

LA SUPER-ESPÈCE *JAERA NORDMANNI* (RATHKE)  
(ISOPODES ASELOTES, JANIRIDAE)

PAR

Annie LEMERCIER

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Caen)

Nous devons la première description, assez sommaire, de l'espèce *Jaera nordmanni* à H. Rathke, qui, étudiant, en 1837, des exemplaires recueillis sur les rivages de Crimée, leur donna le nom de *Janira nordmanni*.

L'Asellote ne fut retrouvé qu'en 1868, sur les côtes de Cornouailles et du Pays de Galles, par Bate et Westwood. A cette occasion, les auteurs ne redonnèrent qu'une brève description des individus récoltés, mais rapportèrent correctement l'espèce au genre *Jaera* Leach, 1813, corrigeant les interprétations génériques antérieures de Rathke et de Milne-Edwards, qui, en 1840, avait créé, pour l'espèce *nordmanni*, un genre *Jaeridina*.

Par la suite, des *Jaera* attribuées à l'espèce *Jaera nordmanni* furent signalées en de nombreux points des côtes européennes: en Grande Bretagne, par Stebbing (1876), Koehler (1885), Walker et Hornell (1896), Tattersall (1905), en France, par Marion (1883); au Danemark, par Meinert (1893); sur les côtes bulgares de la Mer Noire, par Marcusen (1867), Uljanin (1872), Grebnitzky (1875; cité par Valkanov, 1938), Chichkoff (1912), Valkanov (1938).

Jusqu'en 1938 cependant, la détermination de *Jaera nordmanni* demeurait assez incertaine, les diagnoses de Rathke (1837), ou de Bate et Westwood (1868), étant beaucoup trop imprécises pour écarter tout risque d'erreur.

En 1938, parut, dans une révision du genre *Jaera* effectuée par Kesselyák, la première description détaillée, accompagnée de bonnes figures, de *Jaera nordmanni* (Rathke). Kesselyák, dans ce travail, mit en synonymie avec *Jaera nordmanni* l'espèce *Jaera guernei* Dollfus, 1889, découverte dans un ruisseau d'eau douce de l'Île de Florès (Açores). Son étude de *Jaera nordmanni* reposait sur l'examen d'individus, qu'il jugea identiques entre eux, provenant de Messemvria (Bulgarie) et des Açores; mais il affirmait en outre, sans toutefois en avoir observé d'échantillons, la présence de *Jaera nordmanni* typiques sur les côtes britanniques, présence mise en doute par Sars (1897a), Monod (1925), Arcangeli (1934). Les observations de Valkanov (1938) concordent bien avec celles de Kesselyák.

Jusqu'à ces toutes dernières années, *Jaera nordmanni* apparaissait ainsi comme une espèce monotypique à très vaste répartition géographique, distribuée sur les

côtes de la Mer Noire, de la Méditerranée, de l'Océan Atlantique oriental, de la Manche, de la Mer d'Irlande et de la Mer Baltique.

Les recherches récentes obligent à modifier cette opinion et à faire des *Jaera nordmanni* une super-espèce groupant trois espèces, évidemment proches parentes, mais bien distinctes.

Signalons tout d'abord qu'en 1952, Margalef, étudiant soigneusement des *Jaera* vivant dans un ruisseau d'eau douce de l'île Majorque (Baléares), les décrivait sous le nom de *Jaera balearica*. Il ne semble pas que cette espèce, bien qu'elle paraisse, à en juger par les publications, s'écarter par quelques détails de la diagnose de référence de Kesselyák, doive être maintenue. En effet, j'ai pu comparer, point par point, *Jaera balearica*, d'après l'excellente illustration qu'en donne Margalef, à *Jaera guernei* Dollfus<sup>1</sup>, et suis certaine de la rigoureuse identité des deux formes. Comme, d'autre part, Kesselyák affirme l'identité des individus açoréens (*guernei*) et bulgares, ces derniers pouvant très probablement être assimilés aux *nordmanni* typiques de Rathke, on peut en déduire que *Jaera balearica* n'est autre chose qu'une *nordmanni* typique et doit tomber en synonymie avec cette forme: les différences entre les descriptions de Margalef et de Kesselyák ne sont qu'apparentes, en quelque sorte littéraires, et doivent être imputées aux degrés respectifs d'exigence systématique des deux auteurs.

O. Renaud, dans un travail effectué en 1953-1954, mais seulement publié en 1958, montrait que les *Jaera nordmanni* de la région de Roscoff différaient assez notablement des *nordmanni* typiques, mais sans apporter de conclusions décisives au sujet de la position systématique de la forme armoricaine.

En 1957, j'ai pu récolter, sur les côtes françaises de la Manche et de la Méditerranée, divers échantillons de populations de *Jaera* qui, en première approximation, pouvaient être considérées comme des *nordmanni*. Mais une observation plus minutieuse de ces échantillons, et leur comparaison, d'une part, avec les descriptions de Kesselyák et de Margalef, d'autre part avec les exemplaires de *Jaera guernei*, m'ont conduite aux constatations suivantes:

a) des *Jaera nordmanni* typiques, identiques aux *Jaera guernei* Dollfus ou *J. balearica* Margalef, existent sur les côtes de Corse et de Provence.

b) une seconde forme, voisine de la précédente mais indiscutablement distincte et jusqu'alors non décrite, se rencontre également sur nos côtes méditerranéennes.

c) une troisième forme, nordique, peuple les côtes françaises de la Manche ainsi que les côtes anglaises et écossaises; elle correspond sans doute à la *Jaera nordmanni* observée par Bate et Westwood; c'est elle qui fut retrouvée et étudiée par Olga Renaud sur nos côtes de Bretagne.

d) ces trois types de *Jaera nordmanni*, élevés au Laboratoire dans des conditions aussi comparables que possible, ont conservé intacts tous leurs caractères différentiels.

<sup>1</sup>) Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur Vachon qui m'a grandement facilité l'étude de ce précieux matériel, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

L'extrême ressemblance de ces trois formes, preuve de leur très proche parenté, m'a conduite, dans une note préliminaire (Lemerrier, 1958) à adopter une nomenclature trinominale, et à nommer *Jaera nordmanni nordmanni* la forme typique, *Jaera nordmanni massiliensis* la nouvelle forme méditerranéenne, *Jaera nordmanni nordica* la forme septentrionale.

Le problème systématique soulevé par l'existence de ces trois types de *Jaera nordmanni* est très voisin de celui que posaient les *Jaera marina* (Fabr.), (Forsman, 1944, 1949; Bocquet, 1953). Doit-on considérer *J. nordmanni* comme une espèce polytypique, ou lui conférer le rang de super-espèce? Les observations recueillies jusqu'à présent permettent d'opter en faveur de la seconde solution. En effet, bien que les différences morphologiques qui séparent les trois formes du complexe *nordmanni* soient moins marquées que celles qui existent entre les diverses *Jaera marina*, aucun des nombreux essais d'hybridation entrepris n'a donné de résultat. L'isolement génétique des trois formes de *Jaera nordmanni* s'avère ainsi total et on ne saurait douter de leur rang spécifique.

#### I. DIAGNOSE DE LA SUPER-ESPÈCE *Jaera nordmanni*.

Les *Jaera nordmanni* comptent, avec *Jaera schellenbergi* Kesselyák et *Jaera italica* Kesselyák, parmi les espèces de taille moyenne du genre *Jaera*. Les mâles atteignent des dimensions supérieures à celles des femelles: la longueur du plus grand mâle observé est 4,6 mm, celle de la plus grande femelle observée 4 mm. Les *Jaera nordmanni* présentent un aplatissement dorso-ventral et un élargissement très considérable du corps; cet élargissement est particulièrement important dans la moitié postérieure chez les vieux mâles adultes, les femelles conservant un corps sensiblement ovale. Les yeux sont petits et éloignés des bords latéraux de la tête.

La coloration des *Jaera nordmanni* est très uniforme; la répartition homogène des chromatophores dorsaux confère aux individus une teinte jaune-brun foncé, tirant parfois sur le gris. Les animaux sont assez transparents, surtout dans les régions marginales. Il n'existe pas de polychromatisme.

Les antennules n'ont qu'un asque sensoriel. Les antennes possèdent un fouet multiarticulé égalant en longueur la moitié environ de la longueur du corps, l'ensemble de l'antenne atteignant les deux-tiers de la longueur du corps. Comme chez *Jaera marina*, le deuxième article du palpe du maxillipède est très élargi et de forme presque quadrangulaire.

Le pléotelson présente sur son bord postérieur une échancrure double (comme chez *J. sarsi* Valkanov, *J. sarsi caspica* Kesselyák et *J. italica* Kesselyák), où sont logés les uropodes. Ces derniers sont à peu près deux fois plus longs que larges; ils portent chacun un endopodite et un exopodite, l'endopodite étant 1 fois  $\frac{1}{2}$  à 2 fois plus long que l'exopodite.

Les péréiopodes des mâles portent des caractères sexuels secondaires très comparables à ceux que l'on observe chez *J. schellenbergi* et *J. italica*: on trouve ainsi un feutrage de soies longues et courbes sur les ischiopodites, les méropodites et les carpopodites des trois premiers péréiopodes, des soies particulières, appelées

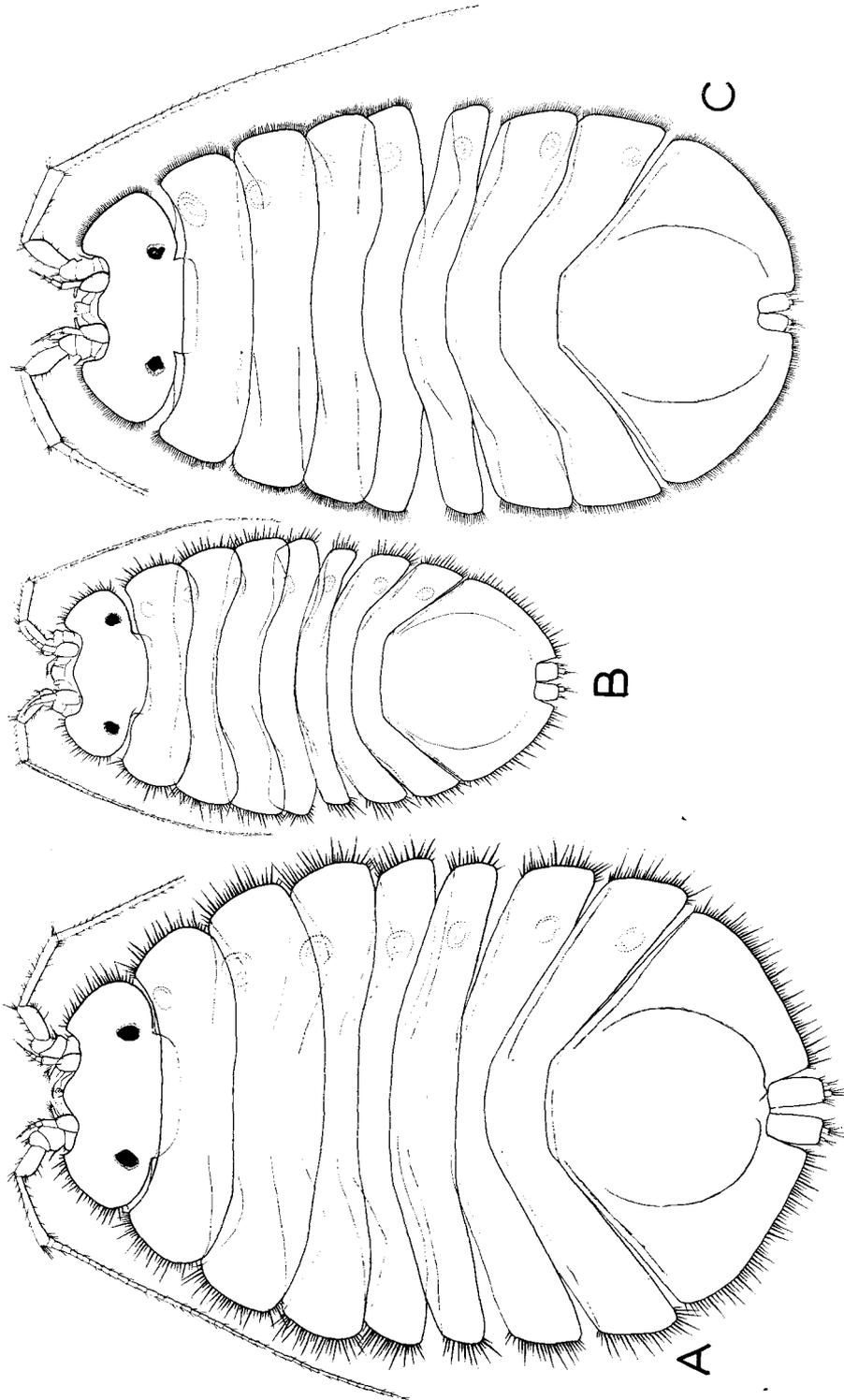


Fig. 1. A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi), mâle de 4,7 mm de long; B, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi), femelle de 3,2 mm de long; C, *J. n. mastiliensis* (exemplaire d'Endoume), mâle mesurant 4,4 mm de long.

„rübenartige Stacheln” par Kesselyák, sur les carpopodites des P 4 et une râpe sur les propodites de ces P 4. Les dactylopodites des différents périopodes, à l'exception de ceux de la première paire, portent trois ongles: 2 sont terminaux, le troisième, plus interne, étant plus faible. Les P 1 ne possèdent que les 2 ongles terminaux.

La forme du préopercule (pléopodes I) des mâles constitue le caractère essentiel permettant la détermination d'une *Jaera nordmanni*. Ce préopercule ressemble

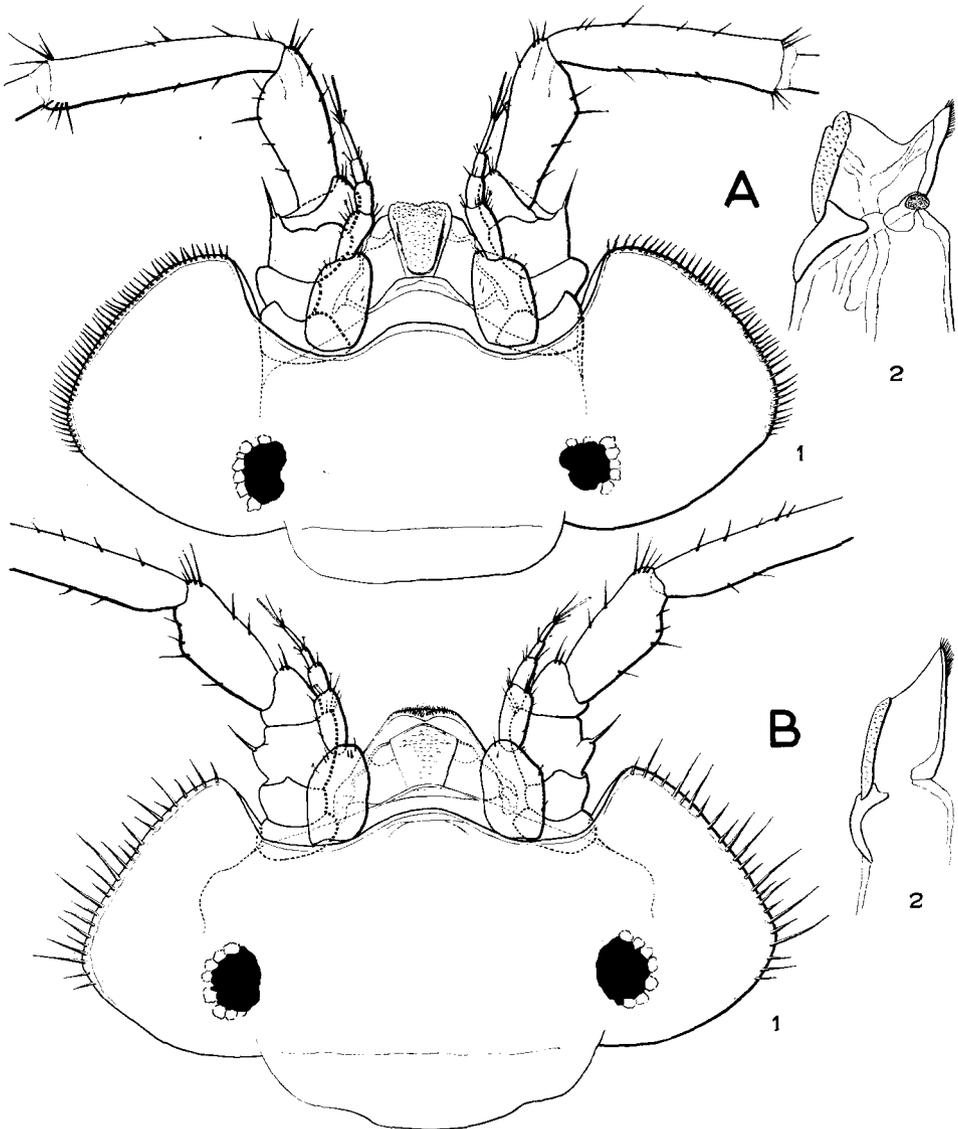


Fig. 2. Différences morphologiques des régions frontales et labre (profil): A, 1 et 2, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume); B, 1 et 2, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi).

à une étroite languette, légèrement élargie dans sa région d'attache avec le corps, possédant de chaque côté des épines dans lesquelles coulisent les stylets des pléopodes copulateurs (Pl. II).

Ce sont essentiellement les variations des caractères sexuels des mâles qui permettent la distinction des différentes espèces de *Jaera nordmanni*.

Les femelles de *Jaera nordmanni* ne présentent guère de particularités morphologiques; cependant elles sont dépourvues des corps chitineux, bien visibles chez les *Jaera marina*, et leur opercule (résultant de la fusion des Pl. II) montre une légère concavité de son bord distal.

## II. ETUDE MORPHOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES DIFFÉRENTES *Jaera nordmanni*.

### A. *Jaera nordmanni nordmanni* (Rathke, 1837)

*Janira nordmanni* Rathke, 1837

*Jaeridina nordmanni* Milne-Edwards, 1840

*Jaera guernei* Dollfus, 1889

*Jaera nordmanni* (Rathke), Kesselyák, 1938

*Jaera balearica* Margalef, 1952

*Jaera nordmanni nordmanni* (Rathke), Lemerrier, 1958

#### 1. Caractères morphologiques.

Les mâles de *J. n. nordmanni* sont caractérisés par un préopercule dont les épines latérales sont recourbées vers l'intérieur et les mucrons terminaux bien développés (fig. 3, A). Ce préopercule correspond exactement aux dessins donnés par Kesselyák et par Margalef.

La fig. 8, A donne le détail des P 3 et montre le feutrage caractéristique de

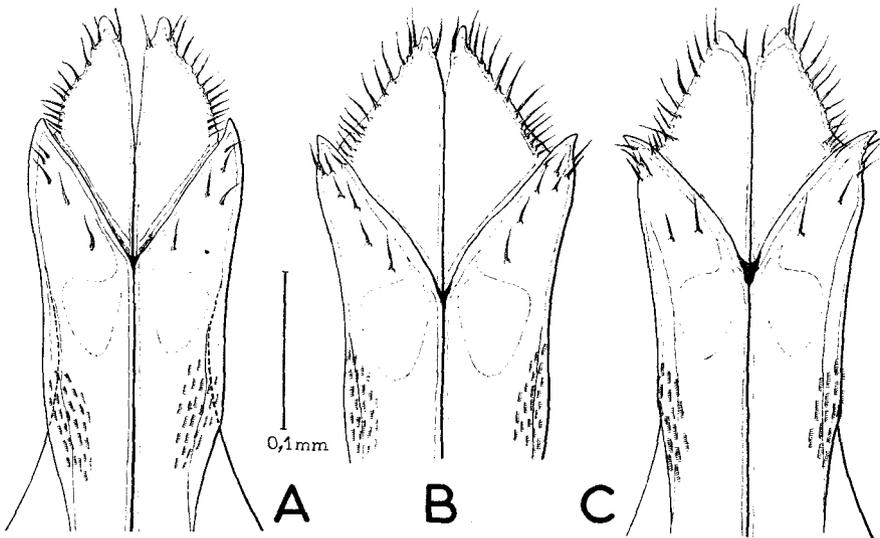


Fig. 3. Préopercules de mâles adultes. A, d'un mâle de *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi), B, d'un mâle de *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville), tous deux mesurant 4 mm de long; C, d'un mâle de *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume) mesurant 3,5 mm.

soies courbes ornant les ischiopodites, les méropodites et les carpopodites des trois premières paires de péréiopodes. On remarque, sur les propodites de ces péréiopodes, la présence de 6 à 8 soies courtes et droites.

Les péréiopodes 4 (fig. 9, A) des *J. n. nordmanni* possèdent 12 à 15 „rübenartige Stacheln" réparties en deux ou trois rangs sur la moitié proximale du carpopodite. Le nombre de ces soies spéciales varie avec la taille des individus, l'ornementation s'enrichissant au cours des mues successives de l'Isopode. Les nombres donnés dans ce travail correspondent à des individus de très grande taille, ayant atteint leurs dimensions maxima ou proches de l'atteindre. Le propodite de P 4 présente un léger bombement au niveau de la râpe.

Les variants sexuels des différents péréiopodes ne se différencient que tardivement, bien après que le préopercule ait acquis la forme adulte: ils n'apparaissent que sur des individus mesurant 2 mm au moins de longueur (fig. 6 et 7).

Le rôle sexuel des quatre premières paires de péréiopodes ne fait aucun doute. Pendant la précopulation, qui peut quelquefois se prolonger plusieurs jours, le mâle tient la femelle ventre à ventre grâce à ses P 4. Ces P 4, plus courts que les autres péréiopodes, sont extrêmement trapus; leur propodite, en se repliant sur le carpopodite, forme une pince que le mâle utilise pour maintenir la femelle dont les antennes restent repliées le long du corps.

Les copulations ne peuvent s'effectuer qu'entre individus de tailles différentes, la femelle devant toujours être plus petite que le mâle. On observe fréquemment une jeune femelle, dont la tête atteint à peine le niveau du deuxième segment thoracique libre du mâle, agrippée au niveau de son premier ou deuxième segment thoracique grâce aux puissantes pinces des P 4 mâles.

Les derniers péréiopodes (fig. 10, A) sont plus longs que les premiers; les P 7 possèdent des rangées de soies assez grêles sur le basipodite, plus fortes sur l'ischiopodite et le méropodite. Chez certains individus, on observe en outre, sur le carpopodite, une ou deux épines qui peuvent être bifides à leur extrémité.

Les figures d'ensemble (fig. 1, A et B) ainsi que celles qui représentent le pléotelson (fig. 4, A<sub>1</sub> et B<sub>1</sub>) et la tête (fig. 2, B<sub>1</sub>) montrent que l'ornementation marginale du corps est formée de grandes et de petites soies en disposition alternée; on remarquera également la forme triangulaire de la partie supérieure du labre (processus frontal).

La taille des *J. n. nordmanni* varie suivant les populations. Pour la population de Calvi, le plus grand mâle observé mesurait 4,6 mm de longueur (prise entre le bord antérieur du labre et l'extrémité postérieure du pléotelson) et 2,7 mm de largeur au niveau du 3ème segment thoracique. Je n'ai pas rencontré de mâle dépassant 3 mm de longueur (ou 1,5 mm de largeur) dans les échantillons récoltés aux Açores par Dollfus, ni dans des échantillons recueillis à Port-Miou et au Cap d'Antibes. En élevage, des individus provenant de Port-Miou ou d'Antibes ont atteint des tailles plus importantes, mais sans jamais aller jusqu'à 4 mm de longueur. Les femelles, plus petites, ne dépassent guère 3,5 mm de longueur (Calvi).

La fig. 5 complète l'illustration relative à cette espèce (préopercules de prémâles, pléopodes copulateurs de prémâles et de mâles, pléopodes III à V du mâle).

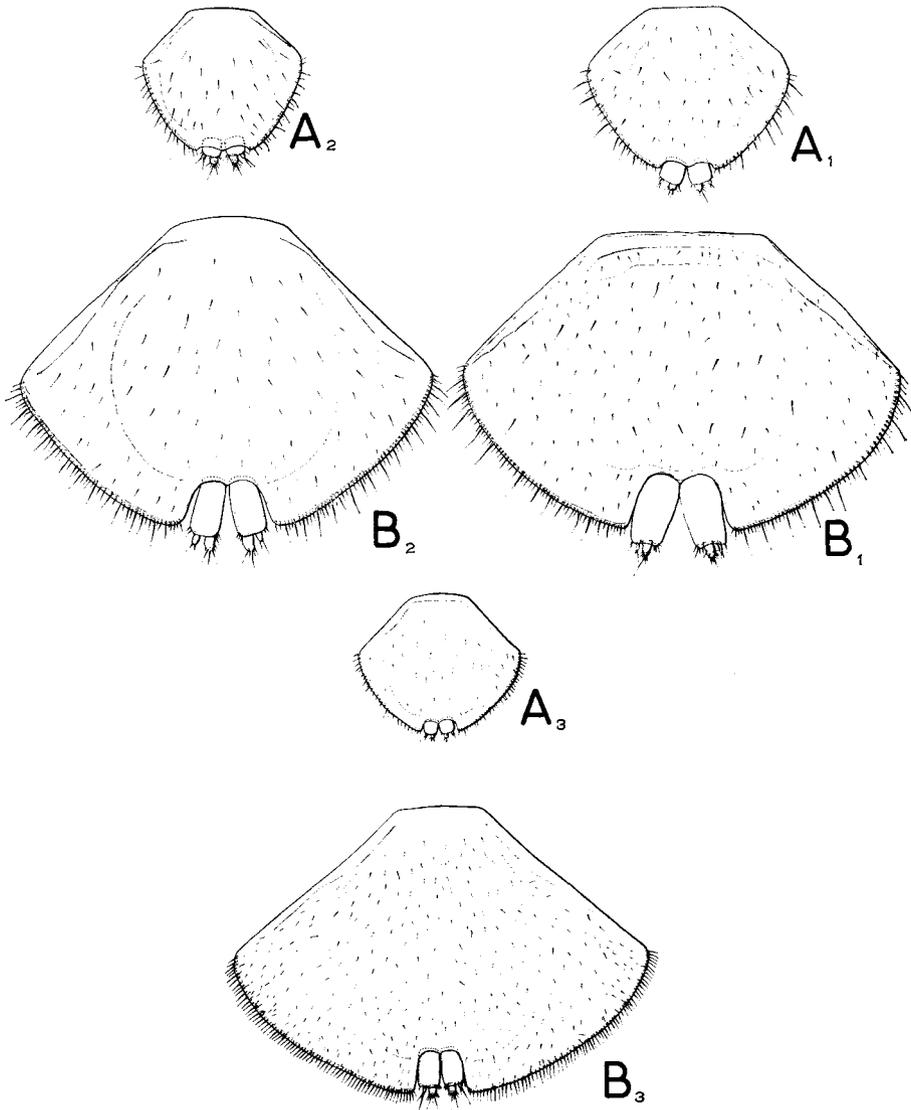


Fig. 4. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), Pléotelson chez un prémâle (A<sub>1</sub>), et chez un mâle (B<sub>1</sub>); *J. n. nordica* (exemplaires de Nacqueville), Pléotelson chez un prémâle (A<sub>2</sub>) et chez un mâle (B<sub>2</sub>); *J. n. massiliensis* (exemplaires d'Endoume), Pléotelson chez un prémâle (A<sub>3</sub>) et chez un mâle (B<sub>3</sub>).

## 2. Préférences écologiques et distribution géographique.

Les *J. n. nordmanni* se rencontrent dans divers milieux. La population de Calvi, extrêmement dense, était limitée à quelques pierres plates baignées par une source

d'eau douce située à 2 mètres environ au-dessus du niveau de la mer; au Cap d'Antibes, une petite population, assez disséminée, vivait sous des pierres recouvertes par 20 à 30 cm d'eau de mer; enfin, à Port-Miou, dans une calanque à l'est de Marseille, une importante population pullulait sous des pierres situées, par 20 ou 40 cm de fond, dans une eau calme de salinité variable.

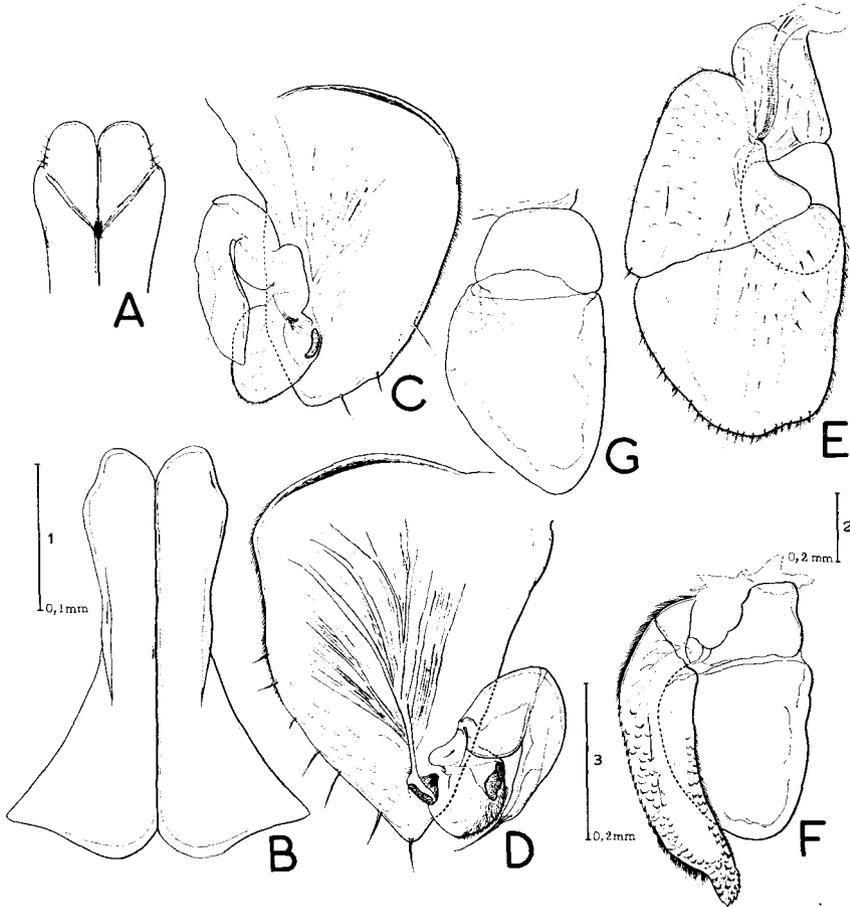


Fig. 5. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), A et B, préopercules de prémâles mesurant 1,3 et 1,4 mm de long; C, pléopode II de prémâle; D, E, F et G, pléopodes II, III, IV et V d'un mâle mesurant 4 mm de long. Le trait 1 indique l'échelle des fig. A, B et C, le trait 2 celle des fig. E, F et G, le trait 3 celle de la fig. D.

*J. n. nordmanni* montre ainsi, dans les conditions naturelles, une très grande euryhalinité, que confirment les observations faites au Laboratoire. Des animaux prélevés en milieu dulçaquicole s'accommodent parfaitement d'une vie dans l'eau de mer; j'ai conservé pendant deux ans en élevage au Laboratoire une souche de *J. n. nordmanni* originaire de Calvi, dans des cristallisoirs contenant de l'eau de mer prélevée à Luc; j'ai élevé pendant un an, avec autant de succès, des individus

de même provenance dans de l'eau saumâtre prélevée dans le canal de Caen à la mer (salinité de 3 ‰ environ). La salinité n'influe en aucune manière sur les caractères morphologiques de *J. n. nordmanni*.

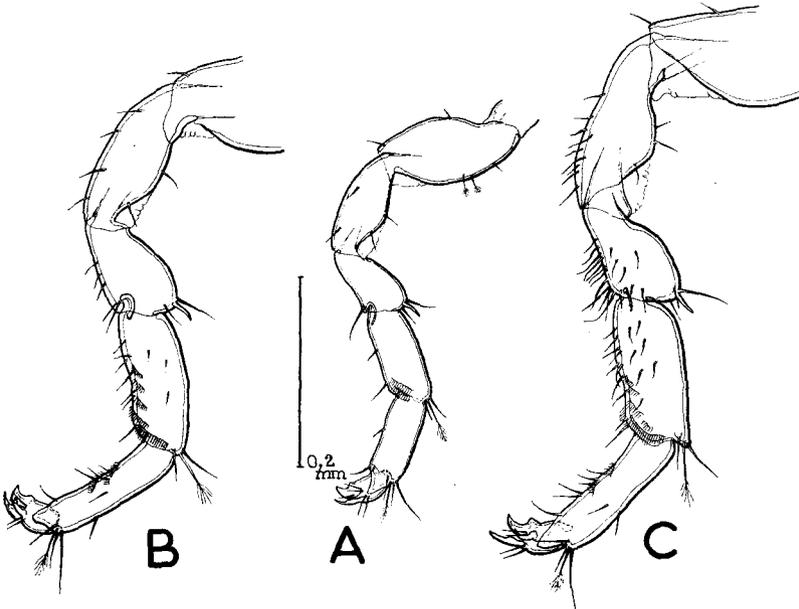


Fig. 6. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), A, P 3 d'un prémâle; B et C, P 3 de jeunes mâles mesurant: 2,2 et 2,3 mm de long.

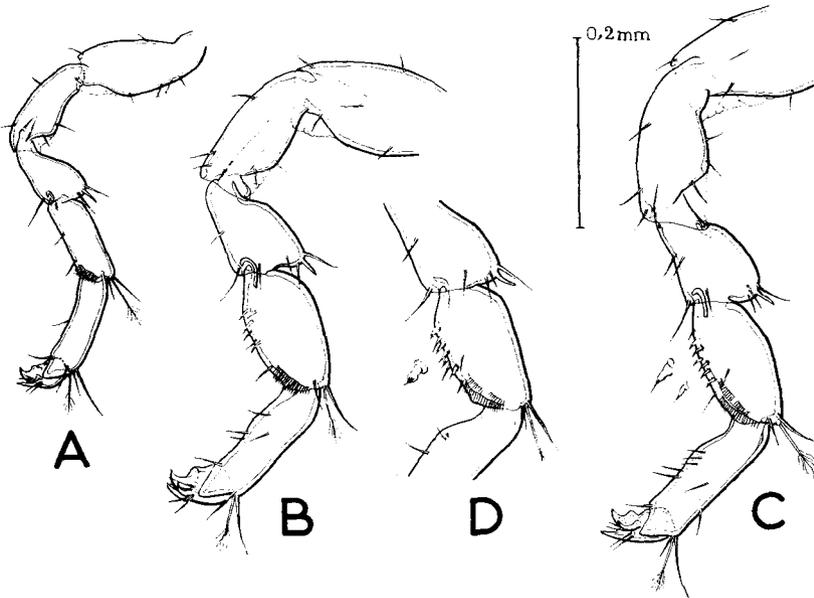


Fig. 7. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), A, P 4 d'un prémâle; B, C et D, P 4 de jeunes mâles mesurant 2,2 mm, 2,3 mm et 2,5 mm de long.

La répartition géographique de *J. n. nordmanni* est assez vaste; l'espèce semble représentée dans une zone limitée par les 30° et 45° parallèles. Les stations suivantes en sont connues:

- en bordure de la Mer Noire,  
sur les côtes de Crimée; Cap Parthénion (Rathke, 1837)  
sur les côtes bulgares: Messemvria, Sozopol, Varna (Chichkoff, 1912;  
Kesselyák, 1938; Valkanov, 1938)
- aux Açores,  
dans un torrent de l'île de Florès (Caldeira funda de Lagens) (Dollfus,  
1889)
- aux Baléares,  
dans un ruisseau d'eau douce de l'île Majorque près de Sòller (Margalef,  
1952)
- le longs des côtes de la Corse et de la Provence, Calvi, Port-Miou et Cap  
d'Antibes (1958).

### B. *Jaera nordmanni nordica* Lemerrier, 1958

*Jaera nordmanni* (Rathke), Bate et Westwood, 1868

*Jaera nordmanni* (Rathke), Renaud, 1958

*Jaera nordmanni nordica* Lemerrier, 1958

#### 1. Caractères morphologiques.

Le préopercule des *J. n. nordica* mâles (fig. 3, B) présente des épines latérales dirigées vers l'extérieur et des mucrons terminaux bien développés.

Les périoopodes antérieurs (P 1, P 2 et P 3) (fig. 8, B) sont de type *nordmanni*; ils montrent cependant, sur la moitié distale du basipodite, une rangée de soies assez longues, légèrement courbées, qui n'existe ni chez *J. n. nordmanni*, ni chez *J. n. massiliensis*.

Les P 4 de *J. n. nordica* (fig. 9, B) sont caractérisés par la présence de nombreuses „rübenartige Stacheln" (12 à 18) situées sur toute la longueur du carpopodite, et d'une sorte de protubérance sub-distale due à la déformation importante des propodites au niveau de la râpe.

Les ischiopodites des P 7 (fig. 10, B) portent une rangée de longues soies légèrement courbées. Contrairement à ce que l'on observe chez *J. n. nordmanni*, ces soies ne se retrouvent pas sur le méropodite. Quelques soies grêles ornent le basipodite. Le carpopodite porte parfois des épines, bifurquées ou non.

Les *J. n. nordica* ont même silhouette générale que les *J. n. nordmanni*; elles montrent en outre la même ornementation marginale et la même forme triangulaire du processus frontal. Les tailles maxima observées dans les populations bretonnes et normandes sont du même ordre de grandeur que celles des *J. n. nordmanni*.

#### 2. Préférences écologiques et distribution géographique.

Les populations de *J. n. nordica* se rencontrent dans les horizons élevés de la

zone intercotidale. Elles vivent sous les pierres, dans des milieux assez divers, vaseux ou sableux, mais toujours plus ou moins saumâtres. Ainsi *J. n. nordica* a

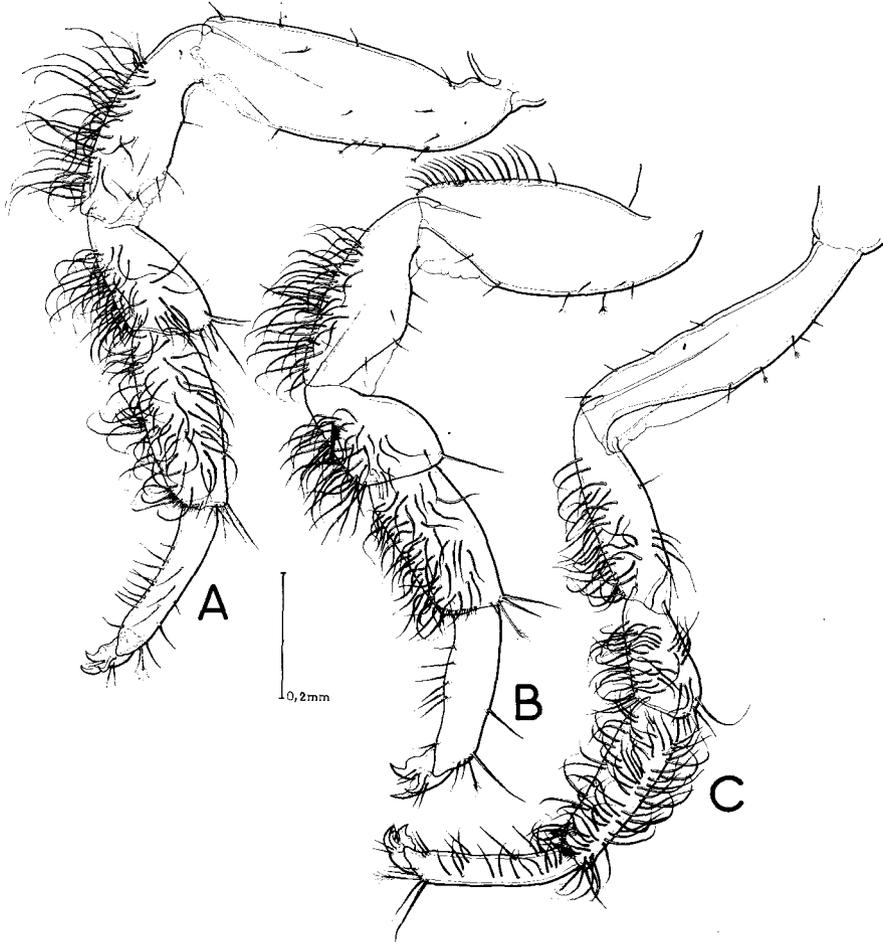


Fig. 8. Péréiopodes 3 de mâles de grande taille: A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi); B, *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville); C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume).

été trouvée, par exemple, au débouché du Diben, à Primel (Bocquet, in litt.), dans un ruisseau à Pont-Aven (Renaud, 1958), à Binic (près de St Brieuc), au débouché de l'Ic (Salmon, in litt.), à Carnalea (McCartan et Slinn, 1953), à Scarlett Point (Ile de Man) (Naylor et Slinn, 1958), enfin au débouché du ruisseau des Castelets (Nacqueville, près de Cherbourg) (Lemerrier, 1958).

Les *J. n. nordica* sont très fréquemment associées aux *Jaera marina ischiosetosa* (comme c'est le cas notamment à Primel et à Binic), elles-mêmes inféodées à des milieux saumâtres et euryhalins. Dès 1876, Stebbing notait la présence simultanée de *J. nordmanni* et de *J. marina* à Meadfoot; il signalait également la nette préférence des *J. nordmanni* pour les niveaux intercotidaux les plus élevés, ce qui

témoigne de la plus grande tolérance, vis à vis de la dessalure, des *J. nordmanni* par rapport aux *J. marina*. Il est extrêmement probable que les *J. marina*, incomplètement déterminées, signalées à Carnalea et à Scarlett Point comme associées aux *J. nordmanni* (McCartan et Slinn, et Naylor et Slinn) ne sont autres que des *J. m. ischiosetosa*.

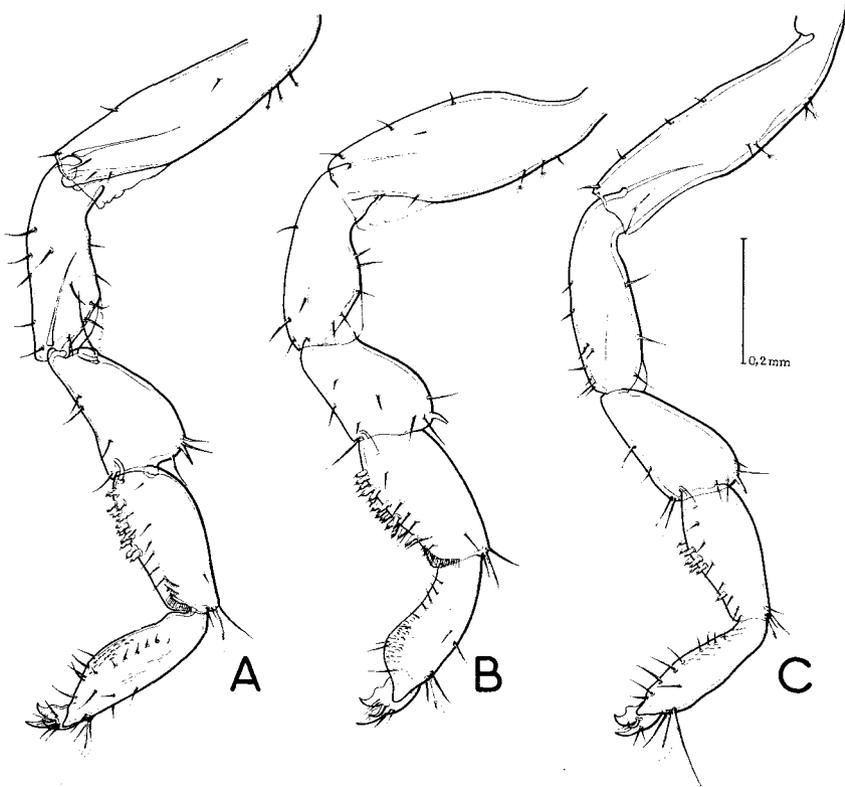


Fig. 9. Périopodes 4 de mâles de grande taille: A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi); B, *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville); C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume).

L'espèce *J. n. nordica* se rencontre sur les côtes européennes au nord du 45° parallèle. Les stations suivantes en sont connues:

— côtes de Grande-Bretagne:

Cornouailles: Plymouth (Bate and Westwood, 1868), Meadfoot, près de Torquay (Stebbing, 1876)

Pays de Galles: Langland Bay (Bate et Westwood, 1868)

Ecosse: Loch Fyne (Scott, cité par Tattersall, 1905, et Arcangeli, 1934)

Irlande: Ballynakill e Bofin (Tattersall, 1905), Carnalea (McCartan et Slinn, 1953), Scarlett Point (Ile de Man) (Naylor et Slinn, 1958)

Iles anglo-normandes: Sark (Koehler, 1885), Jersey (Walker et Hornell, 1896)

— côtes de France:

Bretagne: Primel, Pont-Aven près de Roscoff (Bocquet, in litt.; Renaud, 1958), Binic près de St Brieuc (Salmon, in litt.)

Cotentin: Nacqueville, près de Cherbourg (Lemerrier, 1958)

— côtes danoises:

Kattegat (Meinert, 1893).

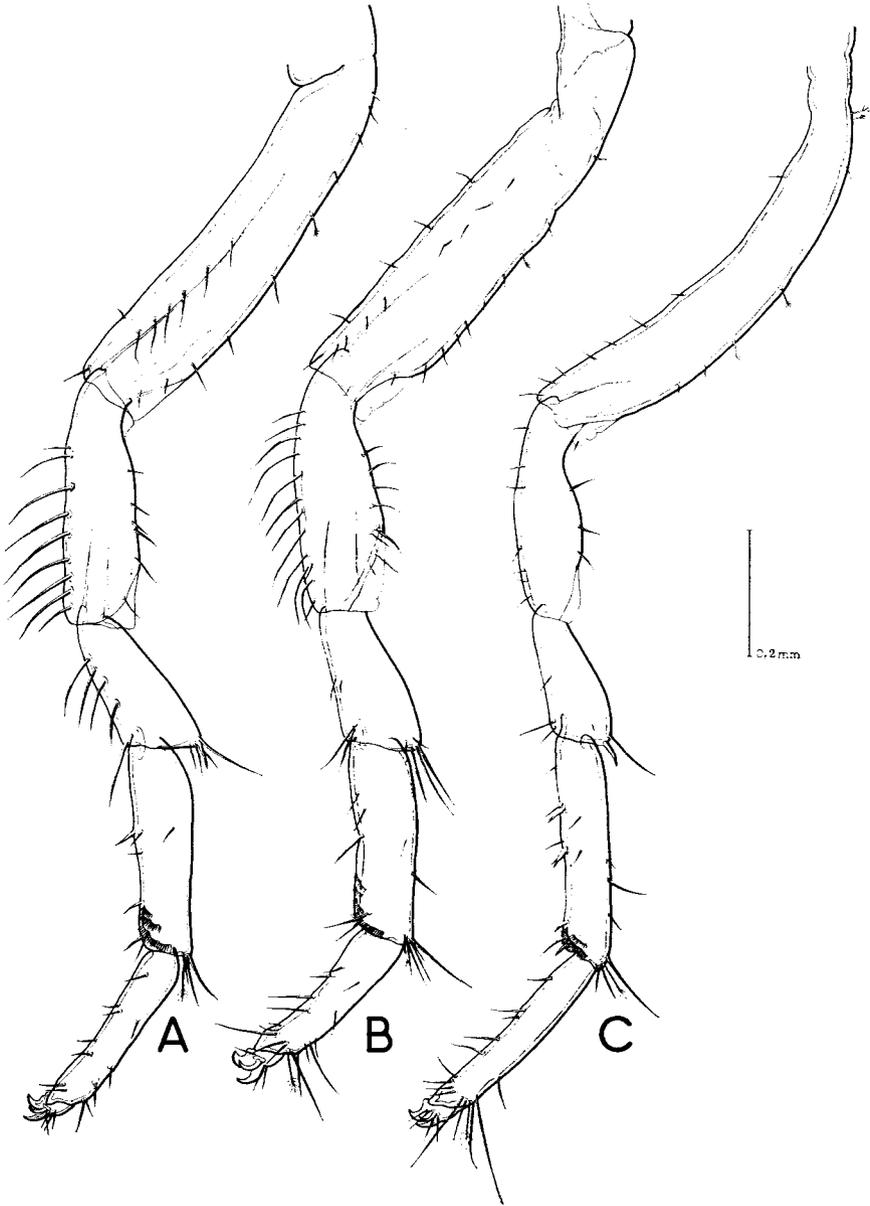


Fig. 10. Périopodes 7 de mâles de grande taille: A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi); B, *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville); C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume).

### C. *Jaera nordmanni massiliensis* Lemerrier, 1958

*Janira nordmanni* Rathke, Marion, 1883

*Jaera nordmanni massiliensis* Lemerrier, 1958

#### 1. *Caractères morphologiques.*

Chez les mâles *massiliensis* le préopercule (fig. 3, C) possède, comme chez les *nordica*, des épines latérales déjetées vers l'extérieur. Mais, contrairement à ce que l'on observe chez *nordica* et *nordmanni*, les mucrons terminaux restent, pour cette espèce, rudimentaires et légèrement inclinés vers l'extérieur.

Tout en présentant en commun avec les *nordmanni* typiques un feutrage de soies courbes recouvrant les ischiopodites, méropodites et carpopodites, les premiers péréiopodes de *J. n. massiliensis* se caractérisent par la présence de quelques soies courbes sur les propodites (fig. 8, C).

Les P 4 (fig. 9, C) ne présentent pas de déformation au niveau de la râpe, à la différence de ce qu'on observe chez *nordica*. Le nombre de „rübenartige Stacheln" est assez faible: 7 à 10.

Les derniers péréiopodes (fig. 10, C) de *massiliensis* sont grêles et paraissent ainsi relativement très longs; leurs basipodites sont arqués. Si l'on excepte la présence d'épines bifurquées sur les carpopodites, il n'existe aucune ornementation particulière sur les autres articles.

En dehors des caractères sexuels secondaires, particuliers aux mâles, deux particularités, communes aux deux sexes, permettent de distinguer *massiliensis* des deux autres formes de *J. nordmanni*:

— le labre de *massiliensis* comporte un processus frontal cordiforme proéminent (fig. 1, C et 2, A<sub>1</sub>);

— l'ornementation marginale du corps est constituée de soies courtes, toutes d'égale longueur (fig. 1, C; fig. 4, A<sub>3</sub> et B<sub>3</sub>; et fig. 2, A<sub>1</sub>).

Ces caractères sont déjà présents au premier stade post-marsupial. Notons enfin que l'aplatissement dorso-ventral et l'élargissement postérieur du corps semblent moins prononcés chez *massiliensis* que chez *J. n. nordmanni* et *J. n. nordica*, ce qui confère, en particulier, aux mâles, une allure plus élancée.

#### 2. *Préférences écologiques et distribution géographique.*

L'espèce *J. n. massiliensis* semble plus inféodée au milieu marin que les deux précédentes. Les populations observées ont en effet été trouvées sous des pierres constamment immergées dans l'eau de mer, à des profondeurs variant entre 10 et 40 cm suivant les localités, à l'exception d'une seule, abritée dans une grotte (Cap d'Antibes) et située à un niveau un peu plus élevé.

Sur nos côtes méditerranéennes, en dehors des stations d'Endoume et du Cap d'Antibes, j'ai récolté *J. n. massiliensis* à Banyuls-sur-mer (à proximité du Laboratoire Arago, à Peyrefitte, au Troc), ainsi qu'en Corse (Ile Rousse). *J. nordmanni* avait d'ailleurs été signalée par Marion dans la région de Marseille dès 1883, mais n'y avait jamais été étudiée de façon précise.

### 3. Remarques au sujet de *Jaera petiti* Schulz, 1953.

En 1953, E. Schulz a créé, pour des Asellotes recueillis aux environs de Banyuls, l'espèce nouvelle *Jaera petiti*. Durant un séjour à Banyuls, en octobre 1957, j'ai vainement cherché cette espèce, bien que des indications précises sur la localité type m'aient été données au Laboratoire Arago<sup>2</sup>). Dans la station même où Schulz avait découvert *J. petiti* (Le Troc), je n'ai recueilli que des *J. n. massiliensis*.

Ces faits seraient tout à fait insuffisants pour étayer l'hypothèse que *J. petiti* et *J. n. massiliensis* ne forment qu'une seule et même espèce si la description même de Schulz n'obligeait à quelques réserves.

En effet, si Schulz, dans son texte, parle des appendices de mâles adultes, ses dessins ne concernent que des prémâles (Pl II, pléotelson, P 1 et P 4). Le préopercule de *J. petiti* semble lui aussi avoir été dessiné d'après un individu immature. Cependant, si la forme générale, l'absence d'épines latérales et de mucrons terminaux correspondent bien à un préopercule de prémâle (fig. 5, A et B), l'abondance de la garniture sétigère indiquée par la figure reste assez troublante.

Il semble donc probable que *J. petiti* ne représente que la forme immature de *J. n. massiliensis*. Il est cependant impossible, tant qu'un nouvel examen des exemplaires récoltés par Schulz n'aura pas été effectué, d'affirmer cette identité.

## III. RÉSUMÉ DES PRINCIPALES DIFFÉRENCES ENTRE LES TROIS FORMES

### DE *Jaera nordmanni*

#### 1. Différences morphologiques.

Les principaux caractères distinctifs des trois espèces de *J. nordmanni* sont fournis par les variants sexuels mâles. Parmi ces derniers, l'orientation des épines latérales des préopercules ou le développement des mucrons terminaux de ces préopercules présentent un intérêt essentiel, en permettant une détermination rapide et sûre. Les variations d'ornementation des périopodes sont d'une utilisation taxinomique plus délicate.

Il est impossible de séparer morphologiquement les femelles de *J. n. nordmanni* de celles de *J. n. nordica*; cependant, quelques particularités communes aux deux sexes caractérisent la forme *massiliensis*.

Je résumerai ci-dessous les principaux caractères de détermination des *J. nordmanni* actuellement connues.

#### A. Clef de détermination des *J. nordmanni* mâles.

- a. Epines latérales du préopercule, chez les ♂♂, recourbées vers l'intérieur: *J. n. nordmanni*
- b. Epines latérales du préopercule, chez les ♂♂, recourbées vers l'extérieur:
  - b1. mucrons terminaux bien développés: *J. n. nordica*
  - b2. mucrons terminaux peu développés: *J. n. massiliensis*

#### B. Clef de détermination partielle des *J. nordmanni* femelles.

<sup>2</sup>) Je tiens à remercier Monsieur le Professeur Petit, Directeur du Laboratoire Arago, pour son accueil bienveillant et M. Delamare Debouteville pour les précisions qu'il m'a données sur la faune d'Isopodes de la région de Banyuls. Je ne saurais oublier M. Galangau, marin de la station, pour les indications précieuses qu'il m'a données.

- a. Frange marginale de soies, autour du corps, composée de grandes et de petites soies, en alternance; processus frontal triangulaire: *J. n. nordmanni* et *J. n. nordica*
- b. Frange marginale de soies, autour du corps, composée de soies courtes, d'égale longueur; processus frontal cordiforme: *J. n. massiliensis*

## 2. Différences écologiques et géographiques.

*J. n. nordmanni* et *J. n. nordica* occupent des milieux naturels de salinité variable et sont sûrement très euryhalines. *J. n. massiliensis* semble au contraire adaptée à des conditions purement marines. Au Laboratoire, les différentes *J. nordmanni* ont été élevées pendant deux ans dans des conditions communes (eau de mer) sans paraître en souffrir et présenter la moindre modification morphologique, exception faite d'un accroissement de taille pour certaines populations.

Les aires de répartition des différentes *J. nordmanni* sont partiellement distinctes: les *nordmanni* typiques et les *massiliensis* sont établies entre le 30° et le 45° parallèles, les *nordica* occupant les côtes européennes au nord de ce dernier parallèle.

## IV. ESSAIS D'HYBRIDATION ENTRE LES TROIS FORMES DE *J. nordmanni*

De nombreux essais d'hybridation ont été tentés entre les trois formes de *J. nordmanni*: tous se sont révélés infructueux en ce sens qu'aucun hybride n'a été obtenu.

Les résultats ne sont cependant pas également négatifs, car des tentatives d'accouplement ont été observées entre certains types de croisements alors que, dans d'autres cas, l'indifférence sexuelle s'est avérée totale entre les conjoints de deux espèces mis en présence. C'est ainsi que sur 60 essais de croisement effectués entre des ♀♀ *J. n. nordmanni* et des ♂♂ *J. n. nordica*, 21 tentatives d'accouplement ont eu lieu; sur 36 croisements réciproques, 8 tentatives d'accouplement ont été observées. Au contraire, sur les 28 essais de croisements entre des ♀♀ *J. n. nordica* et des ♂♂ *J. n. massiliensis*, sur les 34 croisements réciproques, ainsi que sur les 12 croisements entre des ♀♀ *J. n. nordmanni* et des ♂♂ *J. n. massiliensis*, aucune tentative d'accouplement n'a pu être observée.

Ces résultats expérimentaux concordent avec les données morphologiques pour montrer que les intervalles taxinomiques qui séparent les *J. nordmanni* ne sont pas équivalents, la parenté de *nordmanni nordmanni* avec *nordmanni nordica* étant plus étroite que celle de *nordmanni nordmanni* ou de *nordmanni nordica* avec *nordmanni massiliensis*; ils semblent indiquer que, dans l'histoire évolutive des *J. nordmanni*, les deux formes méditerranéennes actuelles se sont différenciées tout d'abord, l'une d'elles (*nordmanni nordmanni*) ayant ensuite, par isolement géographique, donné naissance à *nordmanni nordica*. Mais ils établissent avant tout que les trois formes de *J. nordmanni* connues jusqu'ici sont toutes, malgré des différences certaines de comportement, rigoureusement inter-stériles; chacune d'elles constitue une unité génétique parfaitement isolée des unités les plus voisines et doit donc être considérée comme une espèce complètement individualisée.

Cependant, les dissemblances morphologiques que présentent les trois espèces

*nordmanni*, *nordica* et *massiliensis* sont si minimes, que la très étroite parenté de ces trois formes ne saurait faire de doute: les trois espèces apparaissent comme autant de simples variantes d'une *J. nordmanni* ancestrale commune. Il est donc logique de les laisser réunies, comme avant leur distinction systématique, mais à l'intérieur d'un complexe *J. nordmanni*, auquel on doit nécessairement conférer la valeur de super-espèce<sup>3</sup>).

Le problème des affinités des *J. nordmanni* avec *J. italica* et surtout avec *J. schellenbergi* Kesselyák mériterait également une étude attentive; je ne pourrai cependant l'aborder que dans la mesure où j'obtiendrai des exemplaires vivants de ces dernières espèces.

A l'intérieur du genre *Jaera*, *J. nordmanni* constitue la deuxième super-espèce actuellement connue, la précédente étant *J. marina*. L'isolement sexuel absolu des différentes *J. nordmanni* contraste cependant avec celui, beaucoup moins rigoureux, des *J. marina*, d'une manière d'autant plus remarquable que les trois espèces *nordmanni*, *nordica* et *massiliensis* sont morphologiquement beaucoup plus semblables entre elles que les diverses *J. marina*.

#### SUMMARY

*Jaera nordmanni* (Rathke), hitherto regarded as a widely distributed monotypic species, actually includes three distinct forms, each with a precise geographical distribution.

Because of their genetic isolation these three forms should be given specific rank, but because of their extreme similarity they must be grouped as a super-species.

Within this complex the taxonomic intervals are not equivalents; *J. n. nordmanni* is more closely related to *J. n. nordica* than is either *J. n. nordmanni* or *J. n. nordica* to *J. n. massiliensis*.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARCANGELI, A., 1934. Il genere *Jaera* Leach nel Mediterraneo e la convivenza occasionale di *Jaera hopeana* Costa con *Sphaeroma serratum* (Fabr.). Boll. Mus. Zool. Torino **44**: 273-292.
- BATE, C. S., & J. O. WESTWOOD, 1868. A history of the British sessile-eyed Crustacea, **2**: 317-322. London.
- BEDDARD, F. E., 1886. Report on the Isopoda. Report of the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876, **17** (2): 18-19.
- BIRSTEIN, J. A., 1951. Crustacea-Asellota. Faune de l'U.R.S.S., **7** (5): 131-137.
- BOCQUET, C., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Arch. Zool. exp. gén. **90**: 187-450.
- BONNIER, J., 1887. Catalogue des Crustacés Malacostracés recueillis dans la baie de Concarneau. Bull. sci. France Nord (2) **10**: 361-422.
- CARUS, J. V., 1885. Prodrromus faunae Mediterraneae, **1**: 450-451. Stuttgart.
- CHICHKOFF, G., 1912. Contribution à l'étude de la faune de la Mer Noire. Arch. Zool. exp. gén. (5) **10** (Notes et Revue): 29-39.
- COSTA, A., 1853. Genere *Jaera*: *Jaera* Leach. In: O. G. COSTA, Fauna del Regno di Napoli, Crostacei-Isopodi (**83**): 1-4. Naples.
- , 1867. Saggio della collezione di Crostacei del Mediterraneo, del Museo Zoologico della Università di Napoli spedita alla esposizione di Parigi del 1867. Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli, **4**: 38-46.

<sup>3</sup>) Il convient de signaler cependant la difficulté, pour le moment inéluctable, qui résulte de l'emploi d'une nomenclature trinominale pour désigner, non pas seulement des sous-espèces d'une même espèce, mais aussi les espèces d'une même super-espèce.

- DOLLFUS, A., 1889. Description d'un Isopode fluviatile du genre Jaera provenant de l'île de Florès (Açores). Bull. Soc. Zool. France, **14**: 133-134.
- FORSMAN, B., 1944. Beobachtungen über Jaera albifrons Leach an der schwedischen West Küste. Ark. f. Zool., **35 A** (11): 1-33.
- , 1949. Weitere Studien über die Rassen von Jaera albifrons Leach. Zool. Bidr. Uppsala, **27**: 451-463.
- KESSELYÁK, A., 1938. Die Arten der Gattung Jaera Leach (Isopoda Asellota). Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere, **71**: 219-252.
- KOEHLER, R., 1885. Recherches sur la Fauna Marine des Iles Anglo-Normandes. Bull. Soc. Nancy, (2) **8** (19): 100-126
- LEMERCIER, A., 1958. Sur l'existence d'un complexe Jaera nordmanni (Rathke) (Isopode Asellote). C. R. Acad. Sci. Paris, **246**: 3687-3690.
- MCCARTAN, L. & D. J. SLINN, 1953. The effect of a freshwater stream on the ecology of a rocky shore at Carnalea, Co. Down. Irish Nat. Journ., **11**: 70-76.
- MARCUSEN, J., 1867. Zur Fauna des Schwarzen Meeres. Vorläufige Mittheilung. Arch. f. Naturgesch. **33** (1): 357-363.
- MARGALEF, R., 1952. Une Jaera dans les eaux douces des Baléares, Jaera balearica nov. sp. (Isopoda Asellota). Hydrobiologia, **4**: 209-213.
- MARION, A. F., 1883. Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, (Zoologie) **1** (1): 1-108.
- MEINERT, F., 1893. Crustacea Malacostraca. Det Videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden „Hauchs" Togter: 192-193.
- MILNE EDWARDS, H., 1840. Histoire naturelle des Crustacés, **3**: 147-150. Paris.
- MONOD, Th., 1923. Prodrome d'une faune des Tanaidacea et des Isopoda (excl. Epicaridea) des côtes de France (excl. Méditerranée). Ann. Soc. Sci. Nat. La Rochelle, **37**: 19-124.
- , 1925. Tanaidacées et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc, **5** (6): 233-247.
- NAYLOR, E. & D. J. SLINN, 1958. Observations on the ecology of some brackish water organisms in pools at Scarlett Point, Isle of Man. Journ. Anim. Ecol., **27**: 15-25.
- NORMAN, A. M., 1907. Notes on the Crustacea of the Channel Islands. Ann. Mag. Nat. Hist., (7) **20**: 363.
- NORMAN, A. M. & Th. SCOTT, 1906. The Crustacea of Devon and Cornwall: 48-49. London.
- RATHKE, H., 1837. Beitrag zur Fauna der Krym. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, **3**: 388-390.
- RENAUD, O., 1958. Note sur la morphologie et le développement de Jaera nordmanni (Rathke) (Isopode-Asellote). Arch. Zool. exp. gén., **96** (Notes et Revue): 63-70.
- ROSSI, C., 1906. Sulla convivenza di due isopodi del Mediterraneo. Zool. Anz., **30**: 107-109.
- SARS, G. O., 1897. On some additional Crustacea from the Caspian Sea. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersb., **2**: 298-300, pl. 16.
- , 1897a. An account of the Crustacea of Norway, **2** (5 & 6): 104-105. Bergen.
- SCHULZ, E., 1953. Jaera petiti nov. sp., un nouvel isopode de la côte française de la Méditerranée. Vie et Milieu, **4** (1): 59-64.
- SOWINSKY, W. K., 1905. Introduction à l'étude de la faune du bassin Ponto-Aralo-Kaspien sous le point de vue d'une province zoo-géographique indépendante. Mém. Soc. Nat. Kiew, **19**: 110-111.
- STEBBING, T. R. R., 1876. Description of a new species of sessile-eyed Crustacea and other notices. Ann. Mag. nat. Hist. (4) **17**: 73-80, pls. 4, 5.
- , 1893. A history of Crustacea. Recent Malacostraca: 379. London.
- TATTERSALL, W. M., 1905. The marine fauna of the coast of Ireland. Rep. Fish. Ireland Sci. Invest., (1904) (2): 51-52.
- ULJANIN, V., 1872. Materialia ad faunam Maris Nigris. Invest. Soc. Imp. Amat. Sci. Nat., Moscou, **9** (1): 112.
- VALKANOV, A., 1938. Uebersicht der europäischen Vertretern der Gattung Jaera Leach 1813 (Isopoda Genuina). Annuaire Univ. Sofia Phys. Math., **34** (3, Sci. Nat.): 53-78.
- WALKER, A. O. & J. HORNELL, 1896. Report on the Schizopoda, Camacea, Isopoda and Amphipoda of the Channel Islands. Journ. Mar. Zool. Micr., **2** (7): 49-55.