

**Nouvelle contribution
à la connaissance de *Neoglyphea inopinata*
Forest & de Saint Laurent,
à propos de la description de la femelle adulte**

Jacques FOREST & Michèle DE SAINT LAURENT

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Zoologie, Arthropodes
et
École Pratique des Hautes Études,
Laboratoire de Carcinologie et Océanographie biologique
61, rue Buffon
75005 Paris

RÉSUMÉ

Neoglyphea inopinata n'était encore connu que par des mâles adultes et un juvénile de chaque sexe. Trois nouveaux spécimens ont été capturés au cours de la campagne MUSORSTOM 3 en juin 1985, dont deux étaient des femelles adultes. Leur étude permet de compléter la description de l'espèce et de mettre en évidence un caractère important du groupe des Glypheidea, à savoir l'absence d'un réceptacle séminal ou thélycum. Un dimorphisme sexuel est par ailleurs mis en évidence : il porte sur la forme et la dimension des périoïpodes de la première paire, qui sont beaucoup plus courts chez la femelle, et, plus discrètement, sur la

forme des pleurons abdominaux. Ce dimorphisme sexuel du genre récent *Neoglyphea* est comparé à celui qui a pu être observé chez des taxa fossiles. Les données nouvelles fournies par la campagne MUSORSTOM 3 permettent d'appuyer et de compléter les hypothèses antérieures sur l'éthologie de l'espèce. D'après la dimension des ovules et le diamètre des orifices génitaux des femelles on peut par ailleurs supposer que *Neoglyphea* présente un développement condensé, sinon direct.

Les trois groupements des Glypheidea, des Eryonidea et des Scyllaridea diffèrent les uns des autres par

une série de caractères importants et originaux. Leur réunion dans une même unité taxonomique, telle qu'elle est proposée dans les classifications les plus récentes, n'est pas retenue, et chacun d'eux est con-

sidéré ici comme un infra-ordre. L'analyse des caractères des Glypheidea fait par contre apparaître de nombreux points communs avec les Astacidea dont ils pourraient sans doute être rapprochés.

ABSTRACT

A further contribution to studies on *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent with a description of the adult female.

Three new specimens of *Neoglyphea inopinata*, two of them being adult females, were obtained in June 1985 from the Musorstom 3 Expedition. These latest finds widely increase our knowledge of the species. First of all we can now add a morphological description of the female, previously unknown. A sexual dimorphism is clearly apparent, similar to the dimorphism already noticed in some fossil Glypheids; the first pereopod is much shorter in the female, and the abdominal pleura slightly more rounded. The discovery of females provides highly important information on this group. We find, among other things, that there

is no seminal receptacle or thelycum. These additional data support and complement our previous hypothesis on the ethology of *Neoglyphea*. Moreover, an abbreviated development may be inferred from the presumably large eggs.

In a short discussion on the systematic position of the Glypheidea, we express the view that the infra-order of Palinura, proposed in recent classifications of the Decapoda, cannot be accepted. The three taxa Scyllaridea (or Palinuroidea), Eryonidea (or Eryonoidea) and Glypheidea (or Glypheoidea) have so many important diverging features that each of them must be considered as an independent infra-order. On the other hand, Glypheidea share many characters with the Astacidea, and are perhaps more closely related to this infra-order.

INTRODUCTION

L'étude morphologique du Glyphéide actuel *Neoglyphea inopinata* Forest et de Saint Laurent, publiée en 1981, était essentiellement fondée sur le mâle adulte holotype recueilli par l'*Albatross* en 1908, et sur sept mâles adultes et un juvénile de chaque sexe provenant tous de la première campagne MUSORSTOM, réalisée en mars 1976. En présentant cette publication nous ne pouvions que souligner son caractère incomplet, puisque l'on ignorait tout de la femelle à maturité et du mode de développement de l'espèce. Depuis lors, pour essayer de combler ces lacunes, deux autres expéditions ont été organisées. Celle de novembre-décembre 1980 a été décevante, un seul spécimen, mâle, de petite taille et mutilé, ayant été capturé. En revanche, la campagne MUSORSTOM 3, en mai-juin 1985, a atteint son principal objectif : sur les trois spécimens de grande taille obtenus, deux étaient des femelles. Nous nous sommes principalement attachés ici à décrire et à figurer les traits morphologiques qui distinguent les femelles de *Neoglyphea inopinata* des mâles étudiés en 1981.

L'espèce présente un dimorphisme sexuel qui

porte principalement sur la longueur et les proportions relatives des deux premières paires de pério-podes. Ces caractères sont quelque peu variables chez les mâles et nous avons au préalable précisé la limite de leurs variations afin que les comparaisons avec les femelles soient significatives. Les deux sexes se distinguent également par la forme des pleurons abdominaux. Les remarques sur les différences morphologiques séparant les mâles et les femelles de l'espèce actuelle ont été étendues aux Glyphéides fossiles, chez lesquels un dimorphisme sexuel du même ordre a déjà été décrit.

Les autres points traités dans ce travail sont relatifs à l'éthologie, à la reproduction et à la croissance de *Neoglyphea inopinata*. Dans ces différents domaines, et particulièrement dans les deux derniers, nous n'avons disposé que de données fragmentaires et peu nombreuses. Nous nous sommes efforcés d'en donner des interprétations cohérentes, mais qui n'en sont pas moins hypothétiques dans l'ensemble.

Enfin, la morphologie de la femelle adulte d'un Glyphéide étant maintenant connue, il est pos-

sible de présenter de nouvelles remarques sur les affinités phylétiques du groupe et sur sa situation probable parmi les autres Reptantia.

La présente note porte sur le matériel suivant, non mentionné en 1981¹ :

Campagne MUSORSTOM 2

Station 1, 20.11.1980, entre 11h 00 et 12h 00, 14°00,3' N, 120°19,3' E à 14°00,4' N, 120°17,6' E, 198-188 m : 1 ♂ (mutilé) 23 ± 1 mm (longueur totale estimée : entre 48 et 52 mm).

Campagne MUSORSTOM 3

Station 87, 31.05.1985, entre 10h 24 et 11h 09, 14°00,6' N, 120°19,6' E à 14°00,3' N, 120°18,4' E, 197-191 m : 1 ♀ 47,5-110 mm.

Station 91, 31.05.1985, entre 16h 00 et 16h 50, 14°00,1' N, 120°17,8' E à 14°00,9' N, 120°19,2' E, 190-203 m : 1 ♂ 52,5-116 mm.

Station 109, 2.06.1985, entre 11h 27 et 12h 17, 14°00,2' N, 120°17,6' E à 14°00,4' N, 120°19,0' E, 190-198 m : 1 ♀ 52,5-117 mm.

MORPHOLOGIE DE LA FEMELLE

Le relevé des caractères morphologiques qui distinguent les femelles des mâles de *Neoglyphea inopinata* peut être considéré comme significatif dans la mesure où nous avons disposé d'individus du même groupe de taille et, partant, de la même classe d'âge. Le matériel sur lequel sont fondées nos comparaisons comprend principalement, d'une part cinq mâles dont la longueur totale va de 116 à 123 mm, et la longueur de la carapace, plus rigoureusement mesurable, de 52 à 55 mm, d'autre part les deux femelles de 110 et 116 mm, à carapace longue respectivement de 47,5 et 52,5 mm.

Le mâle et la femelle figurés ici en grandeur nature, en vue latérale et avec les appendices du côté droit (fig. 1 a et 1 b), ont été recueillis au cours de MUSORSTOM 3 et ont exactement la même taille, 116 mm pour la longueur totale, 52,5 mm pour celle de la carapace.

CÉPHALOTHORAX

Les longueurs relatives du céphalothorax et de l'abdomen sont identiques dans les deux sexes, de même que la forme et les proportions de la carapace. La carapace de la femelle présente les divers sillons observés chez le mâle, et la même ornementation de tubercules épineux sur la face dorsale. Les deux spécimens figurés diffèrent

certes par la longueur du manchon céphalique sur lequel s'insèrent les pédoncules oculaires et antennulaires, qui est plus court chez la femelle : son rostre dépasse la base des cornées, alors qu'il ne l'atteint pas chez le mâle. Cependant, ce manchon est nettement plus long chez l'autre femelle, et il est quelque peu variable chez les mâles, si bien que ce caractère ne peut être regardé comme distinctif.

Le sternum thoracique et l'épistome ont exactement la même conformation chez les mâles (1981 : 57-60, fig. 8 et 9, holotype) et chez les femelles, qui, en particulier, ne présentent aucune structure identifiable à un thélycum sur les dernières pièces sternales (fig. 2).

ABDOMEN

La description de l'abdomen du mâle (1981 : 60, fig. 10-12) s'applique dans l'ensemble à celui de la femelle. Nous avons cependant relevé des différences dans la forme des pleurons des segments 2 à 5. En comparant les figures 1 a et 1 b on constate que les bords antéro- et postéro-ventraux des pleurons 2 et 3 forment un angle légèrement obtus mais bien marqué chez le mâle, alors qu'ils se rejoignent suivant une courbe continue chez la femelle. Sur les segments 4 et 5, ces bords tendent à s'arrondir chez le mâle, mais

1. Les deux dimensions indiquées pour chaque spécimen sont la longueur de la carapace, rostre inclus, et la longueur totale du corps.

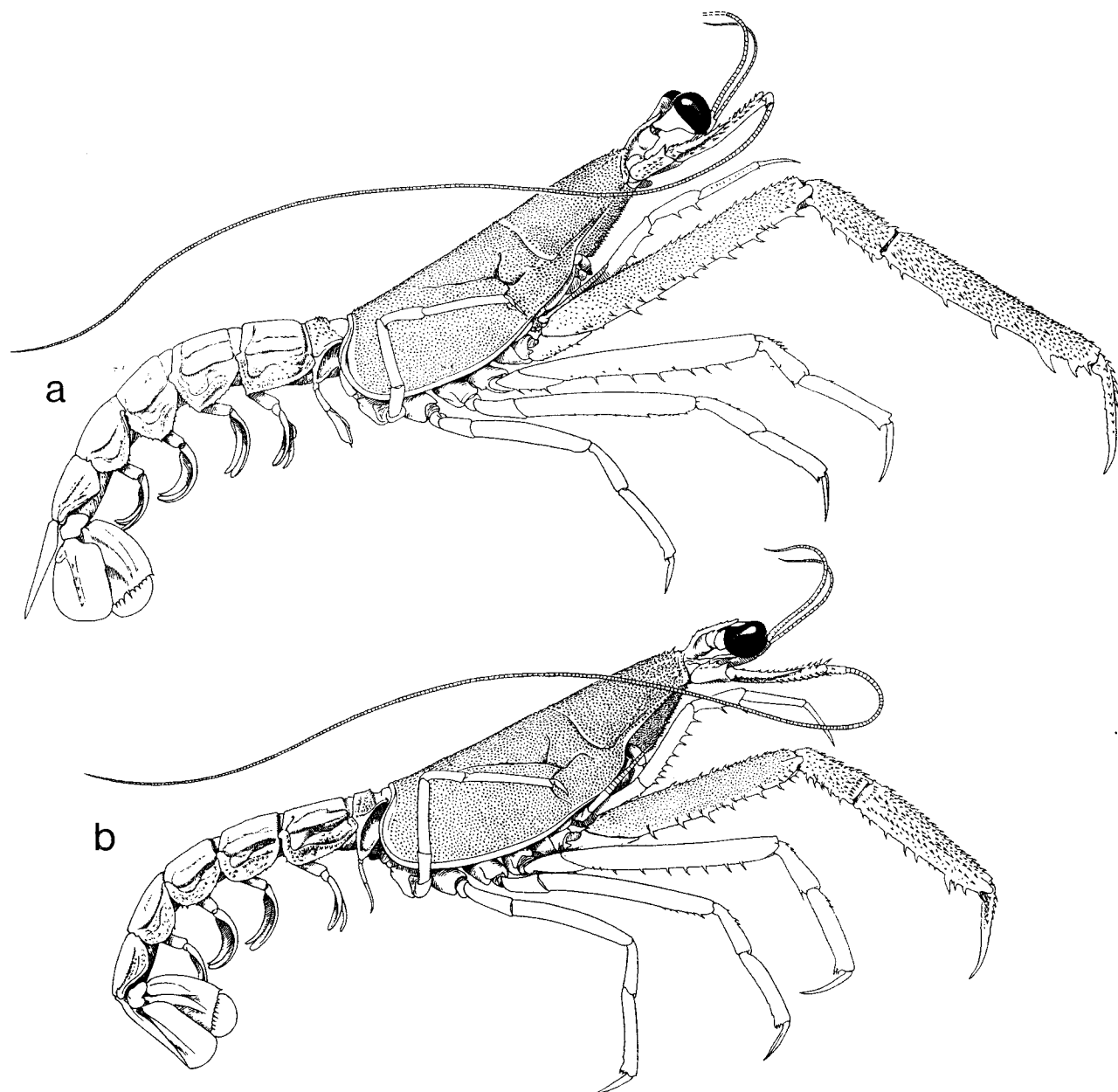


FIG. 1. — *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent : a, mâle 52,5 mm (L. car.), MUSORSTOM 3, station 91 ; b, femelle 52,5 mm (L. car.), MUSORSTOM 3, station 109, $\times 1$.

moins que chez la femelle. La forme des pleurons est cependant quelque peu variable et les différences ne sont pas toujours aussi nettes que chez les spécimens figurés. Sur les segments 2 et 3, le pleuron peut former un angle un peu plus obtus chez les mâles, et chez la seconde femelle son contour est moins arrondi que chez la première, sans toutefois être anguleux. Ce qui ressort surtout de la comparaison de tous les spécimens

disponibles, c'est que les pleurons des segments abdominaux 2 à 5 sont légèrement plus saillants du côté ventral chez les mâles que chez les femelles.

En ce qui concerne la face ventrale de l'abdomen, l'arceau chitineux qui renforce la partie postérieure des sternites porte chez tous les mâles une dent médiane, forte sur le deuxième segment, atténuée ou obsolète sur les deux suivants (1981,

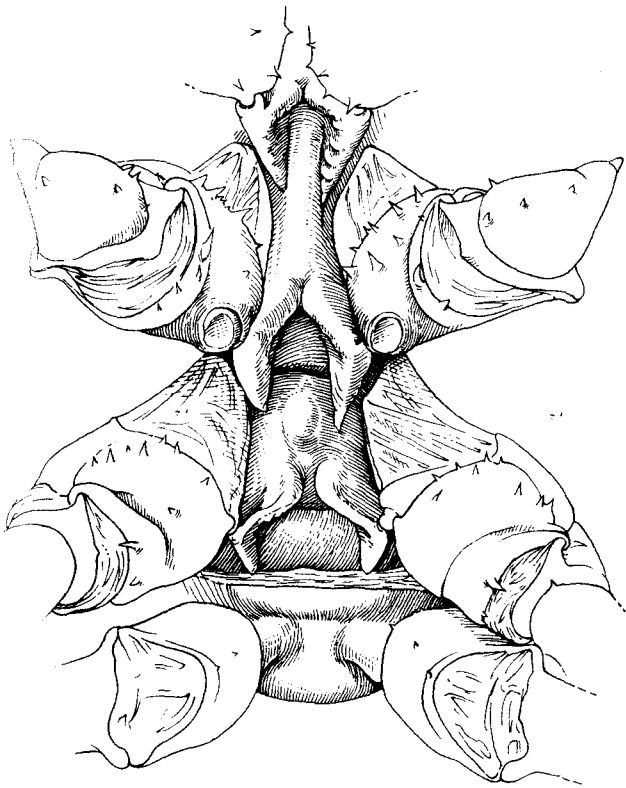


FIG. 2. — *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, femelle 52,5 mm (L. car.), MUSORSTOM 3, station 109 : vue ventrale du thorax au niveau des trois dernières paires de péréiopodes. $\times 5,2$.

fig. 11). Ces dents manquent totalement chez les deux femelles. Sa disparition doit sans doute être considérée comme un caractère sexuel secondaire, car elles existent, bien développées, chez les deux juvéniles, mâle et femelle, recueillis en 1976.

APPENDICES CÉPHALOTHORACIQUES

Nous n'avons pas décelé de différence d'ordre sexuel dans la forme et les proportions des yeux et des pédoncules antennulaires, mais les pédoncules antennaires sont moins longs chez les deux femelles, d'un sixième plus court que chez les mâles. Par contre le scaphocérîte a sensiblement la même longueur relative, si bien qu'il atteint le cinquième distal du 4^e article chez les femelles et à peine le deuxième tiers de cet article chez les mâles.

Les pièces buccales des femelles n'ont pas été disséquées. D'après leur examen *in situ*, elles ne semblent pas offrir de particularités.

Pour les péréiopodes, les points considérés sont : la longueur rapportée à celle de la carapace et les proportions de leurs articles, les différenciations de la région articulaire propododactyle, l'ornementation, et enfin la position et la conformation des orifices génitaux.

Ces appendices n'ont pu être mesurés avec exactitude en pleine extension par suite de l'absence de mobilité des articulations, fixées et rigides. Une évaluation approximative montre que les premiers péréiopodes ont une longueur totale égale à une fois et demie environ celle de la carapace chez les femelles et à près de deux fois chez le mâle, c'est-à-dire qu'ils sont d'un tiers plus longs chez ces derniers. La deuxième paire est également plus courte chez la femelle. Quant aux trois paires suivantes elles sont sensiblement de même longueur dans les deux sexes.

C'est principalement sur le mérus et le propode des premiers péréiopodes que portent les différences sexuelles et la mesure de ces articles permet des comparaisons significatives, comme le montre le tableau I, où figurent, pour chaque article :

- la longueur de son bord dorsal (L) et sa largeur (l) ;
- le rapport de ces deux dimensions ;
- le rapport de sa longueur à celle de la carapace (Lc).

Les deuxième péréiopodes apparaissent également dans ce tableau, mais seulement pour la longueur du mérus. Lorsque les deux appendices d'une même paire existaient, l'un et l'autre ont été mesurés mais, dans ce cas, les différences entre les deux côtés étant nulles ou minimales, c'est le rapport moyen qui a été calculé. Les spécimens comparés sont les deux femelles et le mâle de la campagne MUSORSTOM 3, et quatre autres mâles provenant de MUSORSTOM 1, tous étant, nous l'avons dit, de taille voisine. A également été inclus le mâle beaucoup plus petit capturé pendant la deuxième campagne.

On constate d'abord que, chez les mâles adultes, la longueur des premiers péréiopodes comparée à celle de la carapace présente une certaine variabilité, exprimée par les valeurs extrêmes des rapports calculés pour le mérus (0,72 à 0,78) et pour le propode (0,54 à 0,61). On notera que le dernier mâle capturé a des premiers péréiopodes particulièrement longs, ce qui apparaît très clairement en rapprochant son illustra-

TABLEAU I
(mesures en mm)

ORIGINE	SEXE	Longueur carapace (Lc)	Appendice	PÉRIÉOPODES 1								PÉRIÉOPODES 2	
				Mérus				Propode				Mérus	
				L	l	L/l	L/Lc	L	l	L/l	L/Lc	L	L/Lc
MUSORSTOM 2	Mâle	23.0 ± 1	Droit Gauche	13,5 —	1,8 —	7,4 —	0,59 ± 0,02 —	8,7 —	1,6 —	5,4 —	0,38 ± 0,02 —	11,2 11,7	0,50 ± 0,02 —
MUSORSTOM 1	—	52.0	Droit Gauche	39,0 39,0	5,0 5,5	7,4 —	0,75 —	29,5 30,0	4,5 4,8	6,4 —	0,57 —	— 32,5	— 0,63
—	—	53.0	Droit Gauche	38,5 —	5,5 —	7,0 —	0,73 —	31,5 —	5,2 —	6,1 —	0,59 —	33,5 34,0	0,64 —
—	—	53.5	Droit Gauche	38,0 39,0	5,3 5,0	7,5 —	0,72 —	28,5 29,0	4,5 4,6	6,3 —	0,54 —	33,0 33,0	0,62 —
—	—	55.0	Droit Gauche	41,5 —	5,7 —	7,2 —	0,73 —	33,0 —	5,2 —	6,4 —	0,60 —	— 32,0	— 0,58
MUSORSTOM 3	—	52,5	Droit Gauche	41,0 41,0	5,5 5,5	7,5 —	0,78 —	32,0 32,0	5,0 4,8	6,5 —	0,61 —	32,5 32,5	0,62 —
—	Femelle	47.5	Droit Gauche	28,0 28,5	4,3 4,7	6,3 —	0,60 —	19,0 20,0	3,9 4,3	4,8 —	0,41 —	— 26,5	— 0,56
—	—	52.5	Droit Gauche	31,5 31,0	4,8 5,0	6,4 —	0,60 —	22,5 22,0	4,6 4,5	4,9 —	0,42 —	29,5 29,5	0,56 —

tion (fig. 1 a) de celle du mâle précédemment publiée (1981, fig. 1).

Les valeurs des rapports en question chez les deux femelles s'écartent de façon nette et significative de ceux observés chez les mâles, pour le mérus (0,60) comme pour le propode (0,41 et 0,42). En cumulant les longueurs des articles (mérus + propode), les écarts sont plus manifestes encore : les rapports varient entre 1,26 et 1,39 chez les mâles alors qu'ils sont de 1,00 et 1,02 chez les femelles.

Les premiers péréiopodes des femelles ne diffèrent pas seulement de ceux des mâles par leur longueur, mais aussi par les proportions de leurs articles, qui sont nettement plus trapus. Ceci se traduit par un rapport longueur/largeur compris entre 7,0 et 7,5 pour le mérus, et entre 6,1 et 6,5 pour le propode chez les cinq mâles, les valeurs correspondantes étant respectivement de 6,3 et 6,4 (mérus) et 4,8 et 4,9 (propode) chez les deux femelles. On notera que c'est le propode qui offre la plus grande différence sexuelle dans ses proportions.

Les péréiopodes de la seconde paire ne sont qu'un peu plus longs chez les mâles que chez les femelles. La différence porte essentiellement sur le mérus : le rapport de sa longueur à celle de la carapace est compris entre 0,58 et 0,64 chez les premiers et égal à 0,56 chez les secondes.

Le jeune mâle à carapace de 23 mm environ se distingue des autres individus de ce sexe, plus de deux fois plus grands, par ses premiers et ses deuxièmes péréiopodes nettement plus courts. Le mérus et le propode des P1 (fig 3) ont une longueur respectivement égale à environ 0,59 et 0,38 fois celle de la carapace. Ces chiffres sont assez proches de ceux observés chez les femelles. En revanche, le rapport longueur/largeur est de 7,4 pour le mérus, valeur moyenne observée chez les mâles adultes, alors qu'il est de 5,4 pour le propode, chiffre intermédiaire entre ceux relevés chez les mâles et chez les femelles. Les deuxièmes péréiopodes de ce petit mâle sont courts, plus courts même que chez les femelles adultes : la longueur de leur mérus est égale à la moitié de celle de la carapace. Ceci est à rapprocher des

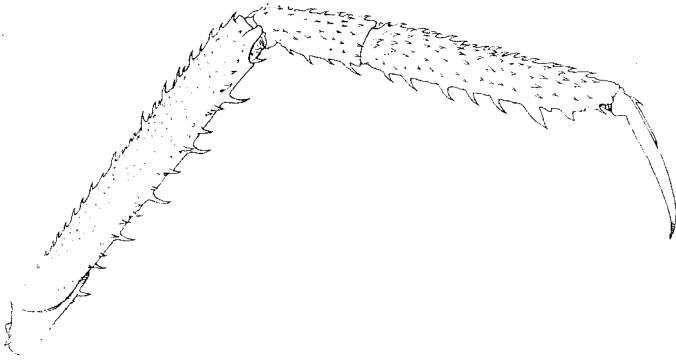


FIG. 3. — *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent : mâle 23 mm env. (L. car.), MUSORSTOM 2, station 1 : premier péréiopode droit, vue latérale. $\times 3,4$.

observations effectuées chez les juvéniles (1981 : 53) dont les péréiopodes 2 et suivants (les P1 manquaient) sont relativement plus courts que chez les adultes.

En ce qui concerne l'ornementation des péréiopodes, c'est-à-dire essentiellement l'arrangement des tubercules, dents et épines, sur les différents articles, elle est très similaire dans les deux sexes. On note tout au plus que les tubercules épineux qui couvrent le mérus, le carpe et le propode des premières pattes sont légèrement plus longs chez les femelles. Sur le bord ventral de ces articles, les dents épineuses prédominantes sont disposées comme chez les mâles, avec une certaine irrégularité dans leur nombre et dans leur arrangement. La même remarque s'applique aux denticules épineux présents sur certains articles des autres péréiopodes.

Nous avons décrit et figuré en détail (1981 : 73, fig. 19 e-g et 20 a-l) les différenciations remarquables observées chez les mâles sur la région articulaire propode-dactyle des péréiopodes 2 à 5, qui constituent un appareil à rôle préhensile et sans doute tactile, plus développé sur la dernière paire (P5). Toutes ces différenciations existent également chez les femelles, sans modification dans la conformation des articles ni dans la forme ou l'implantation des phanères.

Les orifices génitaux femelles s'ouvrent postérieurement sur les coxae des troisièmes péréiopodes. Sur ces articles, un peu plus grands que chez les mâles, sont irrégulièrement implantées de courtes dents épineuses, présentes également sur le basis, et aussi sur les articles correspondants des autres péréiopodes. Les orifices, légère-

ment elliptiques, sont entourés d'un faible bourrelet. Ils mesurent environ $1,0 \times 1,3$ mm (fig. 2).

APPENDICES ABDOMINAUX

Chez les *Neoglyphea* mâles, les premiers pléopodes, modifiés en gonopodes, sont biarticulés, avec un article distal foliacé, élargi, à face mésiale concave : ils sont dotés d'un appendice interne, à rétinacle. Les quatre paires suivantes sont biramées, l'endopodite portant un appendice interne et, sur la seconde paire, un appendice masculin (1981 : 77, fig. 21 a-f et 22).

Chez les femelles, les pléopodes de la première paire (fig. 4 a), largement écartés à la base, sont peu différenciés, grêles, formés de deux articles. Leur longueur est égale au cinquième environ de celle de la carapace. L'article distal, d'un tiers plus long que le proximal, est aplati, flagelliforme, plus ou moins distinctement segmenté dans sa partie antérieure.

Ces appendices portent trois types de soies. Les unes sont simples sur toute leur longueur, d'autres sont plumeuses, dotées de fines barbules sur toute leur longueur également, d'autres encore barbelées dans leur moitié distale avec trois lignes longitudinales d'aiguillons disposés comme le montrent les figures 4 c et 4 d, et qui ne sont visibles qu'à un fort grossissement. Les soies plumeuses sont localisées sur le bord mésial de l'article proximal et sur la portion flagelliforme de l'article distal, les soies barbelées principalement sur le bord latéral de la portion indivise de l'article distal, laquelle du côté mésial porte des soies simples. Ce sont aussi des soies simples qu'on observe sur le bord latéral de l'article proximal. De nombreux Ciliés (?) sont fixés à la base des sétules, sur une partie des soies plumeuses de la région distale (fig 4 b).

Les quatre paires suivantes ont la même structure que les trois dernières du mâle, c'est-à-dire que chaque appendice est formé d'un article basilaire court et large, sur lequel s'articulent un endopodite et un exopodite foliacés, frangés de longues soies plumeuses. Du côté mésial, un peu en avant du quart proximal de l'endopodite, s'insère un appendice interne. Sur les deuxième pléopodes, dont le droit est figuré ici (fig. 4 e), l'endopodite est environ cinq fois plus long que large. L'exopodite, un peu plus court, a une largeur maximale comprise moins de quatre fois

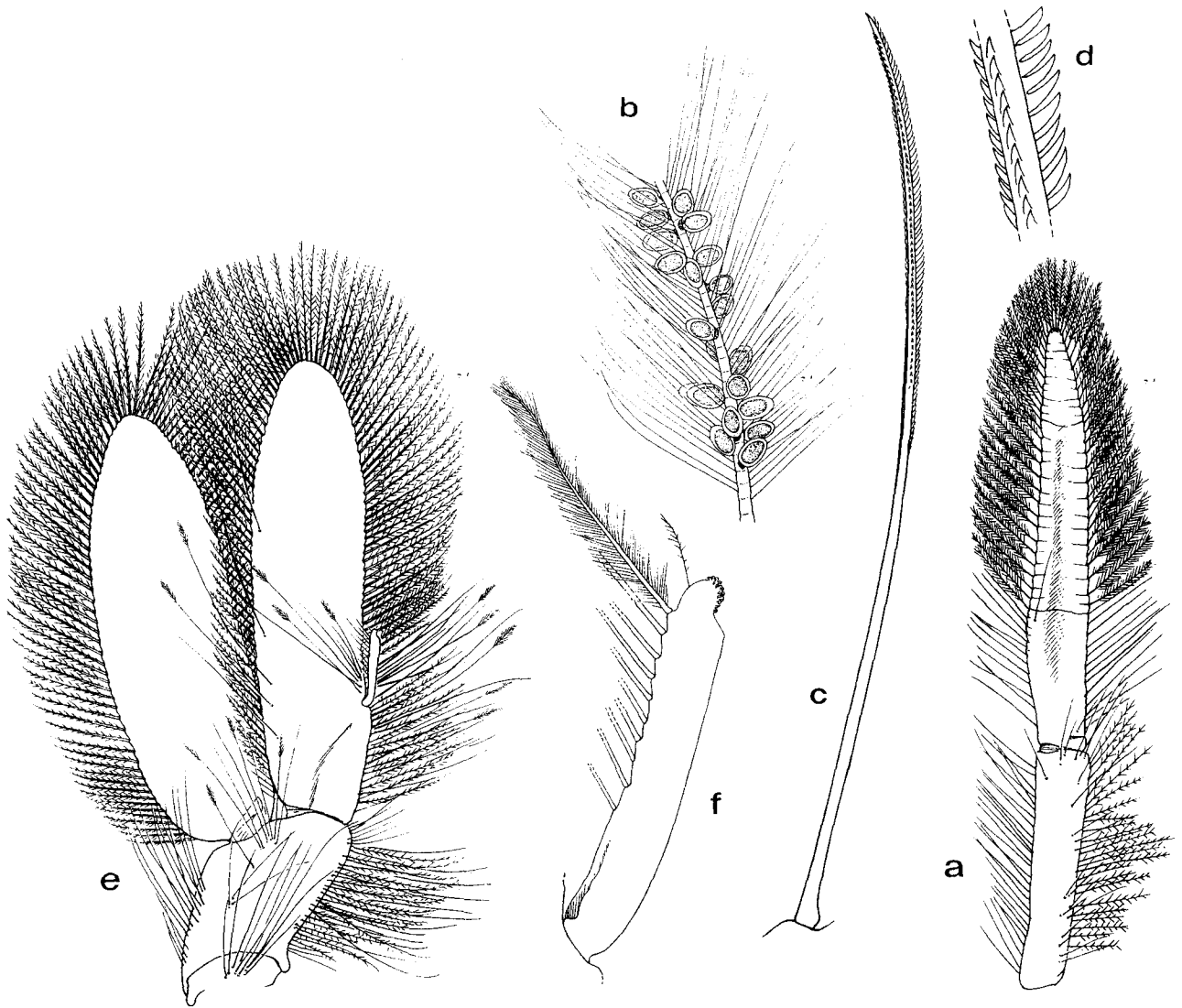


FIG. 4. — *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, femelle 52,5 mm (L. car.), MUSORSTOM 3, station 109 : a, premier pléopode droit ; b, détail d'une soie plumeuse, avec des Ciliés à la base des sétules ; c, soie barbelée ; d, *id.* vue grossie dans la région subdistale ; e, deuxième pléopode droit ; f, appendice interne.

a : $\times 8$; b : $\times 195$; c : $\times 110$; d : $\times 400$; e : $\times 5$; f : $\times 28$

dans sa longueur. L'appendice interne (fig. 4 f), subcylindrique, est approximativement sept fois plus long que large et six fois plus court que l'endopodite ; son bord latéral porte une rangée de longues soies plumeuses et son extrémité distale, rétrécie et arrondie, des soies en crochet formant un rétinacle. Cette description s'applique aux pléopodes 3 à 5, qui ne diffèrent pratiquement des deuxièmes ni par les dimensions, ni par les proportions des articles. La seule différence porterait sur la taille légèrement décroissante de

l'appendice interne qui, sur la cinquième paire, ne représente que le septième de la longueur de l'endopodite.

Ces appendices ne présentent pas de différences sexuelles importantes dans les proportions de leurs articles. On peut tout au plus noter que, chez les mâles, les deux rames sont légèrement moins larges et que l'appendice interne est relativement plus grand, sa longueur représentant le quart environ de celle de l'endopodite. En ce qui concerne la sétosité, on observe chez la

femelle, sur la face postérieure du proto- et de l'endopodite, en plus des soies marginales fortement plumeuses, de longues soies simples (ou pourvues de sétules dans la région distale). Sur l'endopodite ces longues soies sont disposées le long du bord latéral et en une courte ligne, au-dessus de l'insertion de l'appendice interne. Elles sont absentes chez les mâles (cf. p. 86).

Quand aux uropodes, ils paraissent identiques dans les deux sexes.

COLORATION

Les femelles de *Neoglyphea inopinata* vivañtes

présentaient la coloration décrite en détail chez le mâle (1981 : 79), avec une teinte générale rouge orangé, plus intense sur les régions dorsales du corps et des appendices sensoriels et thoraciques, en raison de la forte pigmentation des tubercules épineux et des épaississements du test. Cependant chez ces femelles une coloration bleue intense des ovaires apparaissait sous les téguments de la carapace en arrière du tiers postérieur de la région précervicale, mais surtout sous les tergites translucides des deux premiers segments de l'abdomen.

LE DIMORPHISME SEXUEL DES GLYPHÉIDES

Des comparaisons auxquelles nous avons procédé il résulte que, en dehors des structures génitales proprement dites (orifices génitaux et différenciations des pléopodes), les mâles et les femelles de *Neoglyphea inopinata* se distinguent principalement par la longueur et les proportions des premiers péréiopodes, et, à un moindre degré, par la forme des pleurons abdominaux. Or, un dimorphisme parallèle, portant sur ces deux caractères, a été reconnu chez des formes fossiles.

A propos d'une espèce commune dans l'Oxfordien de Franche-Comté, *Glyphea regleyana* (Desmarest), ETALLON (1958 : 184) a distingué et décrit séparément les deux sexes, en se fondant principalement sur les proportions des premiers péréiopodes, beaucoup plus allongés chez le mâle que chez la femelle, et sur les « expansions latérales » de l'abdomen (pleurons), anguleux chez l'un, arrondis chez l'autre. Ces différences apparaissent très nettement sur les illustrations d'ETALLON (*loc. cit.* pl. III, fig. 10 et 11)² que nous reproduisons ici (fig. 5).

Ces illustrations sont en partie des reconstitutions et si on peut les tenir pour assez fidèles en ce qui concerne la carapace et l'abdomen, ainsi que la forme et les dimensions relatives des

articles de la première paire de péréiopodes, l'interprétation des quatre paires suivantes est sans doute éloignée de la réalité. Le dessin des quatre premières pattes thoraciques (fig. 6) d'un Glyphéide fossile provenant de l'Oxfordien de Franche-Comté, sans précision de localité, qui nous paraît appartenir à la même espèce, donne une idée plus précise de la conformation de ces appendices et de leur ornementation, et permet une comparaison significative avec l'espèce actuelle. Celle-ci se distingue de tous les Glyphéides fossiles par son céphalothorax beaucoup plus allongé et par ses appendices thoraciques bien plus grêles. Elle est certainement bien plus proche de *Trachysoma* Bell que de *Glyphea* von Meyer. Néanmoins les péréiopodes de *Neoglyphea inopinata* (fig. 1 a et 1 b) montrent une parenté évidente avec ceux de *Glyphea regleyana*. Chez le fossile figuré ici, le premier de ces appendices a un propode environ deux fois et demie plus long que large, comme chez la femelle représentée par ETALLON. Ceci permet de supposer qu'il s'agit aussi d'une femelle. La région disto-ventrale de cet article porte deux dents puissantes sur lesquelles se rabat un dactyle fortement coudé au-dessus de l'articulation, puis peu arqué, l'ensemble formant une structure

2. Sur la planche III d'ETALLON, l'attribution sexuelle des fig. 10 et 11 est correcte, et correspond à la description. Par contre, le renvoi aux figures dans le texte (*loc. cit.* : 184, 186) comporte une interversion des numéros. Ceci peut expliquer l'erreur d'OPPEL (1862 : 68, pl. 17, fig. 2 et 3), qui, reproduisant les illustrations d'ETALLON, attribue les caractères et la figure du mâle à la femelle et vice-versa.

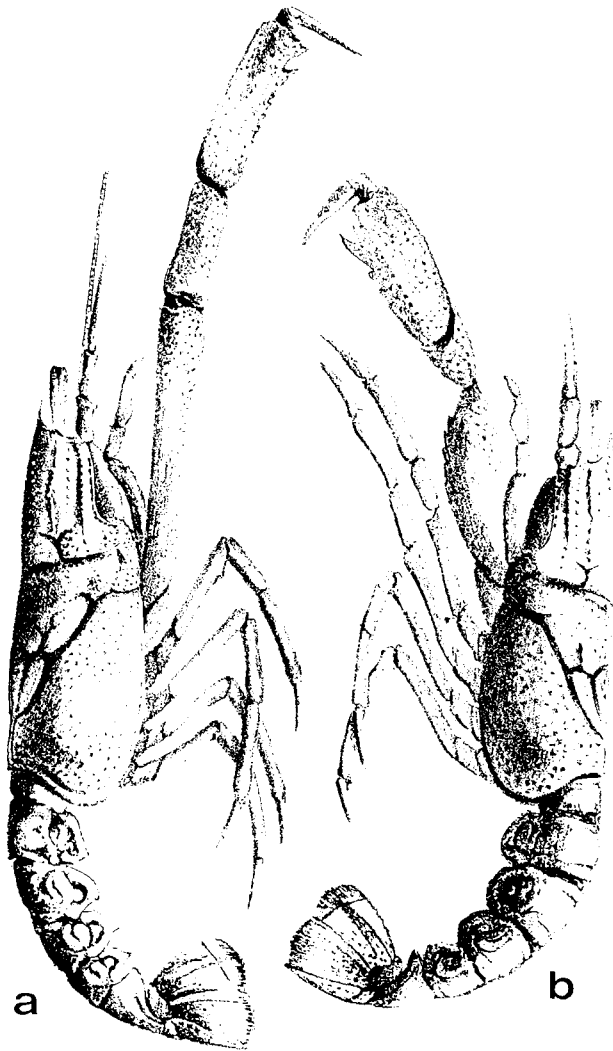


FIG. 5. — *Glyphea regleyana* (Desmarest), individu mâle (a) et femelle (b). D'après ETALLON, 1859, pl. II, fig 10 et 11.

subchélifforme. Chez *Neoglyphea inopinata*, le propode est beaucoup plus allongé et aminci en avant, mais son bord disto-ventral porte, dans les deux sexes, deux ou trois dents prédominantes, homologues de celles, beaucoup plus fortes, observées chez les fossiles. Le dactyle se rabat aussi sur les dents disto-ventrales du propode, avec lesquelles il constitue également un appareil préhenseur, moins parfait cependant que chez *Glyphea*. Les similitudes sont plus grandes encore sur les péréiopodes suivants, avec une région articulaire propode-dactyle conformée de la même façon, c'est-à-dire avec une avancée disto-ventrale du propode marquée par une ou plusieurs courtes soies spiniformes et contre



FIG. 6. — *Glyphea regleyana* (Desmarest), femelle. Oxfordien de Franche Comté : les quatre premiers péréiopodes droits, vue latérale. $\times 2,5$.

laquelle se rabat le bord proximo-ventral d'un dactyle long et peu arqué (pour le détail de cette région chez l'espèce actuelle, voir FOREST & DE SAINT LAURENT, 1981, fig. 18-20, à comparer avec la présente fig. 6).

La reconnaissance, chez *Glyphea regleyana*, d'un dimorphisme sexuel portant sur les dimensions relatives des premiers péréiopodes et la forme des pleurons abdominaux était possible grâce au grand nombre et à la qualité des fossiles identifiés à cette espèce, certainement la mieux représentée dans les collections. Il est moins aisé de déceler des différences morphologiques d'ordre sexuel chez les autres Glyphéides, faute d'un matériel suffisant. On remarque tout d'abord que chez beaucoup de ceux dont le premier péréiopode a été figuré, cet appendice est plus court et plus massif que chez *G. regleyana*. Il a toujours

la même structure subchéliforme caractéristique, quelques dents plus développées sur la partie antérieure du bord ventral du propode, l'une souvent fortement prédominante. Cependant, cet article est en général trapu, avec une largeur comprise au plus deux fois dans sa longueur. Si, comme on peut le présumer, le rapport de ses dimensions varie suivant le sexe, il est évident que la différence est moins sensible lorsque les péréiopodes sont courts que lorsqu'ils sont relativement longs, comme chez *G. regleyana* et, *a fortiori*, chez *Neoglyphea inopinata*.

En ce qui concerne l'abdomen, souvent relativement bien préservé chez les fossiles, on cons-

tate que les pleurons sont parfois très fortement anguleux, ou au contraire très arrondis, mais la situation peut aussi être intermédiaire, et il semble aventuré de fonder la reconnaissance du sexe d'un Glyphéide fossile d'après ce seul caractère.

Il serait en tout cas intéressant, chez les espèces connues par plusieurs spécimens montrant à la fois les péréiopodes et l'abdomen, de revoir ce matériel afin de déceler les éventuelles différences sexuelles concomitantes dans l'allongement de ces appendices et dans la forme des pleurons abdominaux.

REMARQUES COMPLÉMENTAIRES SUR L'ÉTHOLOGIE ET LA REPRODUCTION DE *NEOGLYPHEA INOPINATA*

La deuxième campagne MUSORSTOM, en 1980, n'avait que peu ajouté à la connaissance du Glyphéide actuel. Un seul spécimen mâle, petit et incomplet, avait été obtenu, en dépit des très nombreux chalutages pratiqués sur les lieux mêmes où, en 1976, nous en avions recueilli neuf exemplaires. Dans le compte rendu de cette campagne (FOREST, 1986 : 20) nous avons envisagé comme cause probable d'un tel insuccès le fait qu'elle avait été réalisée en une période défavorable. En effet, les captures de mars 1976 avaient été presque toutes effectuées vers le milieu du jour, et on pouvait supposer que la présence des Glyphéides sur le fond, hors de leur terrier, était liée à un éclaircissement minimal. Or, d'une part, à la fin de novembre, à midi, la hauteur du soleil est moindre que deux heures plus tôt à la fin de mars, et, d'autre part, en cette saison, la nébulosité est habituellement plus forte et la pénétration des rayons lumineux réduite par une plus grande turbidité de l'eau. Dans nos commentaires sur la différence des résultats entre les deux premières campagnes, nous souhaitons qu'il soit tenu compte de ses causes probables dans l'organisation des futures recherches en vue de retrouver *Neoglyphea inopinata*, le printemps et l'été étant sans doute les saisons les plus favorables.

De fait, la troisième campagne est venue confirmer nos prévisions et c'est sans doute parce

qu'elle a eu lieu en mai qu'elle a fourni de nouveaux exemplaires de Glyphéides. Certes, il s'agissait de trois individus seulement, mais il faut rappeler que les opérations du *Coriolis* dans le secteur G, ont été limitées à trois jours, alors qu'en 1976 nous n'avions recueilli que deux spécimens à la fin du troisième jour et que l'unique prise de 1980 a été faite au début d'une prospection d'une semaine.

En ce qui concerne les heures de capture, on notera que deux exemplaires proviennent de chalutages pratiqués respectivement entre 10 h 24 et 11 h 09 et entre 11 h 27 et 12 h 27, et que le troisième a été obtenu plus tardivement, entre 16 h et 16 h 50.

Ainsi les hypothèses précédemment émises (FOREST, 1981 : 35 ; 1985 : 20) en ce qui concerne l'existence chez *N. inopinata* d'un rythme d'activité d'ordre phototaxique se trouvent renforcées. Sur les quatorze individus aujourd'hui connus, douze ont été capturés entre 10 h 30 et 14 h 30, dont six, plus précisément, vers midi. Deux seulement ont été pris en dehors de cet intervalle horaire, entre 16 h et 17 h, mais bien avant le crépuscule. La présence des Glyphéides se déplaçant sur le fond, peut-être à des fins trophiques, est donc très vraisemblablement liée aux conditions d'éclaircissement. Les animaux seraient les plus nombreux et les plus actifs au moment où le soleil est au plus haut, puis rejoindraient leur

habitation au fur et à mesure du déclin de la lumière.

Le fait qu'aucune femelle adulte n'ait figuré parmi les prises de 1976 nous avait conduits à supposer qu'elles ne quittaient pas leur terrier, les mâles seuls en sortant, peut-être pour chasser. Les captures de 1985 n'infirmes pas cette hypothèse, mais nécessitent qu'on la corrige, le confinement des femelles pouvant être saisonnier et lié au cycle de reproduction. Les deux femelles connues ont, nous l'avons dit, des ovaires bien développés et, d'après leur coloration, assez proches de la maturité. Qu'elles soient présentes sur le fond en même temps que les mâles pendant le mois de mai peut signifier que cette époque est celle de l'accouplement. Après la ponte elles resteraient dans leur habitation pendant toute la durée de l'incubation.

Ce schéma, fondé sur un très petit nombre d'observations est purement spéculatif, mais très vraisemblable, surtout si on le compare à celui d'un autre Reptantia dont le mode de vie semble assez voisin, *Nephrops norvegicus* (L.). La biologie de cette espèce commune dans les eaux européennes atlantico-méditerranéennes a fait l'objet de nombreux travaux (cf. FARMER, 1975). On sait que les individus se tiennent habituellement dans des tunnels creusés dans la vase et qu'ils en sortent pour chercher leur nourriture. L'accouplement a bien lieu au printemps, peu après la mue des femelles. Celles-ci pondent pendant l'été puis restent dans leur terrier jusqu'à l'éclosion des larves, au printemps suivant. Il n'est pas interdit de penser que les Glyphéides ont un comportement et un cycle reproductif analogues, avec une longue période de confinement des femelles, encore absentes sur le fond en mars, mais réapparaissant au cours des mois suivants.

D'autres indications sur la reproduction peuvent être déduites des quelques données éthologiques évoquées plus haut et des structures morphologiques des adultes. Les deux premiers pléopodes du mâle sont modifiés en gonopodes et forment un appareil copulateur qui rappelle celui des Nephropoidea. Au cours de l'accouplement, les spermatophores sont sans doute déposés sur les sternites postérieurs de la femelle. Il n'y a pas de thélycum, nous l'avons dit, mais

les parties creuses délimitées par des fortes pointes épisternales (fig. 2) peuvent jouer le rôle de réceptacles. Les ovipores sont relativement grands, ce qui correspond à des œufs volumineux. Ceci a été confirmé par une dissection de l'ovaire dans lequel les ovules, assez proches de la maturité (voir p. 83 les remarques sur leur coloration bleue) ont déjà un diamètre moyen de 1,3 mm. Après leur émission et leur fécondation les œufs seraient fixés aux pléopodes, probablement par l'intermédiaire des longues soies simples du proto- et de l'endopodite, présentes chez la femelle seulement³. Par analogie avec les autres Décapodes à gros œufs, à l'exemple ici encore des Nephropoidea, on peut supposer que le développement est condensé et que l'éclosion surviendrait à un stade avancé. L'existence d'une phase planctonique de plus de quelques jours est douteuse, car, en raison de la surface apparemment extrêmement restreinte du territoire habité par l'espèce et des forts courants qui le balaient, de telles larves seraient rapidement entraînées assez loin et leur passage à la vie benthique en eau profonde et sur des fonds inappropriés fortement compromis, voire impossible.

Dans une population étroitement localisée et homogène, et dont la période de reproduction est courte et bien délimitée dans le temps, comme c'est vraisemblablement le cas ici, la distinction entre les classes d'âge est nette, les animaux d'une même génération voyant leur taille s'accroître sans s'écarter notablement d'une valeur moyenne. Si on range les 14 individus connus par sexe et dans l'ordre des tailles croissantes, en indiquant l'époque de récolte, on obtient le tableau suivant :

1 ♂ juv. 39 mm	
et 1 ♀ juv. 34 mm	fin mars
1 ♂ 48 mm env.	fin novembre
1 ♂ 73 mm	fin mars
7 ♂ 115 à 123 mm	fin mars, fin mai et juillet
2 ♀ 110 et 117 mm	fin mai

On constate tout d'abord que tous les grands mâles ont des dimensions très voisines : 8 mm seulement séparent le plus grand mâle du plus petit. Des deux femelles, l'une se range dans les limites observées chez les mâles, l'autre est un peu plus petite, mais il n'est pas exclu qu'il y ait une légère différence de taille entre les sexes.

3. Des soies similaires et homologues sont présentes au moment de la maturité sur les pléopodes 2 à 5 des femelles de *Nephrops norvegicus* (FARMER, 1974 : 246, fig. 10 h).

Selon toute probabilité ces individus appartiennent à la même classe d'âge et ont sans doute atteint leur taille maximale. Ce groupe était représenté dans les récoltes de fin mars, fin mai et juillet. En mars également ont été recueillis un autre mâle apparemment adulte, mais beaucoup plus petit, et un juvénile de chaque sexe. L'écart de taille considérable entre les grands adultes et le mâle de 73 mm d'une part, entre ce dernier et les juvéniles d'autre part, laisse peu de doute sur leur appartenance à des classes distinctes.

En revanche, il est logique de considérer que le mâle de 48 mm environ pris à la fin novembre est un contemporain de nos juvéniles, ou plus exactement de juvéniles présentant les mêmes caractéristiques de taille en mars, indépendamment de l'année considérée.

Il semble ainsi possible de ranger les individus recueillis dans trois classes d'âge, mais il est peu probable que celles-ci soient successives. En effet, si la taille acquise pendant la première année est de 37-39 mm, si ensuite un accroissement de 12-15 mm au cours des huit mois suivants, de mars à novembre, paraît normal, il est peu vraisemblable que l'on passe de 48 mm à 73 mm — soit

25 mm d'accroissement — pendant les quatre mois d'hiver. On peut donc présumer qu'une classe d'âge intermédiaire manquait dans nos récoltes du mois de mars et que les juvéniles étaient de deux ans plus jeunes que l'individu de 73 mm. De même, l'écart de taille de 40-50 mm entre celui-ci et les plus grands individus paraît trop important pour que l'on y voie le résultat d'une croissance d'un an seulement. Une seconde classe d'âge intermédiaire manquerait donc dans notre matériel, où seraient représentés des individus d'un, trois et cinq ans, ce qui n'exclut pas qu'il puisse en exister de plus âgés.

Ces vues sur la composition de la population de *Neoglyphea inopinata* sont bien entendu très hypothétiques puisqu'elles sont fondées sur un nombre minime d'individus. Il faut cependant noter que, en ce qui concerne la croissance, notre interprétation n'est pas contradictoire avec ce que l'on observe chez beaucoup de crustacés et, en particulier chez *Nephrops norvegicus*. Chez cette espèce en effet l'accroissement de la taille est fort la première année, puis se ralentit sensiblement et régulièrement (FARMER, 1973).

POSITION SYSTÉMATIQUE DES GLYPHEIDEA

Pour préciser les affinités des Glypheidea et leur position parmi les autres Reptantia, il convient de retracer brièvement l'historique des conceptions sur la classification de ce groupe.

Le genre *Glyphea* (de γλύφειν, graver) a été établi par VON MEYER en 1840 pour un petit nombre d'espèces fossiles, dont *Palinurus regleyanus* Desmarest, 1822, *P. munsteri* Voltz, 1835, et quatre autres espèces qu'il décrivait comme nouvelles. La forme et l'ornementation de la carapace distinguaient nettement le nouveau genre de *Palinurus* Weber et VON MEYER citait à ce sujet l'opinion de LATREILLE (*in* CUVIER, Règne animal, 2^e éd., 4, p. 82) et de MILNE EDWARDS (Hist. Nat. des Crustacés, p. 303, 336), qui voyaient dans l'espèce de DESMAREST une forme proche de *Nephrops norvegicus* (Linné).

En 1859, dans un travail remarquable sur les Crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Jura, ETALLON donnait une description détaillée et très exacte du genre *Glyphea*, qu'il regardait, à l'instar des auteurs précédents, comme proches

des Astaciens. Ce point de vue était partagé par BOAS, dans sa classification des Décapodes publiée en 1880, dans laquelle les Reptantia sont opposés aux « Natantia ».

La description par DE MAN en 1881 d'*Araeosternus* (= *Palinurellus* von Martens, 1878, = *Synaxes* Bate, 1881), genre quelque peu aberrant, apparenté aux Palinuridae mais à rostre bien développé, allait amener le paléontologiste WINKLER à modifier considérablement, et durablement, les conceptions antérieures. Cet auteur (1881 ; 1883) a cru en effet reconnaître dans *Araeosternus* un descendant moderne des *Glyphea* jurassiques et crétacées, elles-mêmes issues des *Pemphix* triasiques. En établissant la filiation *Pemphix* → *Glyphea* → *Araeosternus*, WINKLER classait *ipso facto* les *Glyphea* parmi les Loricates.

La famille des Glypheidae est établie par ZITTEL en 1883, dans la première édition de son Traité de Paléozoologie ; si *Araeosternus* y prend place à côté des *Glyphea* et de *Pemphix*, les Loricates sont classés dans une famille distincte

(Palinuridae). Il semble qu'ORTMANN (1896 : 415) ait été le premier à réunir Glypheidae, Palinuridae et Scyllaridae dans une unité systématique commune, la « division » des Loricata.

La classification des Décapodes de BORRADAILE (1907) ne prenait pas en compte les taxons fossiles, mais proposait pour la première fois la réunion des « tribus » des Eryonoidea et des Scyllaridea dans une « division » des Palinura. BALSS, qui adopte en 1927 (*in* KÜKENTHAL, *Handbuch der Zoologie*) le schéma général de BORRADAILE, inclut alors tout naturellement dans cette même division une tribu des Glypheidea.

Les vues de BEURLEN et GLAESSNER (1930), puis de BEURLEN (1930), sur la phylogénie des Décapodes s'opposaient totalement aux idées alors admises. Ces auteurs considéraient comme fondamentale la structure des péréiopodes, et séparaient avant tout les formes trichélides (Penaeidea et Astacidea) de tous les autres Décapodes, qualifiés d'hétérochélides. Les Glypheidae étaient réunis aux familles fossiles des Pemphicidae et des Mecochiridae dans un groupement des Glypheocaridea, soit de statut équivalent à celui des Palinura (BEURLEN), soit subordonné à ce dernier (BEURLEN & GLAESSNER). En 1962, GLAESSNER émet l'hypothèse selon laquelle les Glyphéoides triasiques (parmi lesquels il place le genre *Pemphix*) représenteraient un stade évolutif à partir duquel se seraient différenciées plusieurs des grandes lignées actuelles de Reptantia.

Dans le Bronns Tierreich (1957), BALSS écarte les Glypheidea des Palinura pour les classer dans les Anomura *s.l.*

La dernière classification de GLAESSNER (*Traité de Paléontologie de MOORE*), publiée en 1969, donc peu de temps avant la découverte de *Neoglyphea*, reconnaît une superfamille des Glypheoidea, qui prend place aux côtés de celles des Eryonoidea et des Palinuroidea dans un infra-ordre des Palinura. BOWMAN et ABELE, en 1982, suivent ce schéma, alors que SCHRAM (1986)

retient le même concept d'infra-ordre, avec un contenu familial similaire, mais sans mention de super-familles.

Il est légitime de considérer les Eryonoidea et les Palinuroidea comme des groupements homogènes ; on peut également admettre une superfamille des Glypheoidea, à condition de limiter son contenu certain aux seuls Glypheidae⁴, les Pemphicidae et surtout les Mecochiridae devant sans doute en être exclus.

En revanche, la réunion des trois superfamilles dans une même unité taxonomique nous semble inacceptable. Nous tenterons ultérieurement de reclasser les différents groupes qui ont été rangés, à tort selon nous, dans un infra-ordre des Palinura. Cependant, nos remarques précédentes sur la position systématique des Glyphéides (DE SAINT LAURENT, 1979 ; FOREST & DE SAINT LAURENT, 1981 : 53) n'ayant pas été prises en compte dans les classifications récentes, il semble nécessaire de justifier dès à présent notre point de vue à cet égard. La découverte de *Neoglyphea inopinata* en 1975 et sa description détaillée en 1981 ont apporté des éléments fondamentaux pour la connaissance des Glypheidae, que nous situons dans un infra-ordre des Glypheidea, dont les principaux caractères sont énoncés ci-après. Nous verrons qu'une partie de ces caractères les opposent à l'infra-ordre des Eryonoidea et/ou à celui des Scyllaridea⁵, alors que certains, parfois les mêmes, sont partagés avec d'autres Reptantia.

1. Carapace subcylindrique, avec une ligne de suture longitudinale médiane,
2. Sillon cervical profond, aboutissant latéralement en avant de l'insertion de la mandibule,
3. Sillon branchio-cardiaque apparent,
4. Rostre bien développé,
5. Epistome découvert, non séparé de la portion précervicale de la carapace par le volet branchiostégal,
6. Pas de structures sternales thoraciques différenciées en thélycum chez la femelle,

4. En réalité, les différents genres rangés sous ce nom devront être répartis en plusieurs familles, dont l'une inclurait le genre triasique *Lithogaster*. Quant aux *Glyphea* et aux *Trachysoma*, la conformation différente de leur région céphalique antérieure justifierait leur séparation dans des familles distinctes.

5. Le nom de Scyllaridea (= Loricata H. Milne Edwards *sensu* BOAS 1880) désigne ici l'ensemble des trois familles des Palinuridae, des Scyllaridae et des Synaxidae. Il est employé de préférence à Palinura, dont les acceptions antérieures peuvent prêter à confusion.

Ces trois infra-ordres ont déjà été proposés par l'un de nous (DE SAINT LAURENT, 1979). Ce schéma de classification, comptant neuf infra-ordres, a été modifié en ce qui concerne les Stenopodidea (cf. DE SAINT LAURENT, *in* DE SAINT LAURENT & CLEVA, 1981 : 153). Les recherches effectuées depuis lors permettent d'autre part de rattacher avec certitude les Dromiacea à la lignée, et donc à l'infra-ordre, des Brachyura (M.S.L.).

7. Dernier sternite thoracique libre,
8. 1^{er} article des pédoncules antennaires libre,
9. Péréiopodes 1 à 5 plus ou moins subchéli-formes,
10. Péréiopodes 2 à 5 à basis et ischion non fusionnés,
11. 1^{ers} pléopodes mâles modifiés en gonopodes, le second avec appendice masculin,
12. Pléopodes 2 à 5 avec appendice interne pourvu de rétinales,
13. Telson à bord postérieur arrondi,
14. Diérèse sur l'exopodite des uropodes.

L'opposition avec les Eryonidea porte sur les points (1), (2), (3), (5), (7), (9), (10), (13) et (14). En effet, les représentants de ce groupe ont une carapace très déprimée, à bords dorso-latéraux définis et cristiformes, sans sillon branchio-cardiaque, sans véritable rostre et sans suture médiane. L'épistome, court, est recouvert par la partie antérieure du branchiostège et donc non apparent en vue latérale. Le dernier sternite thoracique est fusionné avec le précédent. Les péréiopodes 1 à 4 ou 5 sont parfaitement chéli-formes et le basis et l'ischion sont fusionnés sur tous ces appendices. Le telson est triangulaire, et il n'y a pas de diérèse sur l'exopodite des uropodes (chez les actuels au moins).

Ajoutons que les Polychelidae (seuls Eryonidea actuels) présentent encore bon nombre de particularités qui les isolent, par exemple la structure des pièces buccales répondant à un type de respiration « oxystome », et le système d'accrochage des bords latéro-dorsaux de la carapace avec ceux du premier segment abdominal (de SAINT LAURENT, non publié).

Les Scyllaridea s'opposent aux Glypheidea sur les points (1), (2), (3), (5), (7), (8), (9), (10), (11), (12) et (14). La carapace, subcylindrique chez les Palinuridae et les Synaxidae, déprimée chez les Scyllaridae, n'offre aucune similitude avec celle des Glypheidae, notamment dans la disposition des sillons. L'article de base des antennes est soudé avec l'épistome et avec la carapace, caractère unique chez les Reptantia (sauf chez certains Brachyours, Majoidea par exemple). Les péréiopodes ne présentent pas de différenciations de la région articulaire propode-dactyle, sauf le premier, parfois subchéliforme chez le mâle (voir p.90), et le dernier, fréquemment modifié en pince chez la femelle. Basis et ischion sont fusionnés sur tous ces appendices. Enfin, le premier pléopode manque dans les deux sexes, il

n'y a pas d'appendice interne sur les pléopodes 2 à 5 chez le mâle, et s'il existe une structure homologue chez la femelle, elle est sans rétinales. Quant à l'exopodite des uropodes, il est sans diérèse.

Les différences relevées ci-dessus, d'une part avec les Eryonidea, d'autre part avec les Scyllaridea, sont telles que l'on peut conclure à l'absence de proche parenté phylétique entre les Glypheidea et ces deux groupes. Bien d'autres caractères distinctifs pourraient encore être invoqués, relatifs à la structure des pièces buccales et des branchies, au type d'insertion de la mandibule, à la musculature, au squelette endophragmal, etc. Nous nous contenterons de rappeler le type de développement, qui comporte chez les Scyllaridea comme chez les Eryonidea une longue phase pélagique, avec cependant une morphologie larvaire bien différente dans les deux groupes. Celui des Glypheidea est, nous l'avons dit, encore inconnu, mais, probablement, fortement abrégé, sinon direct (cf. p. 86).

Nous ne discuterons pas davantage ici du rapprochement généralement accepté depuis longtemps des Eryonidea et des Scyllaridea, et que nous considérons comme non fondé. On peut à la rigueur voir une certaine ressemblance entre eux dans la conformation du céphalothorax (fusion du dernier sternite thoracique avec les précédents), et, chez certains représentants des deux groupes, dans la forme et les sillons de la carapace. Mais ces ressemblances sont dans l'ensemble superficielles, alors que les différences de structure sont considérables. Eryonidea et Scyllaridea nous apparaissent en fait comme des Reptantia précocément et fortement spécialisés, les uns et les autres possédant dès la fin du Trias (PINNA, 1974 ; 1976) l'essentiel de leurs caractéristiques modernes, déjà bien éloignées de celles des Glyphéides stratigraphiquement contemporains.

Pourquoi les Glypheidea ont-ils été rangés à côté des Eryonidea et des Scyllaridea, dans un même infra-ordre ? C'est sans doute parce que, comme chez ces derniers, leurs premiers péréiopodes sont monodactyles, alors qu'ils sont didactyles chez la plupart des autres Reptantia (y compris les Eryonidea, notons-le). Aucun auteur n'a tenu compte du fait que toutes les pattes thoraciques des Glypheidae sont en réalité subchéli-formes, les différenciations étant de type déterminé et différentes suivant qu'il s'agit de la

première paire ou des suivantes, avec des homologues reconnaissables aussi bien chez les fossiles que chez *Neoglyphea*. Chez les Scyllaridea au contraire, la monodactylie stricte est la règle générale, la subchéliformie apparaît comme un caractère sexuel secondaire qui affecte uniquement la première paire de péréiopodes des mâles de certaines espèces et le plus souvent la dernière paire des femelles. Les structures préhensiles ne sont d'ailleurs pas exactement homologues de celles des Glypheidae.

Si l'inclusion des Glypheidea parmi les Palinura paraît sans justification réelle, il faut attirer l'attention sur plusieurs des caractéristiques morphologiques qu'ils présentent en commun avec d'autres Reptantia et en particulier avec les Astacidea.

Il est indéniable que la carapace des Glypheidae ne diffère pas fondamentalement de celle des membres de la famille fossile des Erymidae : on trouve chez les uns et chez les autres la même forme générale de la carapace, avec un rostre bien développé, une ligne de suture médiane, des sillons homologues, et une même relation avec l'épistome. Les structures abdominales paraissent également très voisines. La comparaison avec les Astacidea actuels montre que les Glypheidea s'en rapprochent par le dernier sternite thoracique libre (Astacoidea et Parastacoidea, mais non Nephropoidea), par la non coalescence du basis et de l'ischion des péréiopodes 2 à 5, par la modification des premiers pléopodes en appendices copulateurs chez le mâle (sauf chez les Parastacoidea où ces appendices manquent), et par la présence d'une diérèse sur l'exopodite des uropodes.

Si on entre dans le détail des structures morphologiques les similitudes apparaissent comme plus frappantes encore. Ainsi les pièces buccales de *Neoglyphea inopinata* offrent certes des caractères primitifs lorsqu'on les compare à celles des Nephropoidea actuels, mais dans l'ensemble, la parenté est évidente ; il en est de même en ce qui concerne la formule branchiale et la structure des branchies (FOREST & DE SAINT LAURENT, 1981 : 78). On peut encore citer à titre d'exemple la conformation de l'extrémité du cinquième péréiopode. Chez *Neoglyphea* le dactyle présente un élargissement proximal cupuliforme, à bord finement pectiné, qui s'oppose à une avancée du propode (*op. cit.* fig. 20 h-l). L'appareil pré-

hensile ainsi constitué a son exact homologue, en général plus développé chez les femelles, chez plusieurs Nephropidae (*cf.* HOLTHUIS, 1974, fig 23 h-e). On ne peut mettre sur le compte de convergences de telles homologues. Certes, il s'agit là de structures fonctionnelles que l'on retrouve dans d'autres groupes, mais exclusivement chez les femelles et liées aux soins de la ponte. C'est le cas chez les scyllares et les langoustes, dont les modifications du cinquième péréiopode ont été évoqués plus haut.

La conformation très différente des trois premières paires de péréiopodes chez les Glypheidea et chez les Astacidea interdit-elle tout rapprochement entre les deux groupes ?

On ne peut nier la signification phylétique des différenciations des pattes thoraciques chez les Décapodes. En effet, les structures distales de ces appendices répondent en règle générale, dans une lignée donnée, à une formule déterminée qui va de l'absence de toute disposition préhensile à la différenciation d'une pince sur tous les péréiopodes. Il semble que cette formule, déjà caractérisée chez les représentants les plus anciens de chaque grand groupe, se maintienne au cours de l'évolution, avec diverses modifications adaptatives, plus ou moins accusées. Nous pensons néanmoins que les affinités entre les principales lignées s'expriment d'abord par l'organisation générale du corps, et de façon remarquable par la forme et les sillons de la carapace. On peut concevoir qu'une même forme ancestrale a donné naissance aux Glypheidea et aux Astacidea, dont la parenté se traduirait par les similitudes de leur habitus corporel. Cependant, les deux groupes auraient différencié très tôt des structures péréiopodales tout à fait différentes, correspondant sans doute à des modes trophiques également différents.

Astacidea et Glypheidea apparaissent, à bien des égards, comme les plus généralisés des Reptantia, ceux qui, par leur habitus et divers traits généraux de leur organisation présentent le plus de points communs avec les autres sous-ordres de Décapodes. Une partie de leurs caractères communs relèvent donc sans doute d'une symplésiomorphie susceptible de fausser l'évaluation de leur distance phylétique. Ajoutons que l'appréciation des affinités entre les Glypheidea et les Astacidea ne peut être menée plus avant sans que soient au préalable précisées les relations des groupes très divers réunis dans ce dernier infra-

ordre : Erymoidea fossiles, Nephropoidea marins, Astacoidea et Parastacoidea dulçaquicoles.

Si l'hypothèse de GLAESSNER selon laquelle les Glyphéides seraient à l'origine de divers autres groupes de Reptantia ne nous paraît pas pouvoir être retenue, il semble bien qu'il s'agisse d'une lignée conservatrice et sans doute, parmi celles encore représentées dans la faune actuelle, de

celle qui aurait retenu le plus grand nombre des caractéristiques primitives du sous-ordre. De ce fait, l'étude des Glyphéidea, même s'ils n'occupent pas la position-clef envisagée par GLAESSNER, apparaît comme d'un intérêt primordial dans les recherches sur la phylogénèse des Reptantia.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALSS, H., 1927. — Decapoda. In : W. KÜENTHAL & T. KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, 3, (1) : 840-1038, fig. 903-1119.
- BALSS, H., 1957. — Decapoda. VIII. Systematik. In : *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief. : 1505-1672.
- BALSS, H. & GRUNER, H. E., 1954. — Decapoda. XI. Stammesgeschichte. In : *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief. : 1797-1821.
- BEURLIN, K., 1930. — Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen. Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschr. Geol. Palaeont.*, 8 (26) : I-VIII + 317-586.
- BEURLIN, K. & GLAESSNER, M. F., 1930. — Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. *Zool. Jb.*, 60 : 49-84.
- BOAS, J. E. V., 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. *Danske Selsk. Skr. Nat. Afd.*, 1 (6), 25-210, pl. 1-7.
- BORRADAILE, L. A., 1907. — On the Classification of the Decapod Crustaceans. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 7, 19 : 457-486.
- BOWMAN, T. E. & ABELE L. G., 1982. — Classification of the recent Crustacea : 1-27. In : *The Biology of the Crustacea*, 1. (L. G. Abele ed.) Academic Press, New York.
- ETALLON, A., 1859. — Description des crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (2), 16 1858 (1859) : 169-205, pl. 3-6.
- FARMER, A. S., 1973. — Age and Growth in *Nephrops norvegicus* (Decapoda : Nephropidae). *Marine Biology*, 23 : 315-325.
- FARMER, A. S., 1974. — The development of external sexual characters of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda : Nephropidae). *J. nat. Hist.*, 8 : 241-255.
- FARMER, A. S., 1975. — Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). *FAO Fisheries Synopsis No.* 112 : 1-97.
- FOREST, J., 1981. — Compte rendu et remarques générales. Report and general comments. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM. I — Philippines (18-28 mars 1976), Volume 1 (1). *Mém. ORSTOM*, 91 : 9-50.
- FOREST, J., 1986. — La campagne MUSORSTOM II (1980). Compte rendu et liste des stations. Report and list of stations. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 2 (1). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), 133 : 9-30.
- FOREST, J., 1989. — Compte rendu de la campagne MUSORSTOM 3 aux Philippines (31 mai-7 juin 1985). In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Philippines, Volume 4. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), 143 : 9-23.
- FOREST, J., & SAINT LAURENT, M. DE, 1975. — Présence dans la faune actuelle d'un représentant du groupe mésozoïque des Glyphéides : *Neoglyphea inopinata*, gen. nov., sp. nov. (Crustacea Decapoda, Glypheididae) *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) 281 : 155-158, pl. I.
- FOREST, J., & SAINT LAURENT, M. DE, 1976. — Capture aux Philippines de nouveaux exemplaires de *Neoglyphea inopinata* (Crustacea Decapoda Glypheididae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D), 283 : 935-938.
- FOREST, J., & SAINT LAURENT, M. DE, 1981. — La morphologie externe de *Neoglyphea inopinata*, espèce actuelle de Crustacé Décapode Glyphéide. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM. I. — Philippines (18-28 mars 1976), Volume 1 (2). *Mém. ORSTOM*, 91 : 51-84.
- GLAESSNER, M. F., 1960. — The Fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. *Paleont. Bull. N. Z.*, 31 : 1-63, pl. 1-7.
- GLAESSNER, M. F., 1969. — Decapoda : R399-R533,

- R626-R628. In : R. C. MOORE, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda* 4 (2). Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press.
- HOLTHUIS, L. B., 1974. — The lobsters of the family Nephropidae of the Atlantic Ocean (Crustacea : Decapoda). *Bull. Mar. Sci.*, **24**, (4) : 723-884.
- MILNE EDWARDS, H., 1837. — *Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*, vol. 2 : 1-538. Paris.
- OPPEL, A., 1862. — Ueber jurassische Crustaceen. *Palaeontl. Mitt. a. d. Museum d. k. bayer. Staates*, **1** : 1-220, pl. 1-38.
- ORTMANN, A. E., 1896. — Das System der Dekapoden-Krebse. *Zool. Jahrb.*, **9** : 409-453.
- PINNA, G., 1974. — I crostacei della fauna triassica di Cene in Val Seriana (Bergamo). *Mem. Soc. It. Sc. Nat. Museo Milano*, **21**, (1) : 7-33, pl. 1-16.
- PINNA, G., 1976. — I crostacei triassici dell'alta valvestino (Brescia). « *Natura Bresciana* ». *Ann. Mus. Civ. St. Nat. Brescia*, **13** : 33-42 pl. 1-4.
- SAINT LAURENT, M. DE, 1979. — Vers une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Reptantia. In : C. r. VIe Réunion des Carcinologistes de langue française, Nabeul, Tunisie, 4-9 septembre 1978. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, **3** (1) : 15-31.
- SAINT LAURENT, M. DE & CLEVA R., 1981. — Crustacés Décapodes Stenopodidea. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM. I — Philippines (18-28 mars 1976), Volume 1 (6). *Mém. ORSTOM*, **91** : 151-188.
- SCHRAM, F. R., 1986. — 24. Reptantia : 286-312, In : *Crustacea*. Oxford University Press, New York et Oxford.
- WINKLER, T. C., 1881. — Études carcinologiques sur les genres *Pemphix Glyphea* et *Araeosternus*. *Archiv. Mus. Teyler*, 2^e sér., **1** : 73-124.
- WINKLER, T. C., 1883. — Carcinological Investigation on the Genera *Pemphix*, *Glyphea* and *Araeosternus*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **10** 1882 (1883), 133-149, 306-317.
- ZITTEL, K. A. VON, 1885. — *Handbuch der Paleontologie*. Bd. 1, Abt. 2 (Decapoda : 679-721). München.