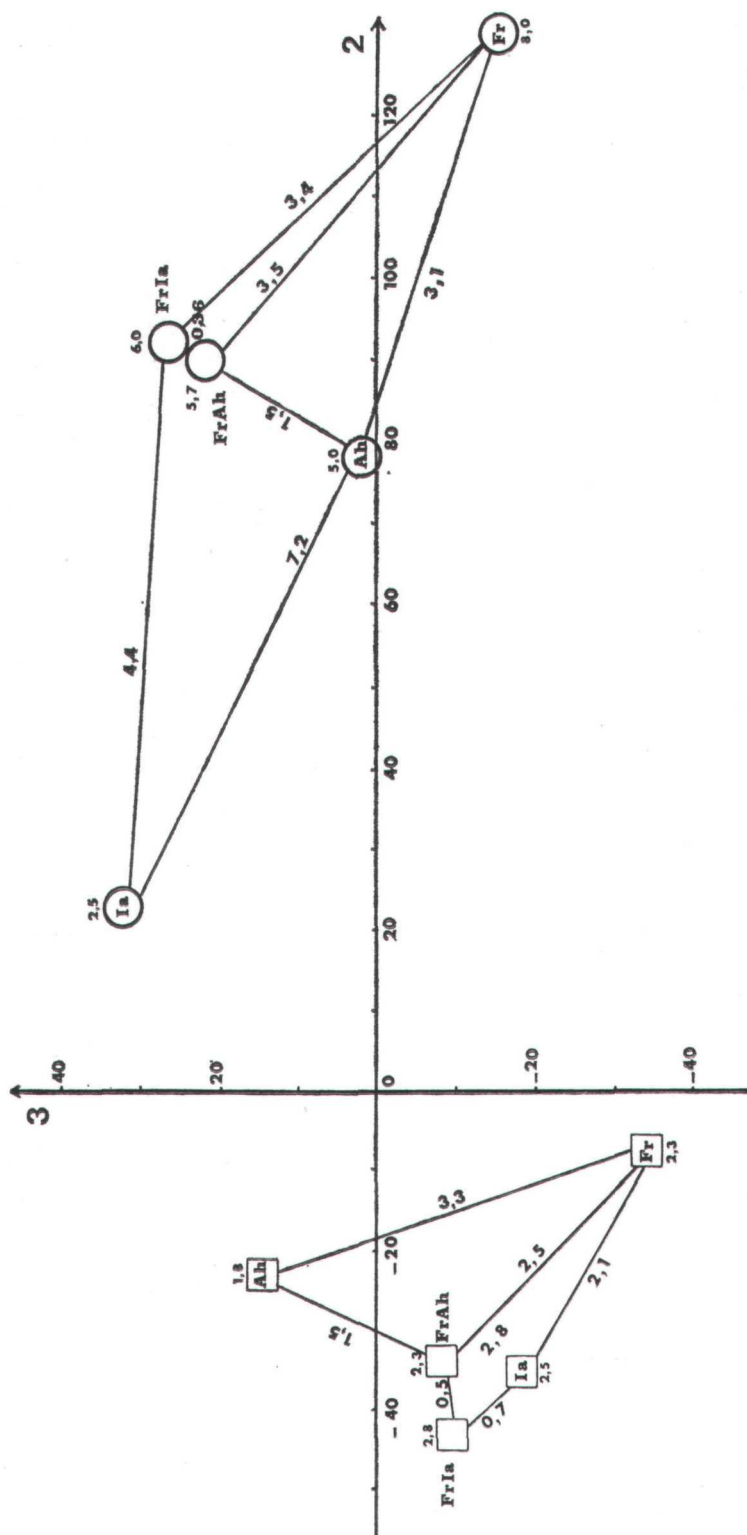


Fig. 4

Angles de la première composante de chacune des dix populations mâles avec la deuxième et la troisième composantes de l'ensemble et des premières composantes entre elles. Voir la signification des projections et des valeurs dans la légende de la figure 3.

TABLEAU V

Comparaison des premières composantes intrapopulations des dix populations de mâles (Etude 2) : valeur des angles (première ligne, italiques) et des distances (deuxième ligne, romains) entre les axes des populations prises deux à deux.

Populations		Parents				Hybrides				
		Fr	Prp	Ah	Ak	Fr.Ia	Fr.Ah	Ia.Ah	Ia.Ah'	Ah'Ia
Parents	Ia	<i>7,1</i> 0,15	<i>5,9</i> 0,13	<i>3,6</i> 0,24	<i>3,6</i> 0,23	<i>4,7</i> 0,06	<i>4,8</i> 0,22	<i>0,9</i> 0,24	<i>1,4</i> 0,24	<i>1,8</i> 0,04
	Fr		<i>5,8</i> 0,01	<i>3,5</i> 0,16	<i>3,5</i> 0,14	<i>2,4</i> 0,09	<i>2,7</i> 0,01	<i>6,6</i> 0,02	<i>6,6</i> 0,02	<i>5,8</i> 0,03
	Prp			<i>5,0</i> 0,31	<i>5,2</i> 0,24	<i>4,7</i> 0,06	<i>3,5</i> 0,07	<i>5,0</i> 0,11	<i>4,5</i> 0,11	<i>6,2</i> 0,10
	Ah				<i>0,2</i> 0,08	<i>1,2</i> 0,35	<i>1,9</i> 0,24	<i>3,3</i> 0,06	<i>3,4</i> 0,02	<i>2,4</i> 0,23
	Ak					<i>1,3</i> 0,33	<i>2,1</i> 0,17	<i>3,3</i> 0,06	<i>3,5</i> 0,03	<i>2,3</i> 0,19
Hybrides	Fr.Ia						<i>1,1</i> 0,16	<i>4,3</i> 0,06	<i>4,2</i> 0,04	<i>3,6</i> 0,11
	Fr.Ah							<i>4,2</i> 0,04	<i>4,0</i> 0,04	<i>4,1</i> 0,05
	Ia.Ah								<i>0,5</i> 0,00	<i>2,1</i> 0,01
	Ia.Ah'									<i>2,6</i> 0,01

Toujours d'après les corrélations, il apparaît que la troisième composante dépend surtout de la longueur des carpopodites des périopodes 1, 2, 6 et 7. L'allongement plus ou moins prononcé de cet article est donc, quand on considère simultanément les deux sexes à taille générale égale, la principale caractéristique spécifique.

De façon générale, les mesures du corps interviennent assez peu sur les différences de conformation entre populations ; on observe cependant que les largeurs des segments thoraciques 2, 3 et 4 ont, avec les deuxième et troisième composantes générales, des corrélations sensiblement plus fortes que les autres variables (malgré leur faible valeur, les corrélations sont à la limite de la signification au seuil des 5 p. 100, compte tenu de l'effectif général), probablement en raison des différences d'allométrie entre les deux sexes pour cette partie du corps (voir Fig. 2).

c) Comparaison des composantes générales et intrapopulations

Le dernier point à analyser est la comparaison des directions des trois premières composantes générales avec les composantes intrapopulations. Nous avons déjà noté que les premières composantes prin-

cipales et générale forment des angles petits et que toutes les composantes présentent des corrélations très élevées avec toutes les variables. Cet axe exprime les changements de proportions au cours de la croissance et constitue l'expression d'une allométrie généralisée ; les écarts entre les directions de croissance traduisent l'évolution des différences de proportions entre les populations.

Dans le cadre de référence étudié, les angles entre la deuxième composante générale et les deuxièmes composantes intrapopulations sont faibles ; il en est de même pour les troisièmes composantes. On peut donc supposer que les variables qui rendent compte des différences entre les populations sont celles qui expliquent les écarts individuels de conformation au sein de chaque population. Une telle interprétation est étayée par les valeurs des corrélations qui sont de même signe et du même ordre de grandeur entre les variables d'origine, d'une part, et les composantes générales et interpopulations, d'autre part.

2) Étude 2 (mâles seuls, 18 variables)

Les coordonnées des points moyens et les racines carrées des matrices des covariances intrapopulations sont données dans les tableaux IIb et IIIb dans l'espace à trois dimensions pour les dix populations de mâles. Cette analyse confirme l'existence d'un « plan sexuel » (Fig. 5B, Fig. K et L de l'annexe), les cinq nouvelles populations se disposant dans le même plan que les cinq populations de l'étude précédente ; ces dernières conservent d'ailleurs les mêmes positions rela-

TABLEAU VI

Corrélations entre les trois premières composantes générales et les variables d'origine (Etude 1 : mâles et femelles, 17 variables, 1348 individus). Avec un effectif total de plus de 1 000 individus, les coefficients dépassant 0,062 et 0,80 sont respectivement significatifs (5 p. 100) et hautement significatifs (1 p. 100).

Variable	1 ^{re} comp.	2 ^e comp.	3 ^e comp.
L	0,994	—0,040	—0,025
l tête	0,993	—0,006	0,007
l ₁	0,996	—0,025	—0,009
l ₂	0,998	—0,040	—0,035
l ₃	0,997	—0,048	—0,041
l ₄	0,997	—0,038	—0,041
l ₅	0,996	—0,019	—0,022
l ₆	0,998	—0,007	—0,023
l ₇	0,999	—0,016	—0,019
l pléo	0,996	—0,018	—0,023
L pléo	0,994	—0,027	0,014
p ₁ L	0,994	0,020	0,083
p ₂ L	0,995	0,025	0,076
p ₆ L	0,995	0,004	0,077
p ₆ l	0,943	0,304	—0,036
p ₇ L	0,992	—0,016	0,118
p ₇ l	0,940	0,308	—0,023

tives. Les populations Ah et Ak, conspécifiques, sont très rapprochées et leurs directions de croissance sont quasiment parallèles. Les espèces Prp et Fr, qui sont les plus apparentées au sein du complexe *Jaera albifrons* ont des directions très divergentes mais une distance très faible. En fait, les stades jeunes des deux espèces sont pratiquement superposés et les populations divergent ensuite au cours de la croissance.

Dans cette étude, comme dans l'étude précédente, la discrimination des populations sur la deuxième composante est apportée par les variables P_6l et P_7l dont les valeurs traduisent l'existence d'un lobe sexuel chez les *albifrons* (Ah et Ak) sur les carpopodites ; l'article est grêle chez les *ischioetosa* et robuste, mais sans lobe, chez *prae-hirsuta* et *forsmani*. Ces deux variables jouent en opposition avec toutes les autres sur cet axe (Tableau VII).

Sur la troisième composante, la discrimination entre les populations est le fait presque exclusif d'une variable, nouvelle par rapport à l'étude 1, la largeur du préopercule, l_{po} . Ce sont surtout les *prae-hirsuta*, distinctes de toutes les autres populations par l'angle entre la direction de croissance et le troisième axe, qui contribuent à donner un tel poids de cette variable (Fig. 4). Avec l'exception tout à fait limite de L_{po} , aucune autre variable ne montre en effet de corrélation significative avec la troisième composante générale (Tableau V).

De façon générale, les hybrides ont des directions de croissance et des positions intermédiaires entre les espèces parentales. Les angles et les distances des axes des trois catégories d'hybrides entre les la et les Ah ou Ah' sont tous très faibles (Tableau V).

TABLEAU VII

Corrélations entre les trois premières composantes générales et les variables d'origine (Etude 2 : mâles seuls, 18 variables, 1 039 individus).

Variable	1re comp.	2 ^e comp.	3 ^e comp.
L	0,989	—0,023	—0,018
l tête	0,991	—0,044	—0,059
l_1	0,994	—0,043	—0,051
l_2	0,995	—0,030	—0,047
l_3	0,996	—0,022	—0,042
l_4	0,995	—0,022	—0,035
l_5	0,996	—0,031	—0,030
l_6	0,999	—0,019	—0,018
l_7	0,996	—0,013	—0,008
$l_{pléo}$	0,989	—0,023	—0,027
$L_{pléo}$	0,984	—0,066	—0,013
p_2L	0,990	—0,004	0,018
p_4L	0,989	—0,015	0,039
p_6l	0,951	0,286	—0,010
p_7L	0,986	—0,046	0,054
p_7l	0,955	0,257	—0,034
l_{po}	0,962	—0,012	0,250
L_{po}	0,988	—0,023	0,065

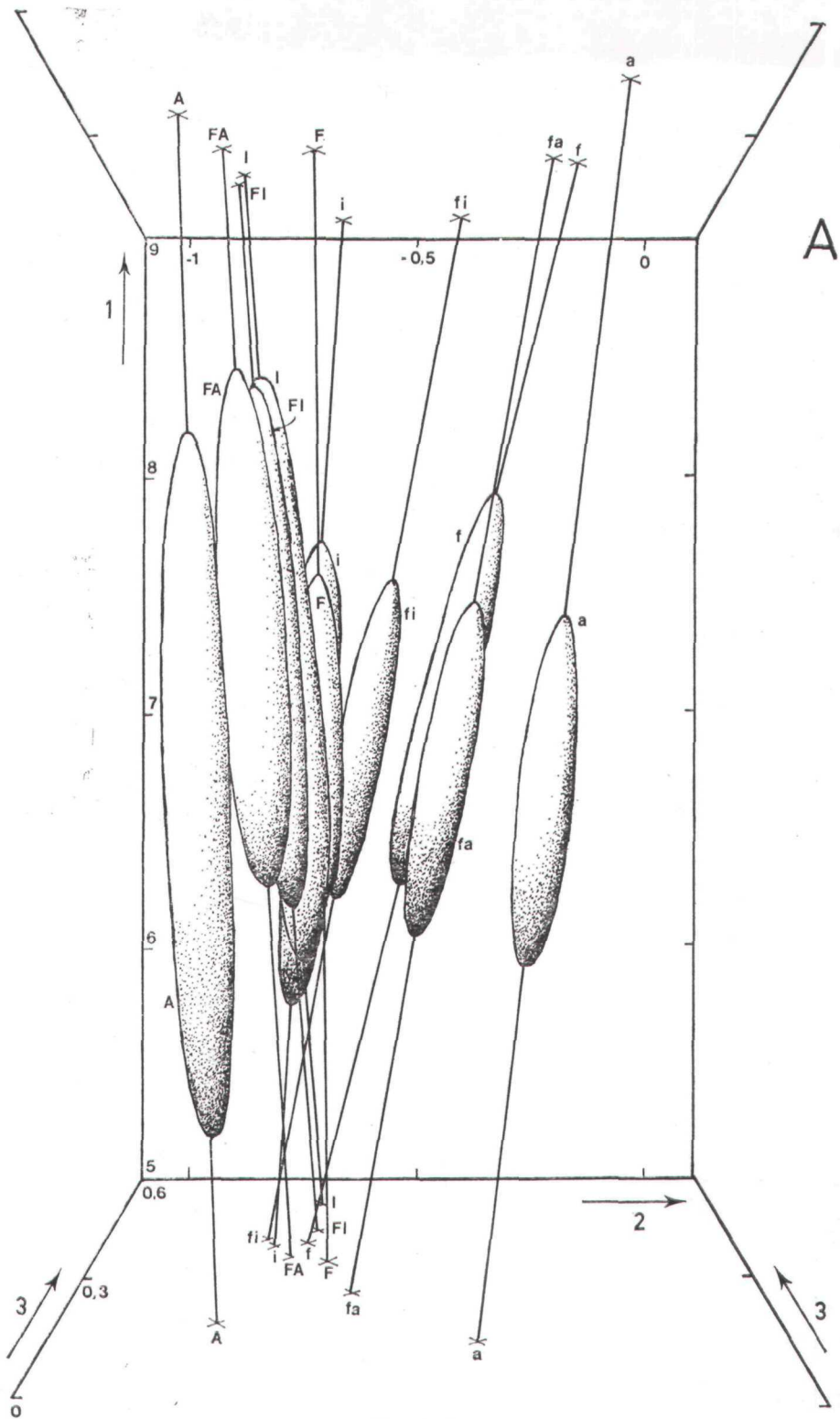


FIG. 5 A

Représentation en trois dimensions des directions de
 A : Etude 1 : cinq populations pures ou hybrides, mâles et femelles.
 Les symboles à une lettre correspondant aux espèces pures,
 les femelles sont en majuscules,
 L'unité a été divisée par deux sur la première composante

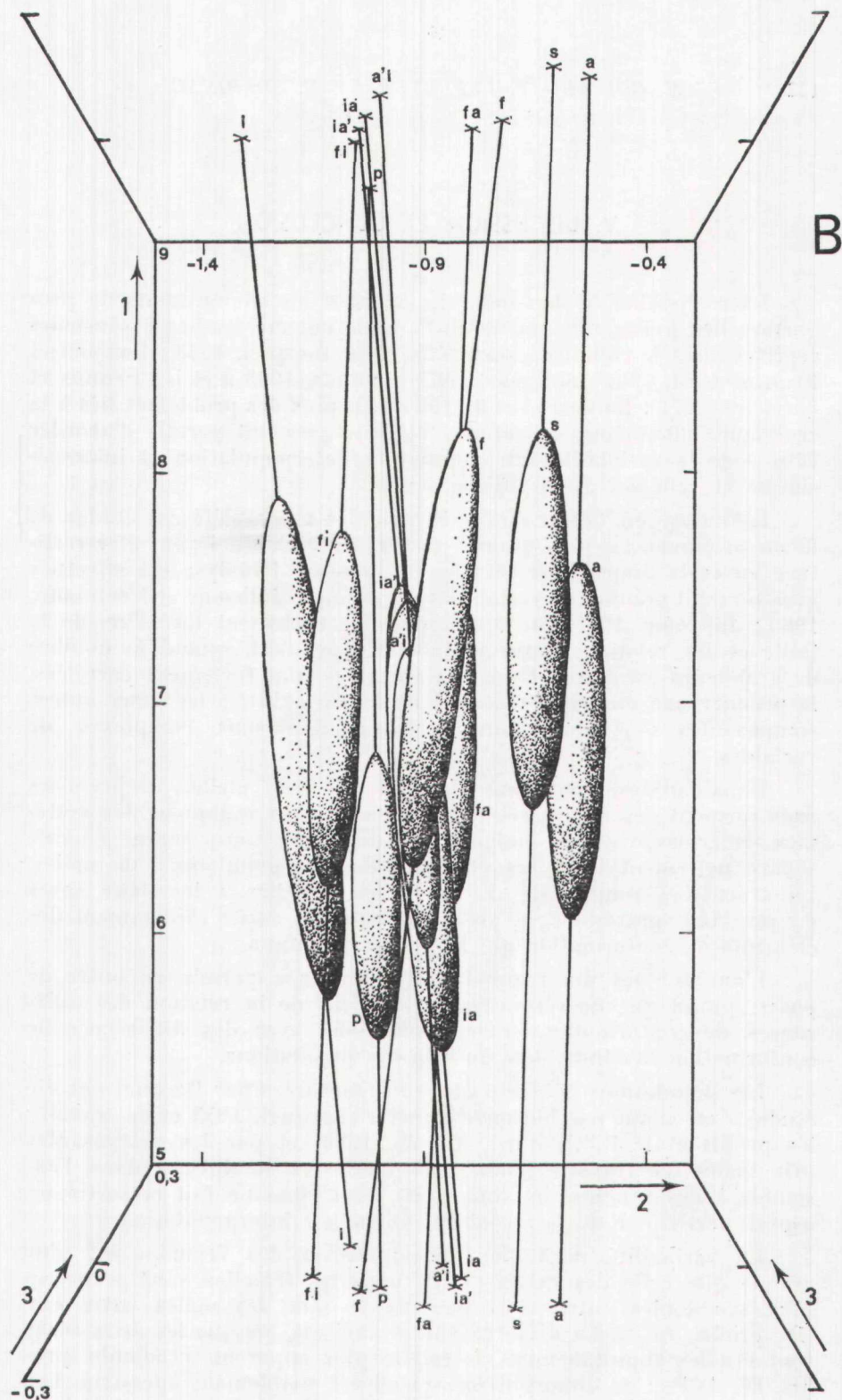


FIG. 5 B

croissance et des ellipsoïdes théoriques de dispersion.

B : Etude 2 : dix populations pures ou hybrides, mâles seuls.

les hybrides étant désignés par deux lettres ; Ak = s ;
les mâles en minuscules.

afin d'accroître la divergence entre les directions de croissance.

V. DISCUSSION ET CONCLUSION

La réalisation de la forme du corps et les changements de proportion liés à l'accroissement de la taille ont été étudiés à plusieurs reprises dans le complexe *Jaera albifrons* (Bocquet, 1953 ; Bocquet et Prunus, 1964, 1967 ; Solignac, 1967 ; Prunus, 1968 a et b ; Prunus et Lefebvre, 1971 ; Boitard et coll., 1980). En plus des problèmes liés à la croissance elle-même, ces études biométriques ont permis d'aborder l'étude de la variabilité intrapopulation, interpopulation et interspécifique et celle du dimorphisme sexuel.

L'Analyse en Composantes Principales a complété ces études de façon originale. La plus grande part de la variabilité peut être restituée en trois dimensions seulement. Lorsque l'analyse est effectuée avec un petit nombre de variables (par exemple Jolicœur et Mosimann, 1960 ; Jolicœur, 1963) on voit apparaître nettement les effets de la taille et les relations entre variables. Cependant, quand le nombre de grandeurs est élevé et que les variables sont fortement corrélées, le premier axe absorbe l'essentiel de la variabilité ; les deux autres composantes sont alors souvent des combinaisons complexes de variables.

Dans l'analyse simultanée des mâles et des femelles, les premiers axes forment des angles relativement petits qui indiquent des systèmes de croissance peu éloignés. La deuxième composante générale sépare nettement les sexes et discrimine les populations de mâles. La troisième composante distingue les femelles : les deux sexes s'y projetant pratiquement au même point, il existe évidemment des éléments de conformation qui leur sont communs.

L'analyse des dix populations de mâles a permis en outre de poser, plutôt que de résoudre, le problème de la relation des différences de conformation entre populations avec des différences de conformation des individus, au sein des populations.

Les populations de *Jaera albifrons* mesurées par Bocquet ont été étudiées en allométrie bidimensionnelle (Bocquet, 1953 et ce travail), les profils et le D^2 (Boitard et coll., 1980) et par les composantes principales (ce travail). Toutes les méthodes conduisent dans l'ensemble à des conclusions similaires, mais chacune fait ressortir un aspect particulier de la variabilité intra- ou interpopulation.

La variabilité de taille intrapopulation des femelles est plus grande que celle des mâles (ACP) mais les femelles sont beaucoup plus semblables entre elles que ne le sont les mâles entre eux (D^2 , profils, ACP). Le dimorphisme sexuel est, lorsque les deux sexes sont étudiés simultanément, le fait le plus apparent (gradients, profils, D^2 , ACP) ; ce dimorphisme sexuel est visiblement ancestral. Les spéciations n'ont que peu affecté les femelles qui sont morphologiquement fort semblables et biométriquement peu différenciées. Chez les mâles, la différenciation sexuelle porte sur la forme du corps (profils, gradients) et des péréiopodes (D^2 , ACP), mais les résultats

observés sont évidemment fonction des grandeurs mesurées (les ischio-podites qui ont fortement divergé chez les *ischioetosa* n'ont pas été mesurés par exemple et le dimorphisme sexuel paraît minimal dans cette espèce). Dans le D^2 comme dans l'ACP, la disposition des sexes est comparable. Les populations se répartissent en forme de V : la pointe de ce V abrite les *ischioetosa* où les deux sexes sont pratiquement superposés ; les extrémités des bras portent, l'un les mâles, l'autre les femelles *albifrons*, les *forsmani* se placent entre les deux autres espèces. Dans les deux sexes, les hybrides se projettent entre les formes parentales. La branche qui porte les mâles est plus étirée que celle qui porte les femelles. A cet égard, il est intéressant de comparer les projections sur le plan 1-2 dans l'analyse discriminante (Fig. 6 ; Boitard et coll., 1980) aux projections selon les deuxième et troisième composantes dans un plan passant au voisinage des points moyens (graphique D ou E de l'annexe) de l'ACP.

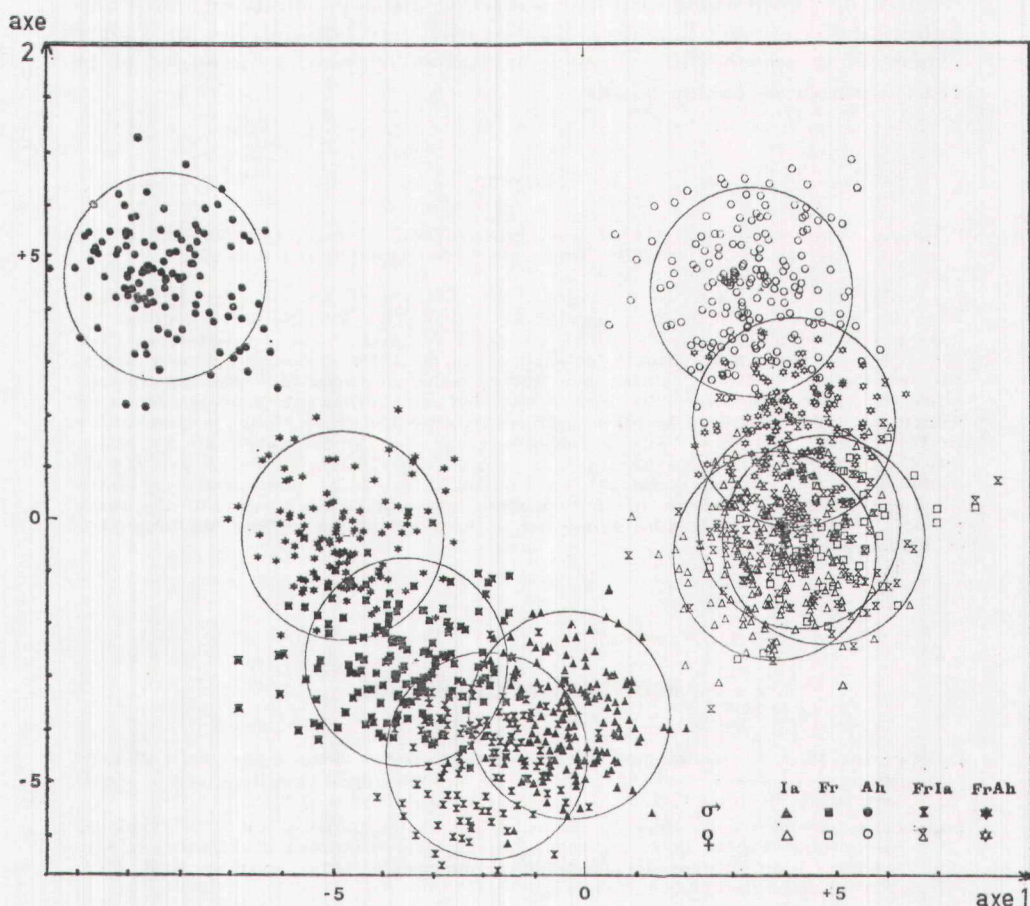


FIG. 6

Etude des cinq populations de mâles et de femelles par le D^2 de Mahalanobis. Projection des points individuels et des cercles de rayon 1.96 de l'espace des 17 variables d'origine sur le plan défini par les deux premiers axes canoniques (d'après Boitard et coll., 1980).

Dans la distance généralisée presque toute l'information concernant la taille est perdue mais ce n'est pas toujours un inconvénient (il peut être utile dans certaines études de faire abstraction de la taille). Cette observation confirme, s'il en était besoin, que le D^2 traduit des différences de conformation puisque ses deux premiers axes donnent le même type de disposition que les axes 2-3 de l'ACP qui sont interprétés de la même façon.

L'ACP peut restituer de façon frappante la rigueur avec laquelle la conformation propre à chaque population est maintenue tout au long de la croissance. Bien que la taille générale s'accroisse considérablement du premier stade au dernier au cours de la phase adulte, la variabilité intra-population de la conformation demeure constante, tandis que les différences entre populations restent sensiblement les mêmes pour les femelles et s'accroissent fortement pour les mâles.

Les méthodes qui ont été mises au point au cours de l'Analyse Discriminante et de l'ACP sont en cours d'application à un plus grand nombre de populations de *Jaera albifrons*. Elles permettront, en particulier, de comparer les variabilités entre des populations de même espèce et d'espèces différentes et d'étudier les stades juvéniles et la réalisation de la forme adulte.

Summary

Principal components analysis of size, growth, and conformation variability in species of the complex *Jaera albifrons* (Crustacea, Isopoda).

Males and females of four species of the *Jaera albifrons* complex (Crustacea, Isopoda) as well as several categories of interspecies hybrids were studied by principal components analysis (PCA). A synthetic size factor derived from PCA was used to determine growth gradients which differ notably between sexes. PCA also allowed studying intra- and interpopulation variability and generalized allometry. Growth directions and dispersion ellipsoids are represented in 3 dimensions and individual points are projected on equidistant planes perpendicular to the general direction. Size variability is greater in females than in males but their growth directions are more similar. Populations of males are discriminated by the second principal component. The third component separates females and shows elements of conformation common to both sexes of the same species. Results of PCA were compared with those of generalized distance (D^2) of Mahalanobis.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. Arch. Zool. exp. gén., 90, pp. 187-450.
- BOCQUET, C. et PRUNUS, G., 1964. — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius). II. Caractères biométriques des *Jaera (albifrons) posthirsuta* Forsman. Bull. Biol. France-Belgique, 98, pp. 409-413.
- BOITARD, M., 1978. — Applications des méthodes d'analyses multidimensionnelles à l'étude des populations du complexe *Jaera albifrons* (Isopodes, Asellotes). Thèse, Université de Paris VI, 111 pp.
- BOITARD, M., GUILLAUMIN, M., LEFEBVRE, J. et SOLIGNAC, M., 1980. — Application du D^2 de Mahalanobis à l'étude du dimorphisme sexuel, de la variabilité entre populations et des hybrides interspécifiques dans le complexe *Jaera albifrons* (Crustacés, Isopodes). Arch. Zool. exp. gén., 121, pp. 137-158.

- JOLICŒUR, P., 1959. — Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* h. *Evolution*, 13, pp. 283-299.
- JOLICŒUR, P., 1963 a. — The degree of generality of robustness in *Martes americana*. *Growth*, 27, pp. 1-27.
- JOLICŒUR, P., 1963 b. — The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19, pp. 497-499.
- JOLICŒUR, P. et MOSIMANN, J.E., 1960. — Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*, 24, pp. 339-354.
- LEFEBVRE, J., 1980. — *Introduction aux Analyses Statistiques Multidimensionnelles*. Maison et Cie, Paris, 2^e éd., 259 pp.
- MAYRAT, A., 1964. — Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les Insectes). *Mémoire IFAN* n° 77, pp. 502-648.
- PRUNUS, G., 1968a. — Etude biométrique comparée de deux populations et de leurs hybrides expérimentaux chez l'Isopode *Jaera (albifrons) syei* Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, 109, pp. 87-102.
- PRUNUS, G., 1968b. — Etude de systématique des populations chez l'Isopode *Jaera (albifrons)* Forsman. *Arch. Zool. exp. gén.*, 109, pp. 643-702.
- PRUNUS, G. et LEFEBVRE, J., 1971. — L'analyse canonique appliquée à l'étude de la systématique évolutive chez l'Isopode *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman. *Arch. Zool. exp. gén.*, 112, 793-804.
- SOLIGNAC, M., 1967. — Etude d'une forme nouvelle, *paucihirsuta*, de l'espèce *Jaera (albifrons) praeihirsuta* (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 108, pp. 139-154.
- TEISSIER, G., 1955. — Allométrie de taille et variabilité chez *Mala squinado*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, pp. 221-264.

ANNEXE

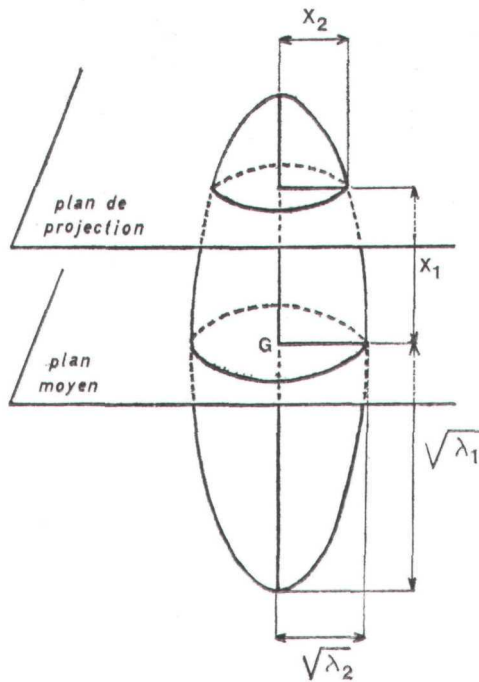
Tomographies des populations de *Jaera albifrons* dans l'espace des trois premières composantes.

Onze plans de coupe équidistants, perpendiculaires à la première composante générale, ont permis de découper l'espace en dix tranches ; les points compris entre deux plans de coupe ont été projetés sur le plan intermédiaire.

Les coordonnées des intersections des directions de croissance avec les plans de projection ont été calculées et, les 2^e et 3^e composantes étant du même ordre de grandeur, les distributions théoriques elliptiques ont été assimilées à des cercles centrés sur ces intersections.

Les rayons de ces cercles sont donnés par la formule

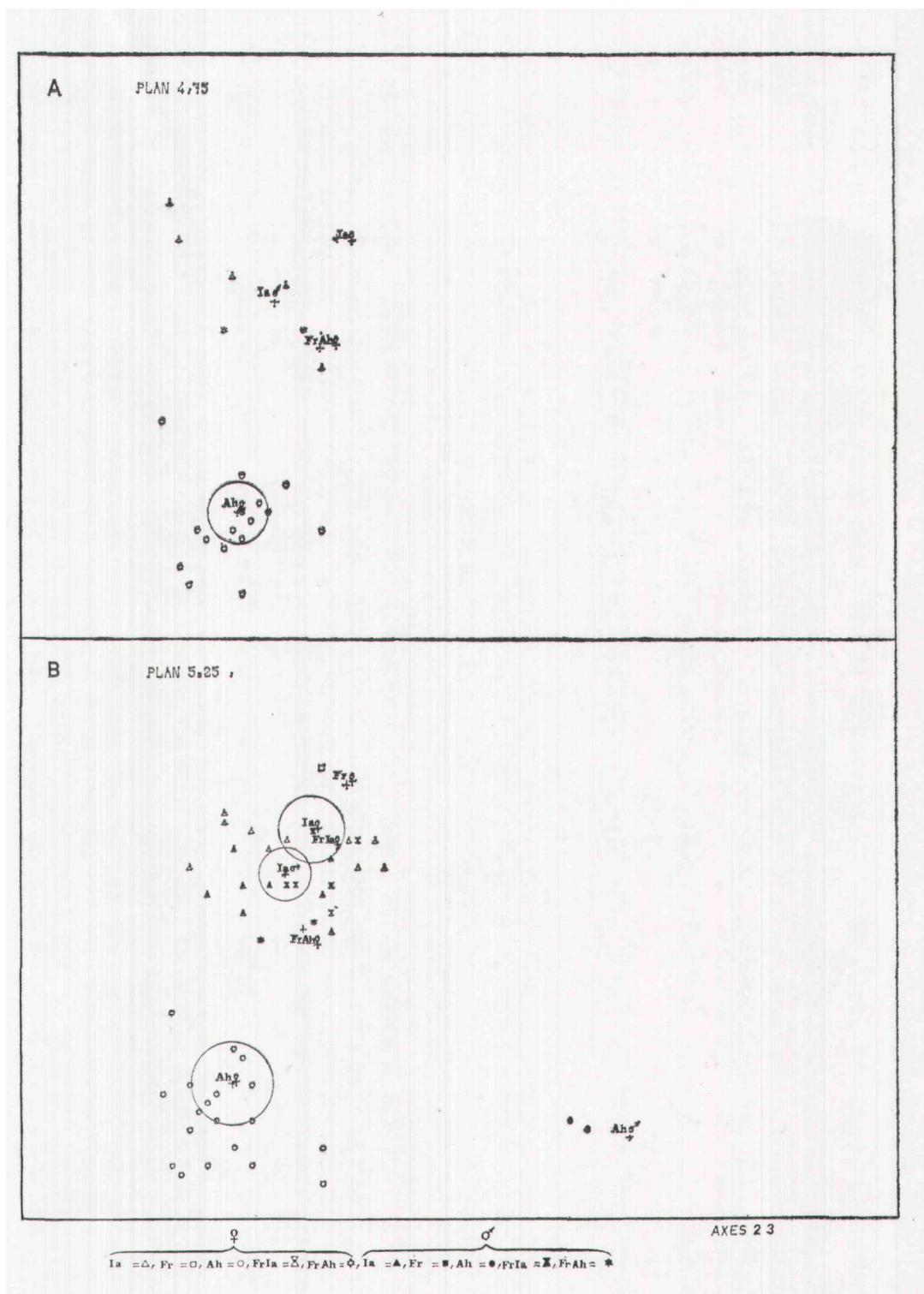
$$x_2 = \sqrt{\lambda_2 \left(1 - \frac{x_1^2}{\lambda_1}\right)}$$

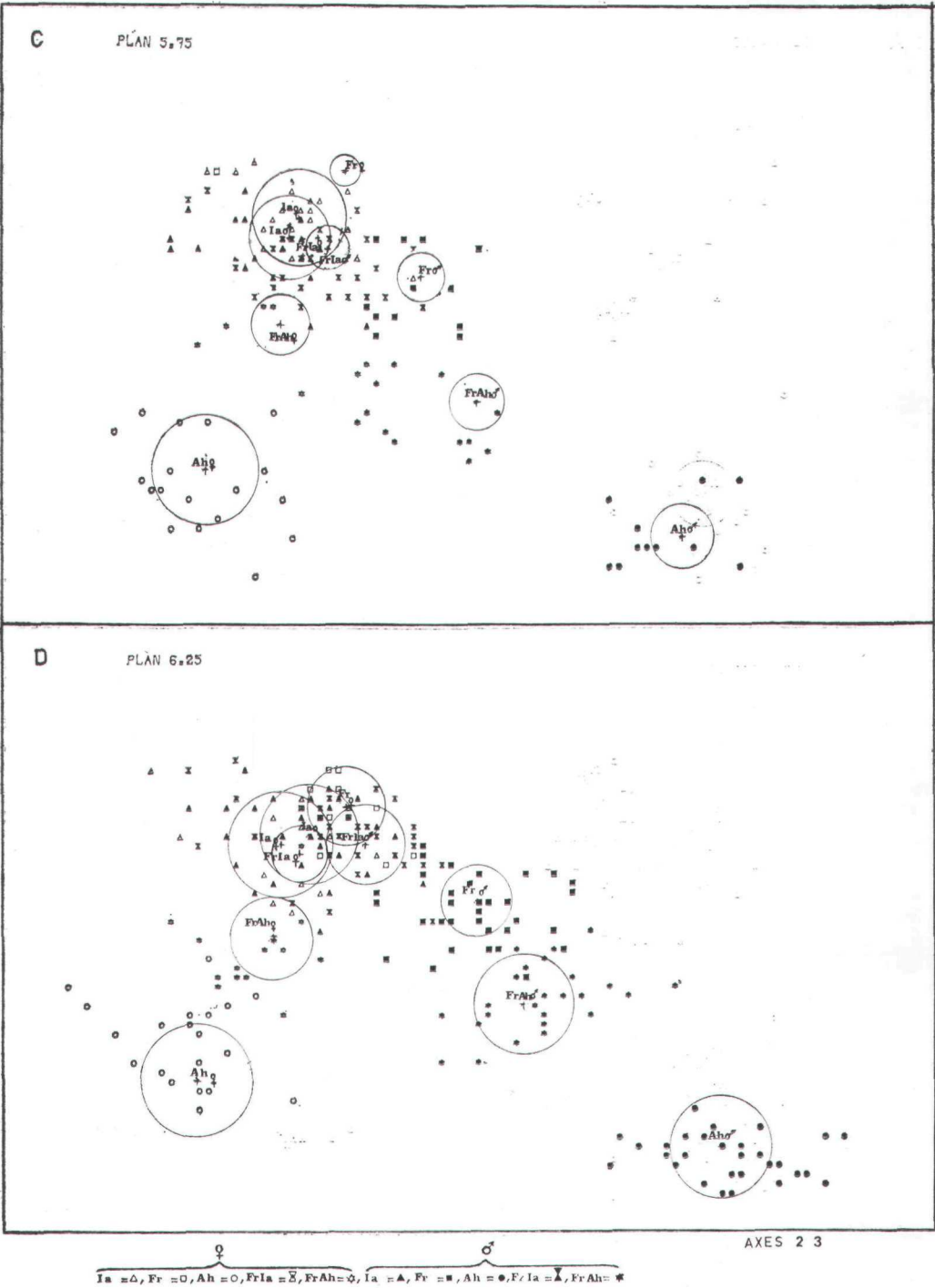


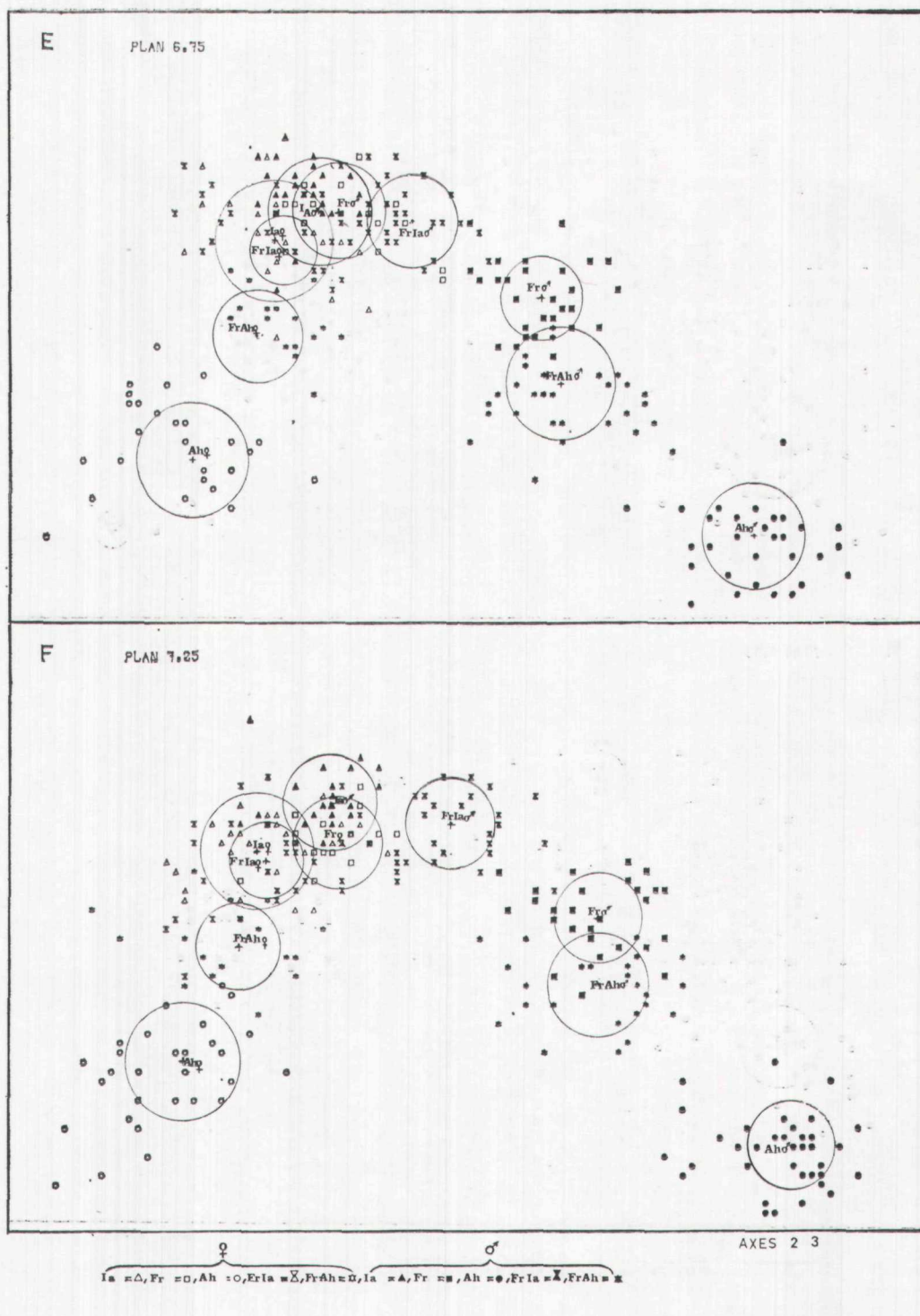
Les dix plans de projection correspondant à l'étude 1 sont représentés dans les Fig. A à J ; deux plans seulement, passant au voisinage du point moyen sont donnés pour l'étude 2 (Fig. K et L).

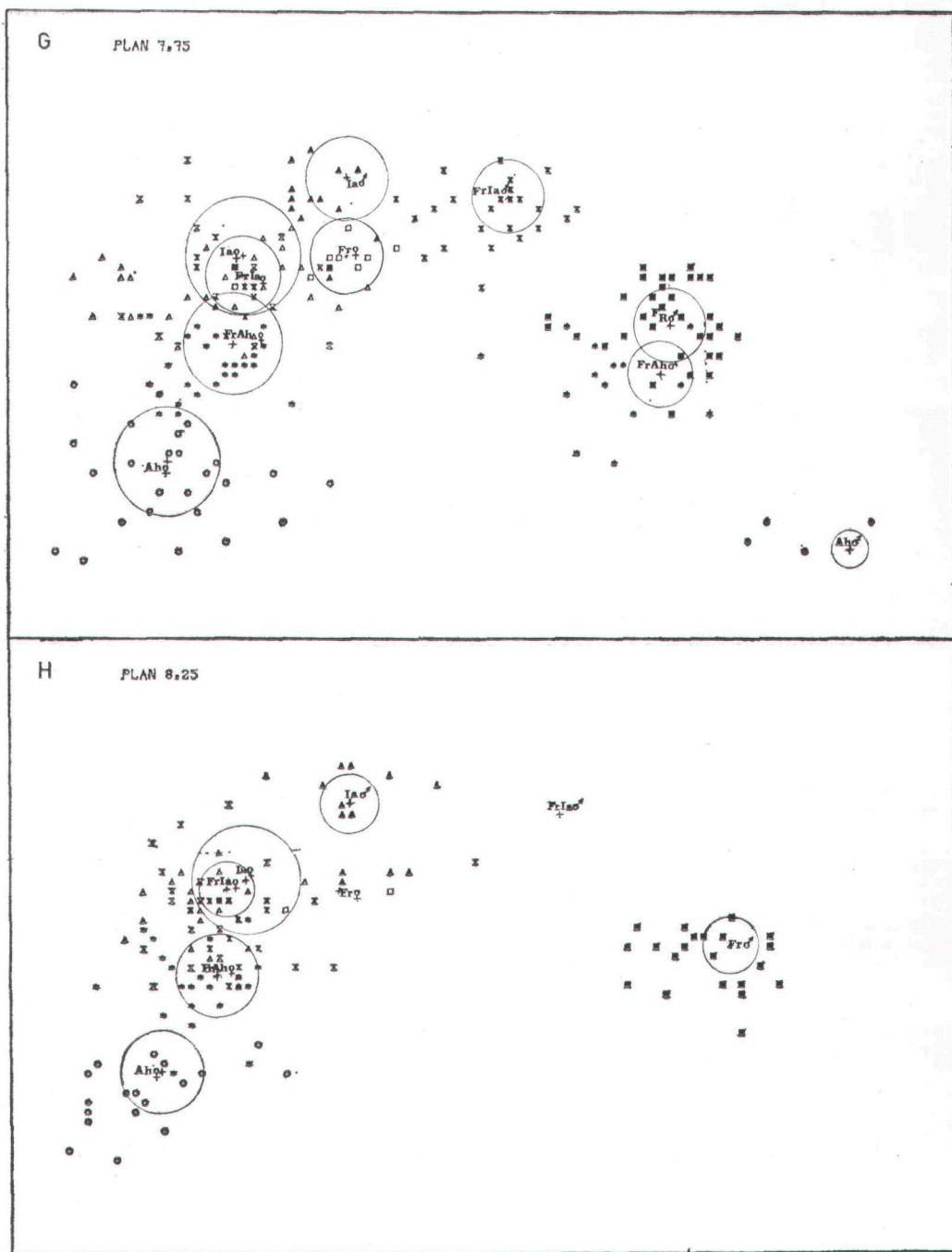
La succession des plans de projection montre que l'hypothèse de la distribution linéaire des points le long de la première composante est sensiblement vérifiée. Cependant, la dispersion des points individuels autour de cet axe dépasse la dispersion théorique. La raison tient certainement à l'échantillonnage. Bocquet qui avait rassemblé ces données pour en faire une étude en allométrie bidimensionnelle avait « rectangulisé » les distributions (Bocquet, 1953, p. 223) en justifiant son choix. Il n'est donc pas étonnant que les ellipsoïdes soient aplatis « en tonneau » à leurs extrémités. Le fait d'avoir assimilé les sections des ellipsoïdes à des cercles accentue peut-être encore cet effet.

Lorsque les points individuels sont suffisamment nombreux sur les plans de projection, on peut noter que l'orientation du nuage s'écarte peu de la direction de la deuxième composante générale.





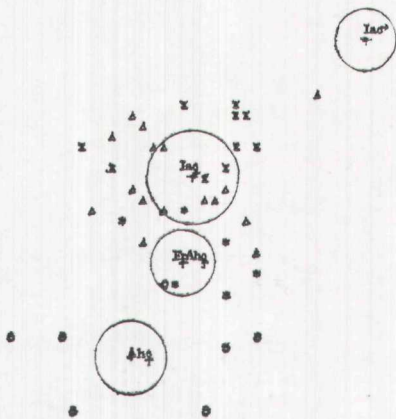




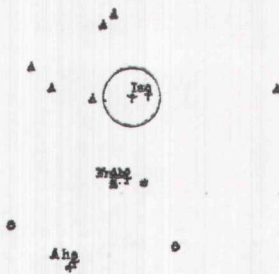
$\overbrace{Ia=\Delta, Fr=\square, Ah=\circ, FrIa=\Sigma, FrAh=\sigma}^Q$
 $\overbrace{Ia=\Delta, Fr=\square, Ah=\circ, FrIa=\Sigma, FrAh=\sigma}^O$

AXES 2 3

I PLAN 0.75

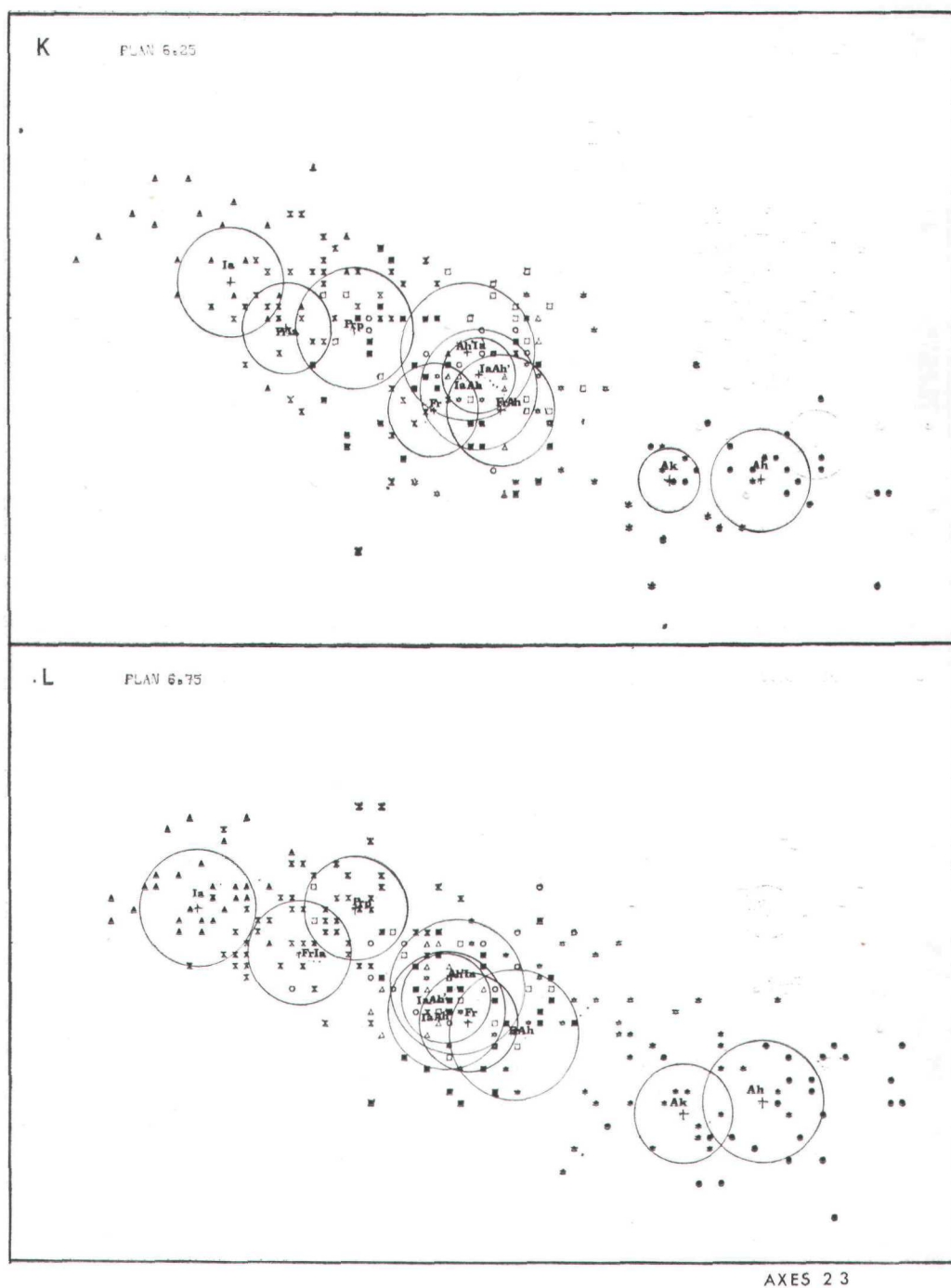


J PLAN 0.25



σ σ
Ia = Δ , Fr = \square , Ah = \circ , Fr-Ia = \times , Fr-Ah = \diamond , Ia = Δ , Fr = \square , Ah = \circ , Fr-Ia = \times , Fr-Ah = \diamond

AXES 2 3



FrAh = Δ , Is = Δ , Fr = \square , Ah = \circ , FrIs = \times , IsAh = \triangle , AhIs = \square , IsAh = \circ , Ak = \star , Pp = \times