

LA SPÉCIATION DES *JAERA ALBIFRONS*. ÉTAT PRÉSENT DES CONNAISSANCES ET DES PROBLÈMES.

Charles Bocquet*

ABSTRACT

The super-species *Jaera albifrons* includes five species. Some of them gather several forms that differ by the sexual variants of their male péreopods. An important variability of biometrical, polychromatical and cytogenetical characters is superimposed upon this diversity.

The conceptions on the speciation of the *Jaera albifrons* and the principal problems on work on the subject are summarized.

SYSTÉMATIQUE DES *JAERA ALBIFRONS*

Les *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius) sont des Isopodes Asellotes, de la famille des Janiridae; ce sont des Crustacés apparemment fort sédentaires, ne présentant aucune phase pélagique, les jeunes, dès leur sortie du marsupium maternel, étant, comme les adultes, strictement marcheurs. Mais certains individus (et il serait important d'avoir une idée de la fréquence de ces migrations) sont sûrement entraînés par les courants côtiers; on comprendrait mal, s'il n'en allait pas ainsi, que les *Jaera albifrons* aient actuellement gagné une étendue aussi considérable de côtes: on les rencontre en effet aujourd'hui sur tout le pourtour de la province atlantique nord, aussi bien sur les grèves continentales et insulaires d'Europe que sur les côtes orientales d'Amérique du Nord. De toute manière, en quelque endroit qu'on examine leurs populations, elles sont inféodées strictement à la zone intertidale, ce qui entraîne une distribution unidimensionnelle relativement plus favorable, pour les essais d'analyse, que la répartition superficielle, bi-dimensionnelle, des formes franchement terrestres.

*Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Faculté des Sciences 105, boulevard Raspail, Paris 6ème, et Laboratoire de Génétique Evolutive et de Biométrie C.N.R.S., 91. Gif-sur-Yvette.

Les *Jaera albifrons* ont été longtemps considérées, après leur description succincte, sous le nom d'*Oniscus marinus*, par Fabricius (1780) et la définition du genre *Jaera* par Leach (1813-1814), comme une espèce monotypique. Dans l'état présent de nos connaissances, elles sont aisément identifiables, entre toutes les formes de *Jaera*, par divers caractères qu'elles présentent en commun et notamment par l'allure en T renversé du préopercule (pléopodes I) de leurs mâles. D'après les variants sexuels de ces derniers, plusieurs formes on été reconnues ultérieurement parmi les *Jaera albifrons*, par Forsman (1944, 1949) et par Bocquet (1953); considérées par Forsman comme des races, puis comme des sous-espèces, ces formes on été élevées à un rang spécifique par Bocquet (1953); ce dernier point de vue est actuellement unanimement admis. L'"espèce" *Jaera albifrons* est ainsi devenue une super-espèce, mais composée d'espèces encore si proches les unes des autres qu'il reste légitime de parler du polytypisme des *Jaera albifrons*.

La super-espèce *Jaera albifrons* groupe cinq espèces certaines, dont l'origine commune à partir d'une même forme ancestrale est attestée par de nombreux arguments, et qui se caractérisent par les variants sexuels des mâles, tandis que les femelles ne sauraient être déterminées sans risque d'erreur grave (Bocquet, 1953, 1967).

Quatre de ces espèces: *J.(a.)ischiosetosa*, *J.(a.)albifrons*, *J.(a.)forsmani*, *J.(a.)praehirsuta*, vivent sur nos côtes européennes et se retrouvent, à l'exception peut-être des *forsmani*, sur la côte Est des Etats-Unis d'Amérique. *Ischiosetosa* se reconnaît à l'existence de soies recourbées sur la partie distale des ischiopodites des deux dernières paires de périopodes (P_6 et P_7) des mâles; *albifrons* présente, sur les carpopodites de ces mêmes appendices, des lobes distaux ornés de soies en crochet; les périopodes antérieurs de ces deux espèces ne montrent aucune particularité; chez *forsmani*, les P_6 et P_7 , en dehors d'un élargissement notable de leurs articles, ne portent aucune ornementation particulière et c'est seulement chez les vieux individus mâles, que l'on observe, sur les périopodes antérieurs, un nombre toujours restreint de soies courbes; chez *praehirsuta*, les P_7 possèdent normalement, à l'extrémité distale du carpopodite, une épine particulièrement longue, tandis que les périopodes antérieurs sont très abondamment pourvus de soies courbes, formant un chevelu extrêmement dense. Un chevelu du même type, mais ornant cette fois les seuls périopodes postérieurs, caractérise la cinquième espèce: *J.(a.)posthirsuta* qui n'a été récoltée jusqu'ici que sur les côtes américaines.

Ce bref aperçu montre que, compte tenu de la dualité organique des Isopodes, spécialement matérialisée par leur mue en deux temps, tout se passe comme si une diversité maximale de variants sexuels spécifiques s'était différenciée, au cours des spéciations, sur les périopodes des *Jaera albifrons*, et comme si un certain antagonisme réglait leur réalisation entre les "moitiés" antérieure et postérieure du corps.

Une analyse biométrique des hybrides inter-spécifiques expérimentaux, que l'on obtient généralement aisément (sauf avec les *praehirsuta* typiques qu'il est difficile de croiser avec les autres espèces) à la seule condition de supprimer toute possibilité de choix aux partenaires d'espèces différentes,

a montré que la réalisation des variants sexuels caractéristiques des mâles était régie, pour chaque espèce, par un système génique multifactoriel.

Il en va de même pour les autres caractères biométriques du corps, les gradients d'allométrie étant nettement différents pour les populations des diverses espèces qui habitent une même région.

Il est en effet très fréquent que plusieurs espèces de *Jaera albifrons* cohabitent dans un même district. Elles se partagent alors, dans la plupart des cas, la zone intertidale, suivant des bandes parallèles au tracé côtier, en fonction de leurs préférences écologiques légèrement différentes. Dans la région de Roscoff, l'étagement des espèces, particulièrement net, est le suivant: les *ischioetosa* se rencontrent dans les zones sub-terrestres très euryhalines; les *albifrons-syei*, plus franchement marines, habitent les mêmes niveaux que les *Sphaeroma serratum*; les *praehirsuta* ne se trouvent que sur les *Fucus* à des niveaux assez bas; les *forsmani* peuvent vivre en mélange avec les *praehirsuta* mais leurs populations les plus denses occupent une place intermédiaire entre les niveaux préférentiels des *praehirsuta* et des *albifrons*.

Il en résulte que ces espèces occupent, prises deux à deux, des zones contiguës, les bandes de chevauchement étant extrêmement étroites, et d'une largeur généralement inférieure à un mètre. La fréquence des hybrides naturels le long de ces zones de contiguité reste très faible et n'excède guère un pour mille environ. L'étendue verticale de ces zones de sympatrie peut toutefois varier d'une station à l'autre, sans aucun doute en fonction des conditions écologiques locales.

L'existence d'hybrides interspécifiques naturels, la facilité avec laquelle on obtient des hybrides expérimentaux viables et féconds entre eux ou avec les espèces parentes, pouvaient faire penser à une identité des caryotypes spécifiques. Les premiers résultats cytogénétiques obtenus sur les *Jaera albifrons* de Roscoff ont révélé qu'il n'en était rien (Staiger et Bocquet, 1956). Les femelles des quatre espèces européennes présentent toutes un trivalent sexuel, auquel s'ajoute parfois un trivalent autosomique, mais le nombre de bivalents et la présence additionnelle d'univalent entraînent une variabilité cytogénétique importante.

- <i>ischioetosa</i>	(populations de la Penzé de Penpoull, de Roscoff)	12(2) + 1(3)
- <i>praehirsuta</i>	(population de La Penzé)	10(2) + 1(3)
- <i>forsmani</i>	(population de Roc'h Illievec)	8(2) + 1(3)
- <i>albifrons</i>	(population de Roscoff)	7(2) + 2(3) 7(2) + 2(3) + 1(1) 8(2) + 1(3) 8(2) + 1(3) + 1(1) 9(2) + 1(3) 9(2) + 1(3) + 1(1)

Quant à l'espèce américaine *posthirsuta* (populations de Newport) elle se caractérise par l'absence de trivalents sexuels chez les femelles, ce qui n'empêche nullement son hybridation expérimentale avec les autres

espèces et la production d'hybrides mâles et femelles normalement féconds. L'analyse cytogénétique de ces hybrides est en cours.

Nous verrons toutefois dans le paragraphe suivant que les différences cytogénétiques observées sur les populations d'espèces différentes habitant une région donnée, pas plus que les différences biométriques auxquelles il a été fait allusion, n'ont de réelle valeur spécifique. Seuls les variants sexuels des périopodes mâles permettent, quelle que soit l'origine géographique des populations, de reconnaître les espèces auxquelles elles appartiennent.

Encore faut-il noter que les problèmes systématiques posés par la super-espèce *Jaera albifrons* sont en fait notablement plus complexes que semble l'indiquer l'exposé qui précède. Signalons tout d'abord qu'à côté des *praehirsuta* typiques (morphes *praehirsuta*) que l'on rencontre, par exemple, à Roscoff, on trouve, à partir des côtes normandes et en Baltique, une morphologie *paucabirsuta* (Solignac, 1967); l'existence de cette forme *paucabirsuta* (qui constitue peut-être une sous-espèce de *praehirsuta*) en quelque sorte intermédiaire entre les *forsmani* et les *praehirsuta* typiques pose naturellement le problème des liens évolutifs qui existent entre ces trois formes. Une autre difficulté concerne ce que l'on peut appeler le complexe *albifrons-syei*; en 1953, j'avais cru pouvoir séparer, d'après la forme des lobes des P₄ et P₅ mâles et la densité de leur ornementation sétigère, deux espèces tout spécialement apparentées, *albifrons* et *syei*; des arguments biométriques avaient ultérieurement, conduit Prunus (1968) à nier la validité d'une telle séparation; Lécher (1967), pour sa part, tendait, sur la base de premières informations cytogénétiques, à interpréter les *albifrons* (au sens Bocquet 1953) comme résultant d'une hybridation naturelle entre des *syei* et des *forsmani*, en dépit de la variabilité normale présentée par les individus de la population type de Roscoff; de nouvelles données, qui seront publiées prochainement, semblent remettre en question ces interprétations. Il est donc raisonnable, pour l'instant, de considérer comme encore ouvert le problème de la signification évolutive et systématique des deux formes du complexe *albifrons-syei*.

VARIABILITÉ INTRA-FORME

Venant se superposer à la complexité systématique évoquée ci-dessus, une variabilité intra-forme confère au cas des *Jaera albifrons* un intérêt tout à fait exceptionnel.

Cette variabilité se manifeste sous trois aspects: biométrique, polychromatique et cytogénétique.

La comparaison des gradients d'allométrie du corps établis pour quatorze populations du complexe *albifrons-syei* (Prunus, 1968), a révélé, au sein d'une même espèce, une variabilité biométrique d'une ampleur comparable à celle qu'avait mise en évidence l'analyse des populations d'*albifrons*, d'*ischiosetosa*, de *forsmani* et de *praehirsuta* habitant la région de Roscoff.

La très grande majorité des populations naturelles présente un polychromatisme génétique spectaculaire portant sur la nature du pigment et la distribution des chromatophores. (polychromatisme structural); un

crypto-polychromatisme important a également été décelé ainsi que des variations, génétiquement déterminées affectant les dimensions des chromogranules ou se traduisant par des phénomènes de dégénérescence pigmentaire (Cléret, 1970). Au total, quarante trois gènes de polychromatisme sont actuellement connus chez les *Jaera albifrons*. Pour une même espèce, la richesse du polychromatisme peut varier très notablement suivant les populations; c'est ainsi que les *ischiosetosa* de Bretagne ne possèdent qu'un nombre extrêmement restreint de phénotypes, à la différence de celles de Kiel, qui montrent une gamme phénotypique remarquablement étendue. Si, dans l'état présent de nos connaissances, certains phénotypes semblent propres à une espèce ou à un groupe de deux espèces, d'autres sont communs à toutes les formes européennes du moins et il y a tout lieu de croire à l'homologie des gènes qui les déterminent.

La variabilité cytogénétique intraspécifique des *Jaera albifrons* n'est pas moins étonnante: sur de nombreuses populations de type *syei*, Lécher a mis en évidence un polymorphisme chromosomique important (1968). Sur la portion de côtes la plus minutieusement prospectée entre Wilhelmshaven et la frontière franco-espagnole, ce polymorphisme se manifeste sous la forme d'un cline résultant de fusions centriques de plus en plus nombreuses lorsqu'on va du Nord vers le Sud, sans que le nombre fondamental de grands bras chromosomiques et la quantité d'ADN subissent pour autant la moindre altération. Si les limites des "territoires chromosomiques" à $2n \varphi = 29$, $2n \sigma = 28$ (Wilhelmshaven) et à $2n \varphi = 27$, $2n \sigma = 26$ (Den Helder, Hollande) n'ont pu être précisées, on sait aujourd'hui que les populations à $2n \varphi = 25$, $2n \sigma = 24$ s'étendent du Boulonnais au Cotentin, celles à $2n \varphi = 23$, $2n \sigma = 22$ de Saint Brieuc (Côtes du Nord) à la presqu'île de Crozon (Finistère), celles à $2n \varphi = 21$, $2n \sigma = 20$ de Loctudy (Finistère Sud) à Royan (Charente maritime), enfin celles à $2n \varphi = 19$, $2n \sigma = 18$ sur les côtes basques française et espagnole. Les hybridations expérimentales entre populations chromosomiques différentes de *J.(a).syei* se réalisent sans la moindre difficulté, la méiose des hybrides se déroulant complètement avec production de gamètes fertiles. Les zones de contiguïté entre ces formes chromosomiques sont relativement très restreintes par rapport aux territoires occupés par les structures homozygotes. Seule, celle qui, entre Avranches et Paimpol, sépare les populations ayant pour garnitures respectives $2n \varphi = 25$, $2n \sigma = 24$ et $2n \varphi = 23$, $2n \sigma = 22$ a jusqu'ici fait l'objet de recherches attentives (Lécher, 1967); on y rencontre des populations hétérogènes, mais le "pourcentage des individus chromosomiquement hétérozygotes est, pour toutes les populations, nettement inférieur à celui de l'une ou l'autre des deux catégories d'individus chromosomiquement homozygotes". La cause de l'écart à la panmixie observé ne saurait résider dans une réduction de fécondité des hybrides naturels et nous demeure inconnue.

D'autres recherches ont porté sur les *syei* des populations baltes et scandinaves (Lécher, 1968); elles ont notamment révélé qu'on retrouve, au nord de Wilhelmshaven un nouveau cline décroissant le long des côtes suédoises. Plus récemment, un autre cline chromosomique a été mis en évidence chez les *ischiosetosa*; bien qu'il soit moins spectaculaire que celui

des *syei*, il présente un intérêt considérable: il n'est plus déraisonnable de penser que des variations chromosomiques du même ordre, jouant sur un mécanisme robertsonien, existent chez les autres espèces de la super-espèce *Jaera albifrons*; on peut même se demander si des phénomènes comparables ne seraient pas retrouvés chez d'autres organismes intertidaux.

CONCLUSION

La situation actuelle des *Jaera albifrons* s'explique raisonnablement par le jeu de spéciations éco-géographiques (Bocquet, 1953). Mais la confrontation des variabilités inter-spécifique et intra-spécifique conduit à considérer comme probable que les facteurs de différenciation spécifique ont abouti à la fixation de particularités éthologiques liées à la diversité des variants sexuels, particularités suffisamment efficaces pour assurer normalement dans la nature l'intégrité des espèces actuelles. Il arrive cependant qu'en des stations exceptionnelles, des conditions écologiques aberrantes dominant ces facteurs éthologiques entraînant la réalisation d'un pourcentage élevé d'hybrides naturels (Solignac, 1969). Quoiqu'il en soit une partie capitale des recherches actuelles est orientée vers une analyse détaillée des comportements spécifiques et des isolements sexuels qui jouent non seulement entre espèces mais peut-être aussi entre races chromosomiques d'une même espèce. Une telle analyse est évidemment corrélative d'une étude cytogénétique, actuellement en cours des hybrides inter-spécifiques.

Il est également fort important de définir la signification évolutive du polychromatisme naturel, ce que doit permettre une étude comparée de génétique des populations et de préciser les préférences écologiques des espèces, de leurs morphes, et de leurs races chromosomiques. Mais la double appartenance écologique des *Jaera albifrons*, qui vivent dans une zone que se partagent chaque jour la terre et la mer, rend particulièrement difficile l'approche directe d'un tel problème; on pourrait toutefois considérer, par exemple, l'existence éventuelle le long des côtes américaines de clinies chromosomiques latitudinaux comparables à ceux que nous connaissons sur les côtes européennes, comme une preuve additionnelle importante de la valeur adaptative des modifications chromosomiques infra-spécifiques.

Les *Jaera albifrons*, qui constituent un matériel exceptionnellement favorable pour des études expérimentales, ont posé et posent une série, remarquable dans sa diversité, de problèmes évolutifs. La somme des données acquises à leur égard, pour intéressante qu'elle soit, doit surtout nous inciter à poursuivre nos recherches en vue d'une reconstitution toujours plus rigoureuse des processus biologiques qui les ont conduites à l'état particulièrement complexe de variabilité que nous révèle le monde présent.

RESUME

La super-espèce *Jaera albifrons* comprend cinq espèces dont certaines comportent plusieurs formes reconnaissables aux variants sexuels de leurs périopodes mâles. A cette diversité se superpose une importante variabilité intraforme portant sur des caractères biométriques, polychromatiques et cytogénétiques.

Un résumé des conceptions touchant la spéciation des *Jaera albifrons* et les principaux problèmes en cours d'étude est donné.

BIBLIOGRAPHIE

- Bocquet, C.* 1953. Recherches sur le polychromatisme naturel des *Jaera marina* (Fabr. (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. Arch. Zool. exp. gén., 90, 187-450.
- Cleret, J.J.* 1968. La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. I. Le polychromatisme lié à la nature du pigment. Arch. Zool. exp. gén. 109, 339-402.
- Cleret, J.J.* 1969. La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. II. Le polychromatisme chromogranulaire. Arch. Zool. exp. gén. 110, 31-82.
- Cleret, J. J.* 1969. La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. III. Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire A. Etude phénotypique, Arch. Zool. exp. gén. 110, 373-416.
- Cleret, J. J.* 1969. La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. III. Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire. B. Etude génétique. Arch. Zool. exp. gén. 110, 563-593.
- Cleret, J.J.* 1970. La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. IV. Recherches complémentaires sur le polychromatisme structural. Arch. Zool. exp. gén. 111, 93-137.
- Cleret, J. J.* 1970. La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. V. Equilibre du système pigmentaire et gènes responsables du polychromatisme. Arch. Zool. exp. gén. 111, (sous presse).
- Forsman, B.* 1944. Beobachtungen über *Jaera albifrons* an der schwedischen West Küste. Ark. f. Zool. 35 A, 1-33.
- Forsman, B.* 1949. Weitere Studien über die Rassen von *Jaera albifrons* Leach. Zool. Bid. f. Uppsala 27, 451-463.
- Lecher, P.* 1964. Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach (= *Jaera marina* Fabricius). III. Etude chromosomique de différentes populations de *Jaera albifrons syei* Bocquet. Bull. Biol. Fr. Belg., 98, 415-431.
- Lecher, P.* 1967. Cytogénétique de l'hybridation expérimentale et naturelle chez l'Isopode *Jaera (albifrons) syei* Bocquet. Arch. Zool. exp. gén. 108, 633-698.
- Lecher, P.* 1968. Polymorphisme chromosomique dans les populations baltes et scandinaves de l'Isopode *Jaera (albifrons) syei* Bocquet. Arch. Zool. exp. gén. 109, 211-227.
- Prunus, G.* 1968. Etude systématique des populations chez l'Isopode *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman. Arch. Zool. exp. gén. 109, 643-702.
- Solignac, M.* 1969. Etude d'une forme nouvelle *paucabirsuta* de l'espèce *Jaera (albifrons) praehirsuta* (Isopodes Asellotes). Arch. Zool. exp. gén. 108, 139-154.
- Solignac, M.* 1969. Distributions contiguës, sympatric et hybridation naturelle chez la super-espèce *Jaera albifrons* Leach (Isopodes Asellotes). C.R. Acad. Sc. Paris 268, 1610-1612.
- Staiger, H.R., Bocquet, C.* 1956. Les chromosomes de la superespèce *Jaera marina* (F.) et de quelques autres Janiridae (Isopodes Asellotes). Bull. Biol. Fr. Belg., 90, 1-32.