

LES GLYPHÉIDES ACTUELS ET LEUR RELATION AVEC LES FORMES
FOSSILES (DECAPODA, REPTANTIA)

THE RECENT GLYPHEIDS AND THEIR RELATIONSHIP WITH THEIR FOSSIL RELATIVES
(DECAPODA, REPTANTIA)

PAR

JACQUES FOREST¹⁾

Institut océanographique, 195, rue Saint-Jacques, F-75005 Paris, France

ABSTRACT

Until recently, the family Glypheidae (Decapoda, Reptantia) was known from fossils only, and consequently presumed extinct for 50 million years. However, in 1975 scientists of the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris recognized a Recent specimen as belonging to this family. The specimen had been collected in the Philippines in 1908 at approx. 200 m depth, and had remained unidentified in the collections of the Smithsonian Institution, Washington, D.C., since. That same year, the species was described as *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, thus testifying the actual persistence of the group in today's marine fauna. Three expeditions in the same region, in 1976, 1980, and 1985, yielded another 20 specimens, all caught alive. The subsequent study of those specimens would indicate that the phylogenetic position assigned to the glypheids until then had, in fact, been erroneous. The same applied to the other mesozoic families included in the superfamily Glypheoidea. The glypheoids had usually been placed next to the Scyllaridae and Eryonidae in the infraorder Palinura, and been considered probable ancestors of part of the remaining Decapoda Reptantia. However, their similarities would come out to result rather from analogous resemblances than from actual morphological affinities. In fact, after comparison of the principal characters of the three groups, we have been able to confirm that the Glypheoidea did not exhibit any true relationship with the two others. In contrast, they proved to be closer to the Astacidae and could, eventually, be ranked with those in the same infraorder. A number of recent publications, largely by palaeontologists and based in part on cladistic as well as molecular analyses, have lately supported this point of view. They completely reject the inclusion of the glypheoids in the Palinura, corroborate their affinities with the Astacidea, and exclude the possibility that they would represent a primitive group from which other Reptantia could have evolved.

The lineage of the Glypheoidea most probably appeared in the Permian-Triassic, prospered in the Jurassic, and subsequently declined from the Cretaceous to the Eocene. It is apparent that the group has not become extinct during that era, but has silently persisted, without leaving fossil traces, with at least two representatives in today's living world. Indeed, a second species of glypheid has recently been discovered in the southwestern Pacific. Though described under the name *Neoglyphea neocaledonica*, it shows such differences with *N. inopinata* that I have established a new genus for

¹⁾ Adresse e-mail: j.forest@oceano.org

this species, *Laurentaeglyphea*, which is even closer to the glypheids known from the Mesozoic and the Eocene.

RÉSUMÉ

Jusqu'à une époque récente, la famille des Glypheidae (Décapodes, Reptantia) n'était connue qu'à l'état fossile et présumée éteinte depuis cinquante millions d'années. Cependant, en 1975, des chercheurs du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris reconnaissaient comme appartenant à cette famille un spécimen capturé en 1908 aux îles Philippines, par 200 m environ de profondeur, et resté non identifié depuis lors dans les collections de la Smithsonian Institution, à Washington. L'espèce était décrite la même année sous le nom de *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, attestant ainsi la persistance du groupe dans la faune marine actuelle. Trois campagnes de prospection sur les mêmes lieux, en 1976, 1980 et 1985, permettaient d'en recueillir, vivants, une vingtaine d'autres exemplaires. Leur étude allait montrer que la position phylétique jusqu'alors assignée aux Glypheidae et aux autres familles mésozoïques incluses dans la super-famille des Glypheoidea, était erronée. Les Glypheoïdes avaient été généralement placés à côté des Scyllarides et des Eryonides dans un infra-ordre des Palinura, et considérés comme les ancêtres probables d'une partie des autres Décapodes Reptantia. Cependant ces rapprochements résultaient plutôt d'analogies que de réelles affinités morphologiques. En fait, après comparaison des principales caractéristiques des trois groupes, nous avons confirmé que celui des Glypheoïdes n'offrait aucune parenté avec les deux autres, mais au contraire étaient beaucoup plus proches des Astacides et pouvaient être éventuellement rangés avec ceux-ci, dans un même infra-ordre. Une série de publications récentes, émanant surtout de paléontologistes, en partie fondées sur des analyses cladistiques et moléculaires, sont venues appuyer ce point de vue. Elles rejettent totalement l'inclusion des Glypheoidea parmi les Palinura, insistent sur leurs affinités avec les autres Astacidea et écartent la possibilité qu'ils représentent un groupe primitif dont seraient issus d'autres Reptantia.

La lignée des Glypheoidea, vraisemblablement apparue au Permo-Trias, a prospéré au Jurassique, puis décliné du Crétacé à l'Eocène. Il apparaît maintenant qu'elle ne s'est pas éteinte à cette époque, mais s'est prolongée discrètement, sans laisser de traces fossiles, avec au moins deux représentants dans le monde vivant. En effet, une seconde espèce de Glyphéide a récemment été découverte dans le Pacifique sud occidental. Décrite sous le nom de *Neoglyphea neocaledonica*, elle présente avec *N. inopinata* de telles différences que j'ai établi pour elle le nouveau genre *Laurentaeglyphea*, beaucoup plus proche des Glyphéides du Mésozoïque et de l'Éocène.

“One of the more interesting crustacean discoveries of the last centuries was the recognition and description of *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975, a living member of a group long thought to be extinct since the Mesozoic.”

SCHRAM & AHYONG (2002)

INTRODUCTION

Lorsque l'on s'intéresse au monde vivant, qu'il s'agisse du règne animal ou du règne végétal, l'on a coutume de séparer les organismes qui ont existé, mais ne sont plus représentés dans la nature actuelle, de ceux que l'on peut rencontrer ici ou là sur notre planète. Les premiers appartiennent au domaine de la paléontologie, alors que les seconds sont l'affaire des botanistes et des zoologistes. Beaucoup des lignées connues dans les temps géologiques anciens se sont maintenues et

ont franchi la frontière du monde actuel, si bien que, quelles que soient les modifications morphologiques qu'elles ont subies au cours de leur évolution, elles existent toujours aujourd'hui. D'autres lignées ont, pour des raisons diverses, disparu à une époque donnée et sont rangées parmi les formes éteintes. C'est le cas bien connu des reptiles du groupe des Dinosaures dont le destin s'est achevé à la fin du Crétacé. Au cours des temps, grâce aux progrès de l'exploration zoologique, il a fallu réduire la liste des groupes définitivement disparus. Ainsi, ont été découverts bon nombre d'animaux appartenant à des familles ou à des catégories plus élevées, jusqu'alors exclusivement connues à l'état fossile. Parmi ces animaux, aujourd'hui désignés comme des "fossiles vivants", le plus souvent cité est le Coelacanthé, *Latimeria chalumnae* J. L. B. Smith, 1939, découvert en 1938 au large de l'Afrique du Sud. Avec ce Poisson réapparaissait l'ordre des Crossoptérygiens, précédemment tenu pour disparu depuis le Crétacé. Un autre exemple est celui d'un Mollusque recueilli en eau profonde dans le Pacifique, au large du Costa Rica, en 1952, et décrit sous le nom de *Neopilina galathea* Lemche, 1957. C'est le représentant d'une classe, les Monoplacophores, que l'on croyait éteinte depuis le Silurien. Depuis, d'autres espèces du même genre ont été reconnues, toutes d'eau profonde.

Chez les Crustacés, nous n'envisagerons que l'ordre des Décapodes, lesquels occupent la première place, tant par le nombre de leur espèces que par leur diversité morphologique. Ce sont aussi eux qui atteignent la plus grande taille et qui comprennent les formes comestibles présentes sur les marchés.

Sur le plan de la paléontologie, des espèces identifiables à des Décapodes apparaissent au Devonien, il y a environ 400 millions d'années. Au Permotrias, on distingue déjà deux lignées, les Dendrobranchiata et les Pleocyemata, aujourd'hui représentées, les premiers par les crevettes Pénéides, les seconds par l'ensemble des Reptantia (écrevisses, homards, crabes, etc.) auxquels s'ajoutent les crevettes Carides. Quant aux formes primitives dont seraient issues ces deux lignées, c'est-à-dire les premiers ancêtres des Décapodes, elles sont pour l'instant toujours ignorées.

Au cours de leur évolution, les Dendrobranchiata ont conservé leurs principaux caractères morphologiques d'origine, et, en même temps, un même mode de vie. Les crevettes Pénéides actuelles ont un aspect voisin de celui des formes fossiles et sont comme celles-ci essentiellement nageuses.

Le sort des Pleocyemata a été bien différent. Ils ont donné naissance à des lignées qui, souvent, sous l'effet d'adaptations à des conditions écologiques particulières, ont produit des types morphologiques fort divers: les unes ont continué à évoluer dans le milieu aquatique comme des formes nageuses et on peut dire qu'elles correspondent encore au concept général de "crevettes"; les autres, vivant sur le fond ou y creusant des galeries, ou s'abritant en permanence dans

des objets creux, telles des coquilles de Gastéropodes, ont conduit à des formes spéciales bien distinctes que l'on désigne aujourd'hui sous des termes généraux évocateurs, comme écrevisses, crabes, bernard-l'hermite.

Un certain nombre de Décapodes actuels ont fait figure de fossiles vivants au moment de leur découverte. C'est le cas de la superfamille des Eryonoidea qui, pendant une longue période, a été considérée comme propre au Mésozoïque (Trias, Jurassique et Crétacé), jusqu'à ce que, en 1862, soit découverte une espèce méditerranéenne vivante, *Polycheles typhlops* Heller, 1862, à laquelle se sont ajoutée par la suite de nombreuses autres espèces rangées dans différents genres, à l'intérieur d'une famille des Polychelidae. Les Eryonoidea étant désormais intégrée parmi les formes vivantes, toutes les lignées du Mésozoïque et/ou du Cénozoïque paraissaient s'être maintenues jusqu'à nos jours, avec une seule exception: la grande superfamille des Glypheoidea qui, croyait-on, n'avait pas dépassé le début de l'ère Tertiaire. La principale famille, les Glypheidae, apparue au Trias, avait connu son plus grand développement au Jurassique, puis avait décliné tout au long du Crétacé, pour disparaître apparemment à l'Éocène, voici 50 millions d'années. Vivant dans les eaux marines chaudes et peu profondes, les Glyphéides ressemblaient quelque peu à des écrevisses ou à des langoustines par la forme du corps, mais en différaient par leurs premières pattes thoraciques, dont les deux derniers articles formaient une structure préhensile, mais non une véritable pince. Ils comptaient de nombreuses espèces aujourd'hui connues à l'état de fossiles de diverses régions du monde, Amérique du Nord, Afrique, Australie, Nouvelle Zélande, Antarctique et surtout Europe. Ces fossiles, tous de taille relativement petite (longueur totale du corps inférieure à 15 cm) sont particulièrement abondants dans les terrains sur lesquels s'étendaient les mers épicontinentales. Ainsi, en France, on les rencontre sur le pourtour du Bassin parisien, en Normandie et surtout dans l'Est, en Franche-Comté, où ont été recueillis de nombreux exemplaires de *Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822) datant de l'Oxfordien, soit d'environ 155 millions d'années. Ces exemplaires, bien conservés, sont généralement trouvés à l'intérieur de concrétions ou rognons siliceux connus sous le nom de "chailles".

DÉCOUVERTE DE *NEOGLYPHEA INOPINATA*

Il semblait acquis que l'étude des Glyphéides ne ressortissait qu'au domaine de la paléontologie. Or, en mars 1975, un chercheur du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Michèle de Saint Laurent, se trouvait à Washington, au National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, où elle avait été invitée à la fin de l'année précédente pour réexaminer la collection de crustacés

fouisseurs du groupe des Thalassinides. Pendant son séjour, un échantillon encore non identifié lui était soumis. Il s'agissait d'un Crustacé Décapode de 12 cm de long, recueilli en 1908 aux Philippines, par 200 mètres de profondeur, par le navire océanographique U.S. "Albatross". Ce spécimen, qu'on ne pouvait rattacher à aucun des grands groupes de Décapodes alors reconnus, avait été laissé dans les collections, oublié, jusqu'à ce que, dans les années 60, à l'occasion d'un reclassement du matériel provenant des anciennes expéditions, le Dr. Fenner A. Chace, alors chef du département des Crustacés, le retrouvât et le soumit à la sagacité des carcinologistes de l'Institution et de ceux de passage. Très intriguée par ce crustacé qui, manifestement, ne correspondait à aucun des types morphologiques recensés chez les Décapodes actuels, Michèle de Saint Laurent fit des dessins montrant ses principaux caractères particuliers et me les envoya. Ces dessins me laissèrent perplexe, comme l'avaient été les autres chercheurs qui avaient précédemment vu le spécimen. Un séjour à Washington allait me donner l'occasion de l'examiner à mon tour et, en concertation avec Michèle de Saint Laurent, de réfléchir à sa position systématique. D'après sa conformation générale, il fallait le placer parmi les Décapodes Reptantia et plus précisément parmi ceux dont l'abdomen est bien développé, comme les Astacides (dont les écrevisses et les homards), les Palinurides (dont les langoustes) ou les Thalassinides. Cependant, ses particularités en faisaient quelque chose d'autre. Si, pendant une courte période, nous avons pu envisager qu'il s'agissait d'une forme entièrement nouvelle, s'ajoutant à la faune des Crustacés Décapodes actuellement connus, cette hypothèse nous a paru fragile, d'autant que, en ayant l'animal sous les yeux, j'avais eu une curieuse impression de déjà vu. J'avais le souvenir d'illustrations évoquant le spécimen de l'"Albatross". C'était dans le volume du "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Part R, Arthropoda, 4 (2): R399-R533, R626-R628, figs. 217-340, R. C. Moore, ed.), consacré aux Crustacés Décapodes par M. F. Glaessner (1969). Comme exemple de Glypheidae, figuraient deux dessins de *Trachysoma ornatum* (Quenstedt, 1858), l'un représentait le céphalothorax en vue dorsale, l'autre le corps entier, de profil, les appendices manquants (Glaessner, 1969, fig. 269-2a, b). Plus tard, après avoir directement comparé le spécimen en question aux figures de *Trachysoma* et à des fossiles, après avoir consulté les travaux paléontologiques sur les Glypheidae, nous allions aboutir à une étonnante conclusion: le crustacé énigmatique recueilli en 1908 était bien un représentant de ce groupe, assez proche de l'espèce fossile figurée. Loin d'avoir disparu, en même temps que les Dinosaures, il y a 50 millions d'années, les Glypheidae avaient traversé les temps géologiques jusqu'à nos jours, sans perdre leurs caractéristiques essentielles.

Cette découverte, nous l'avons faite pendant notre séjour à Washington et, sans tarder, nous en informions Fenner A. Chace, lequel, comme nos autres collègues carcinologistes de la Smithsonian Institution, fut d'accord sur nos conclusions.

L'étude du spécimen nous fut confiée et c'est à Paris, au Muséum, qu'elle fut entreprise et réalisée.

Le 21 juillet 1975, un note présentée à l'Académie des Sciences par Pierre-Paul Grassé décrivait *Neoglyphea inopinata*, nouveau genre et nouvelle espèce. Nous annonçons ainsi la persistance dans la faune actuelle du groupe des Glyphéides, jusqu'alors présumé éteint depuis le début du Cénozoïque. Cette découverte eut un certain retentissement, car il s'agissait ici d'un nouveau "fossile vivant", dont le cas évoquait celui du Coelacanthé, trouvé aux Comores en 1938 et décrit en 1939. Comme la description de *Polycheles typhlops*, en 1862, avait révélé que les crustacés Eryonoïdes étaient toujours représentés dans les mers, la découverte de *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975 attestait que les Glyphéoïdes occupaient encore, eux aussi, une place dans le monde vivant.

L'étude de *Neoglyphea inopinata* allait faire connaître de nombreux caractères non décelables chez des fossiles et, par conséquent, fournir des éléments nouveaux en ce qui concerne la position phylétique des Glyphéides au sein de l'ordre des Crustacés Décapodes. Cependant, les recherches à venir reposaient sur un échantillon unique, conservé depuis près de 70 ans dans l'alcool, et mutilé, puisqu'il était privé de plusieurs pattes thoraciques, en particulier de celles de première paire, dont on pouvait se demander si elles étaient chélifformes (comme chez les homards), ou non (comme chez les langoustes).

Pour aller plus loin et répondre à ces questions, il fallait en trouver de nouveaux exemplaires, et, à cet effet, prospecter les fonds sur lesquels avait été capturé celui de l'"Albatross". Certes, la présence du spécimen en question en cet endroit pouvait n'être qu'accidentelle, son habitat naturel étant peut-être plus profond. Néanmoins, c'est d'abord là qu'il convenait de mener des recherches. Toutes les données sur les récoltes de l'"Albatross" au cours de sa campagne aux Philippines (1907-1910) avaient été publiées en détail et on connaissait avec précision celles de la station 5278 d'où provenait le Glyphéide: jour, heure, profondeur et position. Tout en poursuivant l'étude de l'unique individu connu, qui allait être le type de l'espèce, nous recherchions quelles étaient les possibilités de procéder à de nouvelles récoltes sur place. Quel que fût l'intérêt d'obtenir des échantillons d'un nouveau fossile vivant, il semblait difficile d'organiser une expédition océanographique dans ce seul but. La mise sur pied d'une campagne lointaine exige une longue préparation et, en supposant que nos arguments en vue d'une expédition aux Philippines fussent pris en considération, on ne pouvait guère envisager sa réalisation avant plusieurs années.

Une opportunité allait pourtant bientôt se présenter. Un petit navire de recherche appartenant à l'ORSTOM (Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer) [maintenant connu sous le nom: Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération], en fait un chalutier de 25 mètres, le

“Vauban”, précédemment affecté à la station marine de Nosy-Bé (Madagascar), se trouvait alors à Marseille, en attendant de rejoindre sa nouvelle base, à Nouméa (Nouvelle-Calédonie). En juin 1975, le responsable des activités océanographiques à l’ORSTOM, Alain Crosnier, avec qui je collaborais depuis de longues années dans le domaine de la carcinologie, voulut bien envisager que le “Vauban” se détournât de sa route, au cours de son voyage vers Nouméa, afin de prospecter les parages des îles Philippines où avait été recueilli le Glyphéide. Ses suggestions, présentées au directeur de l’ORSTOM, le Professeur G. Camus, furent accueillies favorablement, et, au cours des mois suivants, des concertations entre l’ORSTOM et le Muséum national d’Histoire naturelle, alors dirigé par le Professeur Jean Dorst, aboutissaient, en janvier 1976, à la signature d’un protocole d’accord fixant les modalités de participation des deux organismes à une campagne commune d’une durée de 10 jours, sous ma direction, en vue de l’exploration biologique du secteur où l’“Albatross” avait opéré en 1908. Les préparatifs de cette campagne, désignée sous le nom de Campagne MUSORSTOM, avaient été engagés plusieurs mois auparavant, sans attendre la signature officielle du protocole. Le navire lui-même et son équipage représentaient la contribution de l’ORSTOM. Quant au matériel, consistant principalement en engins de pêche (chaluts et dragues) et récipients de collection, il était acquis sur des subventions du Muséum et du CNRS. Rassemblé à Marseille, il était embarqué sur le “Vauban” dans les premiers jours de l’année 1976 et le 17 janvier le navire appareillait à destination des Philippines. Le 11 mars, il atteignait Manille, où l’attendait depuis quelques jours l’équipe scientifique composée de Michèle de Saint Laurent, de moi-même, de deux chercheurs de l’Orstom, Alain Crosnier et J. Blache, et d’un ichthyologiste philippin, R. de la Paz. Retardé par des avaries de moteur, le “Vauban” quittait Manille le 18 mars seulement.

Le lendemain matin, 19 mars, nous nous trouvons au large de l’île Lubang, et, à l’emplacement exact de la station 5278 de l’“Albatross”, par 200 mètres de profondeur, nous commençons les chalutages. L’engin utilisé est inspiré des chaluts à perche employé par les pêcheurs de crevettes de Honfleur. Il a été modifié, redessiné, en tenant compte des grandes profondeurs auxquelles il doit fonctionner et de précédentes campagnes de prospection qui ont témoigné de son efficacité.

Les quatre premiers traits de chalut fournissent d’abondantes récoltes d’éponges, gorgones, oursins, crinoïdes, poissons, crabes, pagures, . . . Le trait suivant, vers 14 h, apporte un premier exemplaire de *Neoglyphea*, un mâle de 115 mm, c’est-à-dire de même taille que le type. Sa couleur est d’un orange translucide, avec des reflets vert métallique sur les yeux (fig. 1). C’est un grand évènement. En effet, nous avons maintenant la preuve que l’espèce vit bien là où l’“Albatross” en a capturé un exemplaire en 1908, et nous disposons d’un individu complet, avec

tous ses appendices. L'exploration va se poursuivre, avec succès, puisqu'un autre Glyphéide est capturé le 20 mars, deux le 22 et cinq le 23 mars. Ayant acquis un matériel suffisant pour l'étude de l'espèce, nous entreprenons, le 24 mars, de la rechercher en dehors de la zone de quelques milles de diamètre jusqu'alors prospectée, mais aucun exemplaire supplémentaire ne sera plus obtenu. La campagne s'achève à Manille le 28 mars.

Les neuf spécimens, tous recueillis dans d'étroites limites de profondeur, pratiquement entre 187 et 200 mètres, comprenaient 6 mâles de taille assez voisine, entre 116 et 123 mm, un male de 73 mm, apparemment adulte, et un mâle et une femelle juvéniles mesurant un peu moins de 40 mm. A une exception près, tous avaient été capturés pendant la période du jour où le soleil est au plus haut dans le ciel, entre 10 h30 et 14 h30, comme l'holotype pris par l'"Albatross" en juillet, vers 11 h30. Tous, comme cet holotype, étaient des mâles, à l'exception d'une femelle juvénile. Ceci permettait une première hypothèse sur le comportement de l'espèce, entre mars et juillet tout au moins. Les populations habiteraient des terriers, d'où les mâles seuls sortiraient, sans doute en quête de nourritures, leur sortie étant liée à un seuil minimal d'éclairement.

La campagne avait atteint son principal objectif: retrouver le Glyphéide actuel, *Neoglyphea inopinata*, mais elle avait aussi été l'occasion de rassembler une collection considérable d'organismes benthiques dont l'étude allait considérablement améliorer la connaissance de la faune marine, dans une région encore peu explorée.

Le 11 octobre 1976, une communication à l'Académie des Sciences annonçait la capture d'individus vivants de *Neoglyphea*, et confirmait, par conséquent, qu'il existait encore des Glyphéides dans la faune actuelle. Le succès de la campagne fut très largement signalé et commenté dans la presse de l'époque. En 1981, paraissait le premier volume d'une série de mémoires (Résultats MUSORSTOM) consacrés à l'étude des collections zoologiques recueillies au cours de la campagne du "Vauban". Dans ce volume la morphologie externe du Glyphéide était décrite et figurée en détail d'après les spécimens dont nous disposions. Les caractères observés laissaient supposer que la position phylétique attribuée jusqu'alors aux Glyphéides par les paléontologistes, c'est-à-dire son rattachement aux Palinuroidea, était erronée, ses affinités les rapprochant plutôt des Nephropoidea.

Cependant, notre connaissance de l'espèce était encore limitée à celle des mâles. Les structures génitales de la femelle adulte, si importantes sur le plan phylétique, restaient inconnues, de même que le mode de développement. L'intérêt de capturer des femelles était évident et justifiait l'organisation d'une nouvelle campagne d'exploration aux Philippines. L'occasion de la réaliser se présentait en 1979. Un navire océanographique appartenant au Centre national pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), le "Coriolis", en cours de carénage et de transformation en France, à Concarneau, devait rejoindre sa base, Nouméa, après des campagnes

de prospection aux Seychelles et en Indonésie. Avec l'appui de Lucien Laubier, alors directeur de programmes auprès de cet organisme, le CNEXO consentait à étendre aux Philippines l'itinéraire de retour du "Coriolis" et à mettre le navire à notre disposition pour reprendre la quête des Glyphéides. Un nouvel accord était conclu entre le Muséum et l'ORSTOM: pendant le second semestre 1980, de nouveaux chalutages seraient pratiqués sur le site prospecté en 1976 par le "Vauban".

Le navire ne quittait Concarneau que le 8 juillet 1980. Après avoir opéré aux Seychelles et en Indonésie, le "Coriolis" accostait à Manille le 17 novembre, avec un retard de deux mois sur le calendrier prévu. Le 19 novembre le navire appareillait après avoir embarqué une équipe comprenant des chercheurs de l'ORSTOM, du Muséum et du CNRS, ainsi qu'un ichthyologiste représentant l'Université des Philippines. Le 20 novembre, un premier chalutage dans le secteur à Glyphéides rapportait un jeune mâle de *Neoglyphea*. Cependant, les 14 traits effectués sur les mêmes fonds au cours des deux jours suivants n'allaient fournir aucun spécimen supplémentaire. Devant cet insuccès, il semblait plus profitable de poursuivre la prospection biologique de la mer intérieure des Philippines. Du 23 au 27 novembre, une série de chalutages avaient lieu en direction du sud-est, jusque dans les parages de l'île de Marinduque, où la faune s'avérait moins riche et moins diversifiée qu'au large de Lubang. De retour dans cette dernière région le navire renouvelait ses tentatives pour retrouver des *Neoglyphea*, avec encore, du 27 au 30 novembre, 14 chalutages sur ces fonds de 190-200 m, mais toujours sans succès. La campagne s'achevait à Manille le 2 décembre. Pour la faune benthique, le bilan était tout à fait positif, avec une collection considérable d'échantillons recueillis entre 50 et 2000 mètres environ, mais l'échec était quasi total pour les Glyphéides, dont seul un petit individu mâle, en mauvais état, avait été capturé. Les femelles restaient toujours introuvables.

L'époque tardive de l'année, la fin du mois de novembre, pouvait expliquer l'absence des Glyphéides sur les lieux où le type avait été capturé en juillet 1908 et où nous les avons retrouvés entre le 19 et le 23 mars 1976. En effet, comme nous l'avons noté plus haut, la grande majorité des individus dont nous disposons, y compris le type, avaient été recueillis pendant la période d'éclairement maximal, entre 10 h et 14 h, ceci laissant supposer que la sortie des terriers était déclenchée par les rayons solaires pénétrant encore à cette profondeur de 200 m. Or, à la fin de novembre l'ensoleillement, toujours moindre et la turbidité de l'eau, plus grande qu'aux mois de mars et juillet, limite la pénétration de la lumière, laquelle serait restée en deçà du seuil minimal requis pour la déambulation des Glyphéides.

Il apparaissait que les futures et éventuelles recherches en vue d'obtenir des femelles adultes devraient être réalisées pendant une période de bon ensoleillement,

c'est-à-dire pratiquement entre l'équinoxe de printemps et l'équinoxe d'automne, de préférence pendant la première partie de cette période, pour bénéficier d'une plus grande transparence de l'eau.

En 1984, un projet d'organisation d'une troisième expédition aux Philippines avec comme objectif principal la capture de nouveaux exemplaires de *Neoglyphea inopinata*, spécialement de femelles, était soumis à PIROCEAN, organisme du CNRS responsable des programmes océanographiques. L'IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, ex-CNEXO), mettait à notre disposition le "Coriolis", toujours basé à Nouméa, pour une période de 10 jours aux Philippines, en mai 1985. Le matériel nécessaire à la réalisation de la campagne était expédié à Nouméa au cours de l'hiver 1984-1985, et embarqué sur le "Coriolis". Le navire quittait Nouméa le 15 mars et, après une campagne PECHINDON dans les eaux indonésiennes, accostait au port de Manille le 23 mai. La mission scientifique comprenant des chercheurs de l'ORSTOM, du CNRS et du Muséum, des représentants de l'Université des Philippines et un biologiste chinois appartenant à l'Academia Sinica embarquait le 25 mai. Cependant l'appareillage devait être différé, les autorités gouvernementales tardant à accorder l'autorisation de travail dans les eaux des Philippines. Ce n'est qu'une semaine plus tard que nous recevions cette autorisation. Le 30 mai, le "Coriolis" quittait Manille à destination du secteur à Glyphéides. Le 31 mai, au second trait de chalut, nous obtenions l'objet essentiel de nos recherches, une femelle adulte de *Neoglyphea*, d'une taille de 11 cm. Le même jour était capturé un mâle adulte. Enfin, le 2 juin, c'était une seconde femelle à peu près de même taille que la première qui était recueillie. Le but majeur de la campagne, obtenir des femelles adultes, était atteint et il ne paraissait pas nécessaire de continuer à prospecter le même secteur, déjà soumis à de nombreux chalutages et dont nous avons rassemblé de très nombreux échantillons de la faune benthique au cours des campagnes précédentes. Le "Coriolis" poursuivait ses explorations, longeant vers le sud la côte ouest de l'île de Mindoro et chalutant entre 200 et 1000 mètres de profondeur, principalement dans le détroit de Tablas, qui sépare les îles de Mindoro et de Panay, et au nord de cette dernière île. Le navire était à quai dans le port de Cebu le 7 juin au matin, ceci mettant un terme à une campagne que les circonstances avaient réduite de deux jours, mais qui avait néanmoins connu la réussite, puisque nous disposions enfin de femelles adultes de *Neoglyphea inopinata*. Leur étude allait conduire à la publication en 1989 d'un complément à la description de l'espèce. D'après la conformation des structures génitales femelles, on pouvait confirmer l'absence de parenté des Glyphéides avec les Eryonides et les Scyllarides, et, en même temps les similitudes indéniables qui les rapprochent des Astacides. En outre, comme on l'avait déjà observé chez des Glyphéides fossiles, *Neoglyphea inopinata* présentait un très net dimorphisme sexuel: pattes thoraciques plus courtes et plus trapues



Figs. 1-3. Glyphéides actuels: 1-2, *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975; 1, MUSORSTOM I, Station 35: individu mâle, 120 mm, peu après sa capture; 2, MUSORSTOM I, Station 26: région antérieure du corps d'un mâle de 121 mm (photographie sur le vivant; les premiers péréopodes et ceux du côté droit manquent en partie). 3, *Laurentaeglyphea neocaledonica* (Richer de Forges, 2006); mer du Corail, femelle, 62 mm environ, vue dorsale [d'après Richer de Forges, 2006, fig. 2B].

chez la femelle, et, chez cette dernière, premiers pleurons (plaques abdominales latérales) à bord arrondi (fig. 4b) et non anguleux comme chez le mâle (fig. 4a). Chez les deux femelles examinées, la grande largeur des ovipores et le diamètre (1,3 mm) des ovules, proches de la maturité, indiquaient que les oeufs étaient volumineux et que, par conséquent, comme chez les autres Décapodes à gros oeufs, le développement était condensé, l'éclosion survenant à un stade avancé. On peut supposer que, s'il existe une phase planctonique, celle-ci est très brève, afin que le passage à la vie benthique intervienne rapidement, avant que les post-larves ne soient entraînées par les violents courants qui règnent au-dessus de l'étroit territoire occupé par les *Neoglyphea*. En fait, il est probable que, comme chez certains pagurides sédentaires, les individus nouvellement éclos sont morphologiquement proches des adultes et aptes à vivre immédiatement sur le fond.

Si les derniers spécimens de *Neoglyphea inopinata* signalés aux Philippines sont ceux recueillis en 1985 au cours de la troisième campagne MUSORSTOM, l'espèce a été retrouvée depuis lors, mais dans une région éloignée. En effet, en 1988, A. J. Bruce, alors directeur du musée de Darwin (Australie), m'informait que des pêcheurs de crevettes australiens avaient capturé des *Neoglyphea inopinata* au cours de chalutages en mer de Timor. La même année, il publiait une note sur cette capture et me confiait l'étude de ces spécimens recueillis. Il s'agissait bien de l'espèce décrite des Philippines, avec deux mâles et une femelle ovigère, mesurant de 14 à 15 centimètres, tous trois recueillis sur des fonds de 240 à 260 mètres. La principale différence avec les individus des Philippines portait sur la taille plus grande de deux centimètres environ. En relation avec cette plus grande taille, les articles des appendices thoraciques présentaient des proportions légèrement différentes. La femelle, première ovigère connue, portait plus d'un millier d'oeufs subsphériques d'un diamètre de 1,2 à 1,3 mm, de teinte bleu turquoise, c'est-à-dire d'une taille voisine de celle des ovules des femelles des Philippines et de même coloration que les ovaires de celles-ci, vus par transparence. Ceci était la preuve que, comme chez les autres Décapodes, à l'exception des Dendrobranchiata (Pénéides), les femelles de Glyphéides portent et incubent leurs oeufs attachés aux appendices abdominaux. Sur le plan climatique, il semble que la période de reproduction pourrait être sensiblement la même aux Philippines et en mer de Timor. En effet, la femelle ovigère provenant de cette dernière région, par 10°S environ, a été capturée en novembre-décembre, alors que, aux Philippines, par 14°N, des femelles proches de la maturité sexuelle ont été obtenues en mai-juin. Compte tenu de l'inversion des saisons d'un hémisphère à l'autre, il s'agirait dans les deux cas de la fin du printemps.

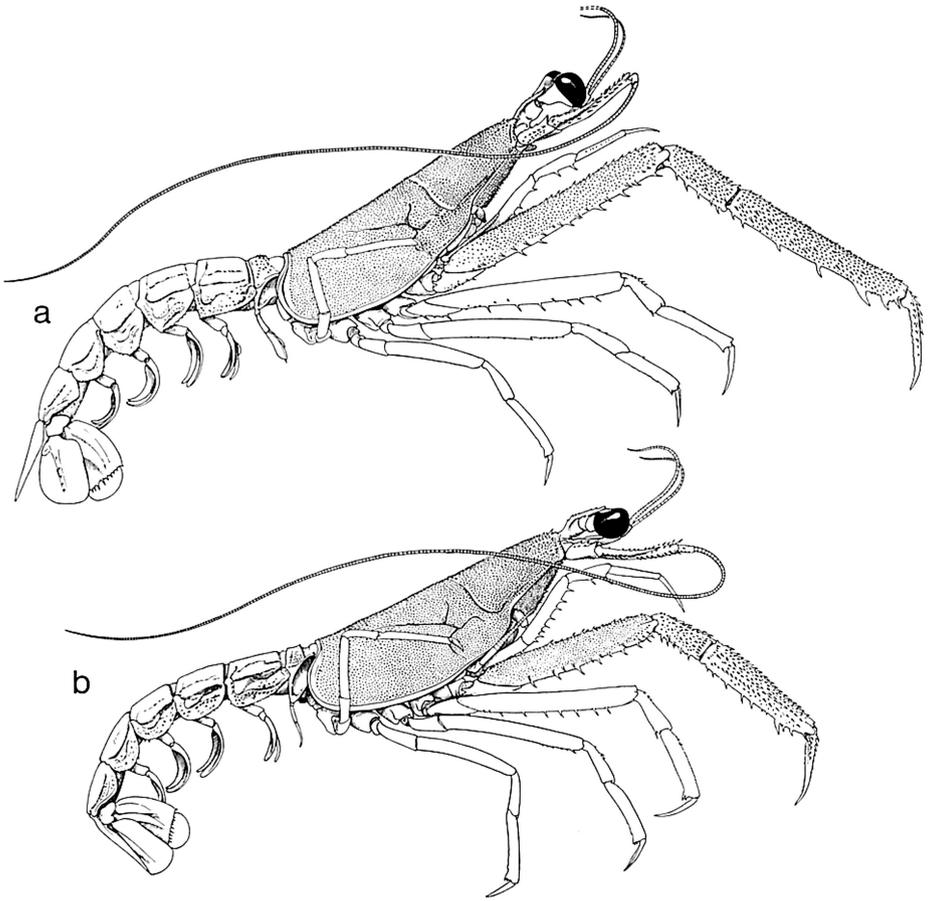


Fig. 4. *Neoglypheo inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975. a, Mâle, 116 mm, MUSORSTOM 3, Station 91; et, b, femelle 117 mm, MUSORSTOM 3, Station 109; vues latérales. [D'après Forest & de Saint Laurent, 1989, fig. 1a, b.]

UNE SECONDE ESPÈCE ACTUELLE DE GLYPHÉIDE

En octobre 2005 un nouveau Glyphéide, vivant, a été découvert au cours d'une campagne EBISCO, à bord du N.O. "Alis", dirigée par B. Richer de Forges. Entre les mers de Corail et de Tasman, par environ 25°S et 160°E, un chalutage sur les flancs d'un guyot (ancien atoll submergé) entre 367 et 536 mètres a fourni un Glyphéide femelle vivant, de 60 mm de long environ, rappelant *Neoglypheo inopinata* par son aspect d'ensemble, ses yeux et sa coloration, mais s'en distinguant par les proportions et l'ornementation du céphalothorax, et par l'organisation des pattes thoraciques, particulièrement de celles de la première paire. Elle a été décrite sous le nom de *Neoglypheo neocaledonica* Richer de Forges, 2006. Cependant cette espèce, bien différente de *N. inopinata*, comme

le montre la comparaison des photographies (figs. 1, 3), semble nettement plus proche de formes fossiles, comme *Glyphea rostrata* Étallon, 1859 [= *Glypheopsis ?etalloni* Oppel, 1861] ou *Trachysoma ornatum* du Jurassique, ou encore d'espèces de l'Éocène, telle que *Glyphea christeyi* (Feldmann & Maxwell, 1999). En effet, chez *Neoglyphea inopinata*, la carapace céphalothoracique, longitudinalement étirée, a une largeur maximale comprise environ 3,6 fois dans sa longueur totale, alors que, chez l'espèce de la mer du Corail, le rapport des deux dimensions est proche de 2,5. Chez la première, en avant du sillon cervical, cette carapace est entièrement recouverte de tubercules épineux dont les plus forts sont disposés en trois lignes parallèles, de part et d'autre d'une fissure médiane elle-même flanquée d'épines jumelées. Chez la seconde, homologues de ces lignes, ce sont trois carènes lisses que l'on observe. De même, en arrière du sillon cervical, *Neoglyphea inopinata* porte un revêtement dense et régulier de petits tubercules à pointe cornée, avec un sillon post-cervical faible et peu apparent, suivi d'un sillon branchio-cardiaque plus marqué (voir Forest & de Saint Laurent, 1981: 54, figs. 2-4), alors que, chez la seconde espèce, les tubercules sont plus forts, moins nombreux, et les sillons plus profonds, chacun apparemment bordé d'une carène. Or, une telle ornementation de carènes dorsales se retrouve chez beaucoup de formes éteintes, et, en particulier, avec une disposition très proche, chez les espèces fossiles mentionnées plus haut. En ce qui concerne les pattes thoraciques, plus spécialement celles de la première paire, elles sont caractérisées chez *Neoglyphea* par un grand allongement, une grande gracilité (propode plus de six fois plus long que large), qui l'opposent à la fois à l'espèce nouvelle (propode moins de deux fois plus long que large) et à beaucoup de Glyphéides fossiles, par exemple, parmi ceux-ci, à *Glyphea regleyana*, dont nous figurons ici (d'après Étallon, 1859, pl. 2 figs. 10, 11) un mâle et une femelle, au dimorphisme sexuel manifeste (fig. 5).

Dans ces conditions, le maintien de la seconde espèce actuelle de Glyphéide dans le genre *Neoglyphea* n'était pas justifié, et son placement dans un nouveau genre *Laurentaeglyphea* a été proposé (Forest, 2006). Aux caractères distinctifs mentionnés plus haut et relatifs aux proportions et à l'ornementation du céphalothorax et aux proportions des articles des premiers périopodes, s'ajoutent l'existence chez *Neoglyphea* d'un long prolongement céphalique subcylindrique séparant largement les insertions oculaires et antennulaires et l'extrême allongement de l'épistome (cf. Forest & de Saint Laurent, 1981, figs. 6 et 9), caractères absents chez *Laurentaeglyphea neocaledonica* et pour l'instant non observés chez les Glyphéides fossiles.

LES GLYPHÉIDES DANS LA CLASSIFICATION DES DÉCAPODES REPTANTIA

Les premiers Crustacés identifiables à des Glyphéides ont été figurés par Knorr (1755), Knorr & Walch (1773) et par Bajer (1757). En 1820, Schlotheim mentionne

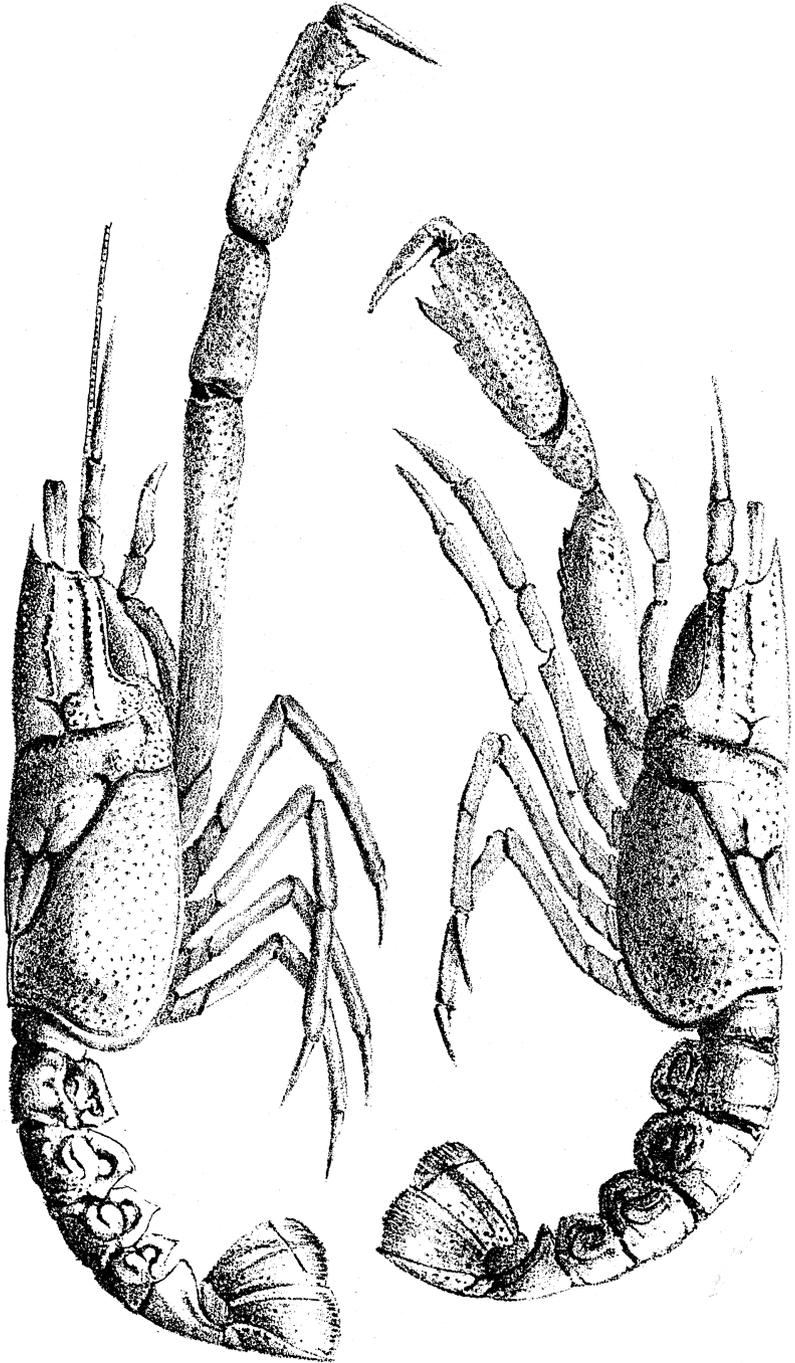


Fig. 5. *Glypheia regleyana* (Desmarest, 1822). Mâle (à gauche) et femelle (à droite), Oxfordien.
[D'après Étallon, 1859, pl. 2 figs. 10 et 11.]

plusieurs espèces sous le nom de “Macrouriten” et, en 1822, décrit certaines d’entre elles et d’autres sous le nom de *Cancer Macrourites* Schlotheim, 1822. Cependant, la première espèce aujourd’hui reconnue comme étant un Glyphéide a été décrite de façon valide en 1822 par Desmarest de l’Oxfordien de l’est de la France, sous le nom de *Palinurus regleyanus* [maintenant connue sous le nom de *Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822)]. Au cours des années suivantes plusieurs autres espèces ont été nommées, toujours sous ce nom générique jusqu’à ce que, en 1835, Von Meyer crée pour elles le genre *Glyphea*. Winkler, en 1881, inclut dans les “Glyphées” le genre *Pemphix* Von Meyer, 1840, mais c’est Zittel (1885) qui établit la famille des Glypheidae (avec l’orthographe Glyphaeidae) (cf. Holthuis, 1991). Les *Glyphea*, auxquelles il faut ajouter les genres apparentés *Litogaster* Von Meyer, 1847 et *Trachysoma* Bell, 1858, sont aujourd’hui représentées par un grand nombre d’espèces provenant de niveaux stratigraphiques qui s’échelonnent de la fin du Trias à l’Eocène, et de différentes régions géographiques, de l’Europe à l’Amérique du Nord, à la Nouvelle Zélande, à l’Australie et à l’Antarctique.

Sur le plan historique, dans le cadre de la classification et de la recherche des affinités des Glyphéides, la découverte de *Neoglyphea inopinata* est à la charnière entre deux périodes. Au cours de la première, c’est-à-dire avant cette découverte, des opinions ont prévalu, que nous avons passées en revue dans une étude consacrée principalement à la description de la femelle de *N. inopinata* (cf. Forest & de Saint Laurent, 1989: 87). Nous rappellerons ici comment ont évolué les conceptions sur la place qu’occupent les Glyphéides parmi les Crustacés Décapodes. La première espèce décrite l’a été, nous l’avons dit, sous le nom générique de *Palinurus*. Cependant, H. Milne Edwards, en 1837, considérait qu’elle était proche de *Nephrops*, et Étallon (1859), auteur d’une description très détaillée de *Glyphea regleyana*, y voyait également un parent des Astaciens. Il en était de même pour Boas (1880). Cependant, Winkler (1881) envisageait une filiation *Pemphix-Glyphea-Araeosternus*. Comme *Araeosternus*, aujourd’hui considéré comme synonyme de *Palinurellus* (Synaxidae), était alors rangé parmi les Palinuroidea, la voie était ouverte à un apparentement des trois genres avec cette dernière famille. S’appuyant sur l’absence de véritables pinces chez les Glypheidae, analogie avec les Palinuridae et les Scyllaridae, Ortmann (1896) réunissait l’ensemble en une division des Loricata. Balss, en 1927 (in Kükenthal, Handbuch der Zoologie) retient un groupement des Palinura, avec Palinuridae, Scyllaridae et Glypheidae. Dans le Bronn’s Tierreich, Balss (1957) place les Pemphicidae dans les Palinura et les Glypheidae dans les Anomura. Cependant, dans le Treatise on Invertebrate Paleontology, Glaessner (1969) reconnaît un infra-ordre des Palinura formé de trois super-familles: Eryonoidea, Palinuroidea et Glyptheoidea, ces derniers comprenant les Glypheidae, les Mecochiridae et les Pemphicidae.

Ainsi, à la veille de la découverte de la persistance des Glyphéides dans la faune actuelle, un consensus général les rapprochait des Scyllarides et des Eryonides, envisageant même la possibilité qu'ils fussent à l'origine de ces deux derniers groupes.

En décrivant *Neoglyphea inopinata* (cf. Forest & de Saint Laurent, 1975), nous nous sommes abstenus de considérations d'ordre phylétique. En effet, le seul exemplaire alors connu était incomplet de ses premières pattes thoraciques et on ignorait donc la conformation de ces appendices, caractère diagnostique important chez les Crustacés Décapodes. Nous précisons cependant que certains traits morphologiques de l'espèce la rapprochaient des Astacides et des Thalassinides. Ultérieurement, après la capture et l'étude de mâles adultes, nous notions (Forest & de Saint Laurent, 1981) que rien ne venait appuyer les opinions généralement admises selon lesquelles les Glyphéoïdes étaient un groupe primitif, à l'origine des lignées actuelles de Reptantia. Rien ne justifiait non plus qu'ils fussent à placer avec les Eryonides et les Scyllarides (Palinuridae + Scyllaridae) dans un infra-ordre des Palinura. Cependant, dans l'ignorance de la morphologie de la femelle, nous nous abstenions encore de remanier la classification des Décapodes. La connaissance des structures des deux sexes apparaissait comme un préalable à toute conclusion sur les affinités du groupe. La capture de femelles en 1985 allait nous permettre d'aller plus avant.

La description de la femelle adulte (Forest & de Saint Laurent, 1989) comportait donc un chapitre sur la position systématique des Glyphéides (restreints aux seuls Glypheidae, les affinités des Pemphicidae et des Mecochiridae restant douteuses). Dans ce chapitre, les trois groupes, Glyphéides, Eryonides et Scyllarides, ont fait l'objet d'une comparaison portant sur 14 caractères morphologiques importants (forme, sillons, sutures de la carapace; conformation des appendices; structures sexuelles; etc.). Nous avons constaté que respectivement 9 et 11 de ces caractères opposent les Glyphéides aux Eryonides et aux Scyllarides (cf. Forest & de Saint Laurent, 1989: 88). La comparaison ne laisse aucun doute sur l'absence de liens phylétiques entre les trois groupes. Les récentes analyses cladistiques montrent que les Eryonides occupent une place à part parmi les Reptantia. Quant au rapprochement établi dans le passé entre Glyphéides et Scyllarides, il est essentiellement lié à la monodactylie des péréiopodes, laquelle n'implique en rien la parenté des deux groupes. Chez les Glyphéides, ces appendices présentent d'ailleurs une particularité: sur le propode, de fortes dents ou une saillie distale s'opposent au dactyle, constituant une structure subchéliforme, beaucoup plus marquée chez des formes fossiles et chez la seconde espèce actuelle que chez *Neoglyphea inopinata*. Rien de comparable chez les Scyllarides, où la monodactylie stricte est la règle, la subchéliformie constituant un caractère sexuel secondaire affectant les mâles adultes.

Si les Glyphéides semblaient devoir être écartés des Palinura, ils apparaissaient en revanche comme beaucoup plus proches des Astacides, notamment par les structures thoraciques et abdominales, par les pièces buccales et les branchies, par la présence de gonopodes.

Les résultats de nos observations sur la morphologie de *Neoglyphea inopinata*, et leurs implications en ce qui concerne la position phylétique des Glyphéides n'ont que tardivement conduit à la révision des conceptions traditionnelles quant à leur place dans la classification des Crustacés Décapodes. Dans leur "Classification of Recent Crustacea" (D. E. Bliss (ed.), *The biology of Crustacea*, 1), Bowman & Abele (1982) subordonnaient toujours la super-famille des Glyptheoidea à l'infra-ordre de Palinura, de même que Schram (1986, "Crustacea"). En 1991, dans "Marine lobsters of the world", L. B. Holthuis mentionnait *Neoglyphea inopinata*, reconnaissait les Glyptheoidea, mais toujours à l'intérieur d'un infra-ordre des Palinuridea.

Scholtz & Richter, en 1995, reconsidéraient la phylogénie des Décapodes Reptantia en se fondant sur la cladistique et concluaient notamment à la polyphylie des Astacidea, ceux-ci se divisant en deux groupes, en fonction de la présence ou de l'absence d'une articulation entre les deux derniers segments thoraciques, les premiers incluant Nephropidae et Enoplometopidae (= Fractosternalia), les seconds Astacidae, Cambaridae et Parastacidae.

Dans la description d'une nouvelle espèce fossile de *Glyphea*, Feldmann & Maxwell (1999) rangeaient encore les Glyptheoidea parmi les Palinura, tout en considérant comme probablement justifié le rapprochement avec les Astacidea que nous avons proposé. La publication par J. W. Martin & G. E. Davis de "An updated classification of the Recent Crustacea" (2001) formalisait le placement de la super-famille des Glyptheoidea dans un infra-ordre des Astacidea, incluant également les Enoplometopoidea, les Nephropoidea, les Astacoidea et les Parastacoidea.

La découverte de Polychelidae en mer profonde avait au XIXe siècle stimulé les recherches sur les Eryonides fossiles. De même la reconnaissance et l'étude d'un Glyphéide actuel ont suscité un nouvel intérêt pour la phylogénie, non seulement de ce groupe, mais aussi de l'ensemble de Décapodes. Des travaux portant sur la morphologie, la cladistique, l'analyse moléculaire se sont attachés à éclairer les relations phylétiques chez les Reptantia et notamment la position qu'y occupent les Glyphéides.

En 2002, Schram & Ahyong procédaient à une analyse cladistique de *Neoglyphea inopinata* afin de déceler ses affinités et plus généralement celles des Glyphéides. Morphologiquement, d'après nos dessins de 1981 et les spécimens examinés par F. R. Schram, ils reconnaissaient chez le Glyphéide actuel deux caractères propres aux Fractosternalia: sternum articulé et présence d'une "secula"

(éléments calcifiés entre les 7^{ème} et 8^{ème} pleurites). Ils notaient également l'épistome allongé propre aux Glyphéides, mais plus long que chez les fossiles, et le long contact de cet épistome avec la carapace.

En 2003, Dixon et al., dans "A new hypothesis of decapod phylogeny", présentaient les résultats d'une analyse cladistique de caractères morphologiques externes chez 60 taxa de Décapodes actuels, en vue de déterminer la monophylie éventuelle et les affinités des principaux groupes. Dans la nouvelle classification proposée, Glypheoidea et Astacidea se trouvent réunis en un groupement des Astacura. La même année, Schram & Dixon (2003) ajoutaient aux données sur lesquelles reposait cette classification celles résultant plus spécialement de l'étude des fossiles et, en même temps concluaient à la non-monophylie des Glypheoidea, dont devaient être exclus les Pemphicidae, alors que la parenté Mecochiridae-Glypheidae semblait, sinon certaine, au moins probable.

En 2004, Ah Yong & O'Meally publient une "Phylogeny of the Decapoda Reptantia". Ils reconnaissent l'apparement Glypheoidea-Astacidea dans un groupement des Astacura, et confirment que, contrairement à l'opinion longtemps acceptée, les Glypheoidea n'occupent pas une position basale parmi les Reptantia. Cependant, la classification linnéenne qu'ils proposent diffère de celle de Dixon et al. (2003) par la séparation des Glypheoidea dans un infra-ordre distinct, celui que nous avons préconisé en 1989. Ah Yong & O'Meally (2004) font référence à la toute récente description d'une nouvelle famille du Trias nord-américain, les Chimaerastacidae (Amati et al., 2004), qui prendrait place dans la superfamille des Glypheoidea, avec les Glypheidae et les Mecochiridae. Excluant les Pemphicidae, les auteurs intègrent les Glypheoidea parmi les Astacidea, après un nécessaire amendement de leur diagnose: en effet, les trois premiers péréiopodes de *Chimaerastacus* sont chélifformes. Ce caractère placerait les Chimaerastacidae à la base des Glypheoidea.

Ainsi, les travaux les plus récents relatifs à la phylogénie des Crustacés Décapodes s'accordent pour reconnaître un groupement des Glypheoidea. Que ce groupement constitue un infra-ordre distinct ou prenne place dans celui des Astacidea est une question d'appréciation. En tout cas, l'inclusion longtemps acceptée des Glyphéides parmi les Palinura est à présent unanimement rejetée. De même, il ne semble plus que le groupe soit à la base des principales lignées de Décapodes. Détaché d'un tronc commun au Permien, il a évolué séparément, prospéré au Jurassique, puis décliné jusqu'à l'Eocène, époque où il comptait encore plusieurs espèces. Il s'est maintenu depuis lors, de façon discrète, sans que l'on en connaisse pour l'instant de traces fossiles, avec deux représentants dans le monde vivant, *Neoglyphea inopinata*, des Philippines et de la mer de Timor et l'espèce récemment découverte, *Laurentaeglyphea neocaledonica* (Richer de Forges, 2006) dans la mer du Corail.

Pourquoi, alors qu'un autre grand groupe du Mésozoïque, celui des Eryonoïdes, occupe encore une place importante dans la faune marine bathyale actuelle (la famille des Polychelidae est représentée dans la plupart des mers profondes), pourquoi les Glyphéoïdes ne sont-ils plus représentés que par des formes reliques? Une hypothèse raisonnable est liée aux conditions écologiques auxquelles ont été soumis les deux groupes. Les Eryonoïdes avaient migré à la fin du Jurassique des eaux littorales vers des eaux plus profondes. Ils n'ont donc pas été atteints par les épisodes de régressions océaniques survenus depuis l'Éocène et qui ont sans doute provoqué la quasi extinction des Glyphéoïdes, habitants de la zone littorale. On peut supposer que les deux espèces actuelles sont issues de formes qui habitaient à la limite de cette zone, c'est-à-dire vers 200 mètres, niveau qui, semble-t-il, n'a jamais été exondé au Cénozoïque. Certes, sur les plans géographique et écologique, ces deux espèces sont fort différentes des Glyphéides fossiles. Elles ont été recueillies à des latitudes relativement basses et à la limite supérieure du bathyal, alors que les fossiles proviennent principalement des eaux littorales, sous des hautes latitudes. Cependant des différences du même ordre marquent l'histoire des relations phylétiques et paléogéographiques chez d'autres Décapodes. Le refroidissement, à la fin du Mésozoïque et au début du Cénozoïque, de zones alors soumises à un paléoclimat tempéré a entraîné des migrations vers des eaux plus chaudes (Zinsmeister & Feldmann, 1984).

Nous avons dit plus haut que l'espèce qui vient d'être décrite semblait, par l'ensemble de ses caractères, apparentée à des Glyphéides fossiles, en particulier à des *Litogaster* et à des *Trachysoma*. Lorsque d'autres exemplaires se seront ajoutés à celui, unique, dont on dispose, une étude comparative permettra de la situer avec plus de précision par rapports aux représentants mésozoïques et cénozoïques de la famille. Le cas de *Neoglyphea inopinata* est différent. Certes, c'est indiscutablement un Glyphéide, mais il présente, par rapport aux formes éteintes, une série de particularités, notamment l'étirement de la carapace, le grand allongement de l'épistome et le large espace séparant les insertions antennulaires et oculaires. De même, tous les articles des appendices thoraciques sont remarquablement grêles.

Parmi les nombreuses espèces fossiles décrites, plus de soixante, qui s'échelonnent stratigraphiquement du Jurassique inférieur à l'Eocène, la distribution apparaît comme bipolaire: Europe-Amérique du nord d'une part, Australie-Nouvelle Zélande-Antarctique d'autre part. Les plus récentes publications qui font état des *Glyphea* de l'hémisphère sud (Feldmann & Maxwell, 1999; Feldmann & de Saint Laurent, 2002), soit pour l'instant neuf espèces, s'accordent sur le fait qu'elles offrent des caractères morphologiques qui les séparent des formes boréales, en particulier la faiblesse du sillon post-cervical. On en déduit que les espèces boréales et australes ont été isolées pendant une longue période. Néanmoins, sur

certain points, on ne peut ignorer les ressemblances entre les deux groupes géographiques: par exemple les trois carènes céphaliques granuleuses ou spinuleuses, observées chez les espèces des régions australes existent aussi chez beaucoup de celles de l'hémisphère Nord. Si on tente de situer les deux espèces qui ont survécu par rapport à l'ensemble de la famille des Glypheidae, *Laurentaeglyphea neocaledonica* semble plus proche de ceux qui ont habité au sud de l'équateur, mais sa place par rapport aux autres membres de la famille ne sera précisée que lorsque sa morphologie sera mieux connue. Quant à *Neoglyphea inopinata*, à l'inverse de l'autre espèce ses relations avec des formes fossiles semblent plus lointaines. Il est possible qu'elle dérive d'un des Glyphéides décrits de l'hémisphère Sud, mais n'est particulièrement proche d'aucun d'entre eux. Elle se distingue de tous par les caractères que nous avons retenus pour la séparer de *Laurentaeglyphea neocaledonica*: tout particulièrement par la conformation de la région céphalique.

REMARQUES SUR L'ÉCOLOGIE DES GLYPHÉIDES ACTUELS

Neoglyphea inopinata a été recueillie pour la première fois par l'"Albatross" aux îles Philippines, non loin de Manille, et c'est là que nous l'avons retrouvée, nous l'avons dit. Dans cette région, l'espèce est très étroitement localisée. Elle occupe un territoire de quelques kilomètres de diamètre, sur une plate-forme située à 200 m de profondeur et formant un seuil balayé par de violents courants, entre, de part et d'autre, des eaux beaucoup plus profondes. Le substrat est formé de vase compacte, avec quelques affleurements rocheux. Une faune fixée le recouvre, avec notamment des Gorgones et de grands Crinoïdes pédonculés (Pentacrines) parmi lesquels vivent de nombreux organismes vagiles. Il semble que *Neoglyphea* se tienne dans des galeries ou terriers qu'elle creuse dans cette vase, dans des conditions assez voisines de celles qu'on a observées chez la langoustine (*Nephrops*).

Les circonstances dans lesquelles ont été effectuées les différentes captures ont permis de proposer quelques hypothèses d'ordre éthologique. Les mâles seuls sortiraient des terriers, au moins à une certaine période de l'année, en tout cas en mars. Cette sortie serait subordonnée à un éclaircissement minimum, c'est-à-dire qu'elle se produirait surtout lorsque le soleil est au plus haut dans le ciel, entre 10 h et 14 h. Ceci expliquerait l'insuccès de la campagne de 1980, qui a eu lieu en novembre. Des femelles à ovocytes avancés, ont été obtenues au début de juin, toujours à un moment de grand éclaircissement, entre 11 h et 12 h. On peut ainsi supposer que la ponte survient en été. De la grande dimension des ovocytes, on peut déduire que le développement est condensé et que l'éclosion a lieu à un stade avancé, sous la forme d'une poste-larve immédiatement adaptée à la vie benthique ou brièvement pélagique, afin de ne pas être rapidement entraînée hors de l'étroit

territoire habité par l'espèce. On sait maintenant que *Neoglyphea inopinata* n'est pas cantonnée dans le secteur très étroit où nous l'avons retrouvée en 1976, aux Philippines. L'espèce vit également 2000 km de là, à l'ouest, de l'autre côté de l'Equateur, en mer de Timor. C'est là qu'à été capturée la première femelle ovigère, avec, comme le laissait prévoir la taille des ovocytes des femelles philippines, des oeufs de grande taille. Comme nous l'avons noté plus haut, ces exemplaires indonésiens ne différaient pas de ceux des Philippines, si ce n'est par la taille, de deux centimètres environ plus grande. De plus, leur profondeur de récolte était notablement supérieure, 240-260 mètres au lieu de 200 mètres. Là encore, il s'agissait de fonds de vase compacte.

En 1992, pendant la campagne franco-indonésienne KARUBAR, en mer de Timor, sur les lieux mêmes où les pêcheurs australiens avaient recueilli *Neoglyphea inopinata*, j'ai pris en charge, pendant une journée une série de chalutages en vue de retrouver l'espèce. Vers 17 heures, par 200-250 m, nous avons rencontré une faune benthique assez voisine de celle des parages de l'île de Lubang avec notamment de grandes Pentacrines. Comme on pouvait s'y attendre à cette heure tardive aucun Glyphéide n'a été récolté et les impératifs du programme n'ont pas permis de renouveler la prospection dans la journée du lendemain.

La seconde espèce actuelle de Glyphéide récemment découverte a apparemment été capturée sur des fonds de nature différente, sur une pente rocheuse, entre 360 et 530 mètres. Cependant, il s'agissait d'un individu unique et il n'est pas exclus que *Laurentaeglyphea neocaledonica* vive, comme *Neoglyphea inopinata*, sur un substrat meuble dans lequel elle creuse des terriers, mode de vie qui, d'après les données paléontologiques, était aussi celui des formes fossiles. D'après les informations fournies par B. Richer de Forges, il existe au sommet du guyot des fonds plats vaseux, vers 300 mètres de profondeur. C'est peut-être là qu'habite l'espèce, mais le doute subsistera jusqu'à ce d'autres spécimens soient obtenus.

Enfin, en ce qui concerne nos hypothèses sur l'attraction de *Neoglyphea inopinata* hors des terriers par les rayons solaires, elles ne peuvent pour l'instant être étendue à la nouvelle espèce dans la mesure où son habitat réel reste incertain, mais il est probable que l'influence solaire est encore sensible bien au delà de 200 mètres, le grand développement des yeux laissant supposer qu'ils permettent encore de répondre à des radiations lumineuses.

BIBLIOGRAPHIE

- AHYONG, S. T. & D. O'MEALLY, 2004. Phylogeny of the Decapoda Reptantia: resolution using three molecular loci and morphology. *The Raffles Bulletin of Zoology*, **52** (2): 673-693.
- AMATI, L., R. M. FELDMANN & J.-P. ZONNEVELD, 2004. A new family of Triassic lobsters (Decapoda: Astacidea) from British Columbia and its phylogenetic context. *Journal of Paleontology*, **78**(1): 150-168.

- BAJER, J. J., 1757. Monumenta rerum petrificatarum praecipua oryctographiae noricae supplementi loco jugenda: 1-20. (Nürnberg). [Non vidi.]
- BALSS, H., 1927. Decapoda. In: W. KÜKENTHAL & T. KRUMBACH (eds.), *Handbuch der Zoologie*, **3** (1): 840-1038, figs. 903-1119.
- , 1957. Decapoda. VIII. Systematik. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5** (1) (7) (12): 1505-1672.
- BOAS, J. E. V., 1880. Studier over Decapodernes Slægtskabforhold [Recherches sur les affinités des Crustacés Décapodes]. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Skr., (6) **1** (2): 26-210, pls. 1-7.
- BOWMAN, T. E. & L. G. ABELE, 1982. Classification of the Recent Crustacea. In: D. E. BLISS (ed.), *The biology of Crustacea*, **1**: 1-27. (Academic Press, New York et London).
- BRUCE, A. J., 1988. Capture of a female living-fossil lobster *Neoglyphea inopinata* in the Arafura Sea. *Search*, **19** (4): 217, 218, fig.
- DESMAREST, A. G., 1822. Des Crustacés fossiles. In: A. BRONGNIART & A. G. DESMAREST (eds.), *Histoire naturelle des Crustacés fossiles, sous les rapports zoologiques et géologiques*: 67-142, pls. 5-11.
- DIXON, C. J., S. T. AHYONG & F. R. SCHRAM, 2003. A new hypothesis of decapod phylogeny. *Crustaceana*, **76** (8): 935-975.
- ÉTALLON, A., 1859. Description des Crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bull. Soc. géol. France*, (2) **16**: 169-205, pls. 3-6. [Pour l'année 1858.]
- FELDMANN, R. M., 1993. Additions to the fossil decapod crustacean fauna of New Zealand. *New Zealand Journ. Geol. Geophys.*, **36**: 201-211.
- FELDMANN, R. M. & A. GAŹCZDZICKI, 1997. A new species of *Glyphea* (Decapoda: Palinura) from the La Meseta Formation (Eocene) of Seymour Island, Antarctica. *Acta Paleontologica Polonica*, **42**: 437-445.
- FELDMANN, R. M. & C. B. MACPHERSON, 1980. Fossil decapod crustaceans of Canada. *Geological Survey of Canada*, **79-16**: 1-20.
- FELDMANN, R. M. & P. A. MAXWELL, 1999. A new species of glypheid lobster, *Glyphea christeyi* (Decapoda: Palinura), from the Eocene (Bortonian) Waihao Greensand, South Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journ. Geol. Geophys.*, **42**: 75-78.
- FELDMANN, R. M. & M. DE SAINT LAURENT, 2002. *Glyphea foresti* n. sp. (Decapoda) from the Cenomanian of Northern Territory, Australia. *Crustaceana*, **75**: 359-373.
- FELDMANN, R. M., D. M. TSHUDY & M. R. A. THOMSON, 1993. Late Cretaceous and Paleocene decapod crustaceans from James Ross Basin, Antarctic peninsula. *Paleontological Society Memoir*, **28**: 1-41.
- FOREST, J., 1976. Un nouveau "fossile vivant" dans la mer de Chine méridionale, *Neoglyphea inopinata* Forest et de Saint Laurent (Crustacé Décapode). *Cahiers du Pacifique*, **19**: 464-465.
- , 1980. Un nouveau "fossile vivant" dans la mer de Chine méridionale. In: F. NATHAN (ed.), *Muséum National d'Histoire Naturelle, récits et découvertes*: 252.
- , 1981. Compte rendu et remarques générales / Report and general comments. In: Rés. Camp. MUSORSTOM, I. Philippines (18-28 mars 1976), **1** (1). Mémoires de l'Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer, **91**: 9-50, figs. 1-5, tabl. 1.
- , 1986. La campagne MUSORSTOM II (1980). Compte rendu et liste des stations / The MUSORSTOM II Expedition (1980). Report and list of stations. In: Rés. Camp. MUSORSTOM, I-II. Philippines (1976, 1980), **2**. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (A, Zool.) **133** [1985]: 7-30.
- , 1989a. Sur la découverte de *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent en mer de Timor (Crustacea Decapoda, Glypheidae). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, (4) (A) **11** [1989] (2): 486-491.
- , 1989b. Compte rendu de la campagne MUSORSTOM 3 aux Philippines (31 mai – 7 juin 1985)/Report on the MUSORSTOM 3 Expedition to the Philippines (May 31st-June 7th 1985). In: J. FOREST (éd.), *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, **4**. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (A) **143**: 9-23, figs. 1, 2.

- , 2006. Un nouveau genre *Laurentaeglyphea* pour la seconde espèce actuelle de Glyphéide récemment découverte. Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris.
- FOREST, J. & M. DE SAINT LAURENT, 1975. Présence dans la faune actuelle d'un représentant du groupe mésozoïque des Glyphéides: *Neoglyphea inopinata* gen. nov., sp. nov. (Crustacea Decapoda Glypheidae). Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, (D) **281**: 155-158, 1 pl.
- & —, 1976. Capture aux Philippines de nouveaux exemplaires de *Neoglyphea inopinata* (Crustacea Decapoda Glypheidae). Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, (D) **283**: 935-938, 1 fig.
- & —, 1981. La morphologie externe de *Neoglyphea inopinata*, espèce actuelle de Crustacé Décapode Glyphéide. In: Rés. Camp. MUSORSTOM, I. Philippines (18-28 mars 1976), **1** (2). Mémoires de l'Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer, **91**: 51-84, figs. 1-28.
- & —, 1989. Nouvelle contribution à la connaissance de *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, à propos de la description de la femelle adulte. In: J. FOREST (éd.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, **5**. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (A) **144** [1989]: 75-92, figs. 1-6, tabl. 1.
- FOREST, J., M. DE SAINT LAURENT & F. A. CHACE, 1976. *Neoglyphea inopinata*: a crustacean "living fossil" from the Philippines. Science, New York, **192**: 884. [1976]
- GLAESSNER, M. F., 1969. Decapoda. In: R. C. MOORE (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, **R** (Arthropoda) **4** (2): R399-R533. (Geological Society of America and University of Kansas, Lawrence).
- HOLTHUIS, L. B., 1991. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fisheries Synopsis, **13** (125): i-viii, 1-292, figs. 1-459.
- KNORR, G. W., 1755. Sammlung von Merckwürdigkeiten der Natur und Alterthümern des Erdbodens, welche petrificirte Körper enthält: 1-30, pls. (A. Bieling, Nürnberg).
- KNORR, G. W. & J. E. I. WALCH, 1773. De natuurlyke historie der versteeningen, of uitvoerige afbeelding en beschryving van de versteend zaaken. (J. C. Sepp, Amsterdam).
- MARTIN, J. W. & G. E. DAVIS, 2001. An updated classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series, **39**: 1-124.
- MEYER, H. VON, 1835-1838. Briefliche Mittheilungen. In: Leonhardt und Bronn's Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie: 328. (C. F. Winter, Stuttgart).
- MILNE EDWARDS, H., 1837. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux, **2**: 1-532. (Paris).
- ORTMANN, A. E., 1896. Das System der Decapoden-Krebse. Zool. Jahrb., (Syst., Geogr. u. Biol. Thiere) **9**: 409-453.
- RICHER DE FORGES, B., 2006. Découverte en mer du Corail d'une deuxième espèce de Glyphéide (Crustacea, Decapoda, Glyptheoidea). Zoosystema, **28** (1): 17-29, figs. 1-9.
- SCHLOTHEIM, E. F. VON, 1820. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigem Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert: 1-437, pls. 15-29. (Beckersche Buchhandlung, Gotha).
- , 1822. Beiträge zur näheren Bestimmung der versteinernten und fossilen Krebsarten. Nachträge zur Petrefactenkunde, **1** (2): 27-37, pls. 1-3, 12.
- SCHOLTZ, G. A. & S. RICHTER, 1995. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). Zoological Journal of the Linnean Society, London, **113**: 289-328.
- SCHRAM, F. R., 1986. Crustacea: 1-606. (Oxford University Press, New York).
- SCHRAM, F. R. & S. T. AHYONG, 2002. The higher affinities of *Neoglyphea inopinata* in particular and the Glyptheoidea (Decapoda Reptantia) in general. Crustaceana, **75** (2-3): 629-635.

- SCHRAM, F. R. & C. J. DIXON, 2003. Fossils and decapod phylogeny. *Contributions to Zoology*, Amsterdam, **72** (2-3): 169-172, figs. 1-2.
- WINKLER, T. C., 1881. Étude carcinologique sur les genres *Pemphix*, *Glyphea* et *Araeosternus*. *Archives du Musée Teyler*, (2) **1** (2): 73-124, pl. 1.
- ZINSMEISTER, W. J. & R. M. FELDMANN, 1984. Cenozoic high latitude heterochroneity of Southern Hemisphere marine fauna, 1. *Science*, New York, **224**: 281-283.
- ZITTEL, K. A. VON, 1985. *Handbuch der Paleontologie*, **1** (2) (Decapoda): 679-721. (München).

Note: En raison de l'importance manifeste de la découverte du fossile vivant *Neoglyphea inopinata* sur le plan de la carcinologie en général et sur celui de la carcinologie historique en particulier, l'auteur et le Bureau d'édition de *Crustaceana* ont décidé de publier à la fois le texte français original et sa traduction anglaise, afin d'en assurer la plus large diffusion dans le monde carcinologique.

Note: In view of the obvious significance of the discovery of the 'living fossil' *Neoglyphea inopinata* for carcinology in general, and for historical carcinology in particular, the author and the Editorial Board of *Crustaceana* have decided to reproduce the original, French text also in an English translation, so as to ensure its maximal dispersion among the carcinological world.