

ÉTUDE D'UNE FORME NOUVELLE.
PAUCAHIRSUTA, DE L'ESPÈCE JAERA (ALBIFRONS)
PRAEHIRSUTA (ISOPODES ASELOTES)

par

Michel SOLIGNAC

Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie, Gif-sur-Yvette

RÉSUMÉ

Les *Jaera albifrons* Leach de l'espèce *praehirsuta* sont représentées à Luc-sur-Mer (Calvados) par une forme nouvelle, que j'appellerai *paucahirsuta*; celle-ci diffère surtout de celle qui habite les côtes bretonnes (forme *hirsuta*) par la moindre épaisseur de ses péréiopodes antérieurs et par les soies beaucoup moins nombreuses et moins fortement incurvées qui ornent ces péréiopodes.

La description qualitative des *paucahirsuta* est accompagnée de précisions biométriques et écologiques relatives à la population de Luc-sur-Mer. La forme *paucahirsuta*, qui existe aussi sur les côtes finlandaises, constitue peut-être une sous-espèce de l'espèce *praehirsuta*, dont les liens évolutifs avec l'espèce *forsmani* devront être précisés.

SUMMARY

The species *praehirsuta* of the superspecies *Jaera albifrons* Leach is represented in Luc-sur-Mer (Calvados) by a new form, called *paucahirsuta*; this form mainly differs from that which lives in Brittany (form *hirsuta*), by the less thickness of its anterior pereopods and by their lower number of special setae. The qualitative description of *paucahirsuta* is accompanied by biometrical and ecological informations concerning the population of Luc-sur-Mer. The form *paucahirsuta*, which is also to be found on the Finnish coasts, may constitute a subspecies of the species *praehirsuta*; its phylogenetical links with the species *forsmani* have to be determined.

Introduction

Les *Jaera albifrons* Leach (= *Jaera marina* (Fabricius)) ne sont représentées, sur les côtes de Luc-sur-Mer, que par deux espèces. Les unes sont des *syei* indiscutables et ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux (LÉCHER, 1964; BOCQUET et PRUNUS, 1967). Les autres, qui ont parfois été considérées comme des *forsmani* assez aberrantes, appartiennent en fait à l'espèce *praehirsuta*, mais en constituent une forme nouvelle qui sera décrite ci-dessous.

L'espèce *praehirsuta* a été initialement décrite par B. FORSMAN (1949) comme sous-espèce de *Jaera albifrons*, l'excellente définition de FORSMAN n'étant malheureusement accompagnée que de figures très schématiques. BOCQUET (1953) a redonné par la suite, d'après les exemplaires d'une population de la Penzé, près de Roscoff, une figuration précise des *praehirsuta* en même temps qu'il proposait de leur conférer un rang spécifique à l'intérieur de la super-espèce *J. albifrons*.

Les individus de Luc présentent toutes les caractéristiques essentielles de l'espèce *praehirsuta*, mais s'écartent d'une manière nette et constante, notamment par la densité de la sétosité des péréiopodes antérieurs, des exemplaires bretons. D'autre part, les particularités des *praehirsuta* normandes se retrouvent dans des populations géographiquement fort éloignées du Calvados : alors que le présent travail était en cours, I. HAAHTELA (1965) a publié, dans une belle étude des *Jaera albifrons* finlandaises, des figures de *praehirsuta* tout à fait compatibles avec les observations que j'avais pu faire. Il est donc possible que les populations, bretonne d'une part, normandes et nordiques d'autre part, de *praehirsuta* soient représentatives de deux sous-espèces; mais, compte-tenu du manque d'informations précises sur les *praehirsuta* vivant entre le nord de la Baie de Seine et la Finlande, il m'a paru préférable de ne pas préjuger pour l'instant de leur niveau taxinomique et de ne leur attribuer que le statut neutre de formes : j'appellerai *paucahirsuta* la forme normande et nordique en raison des soies relativement peu nombreuses des péréiopodes antérieurs et, par opposition, *hirsuta* la forme bretonne.

I. — Origine des animaux et techniques d'étude

a) Origine des animaux étudiés.

L'étude a été effectuée d'une part sur du matériel récolté dans la nature (en face du Laboratoire de Luc), d'autre part sur des animaux d'élevages qui m'ont été fournis par J. J. CLÉRET. Ces derniers proviennent d'une dizaine de souches, chacune d'elles étant constituée par la descendance d'une femelle récoltée dans la nature, sur la plage de Luc-sur-Mer, face au Laboratoire maritime. Les élevages ont été suivis pendant plusieurs générations, ce qui a permis la sélection de *J. (a.) praehirsuta paucahirsuta* purs, par élimination des parents éventuellement hybrides; bien que le nombre de souches puisse paraître faible, l'échantillon qu'elles constituent a toutes les chances de représenter assez fidèlement la population naturelle de Luc : les gammes de variabilité des mâles prélevés dans la nature et des mâles d'élevage ont en effet sensiblement même ampleur.

b) Technique d'étude.

J'étudierai successivement les caractères qualitatifs, les caractères biométriques, les préférences écologiques et la distribution géographique, les hybridations expérimentales de la forme nouvelle.

L'étude biométrique a exclusivement porté sur les mâles, seuls pourvus de caractères sexuels secondaires permettant une détermination; les mesures ont été converties en unités de travail utilisées dans les travaux antérieurs (Bocquet, 1953; Bocquet et Prunus, 1964, 1967).

Les caractéristiques de la croissance, déduites de ces mesures, ont été déterminées grâce à la loi élémentaire de la croissance relative. La droite de Teissier a été choisie pour représenter la relation d'allométrie; cependant les coefficients α' et B' définissant la droite de régression de Y en X ont été également calculés.

Les intervalles de classes de taille choisis, une fois les mesures exprimées en logarithmes népériens, sont de 0,04.

II. — Caractères qualitatifs des mâles *praehirsuta*, forme *paucahirsuta* (Population de Luc-sur-Mer)

Les péréiopodes antérieurs 1 à 3 (Fig. 1) portent sur leurs carpopodites, articles particulièrement sensibles aux influences sexuelles, en plus d'une frange distale de soies brèves et aiguës et de quelques soies droites, des soies recourbées ou arquées, implantées sur le bord interne de l'article et sur la moitié correspondante de sa face interne.

Le tiers ou le quart proximal du carpopodite est dépourvu de soies. Les soies recourbées, qui font défaut chez les prémâles, apparaissent chez les jeunes mâles ayant atteint la taille de 1,4 à 1,6 mm. Leur nombre augmente ensuite au cours des mues successives; les moyennes sont données, pour l'ensemble des soies courbes et droites du carpopodite (la discrimination de ces deux catégories de soies étant souvent malaisée du fait de la rupture de soies près de leur base) dans le tableau I.

TABLEAU I
Nombre moyen de soies sur les carpopodites de P1 et P2 de mâles de *J. (a.) praehirsuta paucahirsuta* de taille croissante.

Taille en mm	1,24	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2	2,3
Nombre d'individus	7	17	25	38	25	33	25	24	15	10	8	
Nombre de soies sur le carpopodite de P1	3	4,1	6,8	9,4	10,7	12,7	14,3	16,1	18,6	18,1	18,5	
Nombre de soies sur le carpopodite de P2	3,7	5,8	8,1	11,3	11,9	14,2	16,3	18,3	18,9	19,3	20,9	

La plus riche ornementation observée s'est présentée chez un mâle de 2,04 mm qui portait 34 soies sur le carpopodite de P1 et 38 sur celui de P2. Les nombres de soies sont voisins sur les trois premières paires de pattes, P2 étant souvent plus riche de une à quelques unités. Quelques soies recourbées se développent également sur les bords internes du méropodite et du propodite, plus tardivement que sur l'article qu'ils encadrent, et leur nombre atteint chez les gros mâles 3 à 4 sur le méropodite, 5 à 6 sur le propodite.

Sur la quatrième paire de pattes (Fig. 1) le nombre de soies recourbées est très faible et elles sont localisées dans la partie distale du carpopodite.

Les soies étant moins contournées, leur nombre moins grand, leur zone d'implantation plus restreinte, les carpopodites des pattes antérieures des *paucahirsuta* n'ont pas l'aspect touffu si caractéristique de la forme *hirsuta* (Fig. 2). Probablement en liaison avec la réduction du nombre des soies, les carpopodites sont moins élargis, moins épais, et la géniculation des propodites plus discrète chez les *paucahirsuta*.

Les différenciations des périopodes postérieurs 6 et 7 (Fig. 3) sont tout à fait comparables à celles qui ont été décrites pour les

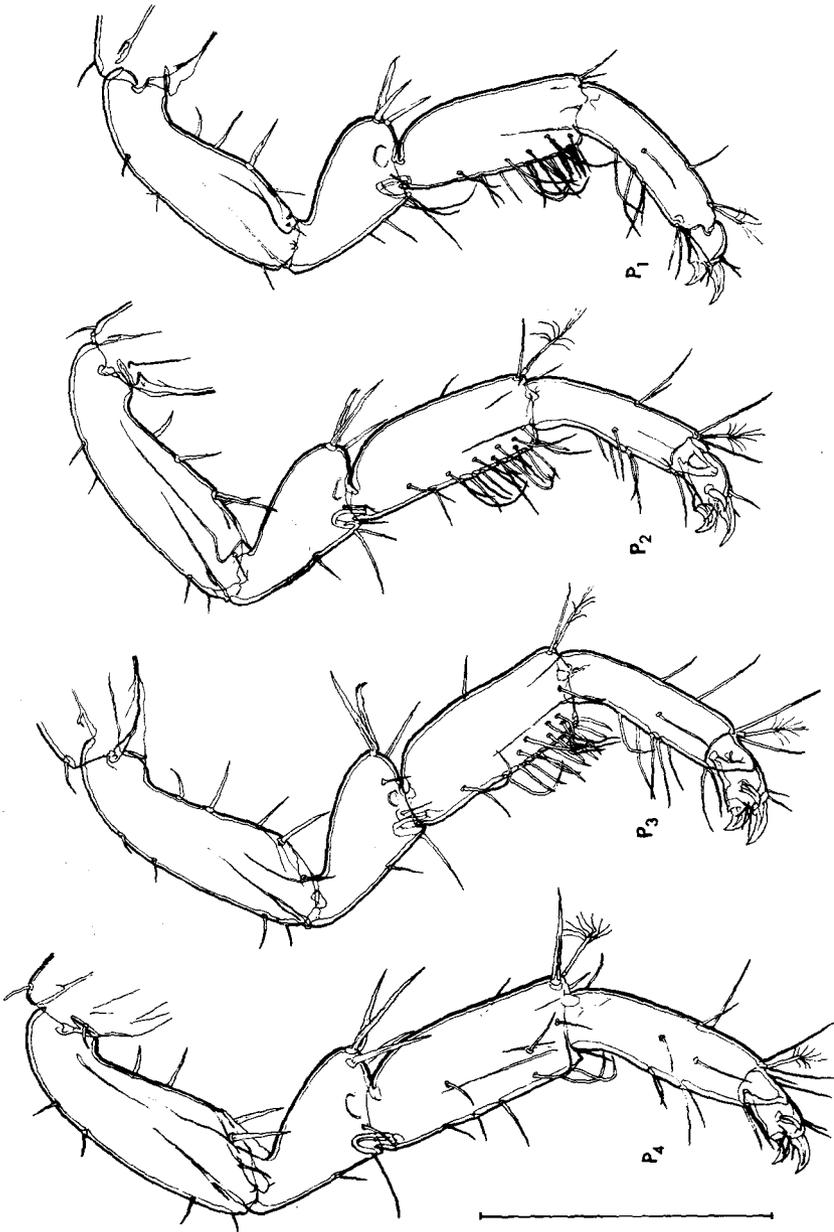


FIG. 1. — *Jaera (albifrons) praehirsuta*, forme *paucahirsuta* (population de Luc-sur-Mer)
 Périopodes 1 à 4 d'un mâle de 1,88 mm — Le trait d'échelle représente 0,2 mm.

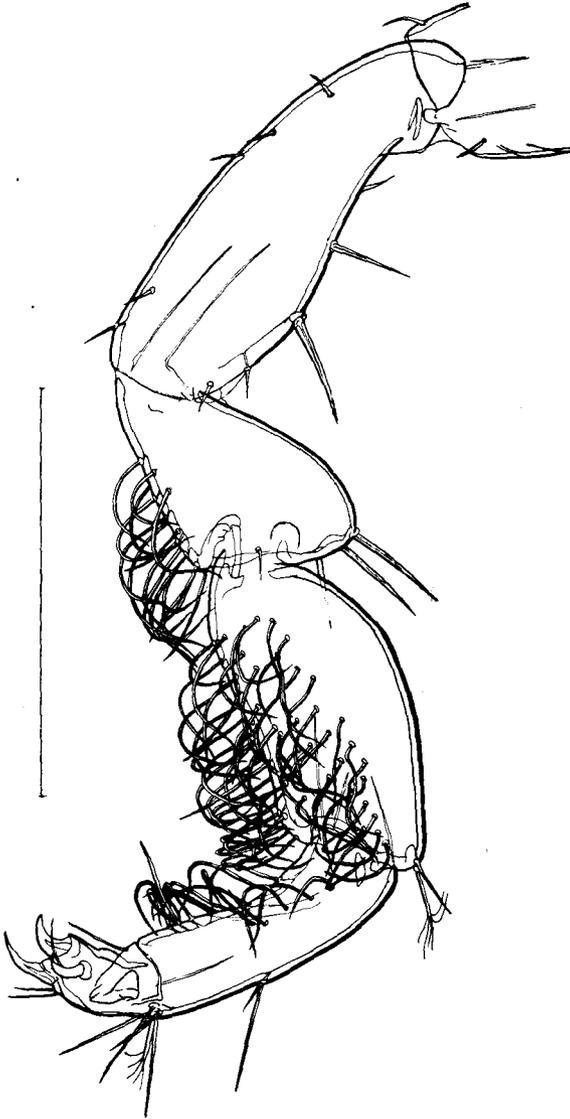


FIG. 2. — *Jaera (albifrons) prae-hirsuta*, forme *hirsuta*
 (population de la Penzé).
 Péréiopode 2 d'un mâle de 2,06 mm.
 Le trait d'échelle représente 0,2 mm.

prae-hirsuta roscovites. Sur P7 on retrouve une frange distale de soies courtes et les festons qui la surmontent, la soie droite subdistale et, au-dessous d'elle, dans tous les cas, une épine très développée, tou-

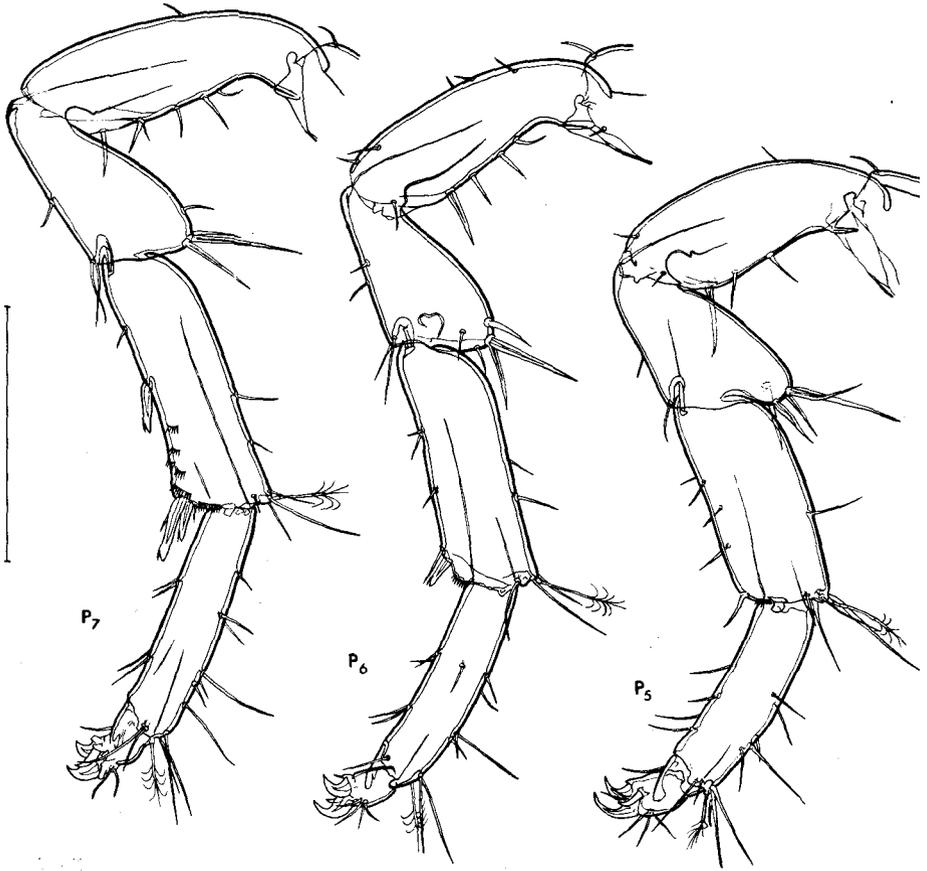


FIG. 3. — *Jaera (albifrons) prae-hirsuta*, forme *paucahirsuta* (population de Luc-sur-Mer).
Péréiopodes 5 à 7 d'un mâle de 1,88 mm
(même individu que celui dont les péréiopodes 1 à 4 sont représentés fig. 1).
Le trait d'échelle représente 0,2 mm.

jours bifurquée à son extrémité. Les formations complémentaires apparaissent au cours des mues successives : soies droites ou légèrement recourbées, soies épineuses, épines bifurquées, l'ensemble de ces deux dernières formations s'ajoutant, en combinaisons diverses, au nombre de deux ou exceptionnellement de trois chez les gros mâles, à l'épine principale. Très fréquemment, une soie épineuse ou une épine bifur-

quée courte se développe plus ou moins précocement vers le milieu du bord interne du carpopodite. Les différenciations portées par le sixième péréiopode sont de même type, mais l'épine principale bifurquée est plus courte et souvent remplacée uni- ou bilatéralement par une soie épineuse. La présence de formations distales complémentaires, ou d'une soie épineuse médiane est exceptionnelle.

Le cinquième péréiopode (Fig. 3) situé à la limite des influences antérieures et postérieures est de type indifférencié. Il porte dans de très rares cas une épine bifurquée ou une soie épineuse distale, de petite taille.

Le plus grand mâle obtenu en élevage mesurait 2,42 mm. Il s'agit là d'une taille exceptionnelle, les animaux ne dépassant que rarement 2,3 mm en élevage et 2,2 mm dans la nature. L'arrière du corps est moyennement élargi; la garniture de soies, à la périphérie du pléotelson est pratiquement la même que chez les *hirsuta* (Fig. 4).

L'étude qualitative montre donc que si l'appartenance de cette forme, à l'espèce *praehirsuta* est incontestable, il est légitime de la sépa-

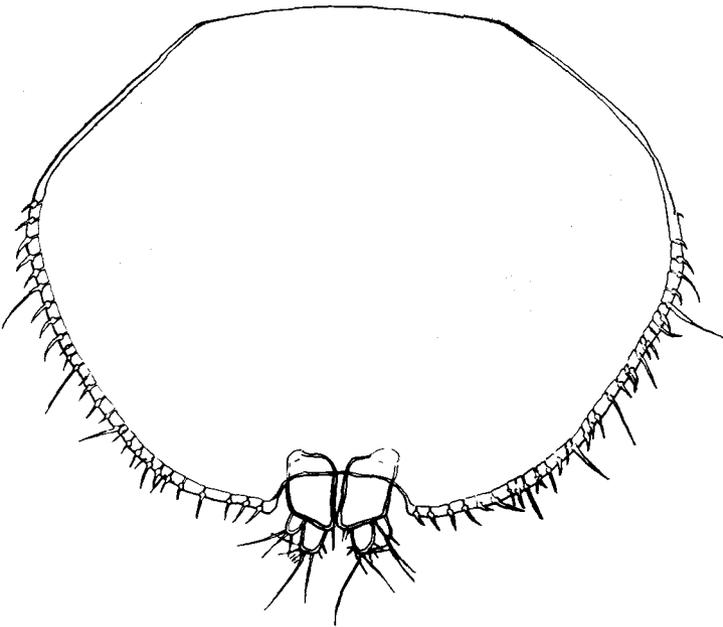


Fig. 4. — *Jaera (albifrons) praehirsuta*, forme *paucahirsuta*.
Ornementation marginale du pléotelson.

rer de la population roscovite dont elle se distingue essentiellement par une sétosité bien plus faible sur les péréiopodes antérieurs.

III. — Caractères biométriques des mâles *praehirsuta*, forme *paucahirsuta*

(Population de Luc-sur-Mer)

a) *Forme du corps.*

Les mesures ont été prises à l'aide d'un projecteur de profil, au grossissement 50, selon les mêmes repères qui avaient été utilisés dans les travaux antérieurs (Fig. 5, A). Ont été mesurées, la longueur totale (L) et les diverses largeurs du corps : la tête (l_1), les sept segments thoraciques (l_1 à l_7), le pléotelson (l_{pleo}).

En logarithmes népériens, L varie entre 2,198 et 2,825 pour les 247 individus mesurés. Les résultats sont consignés dans le tableau II.

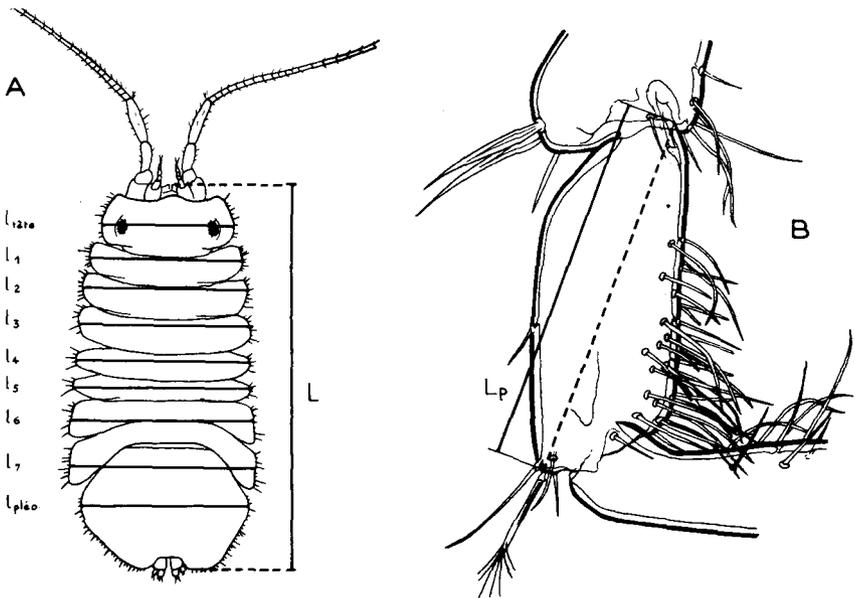


FIG. 5. — Mesures effectuées sur des *Jaera (albifrons) praehirsuta*.
A : mesures du corps; B : définition de la longueur du carpopodite
d'un péréiopode.

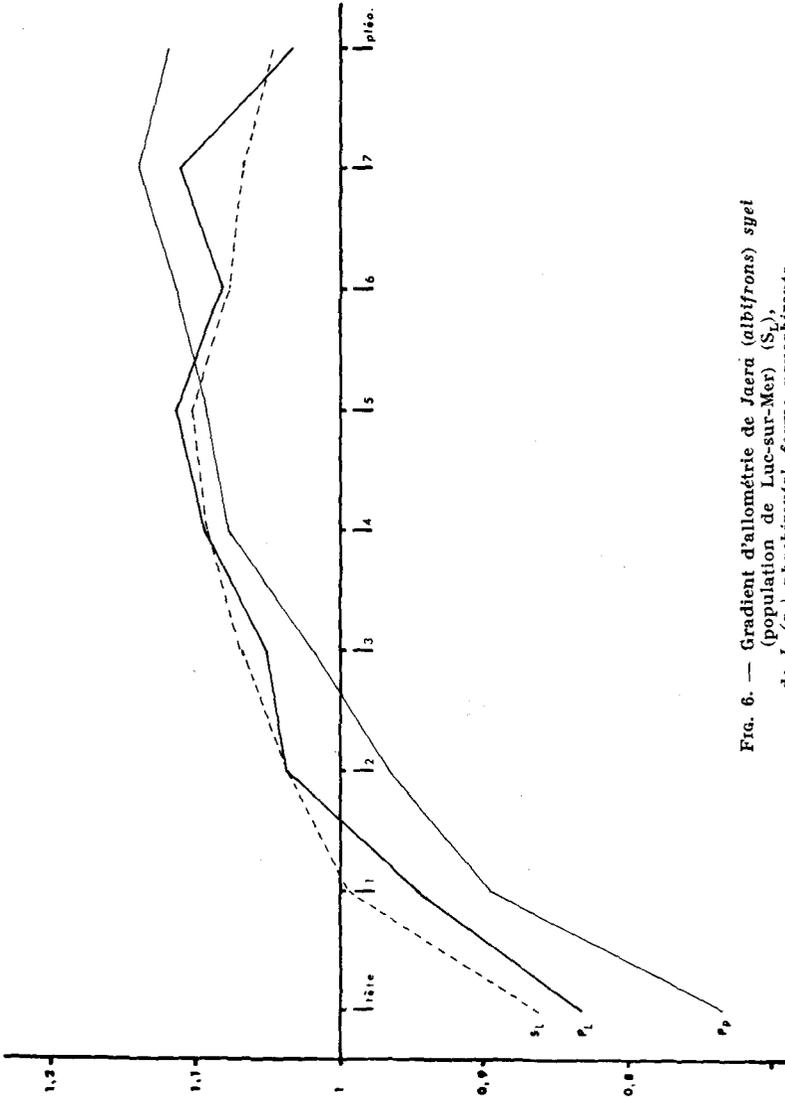


Fig. 6. — Gradient d'allométrie de Jaera (albifrons) syei (population de Luc-sur-Mer) (S_L), de J. (a.) phachirsuta, forme paucuhirsuta (population de Luc-sur-Mer) (P₁), de J. (a.) praehirsuta, forme hirsuta (population de la Penzé) (P₂).

S. SOLIGNAC

TABLEAU II

Caractères quantitatifs de *J. (a.) praehirsuta paucahirsuta* ♂ de Luc-sur-Mer. Les coefficients α et B sont ceux des droites de TEISSIER, α' et B' ceux des droites de régression de Y en X.

Croissance relative des largeurs du corps en fonction de la longueur totale chez les mâles						
Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	B $\pm \sigma_B$	α'	B'
l_{tete}	L	246	$0,83_1 \pm 0,01_3$	$-0,66_0 \pm 0,03_2$	$0,80_7$	$-0,59_9$
l_1	L	247	$0,94_1 \pm 0,01_5$	$-0,81_0 \pm 0,03_8$	$0,91_5$	$-0,74_4$
l_2	L	246	$1,03_6 \pm 0,01_6$	$-0,96_6 \pm 0,04_1$	$1,00_4$	$-0,88_6$
l_3	L	245	$1,05_1 \pm 0,01_7$	$-0,98_7 \pm 0,04_2$	$1,01_3$	$-0,90_1$
l_4	L	246	$1,09_3 \pm 0,01_7$	$-1,08_5 \pm 0,04_3$	$1,06_6$	$-1,00_3$
l_5	L	246	$1,11_3 \pm 0,01_7$	$-1,13_3 \pm 0,04_2$	$1,08_2$	$-1,05_3$
l_6	L	246	$1,08_2 \pm 0,02_5$	$-1,02_3 \pm 0,06_4$	$1,00_7$	$-0,83_2$
l_7	L	246	$1,10_9 \pm 0,01_7$	$-1,07_2 \pm 0,04_4$	$1,07_5$	$-0,98_6$
l_{pleo}	L	246	$1,03_4 \pm 0,02_1$	$-0,98_2 \pm 0,05_3$	$0,98_1$	$-0,84_6$
Coefficients d'allométrie des périopodes chez les mâles						
Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	B $\pm \sigma_B$	α'	B'
L_{P2}	L	245	$1,01_8 \pm 0,02_0$	$-1,07_0 \pm 0,05_0$	$0,97_0$	$-0,95_9$
L_{P6}	L_{P2}	245	$0,93_5 \pm 0,01_6$	$0,34_5 \pm 0,02_1$	$0,90_1$	$0,39_9$
L_{P7}	L_{P2}	241	$0,98_3 \pm 0,01_6$	$0,32_0 \pm 0,02_1$	$0,94_3$	$0,36_8$
l_{P6}	L_{P6}	240	$1,11_0 \pm 0,02_5$	$-0,33_4 \pm 0,04_3$	$1,04_3$	$-0,21_4$
l_{P7}	L_{P7}	240	$1,10_0 \pm 0,02_4$	$-0,33_5 \pm 0,04_2$	$1,03_8$	$-0,22_7$

L'allométrie est minorante pour la largeur de la tête et du premier segment thoracique, majorante pour les autres largeurs du corps. Il existe deux maximums de la constante actuelle d'équilibre, l'un pour l_5 , l'autre pour l_7 . Les constantes d'équilibre calculées en fonction de L pour l_5 et l_7 ne diffèrent pas de façon significative, pas plus que celles de l_6 et l_5 d'une part et l_6 et l_7 d'autre part (test de REEVE). On peut donc assimiler à un plateau la portion du gradient d'allométrie correspondant aux largeurs des trois derniers segments thoraciques. Pour les autres espèces, il n'y a, en général, qu'un maximum qui se situe au niveau du quatrième ou cinquième segment thoracique, sauf pour les *J. (a.) praehirsuta hirsuta* où il se situe au niveau du septième segment. Le gradient d'allométrie (Fig. 6) a donc une allure intermédiaire entre celui de la *praehirsuta roscovite* et ceux des autres espèces. D'autre part, il est très proche de celui des *syei* de la population de Luc.

Le travail de BOCQUET et PRUNUS (1967) et surtout les recherches en cours de PRUNUS ayant montré que le gradient d'allométrie du corps pouvait présenter des différences fort importantes d'une population à l'autre d'une même espèce (*syei* en l'occurrence), il va sans dire que les observations biométriques qui viennent d'être relatées et qui sont relatives à la population de Lus-sur-Mer ne sauraient être généralisées à l'ensemble des populations de la forme *paucahirsuta*.

b) Péréiopodes.

Les mêmes mesures, selon les mêmes repères que dans les travaux antérieurs, ont été effectuées sur le péréiopode à l'aide d'un micromètre oculaire. La définition de la longueur du carpopodite d'un péréiopode est donnée par la figure 5, B.

Comme pour les autres espèces (sauf *forsmani*) la croissance de L_{P_2} rapportée à L est pratiquement isométrique ($\alpha = 1,01_8$).

La longueur du carpopodite de P6 varie, en logarithmes népériens, entre 1,38 et 2,01, celle de P7 entre 1,40 et 2,07. Les constantes actuelles d'équilibre des largeurs des carpopodites de P6 et P7, en fonction de leurs longueurs respectives, sont très voisines l'une de l'autre : 1,11 et 1,10.

IV. — Préférences écologiques, répartition géographique

La zone d'extension des *praehirsuta paucahirsuta* est très vaste à Luc, puisque ces *Jaera* occupent toute l'aire comprise entre le niveau des basses mers pour une marée de moyenne importance, et la limite supérieure atteinte par les *syei*. On trouve les *paucahirsuta* sous les cailloux, contrairement aux *hirsuta*, qui à Roscoff, sont limitées à des niveaux plus inférieurs et vivent sur les *Fucus*.

Dans son mémoire de 1953, C. BOCQUET rappelle les stations connues de *praehirsuta* : Côtes de Norvège, de Suède, de Finlande, Côtes occidentales du Groënland et atlantiques de l'Amérique du Nord, Roscoff. Mais, comme je l'ai signalé dans l'introduction, la forme *paucahirsuta* n'est connue de façon certaine qu'à Luc-sur-Mer, qu'en quelques autres stations normandes et qu'en Finlande (I. HAAHTELA) et il sera nécessaire de préciser ultérieurement les aires de distribution respectives des deux formes *paucahirsuta* et *hirsuta*.

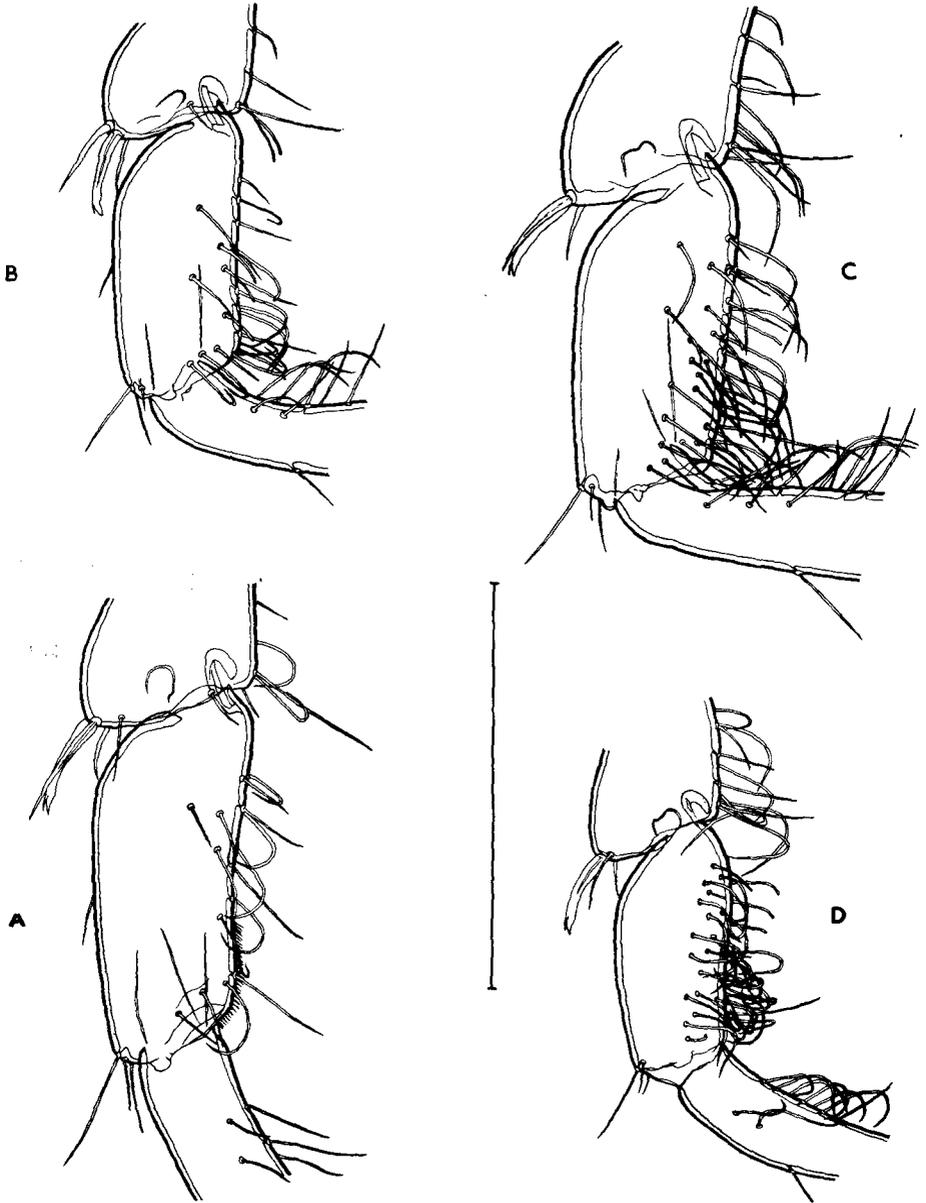


FIG 7 — Carpopodites de P1 de mâles de *Jaera albifrons*
 A *formani* de 2,58 mm (population de l'Anse Saint-Martin), B *prae-*
hirsuta paucihirsuta de 2,02 mm (population de Luc-sur-Mer), C *prae-*
hirsuta de 2,46 mm (population de Sainte-Honorine-des-Pertes), D *prae-*
hirsuta hirsuta de 1,72 mm (population de la Penzé)

Voir aussi la fig 2

V. — Hybridations expérimentales; niveau taxinomique de *paucahirsuta*.

Les résultats expérimentaux relatifs à l'hybridation confirment l'appartenance de la nouvelle forme à l'espèce *praehirsuta*. En effet, les taux d'hybridation entre diverses populations de cette espèce (Roscoff, Luc-sur-Mer et Sainte-Honorine-des-Pertes, petit village du Bes-sin) sont très élevés et du même ordre que pour les croisements intra-spécifiques au sein d'autres espèces. Or, contrairement aux autres espèces de *Jaera albifrons*, les *praehirsuta hirsuta* ne s'hybrident que très rarement dans les croisements expérimentaux (C. BOCQUET n'avait pu obtenir que quelques hybrides entre *praehirsuta* et respectivement *ischiosetosa*, *albifrons* et *forsmani*); de même, il semble que les hybridations expérimentales entre *praehirsuta paucahirsuta* et d'autres espèces de la super-espèce *J. albifrons* ne réussissent qu'assez difficilement.

Les formes *hirsuta* et *paucahirsuta* se situent donc à un niveau infraspécifique dans la hiérarchie taxinomique. Il s'agit vraisemblablement de deux sous-espèces de l'espèce *praehirsuta*. Mais on ne pourra éventuellement leur conférer un rang sub-spécifique que lorsque de nombreuses autres populations auront été analysées et s'il se vérifie que les deux formes présentent des caractères morphologiques suffisamment stables dans l'aire géographique qu'elles occupent.

En fait, la situation est sûrement assez complexe; c'est ainsi qu'une population de Sainte-Honorine-des-Pertes, de type *paucahirsuta* par la forme des péréiopodes et des soies, apparaît comme intermédiaire entre les populations de Luc et de Roscoff par le nombre des soies des péréiopodes antérieurs.

Remarquons en outre que, si l'on se réfère uniquement à ce dernier caractère, on peut constituer avec les divers *Jaera albifrons praehirsuta* une série dont un terme extrême serait représenté par l'espèce, sûrement distincte, *forsmani* (Fig. 7) : cette dernière présente, chez les mâles, des différenciations sexuelles des péréiopodes analogues à celles des *praehirsuta*, dont elle se distingue par un élargissement plus grand des carpopodites des P6 et P7, par des épines assez faibles et

égales sur ces articles, par un nombre de soies recourbées très faible sur les périopodes antérieurs, soies qui n'apparaissent que chez les gros ou très gros mâles.

Tant que cette série ne reposera que sur des observations morphologiques, elle demeurera assez artificielle. Mais elle pourrait peut-être se trouver justifiée par des analyses biométriques, des études cytogénétiques, des relevés de distribution géographique, des essais expérimentaux d'hybridation. Ces méthodes permettront sans doute dans l'avenir de dire si la parenté apparente de ces formes ne résulte que d'une coïncidence morphologique, ou bien s'il a existé, lors de la différenciation spécifique des *Jaera albifrons*, un carrefour évolutif commun aux *forsmani* et aux diverses *praehirsuta* actuelles.

BIBLIOGRAPHIE

1953. BOCQUET (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (F.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90**, pp. 187-450.
1964. BOCQUET (C.) et PRUNUS (G.). — 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.
1967. BOCQUET (C.) et PRUNUS (G.). — Comparaison biométrique des deux populations de l'espèce *Jaera (albifrons) syei* Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, pp. 000-000.
1949. FORSMAN (B.). — Weitere Studien über die Rassen von *Jaera albifrons* Leach. *Zool. Bid. f. Uppsala*, **27**, pp. 449-463.
1965. HAAHTELA (I.). — Morphology, habitats and distribution of species of the *Jaera albifrons* group (Isopoda, Janiridae) in Finland. *Ann. Zool. Fennici*, **2**, pp. 309-314.
1964. LÉCHER (P.). — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius). III. Etude chromosomique des différentes populations de *Jaera (albifrons) syei* Bocquet. *Bull. Biol. France Belgique*, **98**, pp. 415-431.
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. REEVE (E.). — A statistical analysis of taxonomic differences within the genus *Tamandua* Gray (Xenarthra). *Proc. Zool. Soc. London*, ser. A, **111**, pp. 279-302.
1948. TEISSIER (G.). — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4**, pp. 14-53.