

## Évolution métamérique et niveaux de discontinuités morphogénétiques tégumentaires chez les Crustacés. Comparaison avec l'action des gènes d'homéose et de diversifications tégumentaires.

Ph. Cals et J. Cals-Usciati

Université P. et M. Curie, Ontogénie et Évolution des Arthropodes  
12, rue Cuvier F-75005 Paris, France

**Résumé :** Actuellement, les données phylogénétiques et celles de génétique moléculaire concernant les évolutions métamériques des Arthropodes sont présentées séparément.

Cependant, Akam a donné un diagramme hypothétique de l'évolution des complexes d'homéose des Myriapodes aux Insectes. De tels faits se rencontrent chez les Crustacés où la diversité métamérique est exceptionnelle, avec des formes homonomes proches à cet égard des Myriapodes (e.g. *Remipedia*) et d'autres évoluées à tagmose hautement différenciée (e.g. *Malacostracea*).

**Abstract :** In the present time, there are two more or less separated works on arthropodian metamerial diversity. On one hand, the crustacean metamery is greatly variable with homonomous myriapod-like primitive organization (e.g. *Remipedia*) and with highly heteronomous tagmosis (e.g. *Malacostracea*). On the other hand, evolution of one to several homeotic genes complex is proposed for the evolution from Myriapod to Insect (Akam diagram). The phylogeny of Crustacea cannot be now directly related with this diagram, but a parallelism does exist.

Chez les Arthropodes, la scutellation, ensemble des expansions superficielles polarisées des unités cuticulaires cellulaires, rend compte des groupements multicellulaires (polyclo-naux ?) à l'échelle des organes spécialisés, surtout neuro-sensoriels, des articles appendiculaires (ou podomères) et des métamères. (cf. Pasteels *et al.*, 1973, Cals, 1974, *in* Grassé, 1975, p. 858 ; Cals, 1973 ; Cals, 1987).

Les évolutions podomériques et métamériques sont distinctes. Cependant, on considère dans les deux cas, qu'un état primitif est homonome quand des unités identiques se succèdent, qu'il est évolué et hétéronome quand s'établit une succession de groupements d'unités morphogénétiques différant notablement au point de vue structure et fonction. Existe-il des gènes d'homonomie et des gènes d'hétéronomie ?

Pour un évolutionniste phylogénéticien, les gènes d'homéose reconnus chez les mutants de la drosophile sont les gènes responsables de l'évolution d'un état primitif homonome (aux segments identiques) à une tagmose hétéronome (aux segments groupés par régions à structure et fonction différentes).

Les approches zoologiques comparatistes et génétiques biomoléculaires peuvent présenter des résultats convergents. Ceux-ci concernent l'importance des polarités cellulaires, métamériques, somatiques. La métamérie n'apparaît pas comme une simple répétition de sous-unités morphogénétiques, elle comporte des répétitions plus ou moins décalées, restreintes ou non, superposées.

## MÉTAMÉRIES

*Gradients de polarité somatique.*

Une protéine à action morphogénétique codée à partir d'un gène maternel isolé chez les mutants *bc* (bicaudal), présente une gradation antéro-postérieure dans l'oocyte de la drosophile (Nüsslein-Volhaert *et al.*, 1980). Ce gradient somatique prézygotique semble moduler les actions des gènes locaux s'exprimant ultérieurement. D'origine postérieure, il coexiste avec d'autres gradients prézygotiques (cf. Akam *et al.*, 1988 ; French, 1990 ; Lepesant, 1990).

La coexistence d'un gradient avec des seuils de discontinuité, pour expliquer la sériation de régions distinctes à limites discrètes, avait déjà été invoquée pour les organisations à potentialité de régulation morphogénétique ("French flag problem", Wolpert, 1969).

Les mutations segmentaires et homéotiques s'apprécient, chez la larve de la drosophile, par l'ordonnance des scutelles, présentes sous la forme d'une seule ligne de spinules par cellule dans les bourrelets de reptation intersegmentaires typiques des Diptères supérieurs (Keilin, 1915 ; Cals & Cals-Usciati, 1986). Ces larves sont particulières par le fait que la plupart des scutelles ont toutes une direction rétrorse, que les champs morphogénétiques scutellés forment des cercles plus ou moins complets en arrière des sigilles (impressions musculaires) transverses des muscles longitudinaux. Une carte de l'agencement cellulaire, cellule par cellule, de la larve de la mouche méditerranéenne des fruits, montre 2 tendances dans les groupements cellulaires, soit en ligne, soit en disque (Cals-Usciati, 1972).

En examinant les différents ordres d'Insectes à l'état adulte, on observe en général une direction antrorse dans le domaine céphalique et rétrorse pour le thorax et l'abdomen.

Chez les Crustacés, les polarités scutellaires sont plus variées que dans les autres classes d'arthropodes. En général, on observe cependant une polarité antrorse dans la région rostrale et rétrorse au voisinage du telson.

Aux exceptions très localisées à la base périphérique de soies, où deux mécanismes de contrôles distincts de la forme et de la polarité des scutelles interviennent (Cals, 1974 a), les épines ou mammelons pluricellulaires, les soies et les scutelles ont la même direction, comme l'a démontré une étude au microscope électronique à balayage du repli palléal (carapace) qui recouvre toute la région thoracique du crabe vert (Bocquet *et al.*, 1976). Cet état n'est pas évident chez le homard, à cuticule plutôt lisse, mais perceptible à l'œil nu chez la langouste (spiny lobster). Tout amateur, pêcheur ou consommateur, saisira une langouste par l'arrière en la serrant vers l'avant justement pour éviter les épines, mammelons acérés multicellulaires, toutes dirigées vers l'avant. Cette différence avec les larves acéphales de diptère peut être, pour un "biomoléculiste" drosophilien, un premier motif d'envisager un programme d'étude étendu aux Malacostracés Reptantia. Les Malacostracés sont les crustacés supérieurs nageurs ou non (Crevette, Bernard l'Hermitte, Crabe). Parmi les marcheurs (Reptantia) à l'abdomen eumérique, on trouve, entre autres, des Macroures (Écrevisse, Langouste) et des Anomoures (Galathée aux grandes pinces fines et à l'abdomen replié).

L'élaboration métamérique et les polarités apparaissent contrôlées par comme un enchaînement hiérarchique en cascade (Akam, 1987) de gènes pré et postzygotiques suivant le schéma suivant :

(1) Gènes maternels (*bicoïd*, *nanos*...) --> (2) gènes "gap" liés au centre de différenciation (*kruppel*, *hunchbach*, *knirps*) --> (3) gènes "alternatifs" ["*pair rule*"] primaires (*hairy*, *runt*) --> (4) gènes "alternatifs" secondaires (*even-skipped*, *fushi tarazu*) --> (5) gènes de polarité subsegmentaire (*engrailed*, *wingless*).

La polarité, appréciée par les marqueurs cuticulaires, s'exprime soit dans la totalité de l'organisme, soit dans des ensembles submétamériques à limites discrètes, les compartiments. Un métamère peut comprendre un compartiment antérieur et un compartiment postérieur.

Les polarités rétrogrades des 6 métamères pléonaux, A1 à A6, abdomen à appendices bifoliés typiques des seuls Malacostracés, sont très différents chez la langouste et la galathée. Des gradients somatiques prézygotiques et d'autres gradients métamériques doivent s'y exprimer différemment.

A l'inverse des insectes, dont les soies ont une gaine géante produite par une seule cellule polyplôïde, les soies des crustacés sont multicellulaires et se présentent comme un cône formé par un épiderme constitué d'une monocouche cellulaire, comparable à cet égard à une larve de drosophile.

Chez la langouste, seule la ligne sétifère de la marge antérieure est antrograde. Dans cette zone d'articulation entre thorax et abdomen, leur direction s'oppose à celle des soies marginales postérieures du céphalothorax. Par contre, de A1 à A6, toutes les soies réparties dorsalement, la plupart en bandes transverses, sont rétrogrades.

Le cas de la Galathée est nettement distinct. Un ensemble A1-A4 s'oppose au groupe A5-A6 + Telson. Le groupe A1-A4, avec A2 et A3 plus riches en soies, a une polarité qui est non pas opposée mais identique aux soies antrogrades du céphalothorax. Par contre, les faces dorsales de A5 et A6 et du telson, classiquement étudiées par les systématiciens, ont des groupes de soies rétrogrades.

Il existe cependant chez les Crustacés deux exemples où la polarité des phanères cuticulaires n'est pas antrograde dans la région céphalique. Chez les *Argulus* et chez les mâles nains de la Sacculine (Høeg, 1987), de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure, les phanères sont toutes rétrogrades.

Chez l'*Argulus* les épines multicellulaires antérieures et les spinules scutellaires sternales interappendiculaires sont toutes dirigées vers l'arrière. Il pourrait s'agir d'une importante modification dans l'action des gènes maternels de gradients de polarité somatique. Si ce point est établi et reconnu comme important et différent du cas des Copépodes, il peut servir d'argument pour ne pas rapprocher Copépodes et Branchiours et exclure ces derniers des Maxillopodes.

A la fin du stade cypris ♂ de la Sacculine, cypris aux 6 métamères postcéphaliques bien distincts, une tagmolyse donne naissance à un mâle nain vermiforme avec un groupe cellulaire pourvu de très longues aiguilles scutellaires. Ce phénomène apparaît comme inverse des segmentations des blastoderms syncytiaux et cellulaires de la drosophile, et par là

même, susceptible d'être mieux compris par l'emploi des méthodes génétiques actuelles. En général, le rôle des scutelles est problématique mais dans le cas du mâle rhizocéphalien, ces scutelles pourraient permettre de contrôler l'orientation de son déplacement vers son réceptacle, dans le sac externe femelle. Avec les aires de reptation drosophilienne qui sont associées au contrôle des déplacements et des mouvements nécessaires à la prise de nourriture, ce sont les seuls cas où une hypothèse fonctionnelle probable peut être avancée.

*Métamères primaires et secondaires. Parasegments.*

Un rapprochement entre zoologie évolutive, avec la notion de métamère secondaire intégrant la partie postérieure d'un segment à l'avant du segment suivant, et concept de gène parasegmentaire, agissant dans les demi-segments postérieur et antérieur successifs, pourrait avoir une valeur heuristique ; il est pour le moins intrigant.

Les frontières du domaine spatial d'expression d'un gène métamérique sont d'abord reconnues par l'analyse phénotypique d'un mutant. Puis, si ce gène est cloné, on peut visualiser son domaine par radioautographie sur coupe au niveau des ADN, par hybridation à l'aide de sondes nucléiques marquées d'une façon adéquate, ou encore au niveau des protéines à l'aide d'anticorps monoclonaux dirigés contre les produits d'expression des c ADN clonés dans *Escherichia coli* et visualisés *in toto* par des révélateurs chromographiques appropriés.

Il a déjà été fait mention de la présence de compartiments antérieurs (A) et postérieurs (P). Les limites d'action de certains gènes ne coïncident pas avec des frontières intermétamériques mais intersegmentaires. Elles correspondent à un "parasegment" incluant le compartiment P d'un métamère et le compartiment A du métamère suivant (revues *in* Lawrence, 1988 ; Akam, 1985, 1987).

Plusieurs types de segmentations arthropodiennes sont bien connus (Snodgrass, 1935). Cet auteur exprime sans ambiguïté qu'une métamérie primaire existe chez les arthropodes à cuticule souple où les attaches musculaires correspondent aux sillons intersegmentaires. Or, tous les Crustacea n'ont pas une cuticule crustacée, indurée par les tannages quinoniques formateurs de sclérotine et par la présence de carbonate de calcium. C'est au moins le cas des Branchiopodes et des Mystacocarides.

Après le céphalosome du Mystacocaride, dix segments se succèdent, les neuf premiers avec trois tergites et une région latérale divisée en son milieu par la structure la plus forte du corps, un phragme allongé transversalement ; c'est uniquement en arrière de celui-ci que se situe l'orifice d'une glande volumineuse. D'un phragme à l'autre, des muscles obliques permettent la courbure totale d'une région où aucun condyle entre des plaques indurées ne contrôle les mouvements intermétamériques. Il est difficile d'admettre rationnellement que l'on est en présence de cinq segments thoraciques et de six abdominaux pour inclure les Mystacocarides avec les Copépodes et les Cirripèdes.

Par contre, la répétition des phragmes apparaît sinon parasegmentaire, mais comme des marqueurs potentiels pour étudier le domaine d'action anamorphique de gènes de polarité

intersegmentaire, comme le gène *en* qui découpe des bandes ectodermiques chez l'écrevisse, seul crustacé étudié avec des sondes génétiques (Patel, Kornberg *et al.*, 1989 ; Patel, Banco *et al.*, 1989).

La métamérie secondaire (Fig. 1B) procède de l'intercalation de zones arthrodiales souples, capables d'extension et de compression, en bandes linéaires latéralement et cylindriques transversalement, intercalées entre des zones indurées indéformables. Pour que les unités rigides soient mobiles, les attaches musculaires excluent les zones souples ; une cloison (phragme), invaginée, s'intercale dans la métamérie primaire musculaire longitudinale et un ensemble secondaire rigide intègre la partie antérieure d'un segment à la partie postérieure du suivant.

Génétique moderne et zoologie s'accordent pour décrire la métamérie comme la présence de multiples domaines répétitifs, alternatifs, plus ou moins décalés, restreints ou chevauchants. C'est un problème sinon impossible, mais du moins ardu, que de concilier ces données qui devraient être complémentaires.

#### *Tagmose. Lipomérisme. Nomomérisme...*

##### *Les "lois" de Ray-Lankester*

"Il y avait une ambition "platonicienne" dans la recherche systématique des invariants anatomiques à laquelle se consacrèrent les grands naturalistes du XIX<sup>e</sup> après Cuvier (et Goethe)" (Monod J., 1970, p. 117). Une partie de cette recherche initiale concernant les métamères est expliquée dans un exposé bref et percutant, se terminant par les "lois" du métamérisme de Ray Lankester, 1904 (Jeffs & Keynes, 1990). Il ne s'agit pas de lois au sens physique. En énonçant d'abord les états primitifs suivis des états évolués correspondants, il semble possible de les exposer par quelques oppositions :

Homonomie/tagmose hétéronomique (loi II homoémérisme + loi III). Des tagmes (régiments) formés de groupes matémériques qui défilent avec des outils différents (e.g. pattes cylindriques marcheuses, pléopodes de la langouste) correspondent à un phénomène de tagmose/sub-tagmose (Raw, 1955).

Anomérisme (quantification variable) / Nomomérisme avec des tagmes à nombre strictement fixé (e.g. 6 céphaliques + 8 thoraciques + 6 abdominaux eumalacostracéens) (loi I).

Eumérisme (limites arthrodiales bien marquées) / lipomérisme (disparition des seules limites, loi XII) / fusion (lipomérisme + fusion des organes de plusieurs métamères, loi XIII) / excalation (non-formation d'une partie dorsale ou ventrale, loi XI).

L'atrophie liminaire (loi X) à une extrémité d'un tagme est un cas d'évolution singulière d'un seul métamère pouvant être intertagmatique.

Les homéoses, mutationnelles, de régénération (loi VIII), ontogénétiques, sont complexes, le dernier cas concerne plus particulièrement des hétérochronies phylogénétiques (*Monodella* in Monod & Cals, 1988).

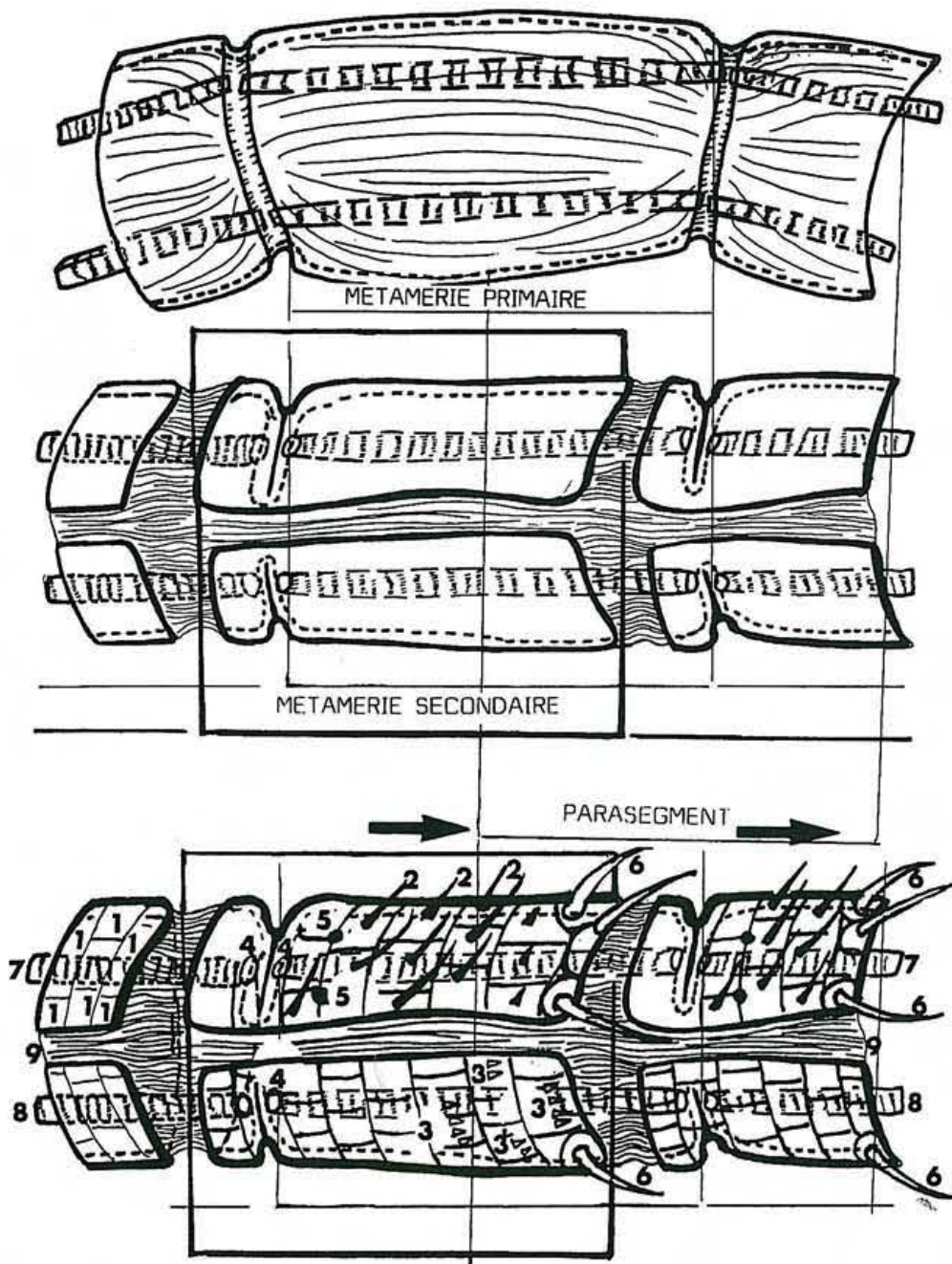


Fig. 1 : Métaméries primaire et secondaire. Parasegments.

- 1 : Unité cuticulaire unicellulaire
- 2 : Scutellation sur sclérite dorsal (1 scutelle par cellule)
- 3 : Scutellation sur sclérite ventral (1 rang de scutelles par cellule)
- 4 : Sigilles (empreintes musculaires)
- 5 : Orifices glandulaires
- 6 : Soies
- 7 : Muscles longitudinaux dorsaux
- 8 : Muscles longitudinaux ventraux
- 9 : Ensembles arthrodiaux (intermétamérique et pleural).

*Homéose, homonomie et podomérie. Bateson et l'homéose.*

“Peut-être les biologistes modernes ne rendent-ils pas toujours justice au génie des hommes qui, sous la stupéfiante variété des morphologies et des modes de vie des êtres vivants, ont su reconnaître sinon une “forme” unique, du moins un nombre fini de plans anatomiques, chacun d’entre eux invariant au sein du groupe qu’il caractérise” (J. Monod, 1970, p. 117).

Bateson (1984) sépare 3 phénomènes, les variations du nombre des métamères chez *Carcinus* et *Artemia* (p. 95-101), l’homéose (p. 149-153), les duplications plus ou moins totales des appendices (p. 525-543).

Le cas de l’*Artemia*, très étudié aujourd’hui (Hernandorena, 1989), représente peut-être, par son anamorphose, un des cas les plus favorables à la mise en évidence *in situ* de l’action des gènes de segmentation à une époque post-embryonnaire, dans la zone de morphogenèse subterminale.

La notion d’archétype, si décrite par les cladistes (Schoffeniels, 1984) est aussi relative qu’utile. “Il ne faut pas avoir peur des archétypes, ils n’existent pas” (Teissier, 1962). Cependant, l’archétype du Malacostracé (Calman, 1909, Fig. 85, p. 145) et du diagramme valable uniquement pour le thoracopode malacostréen (tp.) (Calman, loc. cit., Fig. 86, p. 146) montre bien une série thoracopodiale idéalement homonome des tp1 à tp8.

Normalement, chez un crabe, en avant des tp8. 7. 6. 5. locomoteurs, se trouve tp4 spécialisé. Si dans le cas du “chancre” (*Cancer pagurus*), le tp3 est transformé en pince, ce n’est pas le type le plus courant, tp. postérieur, qui a été formé. On n’a pas véritablement un rétablissement homonome mais un renforcement de l’hétéromie.

Par contre, l’augmentation du nombre d’épipodites en arrière de tp4 dans une population de la crevette, *Hippolyte fabricii*, est typiquement un retour à l’homonomie.

La transformation, sans doute après régénération, d’un œil en antenne chez une langouste tropicale est toujours observable au Museum National d’Histoire Naturelle (*Panulirus penicillatus* (Olivier, 1871, n° d’enregistrement PA. 474).

*Caride primitif : les Procaridoïdes.*

La référence à un archétype idéal chez les crevettes permet de considérer comme primitive une famille de crevettes où tp3 n’est pas transformé en patte-mâchoire spécialisée, mais intégré dans une série homonome de tp3 à tp8 (Chace & Manning, 1972). Pour mieux marquer le sens de l’évolution caridienne, il semble préférable d’inclure les Procarides dans l’ensemble des Caridoïdea.

*Disjonction entre métamérie et podomérie.*

Une tendance amène à penser que des complexes géniques distincts contrôlent les morphogenèses segmentaires et appendiculaires. En effet, il existe une délétion où les segments

T3 + abdominaux suivants persistent quantitativement tout en étant transformés tous en T2. En outre, quand un changement appendiculaire intervient, comme pour la mutation *antennapedia*, le métamère est conservé (Lepesant, 1990).

Des données concordantes existent, accumulées par les systématiciens. Ainsi, un spécialiste d'une famille d'Ostracodes, d'un groupe de Copépodes libres, un carcinologue *s. str.* spécialiste de crabes sait que, pour une métamérie identique, il existe un grand nombre de diversifications appendiculaires.

Cependant, 2 cas choisis chez les Céphalocarides et les Thermosbénacés sont significatifs. Chez les Céphalocarides, 8 segments existent entre la tête et le segment génital ; s'il sont tous appendiculés dans le genre *Hutchisoniella*, le 8<sup>e</sup> segment pré-génital est apode (Fig. 2c) chez *Lightiella*.

Chez les Thermosbénacés, tous les 8 thoracomères sont présents chez les deux genres *Monodella* et *Thermosbaena*, cependant les 2 derniers segments thoraciques ne sont apodes que chez les *Thermosbaena* (Monod & Cals, 1988). Les évolutions de présence ou absence totale sont à l'évidence discontinues ; les discontinuités ne peuvent être exclues des schémas évolutifs, même si elles doivent être associées à des modifications progressives.

Chez les Céphalocarides, un peltidium lipomérique marque bien le tagme céphalique. Cependant la morphologie, et donc la morphogenèse, du dernier appendice gnathal présente la même structure que les appendices du tronc.

De même, chez les Mystacocarides, les Al et Md ont une structure très voisine, ce qui se retrouve aussi accentué et étendu aux quelques métamères suivants chez les Phosphatocopinae, Ostracodes fossiles du Dévonien (Fig. 3).

Chez les Isopodes, les variations lipomériques sont très variables. Une incorporation de tp2 au céphalosome et une excalation et une apodie du tp8 génital  $\delta$  fera apparaître une décapodie sans qu'on puisse parler d'une synapomorphie avec les décapodes. Chez les Isopodes, la subtagmose apparaît pour la taille des pattes à un niveau générique (Monod, 1926) ou spécifique (Cals, 1974b). L'hétérogénéité tagmatique se situe entre tp4 et tp5 (ligne de Tait, t, Fig. 3), elle s'accompagne d'une singularité métamérique avec l'excalation de th8. Une autre ligne de subtagmose, la ligne arctudirienne, se situe entre tp5-tp6. (Fig. 3, a). Les lignes T et A se manifestent à un niveau supérieur des genres ou espèces, celui des familles (Sars, 1889).

#### *Latéralité et compartiments darwiniens.*

A l'échelle du pallium, qui recouvre l'ensemble somatique des Cirripèdes verruciformes, se forment des plaques avec des individus dextres et senestres en fonction des 4 plaques operculaires, dont 2 suivant les individus - les droites ou les gauches - s'incorporent à la muraille.

Les plaques ont des limites discrètes et des formes définies. Darwin les dénomme comme des compartiments ; les cellules d'une plaque X ne peuvent être incorporées à la plaque Y adjacente et réciproquement. On retrouve bien la notion de compartimentation épidermique drosophilienne (Cals & Cals-Usciati, sous presse).



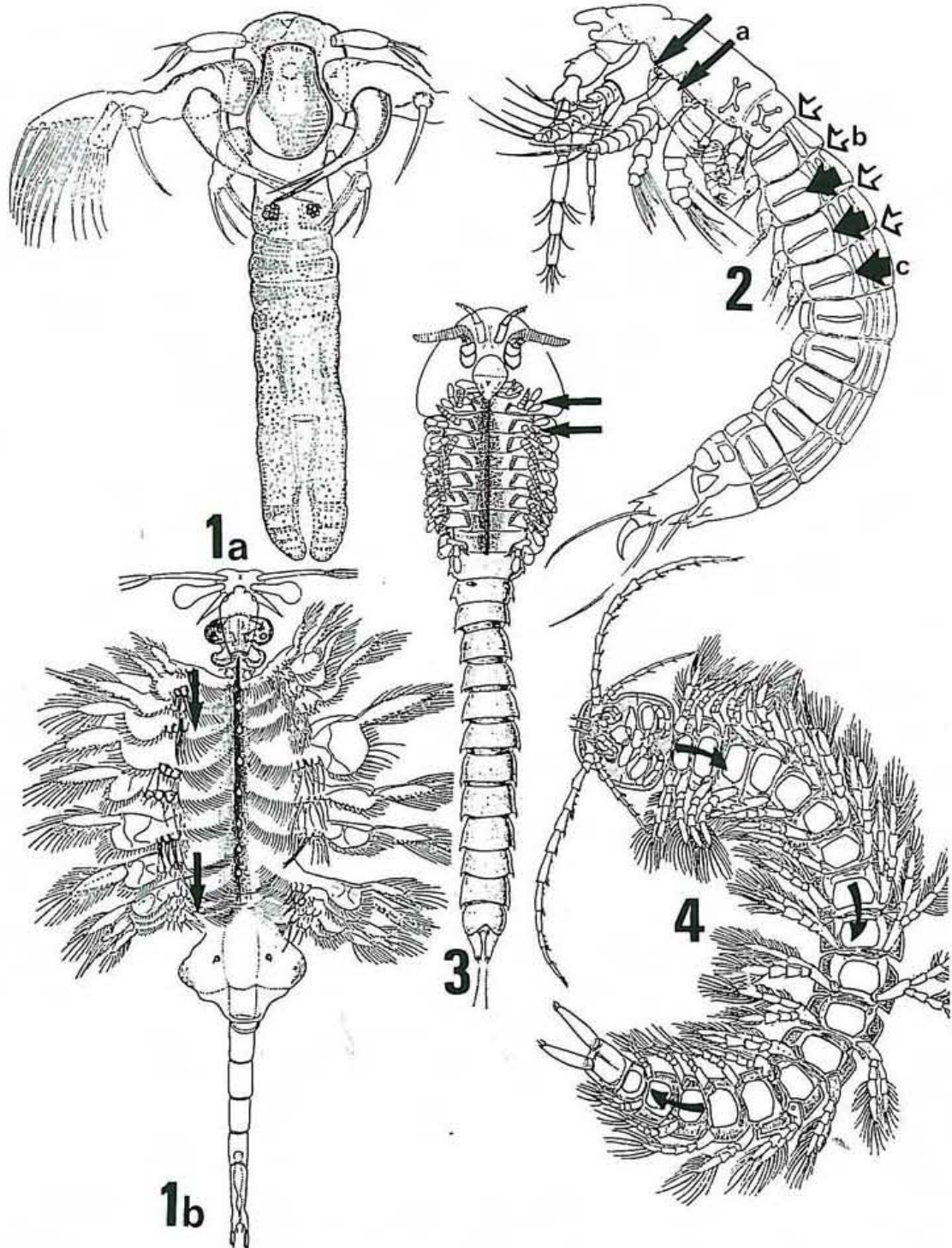


Fig. 2 : Métamérie et homonomie des Crustacés inférieurs. Note : La définition phylogénétique de l'homéose est un retour partiel d'un état homonome chez un organisme hétéronome.

1a. Métanauplius d'*Artemia*. La région postnauplienne apode, futur tronc, n'est pas abdominale.

1b. Femelle adulte d'*Artemia*. A la taille près, les appendices postcéphaliques sont identiques.

2. Mystacocaride. a : Quasi-homonomie entre l'antenne (préorale) et la mandibule ; b, c : double répétition intermétamérique (b) et intramétamérique (c).

3. Céphalocaride. Identité des plans de la maxille postcéphalique et des appendices du tagme troncal (flèches).

4. Rémipède. Homonomie postcéphalique des appendices, s'étendant jusqu'au segment pénultième, apode, non abdominal.

### *Homéose hétérochronique.*

Ce cas ne se manifeste ni à un niveau général, ni à un niveau appendiculaire mais à celui de la seule rame interne de *tpl*, réduite à un mucron chez les juvéniles et les adultes femelles de *Monodella*. Ce n'est que chez le mâle que l'on note un phénomène d'apparition tardive d'une structure pédiforme sous forme d'un palpe pentamère. Cette expression imaginaire et cette quasi-homéose ne sont pas sans rappeler la morphogénèse nymphale de l'appendice pédiforme *Antp*.

### *Évolution des complexes homéotiques et phylogénie.*

Les gènes homéotiques analysés par leurs séquences nucléotidiques présentent un motif court commun l'homéobox, ou boîte homéotique, l'homéodomaine désignant le motif protéique commun correspondant.

En raison des ressemblances entre Annélides, Trachéates et Crustacés, les zoologistes ont imaginé un ancêtre crustacéen myriapodiforme (Raw, 1955), ce qui a été confirmé par la découverte des Rémipèdes (Yager, 1981).

La contrepartie biomoléculaire existe puisque le gène, *engrailed* s'exprime chez les Annélides, les Insectes, les Crustacés et les Chordés (Patel *et al.*, 1989 *Développement* ; 1989, *Cell*).

L'action génétique d'homéose est contrôlée par des gènes trans-régulateurs et par les étapes 2.3.4.5 des gènes *gap-pair-rule* primaires et secondaires - gènes de polarité intrasegmentaire. La question est de savoir sur quels gènes réalisateurs agissent les gènes d'homéose (Fig. 1, synthèse de synthèses, Lepesant, 1990).

Deux complexes homéotiques sont reconnus, les 5 gènes (*labial lab*, *proboscipedia pb*, *deformed Dfd*, *sexcomb reduced Scr*, *antennapedia Antp*) du complexe *antennapedia*, *C Antp* et les 3 gènes du complexe *Bithorax*, *C BX*, (*Ultrabithorax Ubx*, *abdominal A Abd A*, et *abdominal B Abd B*). Avec une concision excessive, on peut résumer l'action des mutations *antennapedia* par l'apparition d'une structure thoracique dans la tête, et inversement le *C BX* produit des mutations thoraciques dans l'abdomen.

On peut aussi établir une relation colinéaire entre les sous-tagmes et les gènes de la façon suivante : sous-tagmes préoraux (*lab*), gnathaux (*pb*, *Dfd*, *Scr*), thoraciques et  $A_1$  (*Antp*, *Ubx*), préabdomen (*Abd A*), postabdomen (*Abd B*), les gènes étant répartis sur le bras droit du chromosome 3 d'une façon inexplicable dans l'ordre des tagmes.

On est tenté de calquer ce schéma sur les subdivisions tagmatiques des Crustacés. Cependant, les Crustacés sont progonéates et les Insectes opisthgonéates ; chez ces derniers, à partir de  $A_8$ , les segments sont intégrés pour former des génitalia qui n'ont pas leurs équivalents, sauf peut-être chez les crustacés non Malacostracés. Enfin, on ne peut parler de "tronc" que chez les Crustacés non Malacostracés, alors qu'il existe un thorax et un abdomen chez les Malacostracés.

Un scénario vient d'être avancé (Akam *et al.*, 1988, Fig. 7) pour proposer des relations entre un très ancien myriapode, sans gonopore ?, mais avec une faible céphalisation et un ensemble trisériel de métamères.

1 - *Dfd*-oïde - 2 *Antp*-oïde - 3 *Abd B*-oïde. Au cours de l'évolution, 1 et 2 distaux persistent et *Antp*-oïde se dédouble successivement.

*Scr*-oïde <---- *Antp*-oïde Myriapode ----> *Antp*-oïde

*Antp*-oïde

*Scro*-oïde <---- *Antp*-oïde a Myriapode a ----> *Antp*-oïde Myriapode

*Antp*-oïde c <---- *Antp*-oïde b ----> *abd*-oïde

*Ubx*-oïde <---- *abd*-oïde ----> *abd A*-oïde

Dans le schéma évolutif du passage des Crustacea "myriapodes" aux Crustacea à 3 tagmes, seuls ceux-ci possèdent des gènes de type *abd*. Une constante persiste : la région préorale tétracérate.

En raison des homonomies antenno-gnathale (Mystacocarides, Ostracodes fossiles) gnatho-troncale (Céphalocarides), certains chevauchements peuvent exister entre types *Dfd* *Lb* et *Antp*, ou *Antp* antérieur et *Antp*-apode (*Antp* ou *Ubx* non exprimés).

Les métamères, ou interrégions, génitalisés (G), peuvent s'accorder avec 2 hypothèses, soit :

*Antp A* <---- *Antp* ----> *Antp G*.

soit

*Abd G* —> *Adb* ----> *Adp-post*.

En retenant que le dernier segment des Rémipèdes est apode et qu'il n'y a pas lieu dans ce cas de parler d'abdomen, il semble cohérent de ne pas considérer comme abdominaux les 6 derniers métamères apodes des Mystacocarides et des *Artemia* (Fig. 3).

Il faut savoir que paléontologistes et zoologistes étudient dans quelques rares centres privilégiés la phylogénie des Crustacés. Il ne saurait être question dans le cadre de ce travail d'approfondir les problèmes qui se présentent à tous les niveaux systématiques.

La distinction par Borraille de deux types appendiculaires crustacéens (Borraille, 1926) apparaît fondamentale. L'appendice foliacé, natatoire, sensoriel, et capteur de particules : le phyllopede, s'oppose à l'appendice à rames internes ambulatoires multicylindriques. Tous les appendices troncaux phyllopodiaux (branchiopodial ou myxopodial) post-céphaliques correspondent à la présence d'un tronc solénosterne, la solénosternie correspondant à un canal ouvert qui creuse ventralement tous les sternums et où les particules captées passent en allant vers l'avant. Le canal solénosterne de l'Artémie est pourvu d'épines antrorses (Fig. 2).

Les appendices des "myriapodoïdes" Rémipèdes n'appartiennent à aucune des catégories précédemment connues, si ces formes ont des larves métanaupliennes naupliopodes (type A2 de l'Artémie, Fig. 2), la connaissance de leur ontogénèse pourrait être décisive pour l'appréciation de l'évolution crustacéenne.

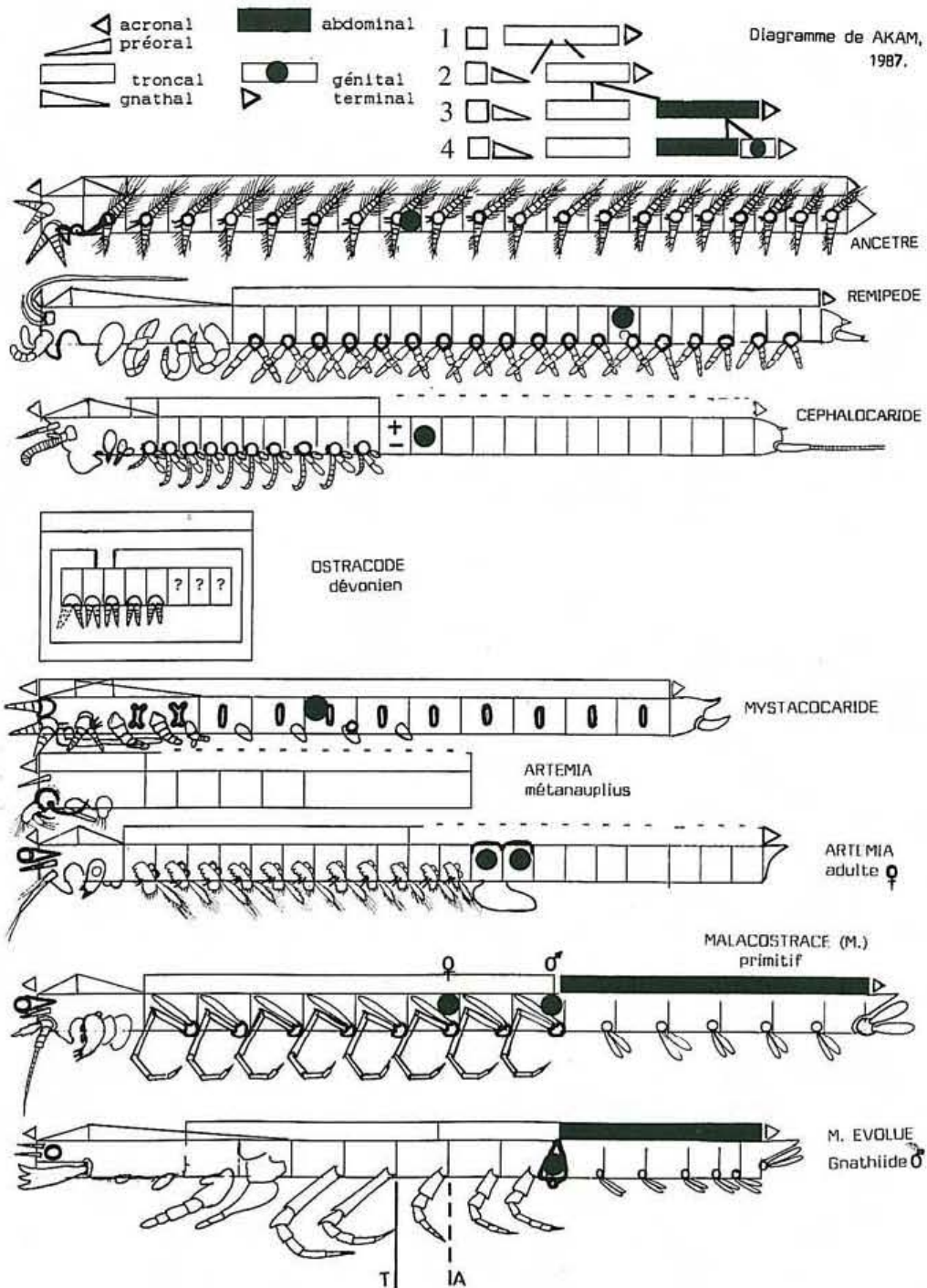


Fig. 3 : Hypothèse de l'évolution du complexe *Antennapedia* et tagmose chez divers Crustacés. L'identité des symboles des complexes géniques d' Akam et des tagmes n'implique aucune similitude ; elle soutend une problématique des rapports d'évolution d'états homonomes vers des états hétéronomes. Diagramme de Akam (1987). Complexes postcéphaliques. (Explications dans le texte).  
 1<sup>re</sup> ligne : Myriapode sans gnathos. *Dfd*-like + *Antp*-like + *Abd B*-like (caudal-like).  
 2<sup>e</sup> ligne : Myriapode avec gnathos. *Dfd*-like + *Scr*-like + *Antp*-like + caudal-like.  
 3<sup>e</sup> ligne : Apterygote. *Scr*-like gnathal + *Antp*-like + *abd*-like.  
 4<sup>e</sup> ligne : *Drosophila*. *Scr*-like + *Antp*-like + *Ubx*-like + *Abd A*-like.

## CONCLUSION

La présence de gènes à fortes affinités depuis les Métazoaires primitifs jusqu'aux Vertébrés laisserait penser à un antihazard ou à un unique déterminisme d'évolution endogène. Ce serait oublier que des phylums métamérisés comme les Trilobites du Paléozoïque et les Dinosaures du Coénozoïque ont totalement disparus et avec eux leurs gènes d'homéose.

La nouvelle synthèse des années 20 était un progrès, elle pourrait apparaître sinon en partie obsolète, mais du moins soumise à des transformations factuelles et conceptuelles. Comme les gènes d'homéoses, les idées peuvent évoluer graduellement avec des seuils arrivant à provoquer des discontinuités, facteurs de novations et de disparitions.

## INDEX ALPHABÉTIQUE

- AKAM, M., 1985. Segments, lineage boundaries and the domains of expression of homeotic genes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 312 : 179-187.
- AKAM, M., 1987. The molecular basis for metameric pattern in the *Drosophila* embryo. *Development*, 101 : 1-22.
- AKAM, M., I. DAWSON & G. TEAR, 1988. Homeotic genes and the control of segment diversity. *Development*, 104, Supplement., 123-133.
- BATESON, W., 1894. Materials for the Study of Variation with especial regard to Discontinuity in the Origin of species. Mc. Milan. London.
- BOCQUET, Ch., Ph. CALS & B. RENAUD, 1976. Ordonnance et variations locales des populations cellulaires épidermiques de *Carcinus maenas* (L.) (Crustacé. Décapode). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 183 : 349-352.
- BORRADAILLE, L.A., 1926. Notes upon crustacean limbs. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér 9, 17 : 193-213.
- CALMAN, W.T., 1909. Crustacea. Third fascicule in part VII (Appendiculata) of A Treatise on Zoology. Sir Ray Lankester, edit.
- CALS, Ph., 1973. Polarité antéro-postérieure du tégument des Arthropodes. Apport du microscope électronique à balayage dans l'analyse des structures cuticulaires à l'échelle cellulaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t 277 : 1021-1024.
- CALS, Ph., 1974 (a). Mise en évidence, par le microscope électronique à balayage, de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteur des Arthropodes : *Tylos latreilli* [Audouin] [Crustacé. Isopode] et *Periplaneta americana* (L) (Insecte Dictyoptère). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 279 : 663-666.
- CALS, Ph., 1974 (b). Gnathiides de l'Atlantique-Nord. II. Description de *Bathynathia monodi*. N.SP. Gnathiide bathial (Crustacea Isopoda) du golfe de Gascogne. Étude de l'hétérogénéité métamérique des métamère péréiaux. *Cah. Biol. Mar.*, 15 : 409-430.
- CALS, Ph., 1987. Niveaux de compartimentation épidermique et spéciation des Crustacés Thermosbénacés (*Thermosbaena mirabilis* Monod et *Monodella atlantomaroccana* Boutin et Cals). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 305 D : 661-666.
- CALS, Ph. & J. CALS-USCIATI, 1986. Distinction des diverses catégories fonctionnelles de mégasètes chez *Thermosbaena mirabilis* (Crustacés), en fonction du concept de compartimentation cellulaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 303 D : 459-464.
- CALS, Ph. & J. CALS-USCIATI. Polarité et latéralité des plaques épidermiques palléales chez l'adulte du cirripède verucomorphe bathyal, *Verruca trisculcata*. *Vie & Milieu*, sous presse.
- CALS-USCIATI, J., 1972. Les relations hôte-parasite dans le couple *Ceratitis capitata* Wied (Dipt. Trypetidae) et *Opius concolor* Szepilgeti (Hymenoptera, Braconidae). I. Morphologie et organogénèse de *Ceratitis capitata* (développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (développement embryonnaire et larvaire). *Annls Zool. Ecol. anim.*, 4 : 427-481.
- CHACE, F.A. & R.B. MANNING, 1972. Two new caridean shrimps, one representing a new family, from marine pools on Ascension Island. *Smith. Contr. Zool.* 131 : 1-18.

- FRENCH, V., 1990. The development of segments in the invertebrates. *Developmental Biology*, Vol I, n° 2 : 89-100.
- GRASSÉ, P.P., 1975. *Traité de Zoologie. Téguments, Système nerveux, Organes sensoriels*, T. VIII, III, Masson & Cie éd., Paris, 910 pp.
- HERNANDORENA, A., 1989. Heat shock induces developmental anomalies in *Artemia*. 91-98 in *Cell and Molecular Biology of Artemia development*. Renum Publishing Corporation.
- HØEG, J.T., 1987. The relation between cypris ultrastructure and metamorphosis in male and female *Sacculina carcini* (Crustacés. Cirripedia). *Zoomorphology*, 107 : 299-311.
- JEFFS, P.S. & R.J., KEYNES, 1990. A brief history of segmentation. *Developmental Biology*, Vol 1 : 77-87.
- KEILIN, D., 1915. Recherches sur les larves de Diptères Cyclorhaphes. *Bull. Sci. Fr et Belg*, 49 : 15-198.
- LANKESTER, E.R., 1904. The structure and the classification of the Arthropoda. *Q.J. Microsc. Sci*, 47 : 523-582.
- LEPESANT, J.A., 1990. Les gènes homéotiques. *Reprod. Nutr. Dev. Suppl*, 1 D (sous presse).
- LAWRENCE, P.A., 1988. The present status of the parasegment. *Development*, 104. Supplement, 61-65.
- MONOD, Th., 1926. Les gnathiidae. Essai monographique. Thèse. Paris Larose. Edit, 668 pp.
- MONOD, Th. & Ph. Cals, 1988. Systématique et évolution des Thermosbénacés (Arthropodes, Crustacés) d'après l'ordonnance des structures épidermiques superficielles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306 D : 99-108.
- MONOD, J., 1970. Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne. Seuil. Paris. 1-197.
- NÜSSLEIN-VOLHARD, C. & E. WIESCHAUS, 1980. Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature Lond*, 287 : 795-801.
- PATEL, N.H., T. KORNBERG, C. GOODMAN, 1989. Expression of engrailed during segmentation in grasshopper and crayfish. *Development*, 107 : 201-212.
- PATEL, N.H., E. E. MARIN BANCO, K.G. COLEMAN, S.J. POOLE, M.C. ELLIS, T.B. KORNBERG, C.S. GOODMAN, 1989. Expression of engrailed protein in arthropods, annelids and chordates. *Cell*. 58 : 955-968.
- RAW, E., 1955. The Malacostraca. Their origin, relationships and phylogeny. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12, VIII : 731-756.
- SARS, G.O., 1889. An account of the Crustacea of Norway. II. Isopoda. Bergen. pp 145-232.
- SCHOFFENIELS, E., 1984. A propos du cladisme. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 114 : 125-142.
- SNODGRASS, R.E., 1935. Body regions, sclerites, and segmentation. Chapitre IV, 70-82. Chapitre IV in *Principles of Insect Morphology*. 667 p. Mc Graw. Hill. New York and London.
- TEISSIER, G.T., 1962. Enchaînement des générations et Évolution. *Scienta*. 7 p.
- WOLPERT, L., 1969. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *J. Theor. Biol.*, 25 : 1-47.
- YAGER, J., 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from marine cave in the Bahamas *J. Crust. Biol.*, 1 : 328-333.