

**GNATHIIDES DE L'ATLANTIQUE NORD**  
**II. - DESCRIPTION DE *BATHYGNATHIA MONODI* N. SP.,**  
**GNATHIIDE (CRUSTACEA ISOPODA) BATHYAL**  
**DU GOLFE DE GASCOGNE.**  
**ÉTUDE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ MÉTAMÉRIQUE**  
**DES MÉTAMÈRES PÉRÉIAUX (1).**

par

**Philippe Cals**

Laboratoire de Zoologie, Université Paris VI

**Résumé**

La récolte récente d'un *Bathygnathia* par la *Thalassa*, sur le talus continental limitant le banc Le Danois, est intéressante surtout par la rareté de cette forme et par les particularités morphogénétiques qui ont pu être précisées. Cette espèce nouvelle est le quatrième représentant obtenu intact d'un genre qui n'avait pas été signalé depuis 87 ans. Les données biométriques et phanerotaxiques ont permis de préciser, pour les métamères péréiaux, la notion d'« hétérogénéité métamérique », établie pour d'autres caractères chez les Crustacés Isopodes et Copépodes.

**Introduction**

La pauvreté faunistique des grands fonds océaniques est couramment admise et on l'explique par la rigueur des facteurs, tant abiotiques que biotiques, qui contrôlent le développement des populations bathyales et abyssales. Cette opinion appelle, en fait, quelques restrictions.

Dans le cas particulier des Gnathiidae, s'il est vrai que les espèces très variées du genre *Gnathia* Leach sont plus nombreuses et plus abondantes dans les zones néritiques, il est remarquable de constater que, parmi les six genres de cette famille, quatre d'entre eux : *Akidognathia* Stebbing, *Euneognathia* Stebbing, *Bathygnathia* Dollfus, *Thaumastognathia* Monod, ne sont connus, en petite quantité il est vrai, que des zones profondes. Ces faits, admis depuis fort longtemps (Monod, 1926), ont été généralisés à l'ensemble des communautés benthiques (Sanders, 1968, 1969) pour lesquelles a été avancée l'hypo-

(1) Cette publication représente en partie, avec un article précédent (Cals, 1972), une thèse d'Etat consacrée aux structures tégmentaires des Arthropodes [Crustacés et Insectes (Cals, 1971)].

thèse de stabilité chronologique continue (Stability-time hypothesis, Sanders 1969) d'après laquelle la persistance temporelle et spatiale de conditions permanentes, en réalisant une grande diversité faunistique, favoriserait le maintien des espèces nouvelles et émigrées.

Cette diversité justifie l'intérêt de l'exploration des fonds bathyaux effectuée par le navire océanographique *Thalassa* ; elle montre aussi que les descriptions des animaux capturés doivent être faites avec le plus grand soin, en raison des caractères exceptionnels qu'ils peuvent présenter.

La nouvelle espèce de *Bathygnathia* présentée ici, illustre parfaitement les remarques précédentes : outre son intérêt taxinomique, les particularités de ses appendices péreiaux permettent de dégager des notions de biologie générale, précédemment établies par la génétique des populations, relatives à l'hétérogénéité métamérique et aux discontinuités morphologiques.

### Historique

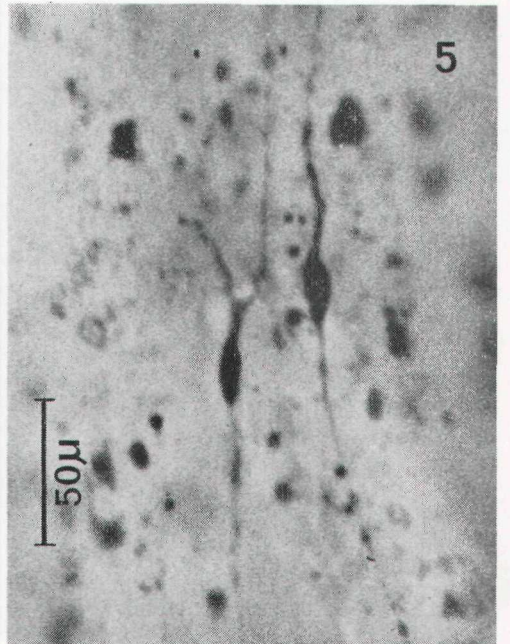
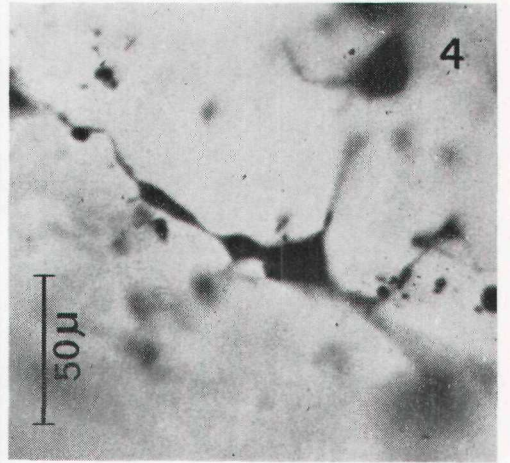
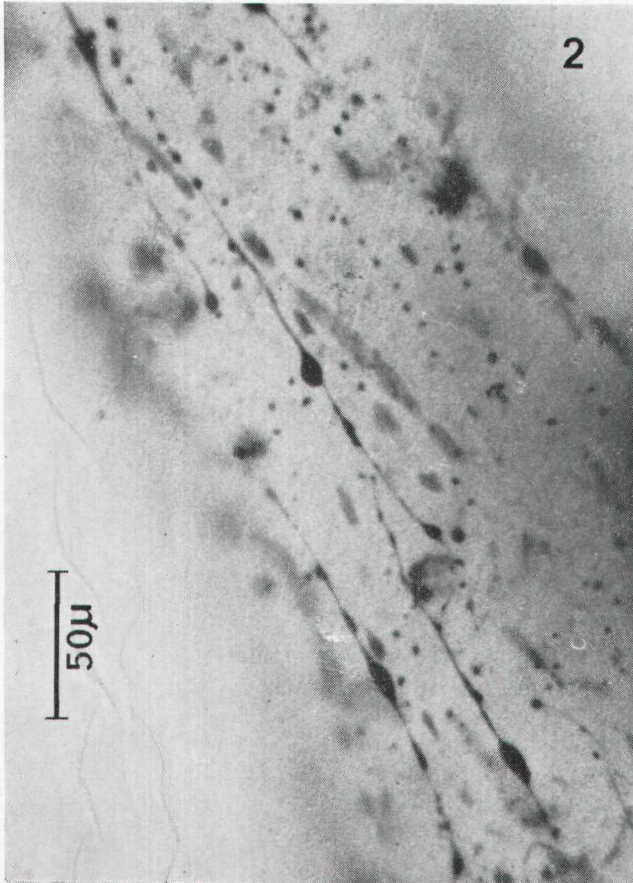
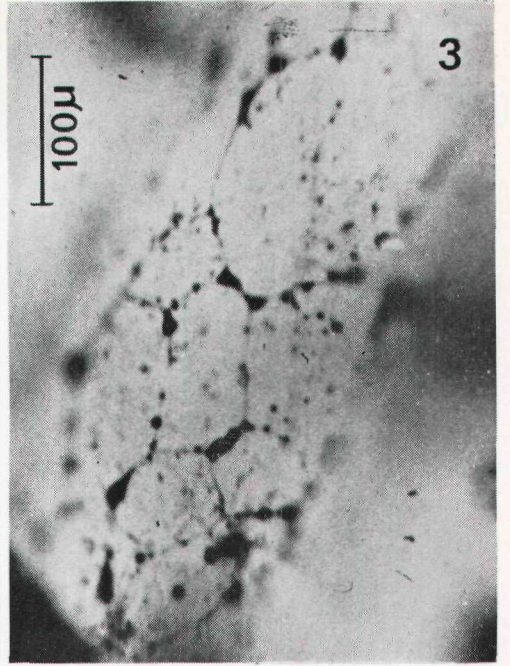
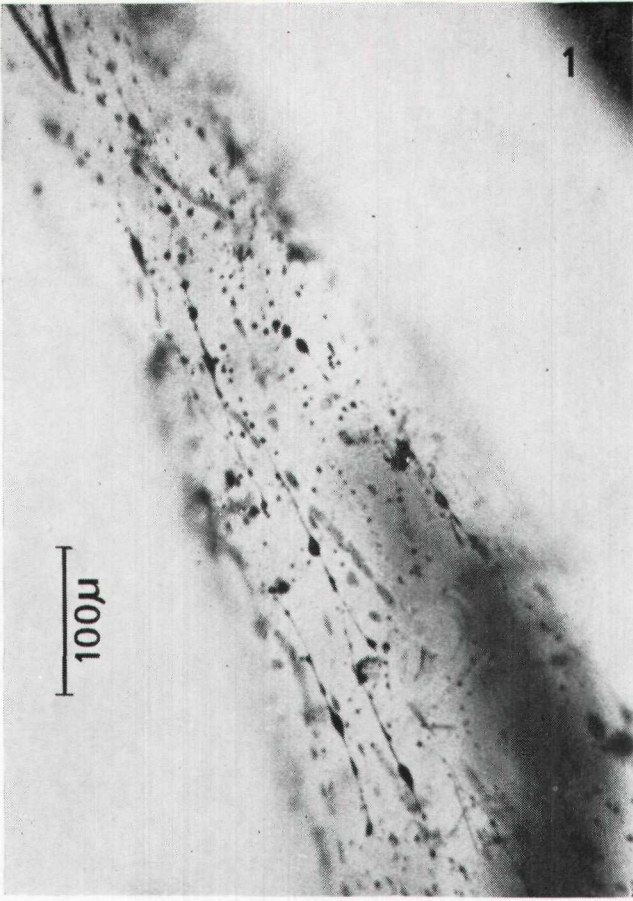
En 1886, Beddard, à qui avait été confiée l'étude des Gnathiides récoltés par le *Challenger*, décrit *Anceus bathybius*. Les premiers principes concernant les coupures génériques de ce groupe sont élaborés en 1893 par Stebbing qui définit le genre *Euneognathia* pour *Euneognathia gigas* (Beddard) en envisageant de créer des genres pour *Anceus bathybius* Beddard 1866 et *Anceus formica* Hesse 1864. A. Dollfus (1901) définit sommairement le genre *Bathygnathia* pour *Bathygnathia bathybia* (Beddard) et sa validité est admise par Miss Richardson qui décrit une espèce nouvelle, *Bathygnathia curvirostris* Richardson 1909, à partir de deux individus entiers capturés en 1885 par le steamer *Albatross*.

Les données de Beddard et de Richardson pour le genre *Bathygnathia* sont reprises et enrichies dans l'« Essai monographique » consacré aux Gnathiides par Th. Monod en 1926. Ce travail reste la vue générale la plus actuelle, avec la clef des genres incluant *Akido-gnathia* Stebbing 1912 et *Thaumastognathia* Monod 1926 (Monod, 1926, pp. 285-286), la liste des caractères génériques et une méthode de description qui sera adoptée ici.

## I. - CARACTÈRES SPÉCIFIQUES DU MÂLE DE *BATHYGNATHIA* MONOD/ n.sp.

### DIAGNOSE

Mandibules arquées dans un plan horizontal, sinusoides dans un plan vertical avec, au quart proximal de leur longueur, une dent aiguë surplombant une dent mousse échancrée dans la partie supérieure de leur bord externe. Rostre conique à apex triangulaire et glabre, aux bords convergents garnis d'une pilosité peu abondante. Une aire translucide rostrale très



allongée. Flagellum antennulaire moins long que le dernier article du pédoncule. Lobe interne du basipodite du maxillipède garni de rétinacles capités à tête élargie et dentée. Une soie spadillée bipectinée sur le méropodite du pylopodé. Deux premières paires de péréiopodes avec des basipodites moins de cinq fois plus longs que larges. Péréiopodes II et IV avec des tubercules sur la face antérieure de l'ischiopodite et du méropodite. Pléopodes sétigères avec deux rétinacles sigmoïdes et pas d'appendix masculina sur la deuxième paire. Pléotelson une fois et demie plus long que large.

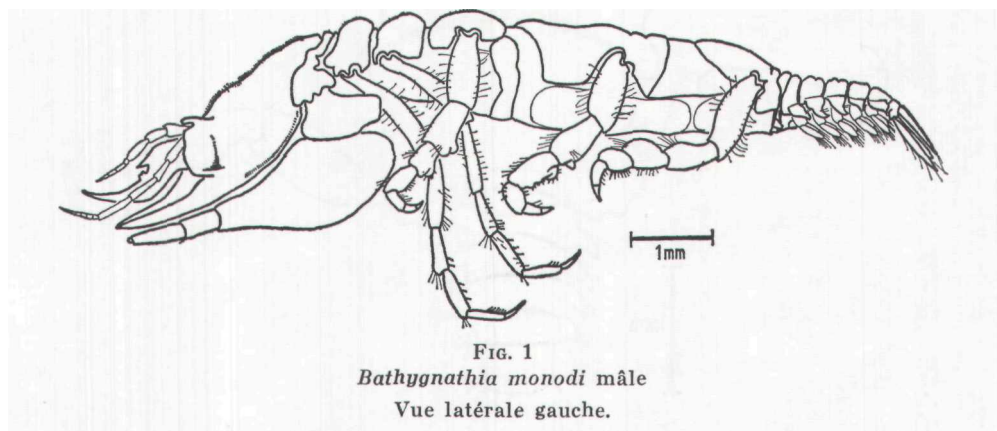
## DESCRIPTION DU MÂLE

L'exemplaire mâle (Fig. 1, 2) appartient incontestablement au genre *Bathygnathia*, compte tenu des critères actuels dont les références viennent d'être fournies. En effet, le pylopodé (Fig. 5 C) est allongé avec cinq articles dont les deux premiers sont élargis ; les deux premières paires de péréiopodes ont une conformation grêle (Fig. 1, 8) ; ces caractères sont à peu près analogues chez *Bathygnathia* et *Akidognathia*. Les particularités de *Bathygnathia* sont la suture bisinuée très nette qui sépare le métamère pylopodique du céphalon (Fig. 2) et le pseudorostre de grande taille qui prolonge le bord frontal (Fig. 2, 4).

### a. - Les tagmes.

#### Corps

Il est allongé (Fig. 2, 3) et déprimé (Fig. 1), du moins chez notre animal à lobes entériques régressés. Le corps est 4,4 fois plus long que large, ce rapport étant identique à celui qu'on peut mesurer sur *Bathygnathia curvirostris* (Monod, loc. cit., fig. 131, p. 324). Un tomentum très fin recouvre le corps de couleur blanchâtre.



#### Aire translucide rostrale

L'animal étant monté en lame creuse dans l'alcool glycérolé, éclairé en transparence par un faisceau lumineux très convergent, une aire de 1,2 mm de long sur 0,4 mm de large au tiers antérieur apparaît dans la région

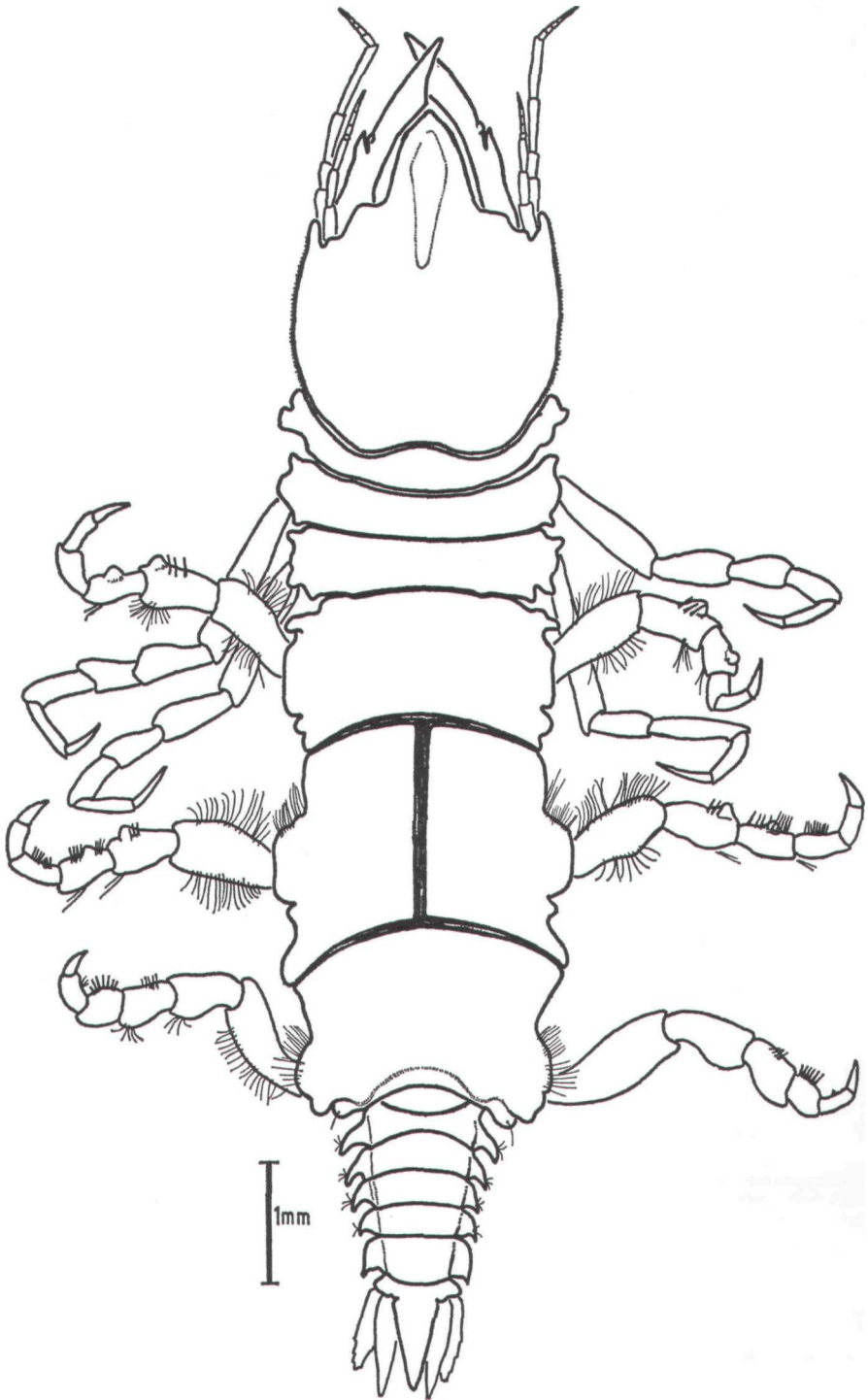


FIG. 2  
*Bathynathia monodi* mâle  
Vue dorsale.

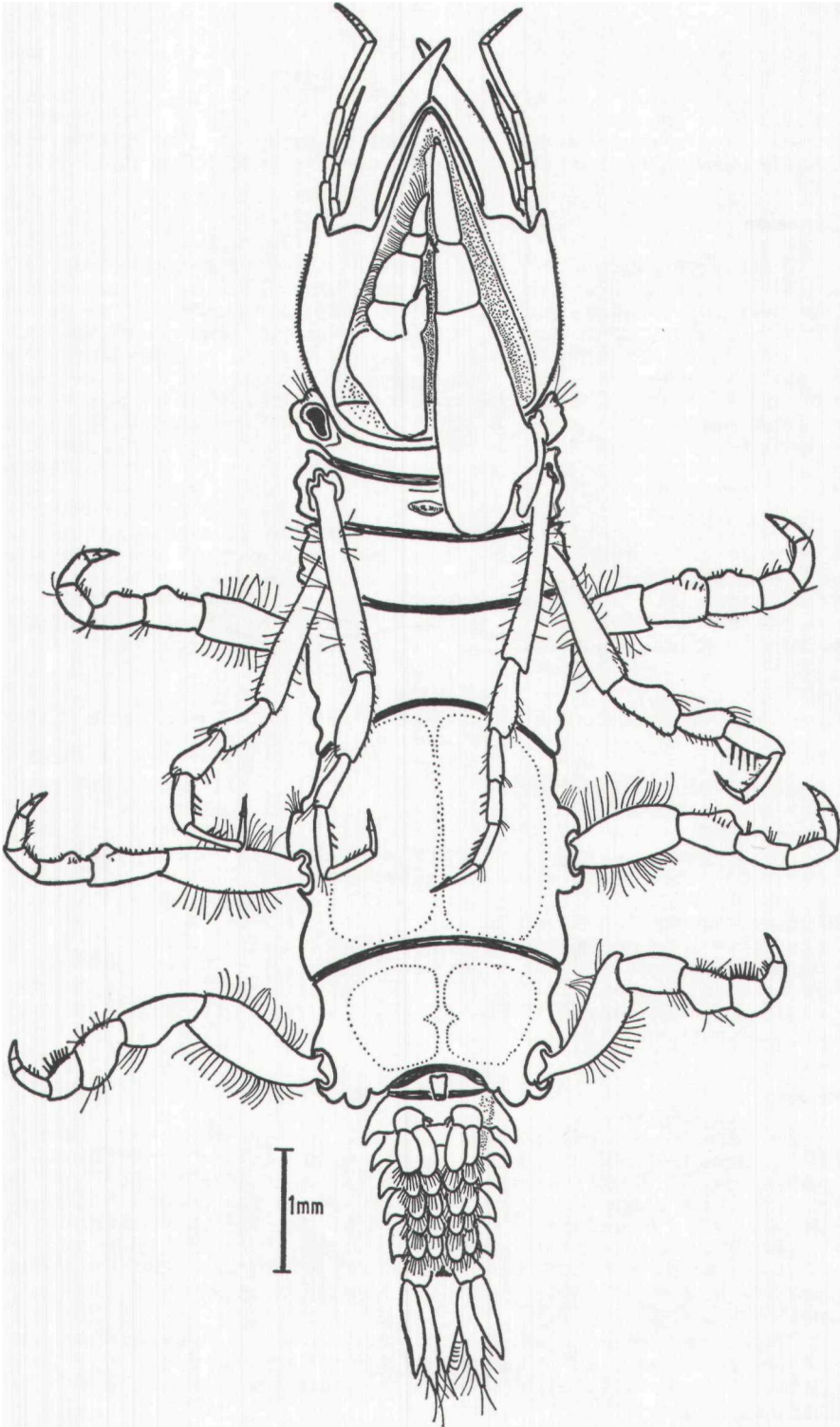


FIG. 3  
*Bathynathia monodi* mâle  
Vue ventrale.

centrale du pseudorostre et en arrière de celui-ci. Cette zone est transparente, les deux couches épidermiques qui l'ont formée ont disparu lorsque les cuticules correspondantes se sont accolées. Cette structure, jamais signalée chez *Bathygnathia*, permet de le rapprocher des *Gnathia* à prolongement frontal (Productae de Monod, 1926), tout au moins de l'un d'entre eux, *Gnathia teissieri*, où cette structure a été découverte et définie (Cals, 1972).

### Céphalon

Il est rectangulaire, son bord postérieur est bisinué, son bord antérieur constitué par deux avancées d'où part le pseudorostre. Les mensurations effectuées pour comparaison avec *Bathygnathia curvirostris* (1) ne considèrent pas les avancées comme pseudorostrales. Le pseudorostre est plus long que large chez *Bathygnathia curvirostris* et aussi long que large chez *B. monodi*; deux fois moins long que le céphalon chez cette dernière espèce, 1,7 fois moins chez *Bathygnathia curvirostris*, il est ici proportionnellement un peu plus grand. Il peut s'agir d'une allométrie telle qu'on en connaît entre mâles forts et mâles faibles. Il semble, cependant, que ces différences ont une valeur taxinomique, en raison des caractères qualitatifs qui interviennent; l'extrémité, aiguë chez *B. monodi*, est arrondie chez *B. curvirostris* (2); chez *B. monodi*, la pilosité rostrale est moins fournie et moins étendue vers l'avant. La plus grande largeur du céphalon, situé au tiers postérieur chez *B. curvirostris*, est plus antérieure, un peu en arrière de la moitié du céphalon chez *B. monodi*. La minutie des détails permettant de distinguer ces deux formes prouve leurs affinités. *B. curvirostris* et *monodi* sont très proches; les mêmes caractères, ici l'absence de pilosité apicale, les opposent à *B. bathybia*.

TABLEAU 1  
Comparaison des mensurations effectuées chez *Bathygnathia curvirostris* et chez *B. monodi*.

	<i>B. curvirostris</i>	<i>B. monodi</i>
Longueur totale (rostre inclus) . . . . .	.11 mm	10,2 mm
Longueur du céphalon . . . . .	2,08 mm	1,9 mm
Largeur du céphalon . . . . .	2,20 mm	2,2 mm
Rapport longueur/largeur du céphalon . . . . .	0,9	0,9
Longueur du rostre (à l'exclusion de la base avancée) . . . . .	1,2 mm	0,8 mm
Largeur du rostre . . . . .	0,8 mm	0,8 mm
Rapport longueur/largeur du rostre . . . . .	.14	1
Rapport longueur céphalon/rostre . . . . .	.1,7	2
Longueur du premier segment péreïal libre . . . . .	0,32 mm	0,35 mm
Longueur des segments II et III . . . . .	0,72 mm	0,72 mm
Longueur des segments IV et VI . . . . .	4,12 mm	4,10 mm
Largeur maximale du péreïon . . . . .	2,72 mm	2,30 mm

### Péréïon

Les caractères des segments libres du péreïon, au nombre de sept (Richardson, 1909; Monod, 1926), sont identiques à ceux de *Bathygnathia curvirostris*. Le dernier segment, très réduit, succède à un bourrelet de l'avant-dernier segment; ce bourrelet, dessiné en vue dorsale comme un métamère chez *B. curvirostris* (Monod, 1926, fig. 131 A), ferait croire à l'existence de six segments abdominaux libres, ambiguïté levée par les précisions du texte (p. 323, loc. cit.). Comme les autres Gnathiidés, *Bathygnathia* a bien un pléotelson formé par la réunion du telson et du dernier somite abdominal.

Une protubérance médiosternale du deuxième métamère thoracique pédifère correspond à l'organe sternal qui n'était connu que chez *Paragnathia* (Monod, 1926), avant d'être décrit chez l'espèce *Gnathia teissieri*

(1) Une erreur typographique a faussé la valeur de la largeur du céphalon de *Bathygnathia curvirostris* qui est de 2,2 mm et non de 3,2 mm.

(2) Il n'apparaît aucune usure de cette partie pourtant particulièrement exposée.

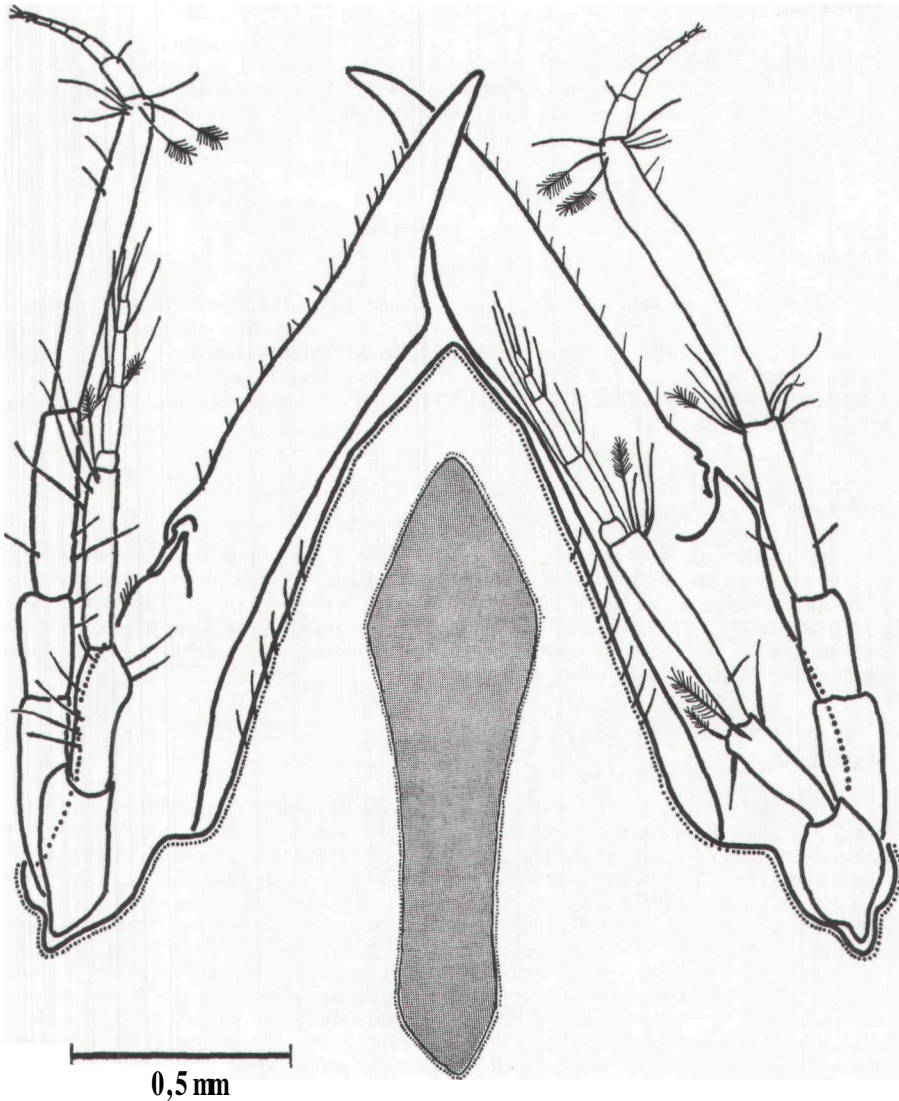


FIG. 4

*Bathynathia monodi* mâle  
 Détail du pseudorostre et des appendices antérieurs en vue dorsale. Mise en évidence de l'aire translucide.

(Cals, 1972). La configuration de cet organe est semblable chez *Gnathia* et *Bathynathia* qui possèdent une proéminence impaire alors que *Paragnathia* présente, en supplément, une paire de proéminences sur le métamère suivant.

#### Pléon

Il ne peut être comparé qu'à celui de *B. curvirostris* ; il manque, en effet, chez le seul exemplaire connu de *B. bathybia*. Dans les deux cas, les quatre premiers segments diminuent de largeur de l'avant vers l'arrière, le cinquième segment étant une fois et demie plus long que les précédents. Chez *B. monodi*, les épimères sont plus développés et incurvés vers l'arrière.



## Pléotelson

Le plus grand effilement terminal de *B. monodi*, légèrement marqué pour l'abdomen, est très net pour le telson ; à peine plus long que large chez *B. curvirostris*, il est 1,6 fois plus long chez *B. monodi*.

## b. - Les appendices.

## Antennules

Chez les trois espèces connues, l'antennule est composée d'un pédoncule à trois articles dont le dernier est plus long que chacun des deux autres et d'un flagelle de cinq articles où le premier est réduit, le troisième un peu plus long que le deuxième et beaucoup plus court que le quatrième. Les trois derniers articles du flagellum portent chacun un aesthétaque assez trapu (Fig. 5 A).

## Antennes

Le pédoncule antennaire est formé de quatre articles, le quatrième ayant une longueur double de celle du troisième ; ce dernier est un peu plus allongé que le premier et beaucoup plus que le second. Le flagelle est composé de six articles ; très court chez *B. monodi*, où sa longueur n'excède pas la moitié de celle du quatrième pédonculaire, il correspond aux trois quarts du même article chez *B. curvirostris*.

## Mandibules

Elles ont un aspect ensiforme, en vue dorsale (Fig. 2) et ventrale (Fig. 3) ; leur face interne est incurvée ; un angle se manifeste nettement également sur cette face au 1/5 distal où il délimite une pointe terminale. Contrairement à *B. curvirostris*, cet angle est peu marqué sur la face externe. La vue latérale (Fig. 1) révèle mieux les particularités de cet appendice qui présente deux changements brusques de direction ; l'inclinaison proximale ramène la mandibule vers le bas, celle-ci se trouve ensuite redressée par une seconde coudure qui confère à l'ensemble un aspect sinusoïdal. Dorsalement, au niveau du tiers proximal et de la première géniculation, se trouve une dent aiguë, semblable à celle observée chez *Bathygnathia curvirostris* (Monod, 1926, fig. 132) ; *B. monodi* est la seule espèce à posséder une seconde dent mousse et échancrée.

## Maxillipèdes

Inconnus chez *B. curvirostris*, les maxillipèdes n'ont été décrits que chez *B. bathybia* (Beddard, Monod). Le basipodite, développé, est moins long que le palpe à quatre articles ; son lobe apical est muni d'un rétinacle qui sera décrit en détail plus loin.

Le deuxième article du palpe est le plus long des quatre, égal au quatrième article chez *Bathygnathia bathybia*, il est plus grand que ce dernier chez *B. monodi* n.sp. La sétation externe, de 30 soies environ chez *B. bathybia*, est plus dense chez *B. monodi* où il y en a 45 (Fig 5 B).

## Pylopodes

Comme l'ont établi Richardson (1909) et Monod (1926) chez *Bathygnathia curvirostris*, l'étude de *B. monodi* n.sp. révèle l'absence d'un article

coxal libre, contrairement aux vues de Beddard. La vue latérale (Fig. 1) montre bien qu'il ne s'agit que d'un lobe coxal légèrement saillant. L'étude microscopique confirme la présence d'un cinquième article obsolète, muni d'un bouquet de petites soies (Fig. 5C').

Les soies barbulees externes sont, comme chez *B. bathybia*, peu nombreuses ; leur densité est considérablement plus faible que chez *Gnathia*

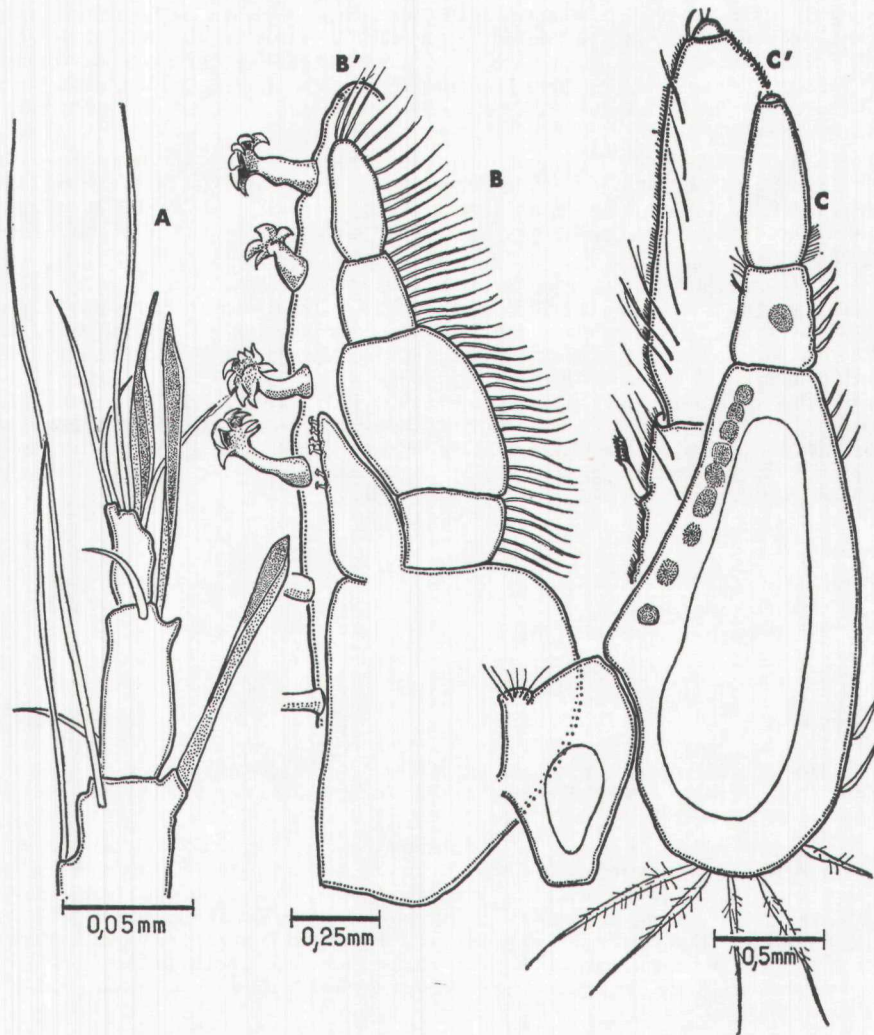


FIG. 5

*Bathynathia monodi* mâle

Antennule (A). Patte-mâchoire de la première paire (B) et pyloped (C) avec des détails des soies anchoriformes de la patte-mâchoire (B') et de la soie serratulée du pyloped (C').

et *Paragnathia* (Monod, fig. 49, p. 125, loc. cit.). Ce caractère rapproche les genres *Bathynathia* et *Akidognathia*, tout en les opposant à l'ensemble *Gnathia-Paragnathia-Euneognathia*. Les proportions des articles sont exactement les mêmes que celles qui ont été signalées par Monod chez *Bathynathia curvirostris*. La présence d'une soie spadillée sera examinée dans la seconde partie de ce travail.

### Péréiopodes

Les deux paires antérieures des pattes locomotrices sont grêles et très différentes des pattes postérieures ; les modalités de ce polymorphisme seront envisagées pour leur intérêt morphogénétique dans la seconde partie de ce travail. En ce qui concerne l'aspect taxinomique, il faut noter que, chez *B. curvirostris* et *B. monodi* n.sp., les basipodites des pattes antérieures sont près de cinq fois plus longs que larges, alors qu'ils sont neuf fois plus longs chez *B. bathybia*. Dans les trois premières paires postérieures, le méropodite est dilaté ; dans la dernière (Fig. 8), traitée à l'hématoxyline, j'ai retrouvé les glandes de Wagner signalées chez *Bathygnathia curvirostris* (Monod, 1926).

Les ischiopodites et méropodites des pattes III et IV sont pourvus de tubercules entourés de soies spadiformes (Fig. 8). Ils ont une position latérale (Fig. 2) et sont donc difficilement décelables dans les montages où ils présentent précisément, soit leur face antérieure, soit leur face postérieure.

Dans chaque appendice, les méropodites, carpopodites et propodites sont pourvus de soies spadillées ; au microscope optique, ces soies apparaissent lisses alors qu'elles sont souvent pectinées chez les autres Gnathiïdes. Sur les méropodites, ces soies, peu nombreuses sur les appendices antérieurs, sont abondantes, sur les trois paires postérieures ; elles sont allongées en lame de couteau, sauf sur la dernière paire. Elles sont, par contre, plus nombreuses sur les deux derniers articles des deux premières paires de pattes locomotrices ; elles se présentent par groupes de trois, sauf sur le propodite de la première patte où cinq soies alignées forment un peigne grossier.

### Pénis

Il est cylindrique et court.

### Pléopodes

Les pléopodes ne sont pas connus chez *Bathygnathia bathybia*. Comme chez *B. curvirostris*, les deux rames sont sétigères, les exopodites plus courts que les endopodites.

J'ai prélevé un pléopode de la deuxième paire (Fig. 6 D) afin de préciser la présence de rétinacles et d'appendix masculina pour lesquels nous ne disposons d'aucune information dans le genre *Bathygnathia*. Deux soies rétinaculaires fortes, sigmoïdes et barbulees, garnissent la partie interne du basipodite. Il n'existe pas d'appendix masculina et nous pouvons disposer là d'un critère supplémentaire pour distinguer les genres *Bathygnathia* et *Akidognathia*, cette structure étant présente chez toutes les espèces connues d'*Akidognathia*.

### Uropodes

Endopodites plus longs et plus aigus, garnis d'un plus grand nombre de soies sur le bord interne ; les bords externes des deux rames sont rectilignes, l'endopodite dépasse le telson.

### Pléotelson

Une fois et demie plus long que large, garni de dix paires de soies dans les deux tiers distaux.

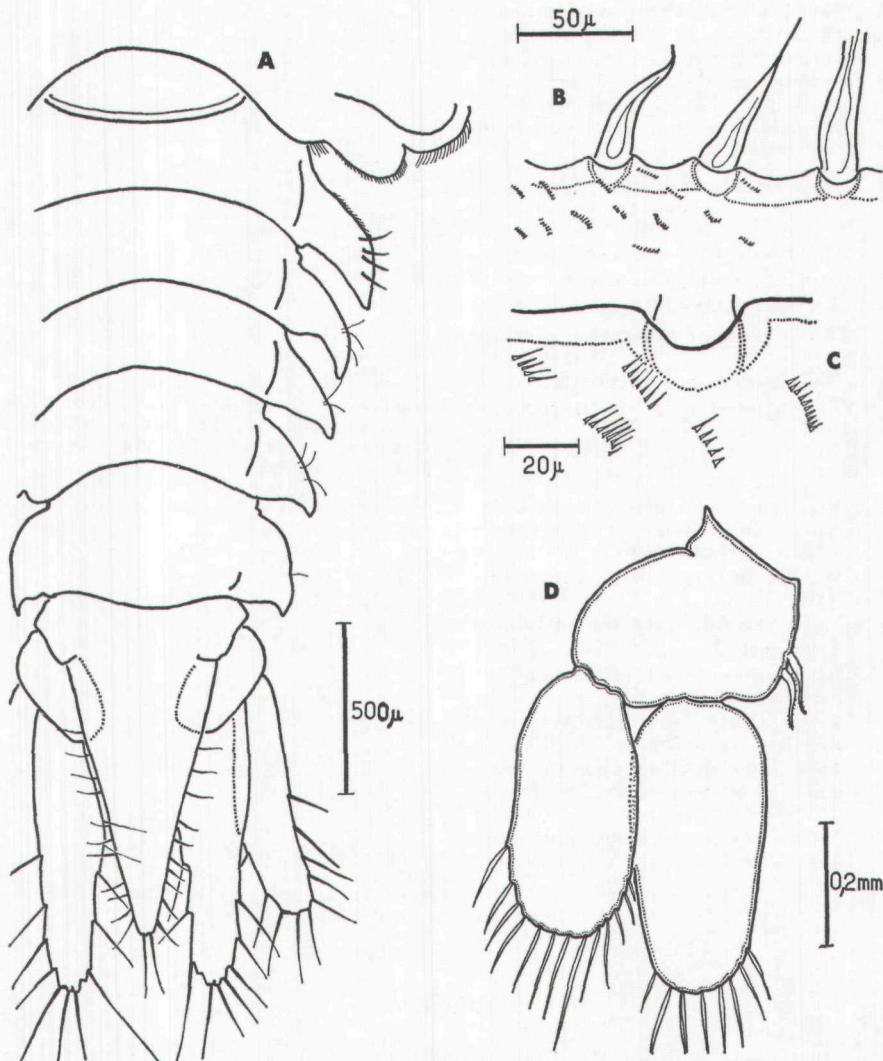


FIG. 6  
*Bathynathia monodi* mâle

Pléotelson (A) en vue dorsale, deuxième paire de pléopodes (D) et détails phanéro-taxiques des péréiopodes, soies spadillées et palissales (B), détail des micro-aiguilles (C).

Clef de détermination des espèces du genre *Bathynathia*

- 1a. Mandibule avec une dent interne, sans incisure externe.  
Pseudorostre à bords proximaux rectilignes.  
Apex rostral arrondi et très pileux.  
Péréiopodes de la première paire à basipodite neuf fois plus long que large. . . . . *Bathynathia bathybia* (Beddard 1886).  
Challenger expéd. 1873. 1 638 m, boue à Ptéropodes des Açores.

- 1b. Mandibule avec une ou deux dents externes.  
 Rostre à bords proximaux convergents, à apex glabre.  
 Péréiopodes de la première paire à basipodite cinq fois plus long que large. . . . . 2
- 2a. Flagellum antennaire égal aux 3/4 de la longueur du dernier article du pédoncule.  
 Mandibule avec une dent externe.  
 Profil mandibulaire arqué.  
 Apex du rostre mousse.  
 Bords latéraux du rostre à ciliation dense.  
 Péréiopodes sans tubercules.  
 Telson aussi long que large .... *Bathynathia curvirostris* Richardson 1909. Steamer Albatross, 1885. Sud de « Martha Vineyard », 709 m ; Est du « George's Bank », 1 232 m.
- 2b. Flagellum antennaire égal à la moitié de la longueur du dernier article du pédoncule.  
 Mandibule avec deux dents externes.  
 Profil mandibulaire sinusoïdal.  
 Apex rostral aigu.  
 Bords latéraux du rostre à ciliation éparsée.  
 Soie spadillée pectinée sur le méropodite du pylopede.  
 Tubercules antérieurs sur l'ischio-podite et le méropodite des péréiopodes III et IV.  
 Telson une fois et demie plus long que large. . . . . *Bathynathia monodi* n.sp. N.O. Thalassa, 16 octobre 1971. Ouest du Banc Le Danois, 44°07' ON. 04°29'8 W. 860-910 m.

### Affinités

Les trois espèces de *Bathynathia* connues proviennent de fonds supérieurs à 700 m de l'Atlantique Nord. La forme des Açores, *Bathynathia bathybia*, se distingue des formes orientales et occidentales par la pilosité apicale du pseudorostre et le très grand allongement du basipodite des pattes locomotrices antérieures.

## II. - HÉTÉROGÉNÉITÉ MÉTAMÉRIQUE DES SOMITES PÉRIÉAUX.

Chez les Crustacés comme chez les autres Arthropodes évolués, les métamères sont groupés par régions où ils présentent des structures et des appendices semblables, ce qui confère à chacune de ces régions ou tagmes, une spécialisation donnée plus nette que chez les tagmes voisins.

Dans certains cas de pléiomorphisme, se succèdent, au sein d'un

même tagme, *sans aucune transition*, deux types structuraux métamériques qui diffèrent par leurs caractères chromatiques, la déformation des métamères ou la forme des appendices. Deux auteurs ont particulièrement mis l'accent sur ces phénomènes.

Théodore Monod (1926, p. 631) insiste sur la présence de deux groupes de péreiopodes dans les genres *Bathygnathia* et *Akidognathia* : « ... les ancêtres de *Bathygnathia* se sont de très bonne heure séparés de la souche principale pour diverger dans une direction particulière. Il faudrait donc considérer comme un cas de convergence, résultant peut-être, pour les deux genres, de l'action d'un milieu identique, la présence ici, comme chez *Akidognathia*, de péreiopodes divisés en deux groupes, un antérieur grêle et long, un postérieur court ou moyen. »

Charles Bocquet a étudié les modifications métamériques des caractères chromatiques chez les Isopodes et les Copépodes libres, *Jaera marina*, *Tisbe reticulata*, et les déformations tégumentaires des Copépodes parasites, *Nicthoe astaci*, *Leptinogaster histrio*. Des travaux de génétique de populations consacrés au polychromatisme se dégagent le concept de « facteur métamérique », cause d'une « sensibilité métamérique à certaines actions géniques... », rendant compte du fait que « certains métamères présentent, dans la totalité de leur étendue, une sensibilité particulière à des influences géniques s'avérant inefficaces ou moins efficaces sur les segments adjacents. D'autre part, « la notion de facteurs métamériques suggère une interprétation de certaines déformations de Crustacés parasites » (Bocquet, 1957 ; Bocquet, Guillet et Stock, 1958).

La convergence entre les conclusions du travail taxinomique de Monod et celles de Bocquet concernant les cas de polychromatisme et de parasitisme, semble être une preuve de l'aspect fondamental des modifications métamériques et de sa généralisation possible.

J'ai cherché, par la comparaison des caractères phanérotaxiques et biométriques des péreiopodes de *Bathygnathia monodi*, à préciser l'importance de la « discontinuité morphologique » possible entre deux groupes d'appendices d'un même tagme. Le critère de discontinuité est essentiel et correspond au « hiatus de sensibilité » (Bocquet, 1957), mis en évidence chez *Jaera marina syei*.

#### a. - Caractères phanérotaxiques des appendices périaux des Gnathiides.

Chez les Gnathiides, on connaît les caractères phanérotaxiques définis chez *Paragnathia formica* (Monod, 1926, p. 148). On distingue sept types de phanères : soies lisses, phanères ensiformes, phanères ensiformes hamulées, phanères ensiformes spinulées, phanères spini-formes à aire distale ciliée, tiges sensorielles à région distale plumeuse, écailles pectinées.

Monod attribue, par ailleurs, une grande importance à la présence d'un certain type de soies pour établir les homologues des articles du pylopede. « L'angle distal supérieur du méropodite porte souvent, chez les Gnathiides, une paire d'épines pectinées d'un type particulier dont la pectination occupe le pourtour d'une surface

distale lancéolée. La présence de deux de ces épines au bord externe du 3<sup>e</sup> article du pylopode d'*Akidognathia oedipus* autorise à le regarder comme un méropodite. » (Monod, 1926, p. 130).

On trouve là l'idée implicite que certaines soies caractérisent des régions déterminées de certains appendices appartenant à des métamères définis. Cette théorie est à nouveau ébauchée à propos de l'étude de la répartition des phanères chez un Décapode, *Typhlatya galapagensis* Monod et Cals (Monod et Cals, 1970).

Dans l'hypothèse où la répartition des phanères en fonction de l'hétéronomie classique des Crustacés n'est pas quelconque, nous disposerons d'un critère supplémentaire pour définir l'hétérogénéité métamérique.

Certaines phanères ont une répartition ubiquiste, d'autres ont une localisation plus ou moins restreinte. Parmi les phanères à répartition large, les tiges sensorielles à région distale plumeuse se trouvent aussi bien sur les antennules, les antennes ou les péréiopodes ; les écailles pectinées sont réparties du bord frontal au telson.

Les phanères à répartition stricte sont le plus souvent localisées dans la région distale de certains appendices : c'est le cas des aesthetasques sur l'antennule de tous les Crustacés ; c'est également le cas des soies spadillées réparties sur les endopodites des péréiopodes.

#### Les rétinacles anchoriformes

Créé par Monod, le terme de rétinacle anchoriforme (Monod, 1926, p. 295 : *Retinaculus anchoriformibus*) a été employé pour la description du genre *Akidognathia* (loc. cit. p. 298). Nous avons vu que le maxillipède de *Bathygnathia monodi* n. sp. possède de telles phanères (Fig. 5B'), les rétinacles anchoriformes ont un pédoncule pouvant être très court, prolongé par une tête élargie. Normalement limités aux appendices céphalisés, les rétinacles anchoriformes peuvent avoir une répartition plus large dans le tagine thoracique des Péracarides. On a en effet, décrit des soies analogues, munies d'un très long pédoncule chez les femelles de *Hyale hirtipalma* (Hakenborsten Moers-Messner, 1936, fig. 16, p. 11) où elles garnissent les oostégites.

#### Les écailles pectinées

Très apparentes chez certains Gnathiides (Monod, 1926) et chez *Gnathia teissieri* (Fig. 7), ces phanères correspondent à une juxtaposition d'aiguilles qui doivent être sécrétées par la même cellule. Chez *Bathygnathia monodi* n. sp., elles ne sont pas discernables à un faible grossissement (Fig. 8), on se rend cependant compte de l'existence d'aiguilles distinctes à un très fort grossissement (Fig. 6 B et C).

J'ai déjà insisté sur les modifications présentées par ces aiguilles, en suggérant que chaque ensemble pourrait correspondre à une cellule épidermique (Cals, 1972). Il est indispensable de vérifier cette hypothèse. Elle doit amener à considérer les ornements d'une région comme un territoire où les cellules expriment un faciès particulier (« pattern » des anglo-saxons). Dans ce cas, les modifications cuti-

culaires poseraient un problème primordial, lié à la morphogenèse cellulaire des Arthropodes. Chez le Crustacé *Rocinela danmoniensis* Leach, j'ai pu apporter une première confirmation de cette hypothèse (Cals, 1973).

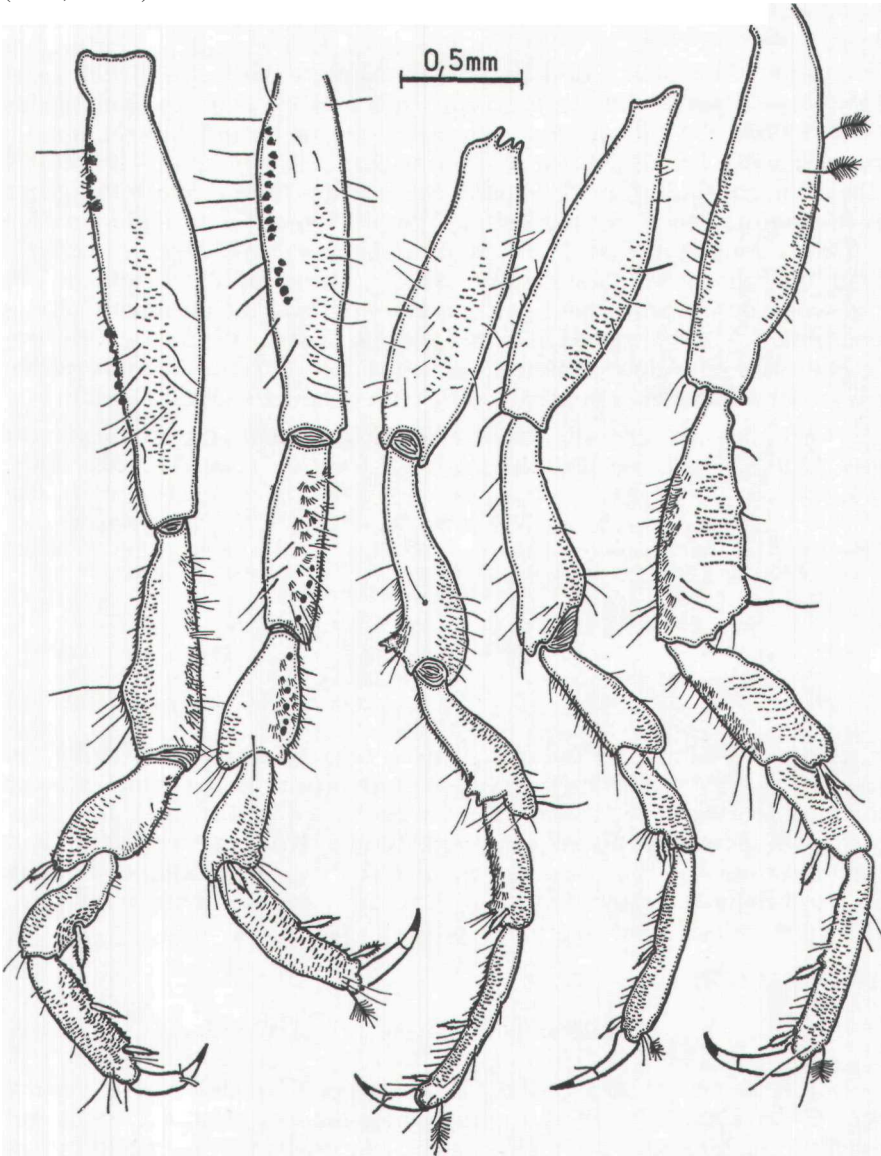


FIG. 7

*Gnathia teissieri* Cals

Vue latérale gauche des péréiopodes (coloration micro-noir chlorazol).

#### Les soies **spadillées**

Les soies spadillées, que l'on pourrait appeler spadiformes en se souciant d'une nomenclature homogène et définie (qu'il sera nécessaire d'élaborer), sont rectilignes, le plus souvent très allongées



(Fig. 6 B). Elles semblent caractéristiques des endopodites des appendices thoraciques : primitivement, elles pouvaient se trouver sur les rames internes des appendices et peuvent subsister même quand l'endopodite est très modifié ; en effet, il en existe une sur le palpe mandibulaire de *Munna fernaldi* George et Stromberg (George et Stromberg, 1968, fig. 4 A, p. 233), ce qui peut être considéré comme un critère supplémentaire de l'homologie établie entre cette structure et un endopodite. On a vu le parti qui en a été tiré pour les homologies du pylopode d'*Akidognathia*. Ces soies ont un grand intérêt taxinomique ; c'est leur présence, chez *Gnathia cristatipes*, qui a conduit Monod à considérer cette espèce comme un représentant du genre *Akidognathia*, tout en permettant de mieux opposer *Akidognathia aedipus* à deux épines au 3<sup>e</sup> article du pylopode et *Akidognathia cristatipes* qui en possède une au 2<sup>e</sup> article, deux au 3<sup>e</sup> et une au 4<sup>e</sup>. L'absence de ces soies peut également constituer un argument phylogénétique : « Le pylopode d'*Euneognathia* (privé d'épines pectinées) ne peut être considéré comme l'ancêtre direct de celui d'*Akidognathia* qui en est pourvu et, à ce titre, serait plus primitif » (Monod, 1926).

Certaines de ces soies présentent également un dimorphisme sexuel établi pour les Gnathiides chez *Gnathia teissieri* Cals (Cals, 1972).

TABLEAU 2

Répartition des soies spadillées sur les méropodites (M), les carpopodites (C) et les propodites (P) des cinq paires de pattes locomotrices (P<sub>1</sub>... P<sub>5</sub>) de *Bathygnathia monodi* n.sp.

	P.	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>4</sub>	P <sub>5</sub>
M	2	2	12	17	6
C	3	3	8	10	7
P	5	3	2	2	2

Comme je l'ai déjà indiqué pour *G. teissieri* Cals (Cals, 1972), on a, chez *Bathygnathia monodi* n.sp., une formule particulière pour chacune des pattes (tableau 2). On note, en outre, que les deux premières paires s'opposent nettement aux trois suivantes, surtout pour les soies spadillées du méropodite et du carpopodite, au nombre de 2 à 3 dans le groupe antérieur. Ces soies sont de deux à huit fois plus nombreuses dans le groupe postérieur.

#### b. - Caractères biométriques des périopodes.

Chaque article des pattes locomotrices périales a été mesuré chez *G. teissieri* (Fig. 7) et *Bathygnathia monodi* (Fig. 8), en ce qui concerne la longueur appréciée dans l'axe médian unissant le milieu de deux articulations successives, à l'exclusion des membranes articulaires et la largeur correspondant à la perpendiculaire la plus grande par rapport à l'axe médian. La précision des mesures est de 0,02 mm pour *Gnathia teissieri* et de 0,01 mm pour *Bathygnathia monodi*.

Le coefficient d'allongement, égal au rapport de la longueur à la largeur, n'est significatif que lorsque la grandeur la plus petite est égale ou supérieure à 0,1 mm ; aussi ne sera-t-il pas pris en considération pour les dactylopodites. Ces mesures n'ayant été effectuées, dans chaque cas, que sur un individu, elles ont une valeur limitée et

ne peuvent donc, en aucun cas, permettre de tirer des conclusions relatives à d'éventuels gradients. Elles paraissent cependant satisfaisantes pour préciser l'appartenance des péréiopodes à deux groupes différents par l'allongement de leurs articles et il semble légitime de considérer comme significatives des différences allant de 25 p. 100 à 100 p. 100 dans les coefficients d'allongement.

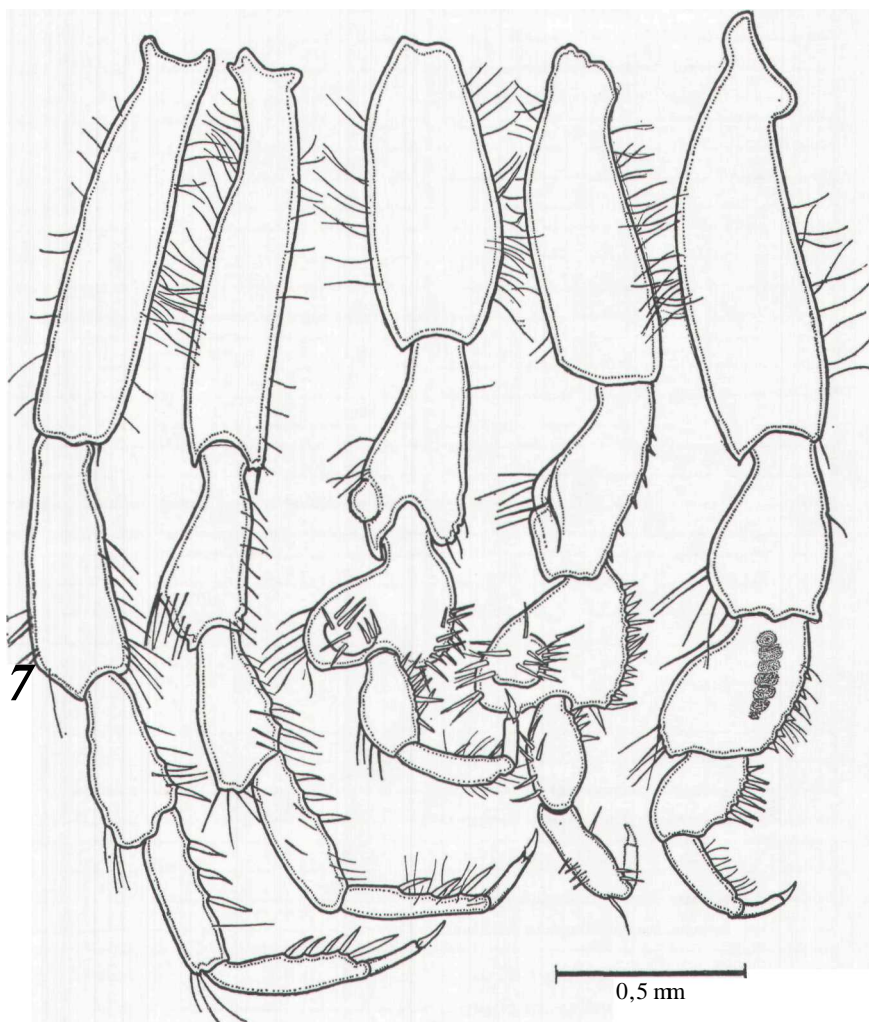


FIG. 8

*Bathynathia monodi* mâle

Vue latérale gauche des péréiopodes.

Celui de la dernière paire à gauche est coloré à l'hémalun.

Chez *Gnathia teissieri* (tableau 3), il n'existe aucune distinction nette pour les articles intermédiaires : ischiopodite, méropodite, carpopodite. On trouve, pour les basipodites des deux premières paires, un soupçon de plus grand allongement. La seule opposition indiscutable entre péréiopodes antérieurs et postérieurs concerne les propodites ; dans ce cas, ce sont les trois paires postérieures qui présentent les

Tableau 3 :

Comparaison des coefficients d'allongement des divers articles des péréiopodes. P<sub>1</sub>, 2, 3, 4, 5 : 1<sup>er</sup> à 5 péréiopode. B : basipodite. I : ischiopodite. M : mérupodite. C : carpopodite. P : propodite. D : dactylopodite. L : longueur des articles en mm. l : largeur des articles en mm. R : rapport de la longueur sur la largeur.

*Gnathia teissieri* Cals 1972.

		P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	P <sub>5</sub>
B	L	1,98	1,57	1,25	1,45	1,69
	l	0,43	0,39	0,39	0,39	0,43
	R	4,6	4	3,2	3,7	3,9
I	L	0,92	0,75	0,88	0,94	1,1
	l	0,35	0,24	0,29	0,31	0,39
	R	2,6	3,1	3	3	2,8
M	L	0,49	0,59	0,59	0,55	0,65
	l	0,33	0,31	0,24	0,24	0,31
	R	1,5	1,9	2,5	2,3	2,1
C	L	0,53	0,48	0,57	0,49	0,49
	l	0,24	0,24	0,18	0,19	0,19
	R	2,2	2	3,2	2,6	2,6
P	L	0,63	0,73	0,82	0,86	0,86
	l	0,18	0,19	0,1	0,14	0,14
	R	3,5	3,8	8,2	6,1	6,1
D	L	0,24	0,24	0,16	0,22	0,24
	l	0,05	0,05	0,06	0,06	0,06
	R	4,8	4,8	2,7	3,7	4

*Bathynathia monodi* n. sp.

		P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	P <sub>5</sub>
B	L	1,33	1,25	0,96	1,10	1,25
	l	0,30	0,29	0,46	0,37	0,44
	R	4,4	4,3	2,1	3	2,9
I	L	0,8	0,61	0,56	0,65	0,62
	l	0,33	0,29	0,37	0,37	0,41
	R	2,4	2,1	1,5	1,7	1,5
M	L	0,55	0,50	0,49	0,40	0,50
	l	0,27	0,26	0,50	0,49	0,40
	R	2	1,9	1	0,8	1,2
C	L	0,50	0,51	0,33	0,37	0,28
	l	0,16	0,17	0,19	0,20	0,25
	R	3,1	3	1,7	1,8	1,1
P	L	0,54	0,51	0,40	0,37	0,35
	l	0,12	0,1	0,09	0,15	0,11
	R	4,5	5,1	4,4	2,5	3,2
D	L	0,17	0,19	0,12	?	0,14
	l	0,04	0,04	0,04	?	0,03
	R	4,2	4,8	# 3	?	# 4,6

plus grands coefficients d'allongement (8,2 - 6,1 - 6,1), distincts de ceux des paires antérieures (3,5 - 3,8) à tel point que se trouvent levés les doutes préalables, liés aux insuffisances statistiques.

Chez le *Gnathia* étudié, deux tendances s'expriment : il existe, d'une part, une différence biométrique entre les deux premières paires d'appendices périaux et les trois suivantes. On trouve, d'autre part, un plus grand coefficient d'allongement, soit pour l'ensemble antérieur, soit pour l'ensemble postérieur.

Chez *Bathygnathia monodi* n.sp., les mesures sont très significatives pour les quatre premiers articles ; dans tous les cas, les deux premières paires de pattes présentent un coefficient d'allongement nettement supérieur à celui des appendices suivants. Les tendances manifestées pour la formation de deux sous-ensembles distincts chez *Gnathia*, se trouvent accentuées chez *Bathygnathia*, les articles étant tous plus allongés dans les appendices antérieurs. Il existe ainsi deux séries de métamères différant par leur taille, les caractères phanéro-taxiques et biométriques de leurs appendices. Aucune transition n'existe entre la série antérieure de métamères courts à appendices grêles et la série postérieure de métamères développés, à appendices trapus.

La présence de deux séries métamériques successives dans un tagme donné est à comparer aux variations des caractères taxinomiques telles qu'elles sont envisagées par Mayr (1942, p. 23) : « Among the various possibilities of subdividing the fields of variation, one is particularly useful to the taxonomist; it is the distinction between *individual variation*, that is, variation within a population, and *group variation*, that is, variation between different populations within the species ».

La variation entre les différents métamères d'un tagme homogène, chez une espèce, est analogue, d'un degré inférieur, à la *variation individuelle* ; on peut la considérer comme une *variation métamérique*.

L'absence de transition entre les deux séries métamériques homologues représente une *discontinuité morphologique* comparable aux modifications structurales que présentent, par exemple, les ailes méso- et métathoraciques des Lépidoptères Hétéroptères, pour lesquels j'ai pu définir la notion de *discontinuité morphogénétique* (Cals, 1971). Le critère de discontinuité est essentiel, c'est à lui que Mayr fait appel pour définir le polymorphisme (1947, pp. 72-73) : « Polymorphism, the occurrence of several distinct phases or types in one population, is one of the most easily observed forms of discontinuous variability ».

La variation des métamères périaux de *Bathygnathia* se rapproche du polymorphisme par son caractère discontinu ; elle s'en distingue cependant car il s'agit, non pas d'une variation individuelle mais d'une variation tagmatique. Le phénomène de variation métamérique discontinue a déjà été envisagé chez des Crustacés Isopodes et Copépodes par Bocquet dans sa définition de « l'hétérogénéité métamérique », reconnue comme « totalement indépendante de l'hétéronomie classique des Arthropodes » (Bocquet, 1957).

Il est à noter que l'hétérogénéité métamérique se manifeste surtout chez des Crustacés dont le mode de vie correspond à des adaptations

particulières. Les Copépodes, chez qui ce phénomène a été mis en évidence — *Leptinogaster histrio* (Pelseneer) (Bocquet et Stock, 1958), *Nicothoe astaci* Audouin et Milne-Edwards (Bocquet, Guillet et Stock, 1958) — sont des parasites ; comme tous les Gnathiides, *Bathygnathia monodi* réalise une hématophagie protélienne ; des modalités particulières d'ovogenèse se rencontrent parmi les Copépodes ; enfin, on peut envisager, chez les mâles de *Bathygnathia*, des adaptations distinctes correspondant aux fonctions multiples auxquelles sont susceptibles de participer les péréiopodes : locomotion, fixation sur l'hôte, confection d'un terrier.

Ces considérations rejoignent celles des premiers taxinomistes ; on les retrouve, par exemple, dans les définitions des familles données par Sars. Parmi d'autres exemples, nous retiendrons celui des Aegidae (Sars, 1899, p. 57) : «The first three pairs of legs short and thick, prehensile, terminating in a strongly curved, hook-like dactylus, the 4-posterior pairs more slender and ambulatory in character ».

Ces faits sont très généraux chez les Isopodes, nettement marqués chez les Valvifères comme les Arcturidae, mais aussi dans de nombreuses familles d'Asellotes, sans oublier les Flabellifères auxquels il a déjà été fait allusion.

Seuls les Isopodes présentent une limite de démarcation entre deux territoires où les phénomènes physiologiques liés à la mue sont asynchrones. Tait (1917) a montré que l'exuviation de la région antérieure précède celle de la région postérieure. La limite entre ces deux régions, située entre les quatrième et cinquième segments thoraciques, est la même que celle qui définit la discontinuité métamérique particulièrement nette chez *Bathygnathia*. Ainsi se trouve posé le problème des différences endocrinologiques, génétiques, etc., qui peuvent exister entre les deux régions distinguées par Tait.

Chez le Gnathiide *Paragnathia formica* (Hesse), Juchault-Stoll (1964, tab. C, p. 7) a observé que les stades C<sub>4</sub>, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> se réalisent plus précocement dans les péréiopodes 3 que dans les péréiopodes 4 ; on pourrait interpréter ce fait en supposant que des sensibilités différentes à des seuils hormonaux entrent en jeu. De tels mécanismes pourraient de même être invoqués pour la discontinuité métamérique de *Bathygnathia*. Il semble pourtant que, si ces mécanismes sont susceptibles de rendre compte d'un asynchronisme dans l'exuviation, ils conviennent moins pour expliquer les différences biométriques et phanérotaxiques. Par contre, ces dernières peuvent être mieux interprétées par des différences génétiques entre régions antérieure et postérieure. L'hypothèse des « gènes métamériques » amène Bocquet à suggérer l'action « d'un jeu de systèmes géniques analogues, affectant les réactions sécrétoires des cellules épithéliales au niveau de segments définis du corps ». Cette notion doit être élargie en envisageant une action analogue contrôlant les taux mitotiques et le nombre de mitoses différentielles, liées à la formation des soies dans les populations de cellules épithéliales des appendices.

L'intervention d'un mécanisme génétique régulateur du nombre et de l'agencement des soies peut être envisagée, d'autant plus qu'il a été mis en évidence par des expériences d'hybridation dans différents groupes d'Isopodes. Il s'agit des hybridations intraspécifiques réalisées

pour une super-espèce d'Asellote : *Jaera marina* (Fabr.) (Bocquet, 1953) et des hybrides interspécifiques obtenus chez diverses espèces de Flabellifères du genre *Sphaeroma* (*Sphaeroma hookeri*, *S. monodi*, *S. rugicauda*) (Lejuez, 1966).

Exceptionnel par sa rareté, sa biologie, les différences morphogénétiques accusées existant entre les régions thoraciques antérieure et postérieure, *Bathygnathia monodi* représente un cas particulier d'hétérogénéité métamérique. Cependant, les mécanismes endocrinologiques et génétiques qui doivent contrôler cette hétérogénéité sont latents chez tous les Isopodes où ils mériteraient d'être précisés.

### Summary

Gnathiids of North Atlantic. II. Description of *Bathygnathia monodi* n. sp., benthic Gnathiid from the Bay of Biscay.  
Study of metameric heterogeneity of pereopods.

Obtention of an original deepsea Gnathiid, *Bathygnathia monodi* n.sp. of the Bay of Biscay, deal with the Sander's stability time hypothesis.

Sternal organ and area translucida of the pseudorostrum are first observed in this genera, they can be compared with allied genera.

Description is given with special attention for the cuticular pattern such as distribution of sword-shape setae of pereopods. Discontinuous values of biome-trical and phanerotaxical data between anterior and posterior group of pereopods permit the emphasis of metameric heterogeneity.

### Resumen

Se da la descripción de la nueva especie de Crustacea Gnathiidae, *Bathygnathia monodi* dragada en el Golfo de Vizcaya. Su estudio es muy interesante, ya que se trata de una forma rara y poco conocida que constituye un buen ejemplo ilustrativo de la gran variedad relativa de la fauna batial y una confirmación de la teoría de Sanders (stability time hypothesis).

Se describen por primera vez en la género nuevos órganos tales como : órgano esternal y area translúcida del pseudorostro.

La repartición de ciertas sedas, los caracteres biométricos de los pereopodos nos inducen a enfatizar el fenómeno de heterogeneidad metamérica (hétérogénéité métamérique de Bocquet).

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BDDARD, F.E., 1886 a. — Preliminary notice of the isopoda collected during the voyage of the Challenger. Part III. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 97-122.
- BDDARD, F.E., 1886 b. — Report on the isopoda, 2nd part. The zoology of the voyage of H.M.S. Challenger. Part XLV III, pp. 1-178.
- BOCQUET, c., 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel de *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, pp. 187-450.
- BOCQUET, c., 1957. — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez des Crustacés. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 244, pp. 1966-1968.
- BOCQUET, c., GUILLET, J. et STOCK, J.H., 1958. — Sur le développement des expansions aliformes du Copépode *Nicothoe astaci* Audouin et Milne-Edwards. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 836-839.
- BOCQUET, c., et STOCK, J.H., 1958. — Copépodes parasites d'Invertébrés des côtes de la Manche. IV. Sur les trois genres synonymes de Copépodes Cyclopoïdes *Leptinogaster* Pelseneer, *Strongylopleura* Pelseneer et *Myocheres* Wilson (Clausidiidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 96, pp. 71-89.

- CALS, p., 1971. — Discontinuité morphogénétique dans la différenciation postembryonnaire des ailes des Lépidoptères : *Bombyx mori* L. (Bombycidae) et *Pieris brassicae* L. (Pieridae). *C.R. Acad. Se. Paris*, 270, pp. 2666-2669.
- CALS, p., 1972. — Gnathiides de l'Atlantique Nord. I. Problèmes liés à l'anatomie et au dimorphisme sexuel des Gnathiides (Crustacea Isopoda). Description d'une forme bathyale du Golfe de Gascogne : *Gnathia teissieri*. *Cah. Biol. Mar.*, 13, pp. 511-540.
- CALS, p., 1973. — Polarité antéro-postérieure du tégument des Arthropodes. I. Apport du microscope électronique à balayage dans l'analyse des structures cuticulaires à l'échelle cellulaire. *C.R. Acad. Se. Paris*, 277, pp. 1021-1024.
- DOLLFUS, A., 1901. — Etude préliminaire des Gnathiidae recueillis par les campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse Alice. *Bull. Soc. zool. France*, XXVI, pp. 239-246.
- GEORGE, R.Y. et STROMBERG, J.O., 1968. — Some new species and new records of marine isopods from San Juan Archipelago. Washington U.S.A. *Crustaceana*, 14 (30), pp. 225-254.
- JUCHAULT-STOLL, c., 1964. — La mue en deux temps chez *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopode Gnathiidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 104, 1, pp. 1-22, 30 figs.
- LEJUEZ, R., 1966. — Comparaison morphologique, biologique et génétique de quelques espèces du genre *Sphaeroma* Latreille (Isopodes Flabellifères). *Arch. Zool. exp. gén.*, 107, pp. 469-667, 12 pl., 19 figs.
- MAYR, E., 1947. — Systematics and the origin of species. Columbia University Press.
- MOERS-MESSNER, W.V., 1936. — Das Marsupium der Amphipoden und Tanaidaceen. Dissertationdruckerei und Verlag Konrad Triltsej. Würzburg.
- MONOD, TH., 1926. — Les Gnathiidae. Essai monographique. Thèse Paris. Larose édit.
- MONOD, TH. et CALS, p., 1970. — Sur une nouvelle crevette cavernicole *Typhlatya galapagensis*. Mission zoologique belge aux Iles Galapagos et en Ecuador. Imprimerie des Sciences, Bruxelles, II, pp. 57-103.
- RICHARDSON, H., 1909. — Some new isopods of the family Gnathiidae from the Atlantic coast of North-America. *Proc. U.S. nat. Mus.*, XXXV, pp. 483-488.
- SANDERS, H.L., 1968. — Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102, pp. 243-282.
- SANDERS, H.L., 1969. — Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. Brookhaven Symp. Biol., 22, pp. 71-80.
- SARS, G.o., 1899. — An account of the Crustacea of Norway. II. Isopoda, Bergen, pp. 145-232.
- STEBBING, T.R.R., 1893. — A history of Crustacea. Recent Malacostraca. *Intern. scient. series*. LXXIV, pp. 1-8 et 1-466.
- STEBBING, T.R.R., 1912. — Crustacea Isopoda of the "Porcupine" expedition. *Proc. zool. Soc. London* (abstract), IV, 112, p. 42.
- STEBBING, T.R.R., 1913. — On the Crustacea Isopoda of the "Porcupine" expedition. *Trans. zool. Soc. London*, XX (1912-1915), 4, 1.
- STEPHENSEN, K., 1915. — Isopoda, Tanaidacea, Cumacea, Amphipoda (excl. Hyperidea) in danish ocean. exp. 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent seas. II. Biology D1, pp. 1-53. Copenhagen.
- TAIT, J., 1917. — Experiments and observations on Crustacea. 2. Moulting of Isopods. *Proc. Roy. Soc. Edinburg*, pp. 59-68.