

## Vers une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Reptantia

par

Michèle de SAINT LAURENT\*

### INTRODUCTION

Rien n'est plus déroutant à l'heure actuelle pour beaucoup de carcinologistes que la classification de l'ordre des Décapodes. Sa division fondamentale en Natantia et Reptantia, traditionnelle depuis près d'un siècle, a été remise en question en 1963 par l'auteur américain Burkenroad, qui, suivi en 1969 par le paléontologiste Glaessner, a institué pour les seuls Penaeidea le sous-ordre des Dendrobranchiata, et rassemblé sous celui de Pleocyemata la totalité des autres représentants de l'ordre; les termes de Macrura ou Macroure sont encore fréquemment utilisés par de nombreux auteurs pour désigner un Décapode « à longue queue », qu'il s'agisse d'une crevette Caride ou Pénéide, ou d'un Reptantia, tel que le homard ou la langoustine; enfin, une confusion certaine règne dans la délimitation des taxa supérieurs de Reptantia : les Thalassinides par exemple sont rattachés, tantôt aux Macrura Reptantia de Bouvier, tantôt aux Anomoures, et les limites précises de l'important groupe des Brachyura ne sont pas encore établies.

S'agissant d'un ordre extrêmement nombreux et diversifié, qui présente de multiples adaptations à des modes de vie très variés et qui té-

moigne d'une étonnante plasticité, il semble très difficile de distinguer par la seule étude de la morphologie externe les caractères phylétiques des caractères adaptatifs, et d'évaluer le degré de convergence ou de parallélisme dans les traits communs à plusieurs groupes.

Les recherches récemment entreprises en vue de préciser les affinités de *Neoglyphea inopinata*, seul représentant actuel de l'important groupe fossile des Glypheidea, avec les autres Décapodes nous ont permis de constater l'imprécision, voire même l'inexactitude, des définitions relatives aux taxa de catégorie supérieure, figurant dans tous les manuels ou traités.

Des caractères qui n'ont jamais été pris en considération dans la classification, et dont certains ont été mis en évidence dans divers travaux de morphologie, nous paraissent au contraire susceptibles d'être utilisés comme critères de distinction entre les différents groupes.

Certes, ces recherches sont encore fort incomplètes, mais il nous a paru intéressant d'attirer l'attention dès à présent sur quelques aspects de la morphologie des Décapodes, et sur l'incidence de leur interprétation lorsque l'on s'efforce d'établir une classification plus satisfaisante de ce groupe. Nous sommes toutefois persuadée que les seuls critères de la morphologie externe, pratiquement exclusivement utilisés jusqu'à présent, ne permettront pas de résoudre le problème difficile des relations phylétiques

(\*) Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle et Laboratoire de Carcinologie et Océanographie biologique (E.P.H.E.), 61, rue de Buffon, 750005 Paris.

entre les différentes lignées de Décapodes. Le recours à d'autres disciplines, telles que, par exemple, l'embryologie ou l'anatomie comparées, sont absolument nécessaires. Les progrès accomplis depuis plusieurs années dans l'étude du développement larvaire sont considérables, mais ne semblent avoir abouti pour l'instant qu'à déplacer les problèmes (évolution adaptative propre aux formes larvaires), pas de synthèse sérieuse depuis celle effectuée par Gurney en 1940, spécialistes en général différents pour le développement et pour la systématique des adultes. Les travaux d'anatomie comparée sont inexistantes, alors que nos connaissances sur la morphologie interne et l'anatomie sont limitées à un très petit nombre de travaux, pour la plupart très anciens, sur quelques espèces. Bien entendu nous n'oublions pas la paléontologie, mais force nous est de reconnaître qu'elle ne nous fournit que des données très fragmentaires, dont l'interprétation correcte nécessite, à notre avis, une bien meilleure connaissance des formes actuelles.

### RAPPEL HISTORIQUE

Rappelons que l'ordre des Décapodes a été établi par Latreille en 1803 pour la grande majorité des Crustacés du grand genre *Cancer* de Linné, et qu'il y distinguait, à la suite de Fabricius et de Lamarck, les Macroures, à longue queue, et les Brachyoures, à queue courte.

Henri Milne Edwards a introduit en 1834 le concept d'un troisième groupe, celui des Anomoures, pour des formes qu'il ne considérait ni comme des Brachyoures vrais, ni comme des Macroures. Puis, tout au long du 19<sup>e</sup> siècle, ont été élaborés différents systèmes de classification, souvent complexes, parfois contradictoires, et qu'il serait beaucoup trop long d'exposer ici.

C'est le zoologiste danois Boas qui en 1880 a proposé la division, depuis lors traditionnelle,

des Décapodes en deux groupes présentant des adaptations à des modes de vie distincts : les Natantia, pélagiques, et les Reptantia, benthiques; le groupement des Macroures de H. Milne Edwards apparaît ainsi comme hétérogène puisqu'il comprend d'une part, la totalité des Natantia, d'autre part, les Reptantia à longue queue, en réalité plus proches des Brachyoures et des Anomoures que des Natantia.

Les idées de Boas ont été rapidement adoptées par l'ensemble des naturalistes. Les Natantia étant, d'un commun accord, divisés en Penaeidea, Stenopodidea et Caridea, les difficultés paraissaient limitées à l'arrangement des taxa supérieurs au sein des Reptantia.

Pour Borradaile, qui a proposé en 1907 une classification synthétique de tous les Décapodes et dont les définitions ont été fidèlement répétées et à peine complétées depuis, les Reptantia se subdivisent en : 1) Astacura (Nephropidae, ou Homaridae, marins, et Astacidae et Parastacidae, d'eau douce); 2) Palinura (Eryonidea et Scyllaridea); 3) Anomura (Thalassinidea, Galtheidea, Paguridea et Hippidea) et 4) Brachyura (nombreuses sections). Cette classification de Borradaile a été adoptée par Calman en 1909 (traité de Zoologie, volume Crustacés, Lankester), par Balss en 1927 (Decapoda. *In* : W. Kükenthal et T. Krumbach, *Handbuch der Zoologie*, vol. 3, pt 1), puis en 1957 (Decapoda. *In* : Dr H. G. Bronns *Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, I.*). Pour Bouvier, (Faune de France, 1940) sont rassemblés sous le nom de Macrura Reptantia, les Palinura, Astacura et Thalassinidea, opposés d'une part, aux Anomura et, d'autre part, aux Brachyura; ce système a été adopté par Waterman et Chace (1960, *Physiology of Crustacea*), qui désignent par le seul terme de Macrura les Macrura Reptantia de Bouvier, et par Zariquiey (1968, *Decapodos ibericos*).

En 1963, Burkenroad publie un court article préliminaire dans lequel il annonce une révision de l'ordre (non publiée jusqu'à présent). Il y considère les Penaeidea comme un groupe de Décapodes tout à fait à part, caractérisé en particulier par la possession de branchies ramifiées, qu'il soustrait des Natantia pour l'ériger au rang de sous-ordre, sous le nom de Dendrobranchiata, et il réunit tous les autres Décapodes dans le sous-ordre nouveau des Pleocymata. Conservant dans ce deuxième sous-ordre les sections des Natantia et des Reptantia, il maintient pour ces derniers les subdivisions figurant dans Waterman et Chace, mais suggère la possibilité de leur regroupement en Trichobranchida, comprenant les Glypheidea, Palinuridea et Homaridea, et Phyllobranchida, avec les Thalassinidea, Anomala et Brachyura.

Dans le chapitre consacré aux Décapodes du grand Traité de Paléontologie de Moore, le paléontologiste Glaessner, en 1969, adopte les deux sous-ordres de Burkenroad, mais il abandonne les concepts de Natantia et de Reptantia, et se borne à subdiviser les Pleocyemata en cinq infra-ordres : Caridea, Stenopodidea, Palinura (Glypheidea + Eryonoidea + Palinuroidea); Anomura (Thalassinoidea + Paguroidea + Galatheoidea + Hippoidea) et Brachyura (cinq sections).

Après ce bref rappel de l'histoire de la classification des Décapodes et des systèmes concurrentement employés pendant les vingt dernières années, on constate qu'il existe une confusion certaine dans les conceptions mêmes de la composition des taxa supérieurs, et dans leur nomenclature : on remarquera, par exemple, que les noms de Palinura, Palinuroidea, Scyllaridea, Palinuridea, auxquels on pourrait ajouter le terme non cité ici, mais fréquemment utilisé, de Loricata, désignent un ensemble de Reptantia, comprenant toujours les Scyllaridea proprement dits, c'est-à-dire les Langoustes et les Scyllares,

et parfois les Eryonoidea (dont les représentants actuels sont les Polychelidae).

### CLASSIFICATION PROPOSÉE

Nous avons représenté dans le tableau 1, la classification nouvelle que nous proposons, et ses correspondances avec les différents systèmes antérieurs. Certains termes synonymes figurant fréquemment dans la littérature y ont été introduits.

La classification adoptée ici concerne uniquement les Décapodes actuels.

Nous adoptons les vues de Burkenroad en considérant les Penaeidea comme un premier sous-ordre distinct, mais nous pensons que les caractères opposant Caridea et Reptantia sont trop importants et trop constants pour que ne soit pas maintenu leur classement dans deux sous-ordres différents. Les principaux traits des Penaeidea, Caridea et Reptantia seront indiqués dans le paragraphe suivant.

Les Stenopodidea, petit groupe d'une trentaine d'espèces, pour la plupart commensales d'éponges, nous paraissent devoir être inclus, en dépit de leur faciès caridien, dans les Reptantia. Les trois sections de l'ancien sous-ordre des Natantia : Penaeidea, Stenopodidea et Caridea, se trouvent donc redistribuées dans trois sous-ordres différents.

Les problèmes relatifs à la classification interne des Penaeidea et des Caridea n'ont pas été abordés. En ce qui concerne les Reptantia, plus particulièrement étudiés, ils sont subdivisés en un nombre relativement important de groupes indépendants et de statut catégoriel (infra-ordre) équivalent bien que de représentations très inégale dans la faune actuelle : Scyllaridea, Eryonoidea, Astacidea, Glypheidea, Thalassinacea, Dromiacea, Anomala, Brachyura et, comme mentionné ci-dessus, Stenopodidea.

Les Eryonidea et les Glypheidea sont donc considérés comme définitivement distincts des Scyllaridea, les Thalassinidea des Anomala ou des Astacidea, et les Dromiacea des Brachyura. Sous le vocable Thalassinacea, nous avons maintenu provisoirement les différentes familles précédemment rassemblées sous celui de Thalassinidea et qui nous semblent appartenir à au moins deux lignées assez éloignées, les Axiidea et les Gebiidea. Nous avons préféré désigner la réunion des trois sections des Paguridea, Galatheidea et Hippidea sous le terme d'Anomala de Haan, plus précis dans son contenu que celui d'Anomura H. Milne Edwards.

L'état actuel de nos connaissances sur les rapports phylogénétiques chez les Décapodes est schématisé figure 1.

Comme l'a bien mis en évidence Burkenroad dans son court article de 1963, l'évolution des Décapodes comporte une innovation très importante, unique chez les Malacostracés, c'est l'apparition d'une incubation pléopodiale, avec éclosion typiquement au stade zoé; ce mode de développement caractérise l'ensemble Caridea plus Reptantia (Pleocyemata, Burkenroad), les Penaeidea ayant sans doute conservé d'une forme ancestrale l'absence d'incubation et l'éclosion des œufs, peu après leur émission, au stade nauplius.

On peut supposer que la branche incubatrice s'est ensuite, sans doute au cours du Permien, scindée en deux rameaux écologiquement distincts : le premier conservant certains caractères « natants » de la souche commune, tout en développant des adaptations propres à la vie pélagique, ce sont les Caridea; le second acquérant des adaptations à la vie benthique, ce sont les Reptantia.

La schématisation de la radiation évolutive des Reptantia sur la figure 1 ne correspond en aucun cas à la réalité. Le premier fossile connu

rattaché aux Astacidea, est daté du Permotrias; des Eryonidea, Scyllaridea et Glypheidea existaient au Trias, et tous les infra-ordres étaient représentés dans la faune du Jurassique, y compris sans doute les Stenopodidea dont aucun fossile n'a encore été identifié. Mais tout rapprochement phylétique entre l'un ou l'autre nous apparaît pour l'instant comme entièrement hypothétique; les recherches ultérieures permettront sans doute de mettre certaines parentés en évidence.

Les principes qui nous ont guidée dans l'élaboration de ce système de classification, les diagnoses et les compositions des groupements envisagés seront exposés de manière détaillée dans un prochain travail, en cours de rédaction. Nous nous bornerons ici à indiquer brièvement les caractères distinctifs des trois sous-ordres, en insistant, à titre d'exemple, sur certains détails de la morphologie céphalique. Nous montrerons ensuite comment se justifie le transfert des Stenopodidea des Natantia aux Reptantia. Les caractères les plus importants retenus dans la subdivision des Reptantia en infra-ordres seront ensuite rapidement analysés.

## LES TROIS SOUS-ORDRES DE CRUSTACÉS DÉCAPODES

L'opposition introduite par Burkenroad entre Décapodes incubateurs (Caridea + Reptantia) et non incubateurs (Penaeidea) constitue sans doute un caractère important, susceptible de justifier la reconnaissance d'un sous-ordre pour ces derniers. A cette différence physiologique se superposent un certain nombre de caractéristiques morphologiques, tels la structure des branchies (dendrobranchies) et l'appareil génital externe complexe des mâles (petasma), qui font des Pénéides un groupement homogène et distinct. La ressemblance d'habitus entre Penaeidea et Caridea, à l'origine de leur regroupement,

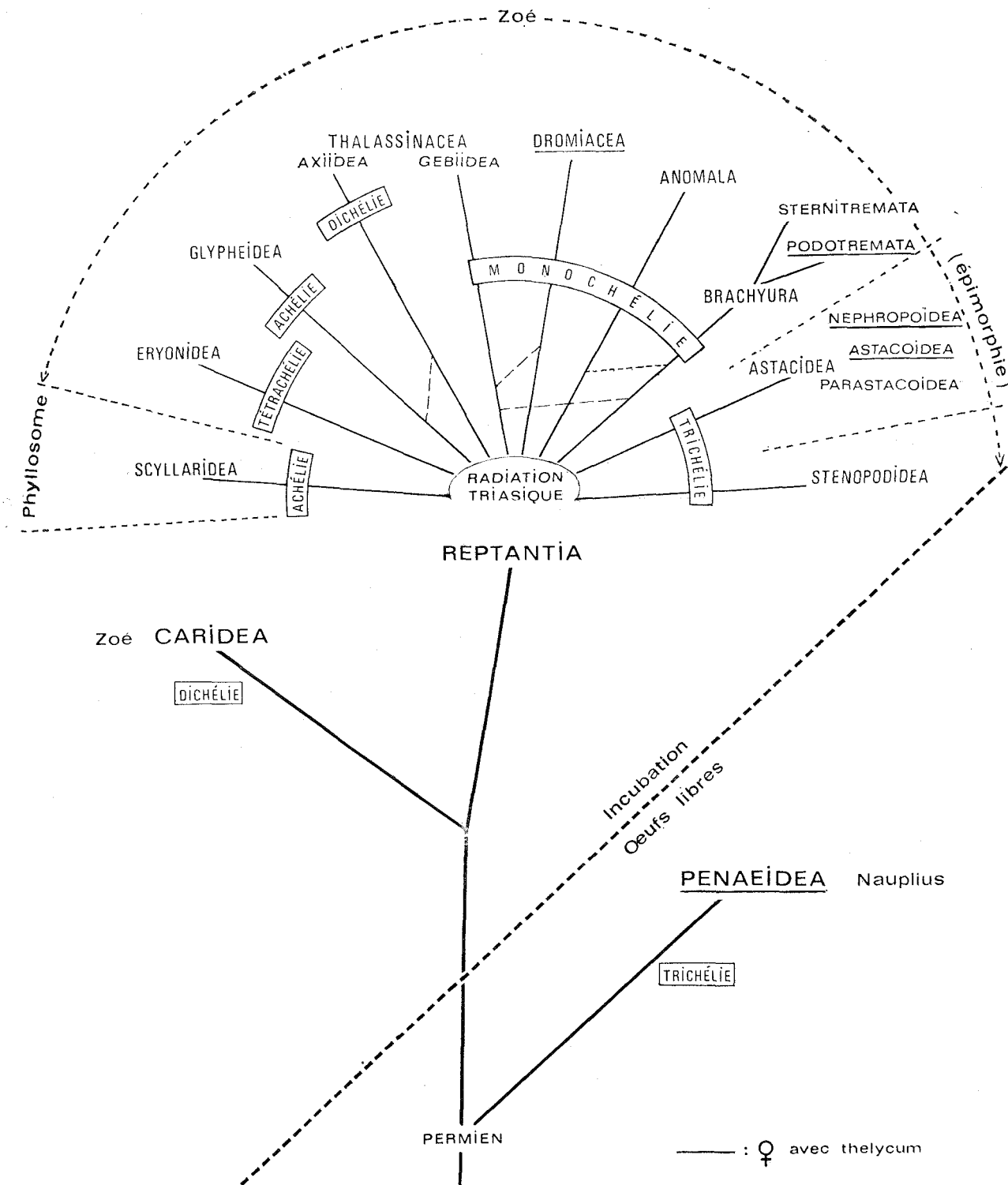


FIG. 1. — Etat de nos connaissances sur les relations phylétiques chez les Crustacés Décapodes actuels.

dans l'ancien sous-ordre des Natantia n'est pas seulement le résultat d'une convergence. Ils possèdent plusieurs caractères en commun, qu'ils ne partagent pas avec les Reptantia.

L'un des plus importants concerne la structure de la région céphalique antérieure, ou protocéphalon, et ses liaisons avec la carapace. Le terme de protocéphalon, a été utilisé par Snodgrass en 1951, puis par Young en 1959, pour désigner la partie antérieure de la tête des Malacostracés comprenant les segments ophthalmiques, antennulaires et antennaires, alors que Grobben avait en 1917 employé dans le même sens celui de synciput.

Avant tout il importe de mentionner un caractère rarement signalé dans ce groupe, c'est l'existence d'un segment ophthalmique libre, dont la fusion avec les régions voisines n'est réalisée que chez les Reptantia aveugles, à pédoncules oculaires eux-mêmes fusionnés à l'ensemble de la région céphalique antérieure.

#### A) PENAEIDEA ET CARIDEA

La carapace coiffe le squelette protocéphalique et ne présente avec celui-ci que des liaisons membraneuses.

Le segment antennulaire, qui fait suite au segment ophthalmique paraît individualisé, et présente notamment une portion dorsale plus ou moins réduite mais distincte, intercalée entre la plaque oculaire (cf. Young, 1959; Pichod-Viale, 1966) et la base du rostre. L'article de base des pédoncules antennaires est bien développé du côté externe, mais profondément encastré sous les angles antéro-latéraux de la carapace. Une profonde invagination divise l'épistome, partiellement membraneux, en deux régions mobiles l'une sur l'autre.

Nous donnons ici des illustrations, en vues ventrale et latérale de la région antérieure de

la carapace et du protocéphalon chez un Pénaéide, *Solenocera membranacea* (Risso). Chez les Caridea, non figurés, on observe des différences notables dans l'aspect et la structure des différents segments protocéphaliques, mais leurs rapports avec la carapace sont identiques, et l'invagination épistomiale comparable. Chez eux, un labre volumineux cache la portion postérieure de l'épistome, lequel est presque entièrement membraneux.

#### B) REPTANTIA

La région antérieure de la carapace est au moins partiellement soudée au squelette protocéphalique; en effet, la portion dorsale du segment antennulaire est toujours fusionnée avec la partie ventrale du rostre, leurs limites respectives ne pouvant généralement pas être précisées. L'article de base du segment antennaire est réduit du côté externe à une étroite baguette calcifiée, contiguë au bord antéro-latéral de la carapace. Si chez les Stenopodidea l'épistome demeure partiellement membraneux, avec une faible invagination médiane, il est chez les Reptantia typiques entièrement calcifié, et dépourvu de toute articulation fonctionnelle. Solidaire de la région antérieure de la carapace, le squelette protocéphalique forme avec elle une sorte de boîtier fermé, sur lequel s'ouvrent ventralement une première cavité impaire, où s'insère le segment ophthalmique, puis les cavités arthroïdiales, paires, des antennules et des antennes.

Ce trop rapide aperçu sur la morphologie céphalique des Crustacés Décapodes était nécessaire, car les caractères qui s'y rapportent apparaissent ici pour la première fois dans leur classification. Nous avons retenu, par ailleurs, une série d'autres éléments plus ou moins importants, ayant déjà pour la plupart figuré dans les diagnoses des groupes considérés.

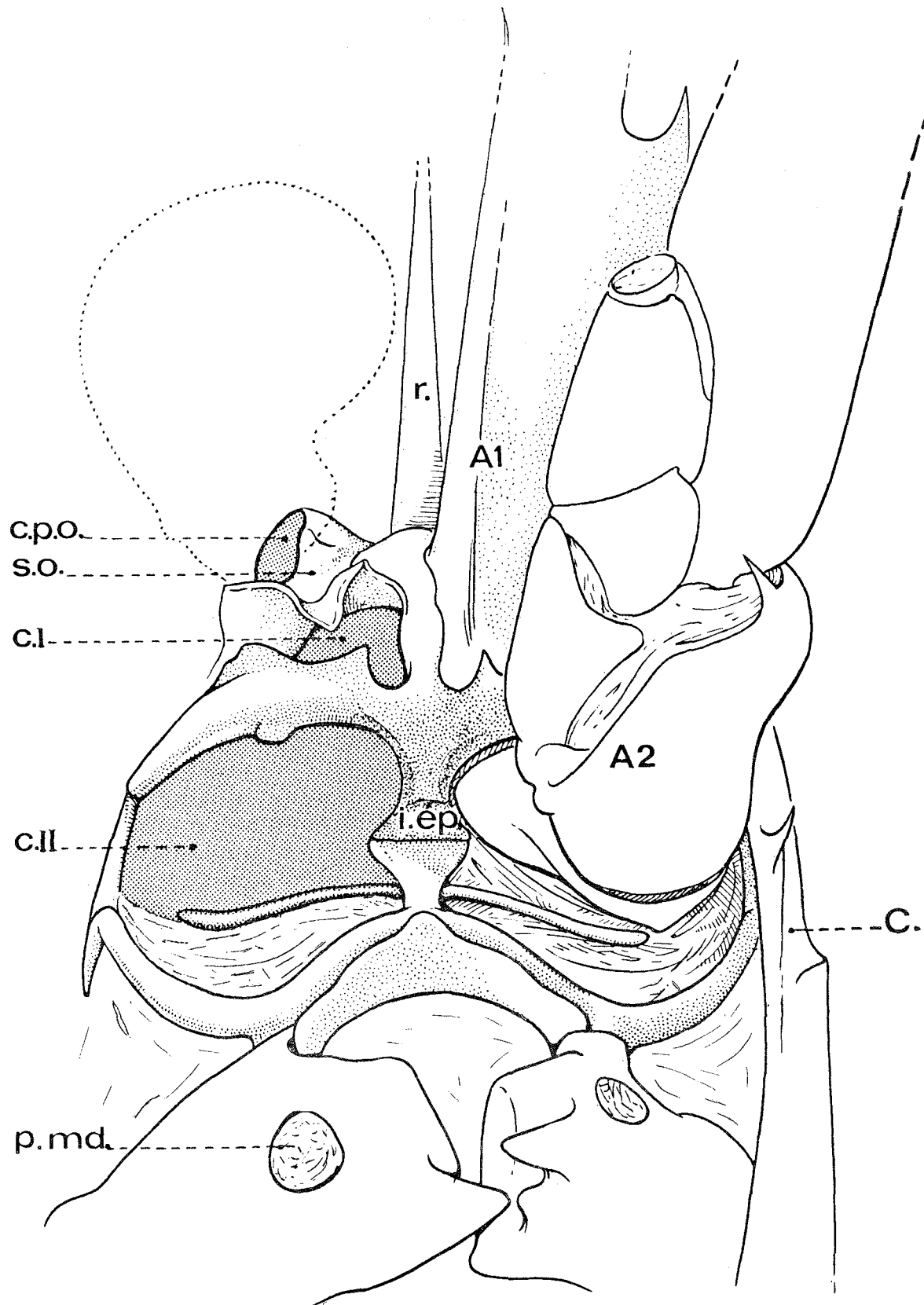


FIG. 2. — Face ventrale du protocéphalon chez un Pénéide [*Solenocera membranacea* (Risso)], x 17.  
 Pédoncule oculaire, antennule et antenne droits, ainsi que les palpes mandibulaires, ont été découpés au niveau de leur insertion; en pointillé, superposé, le contour du p.o.

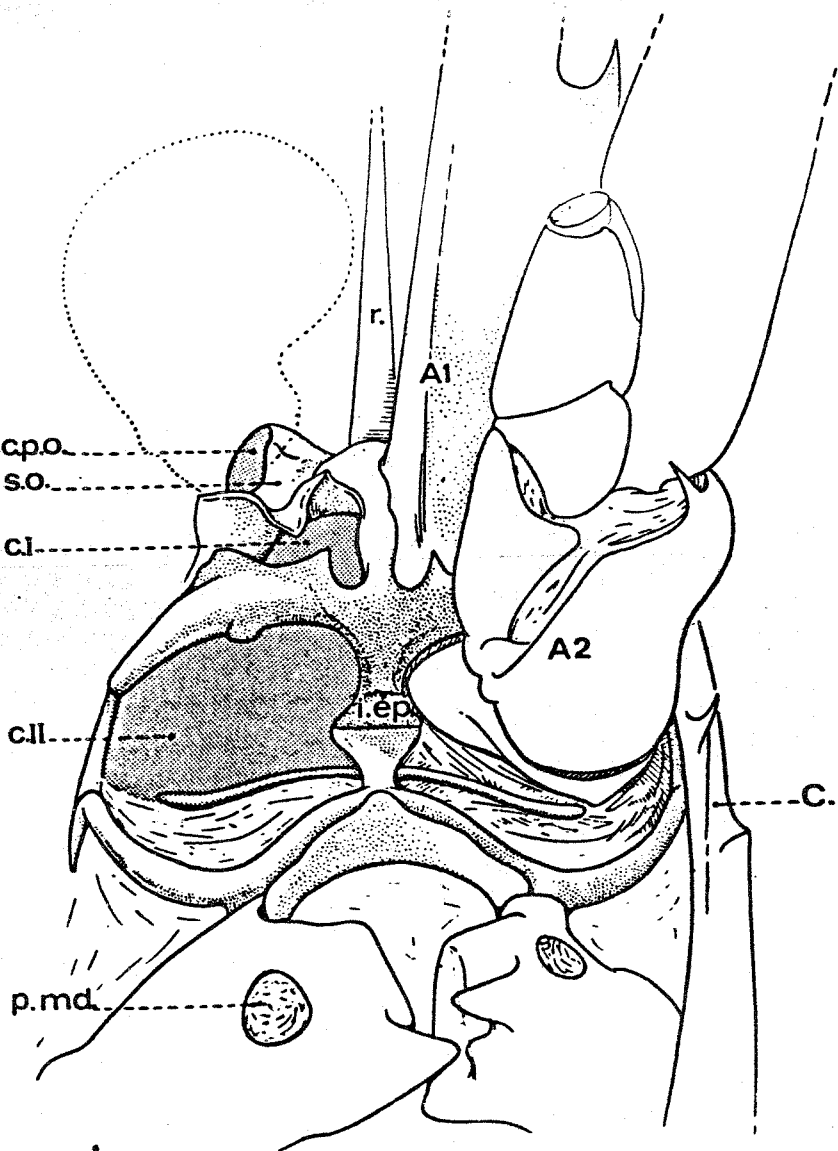


Figure 2. - SOLENOCERA MEMBRANACEA

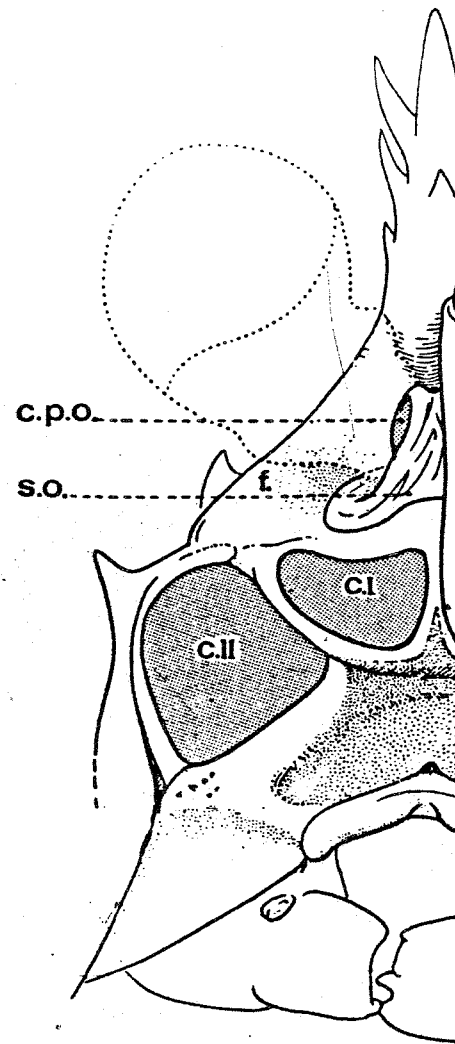
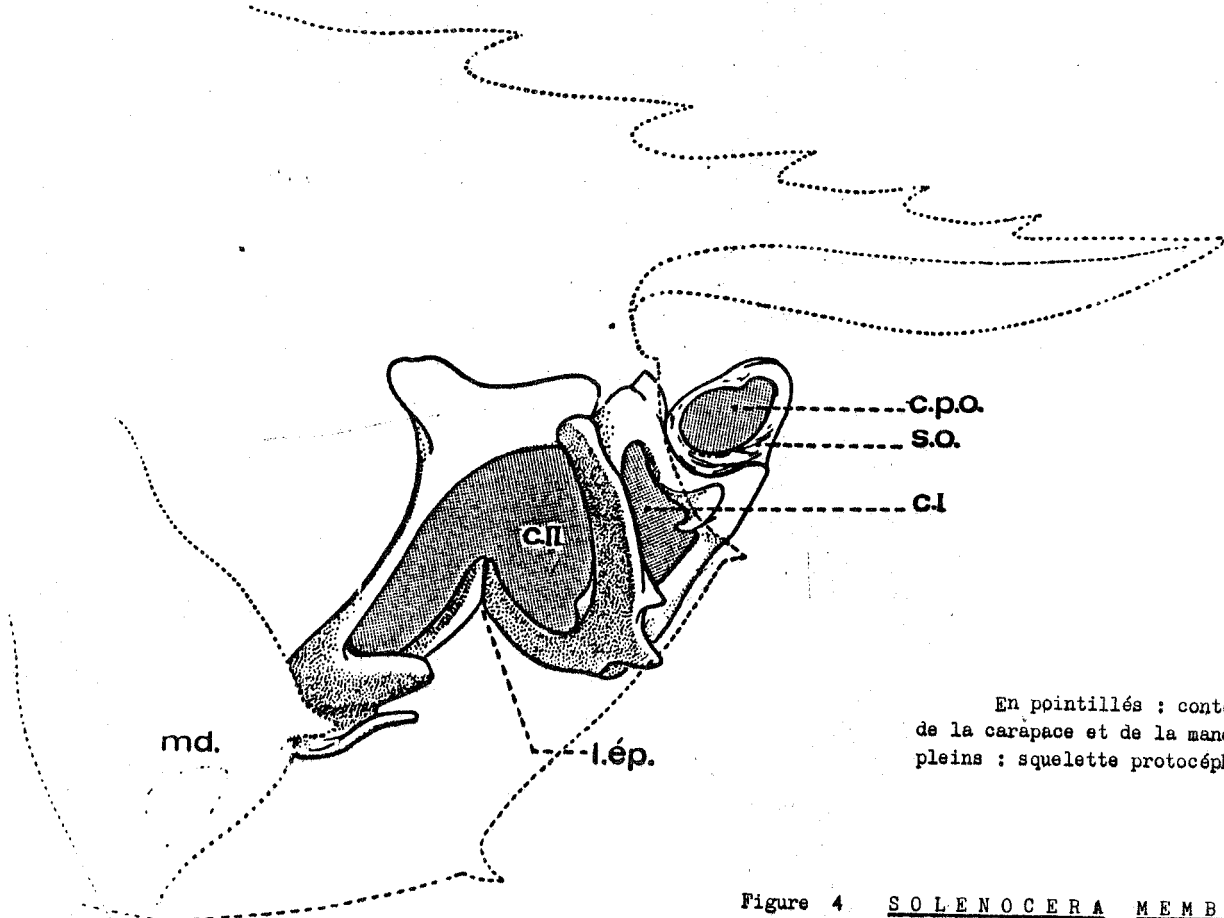


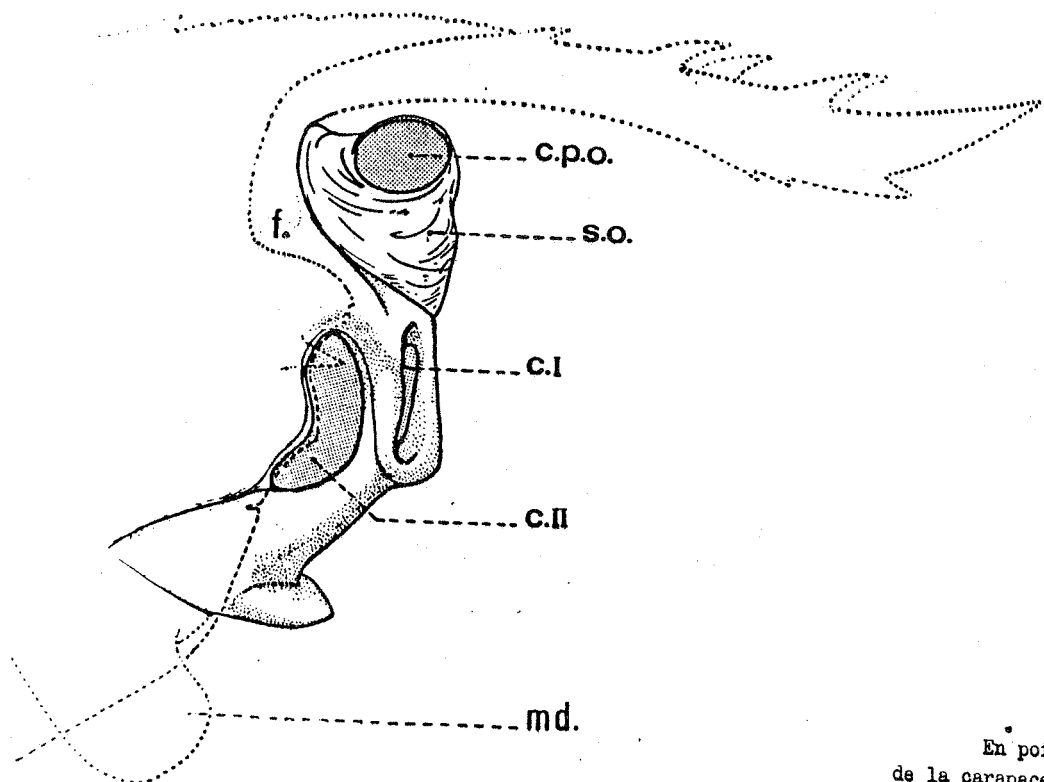
Figure 3. - NEPHROPS





En pointillés : contour du rostre,  
de la carapace et de la mandibule ; en traits  
pleins : squelette protocéphalique.

Figure 4 SOLENOCERA MEMBRANACEA



En pointillés : contour du rostre,  
de la carapace et de la mandibule ; en traits  
pleins : squelette protocéphalique

Figure 5. -

NEPHROPS NORVEGICUS

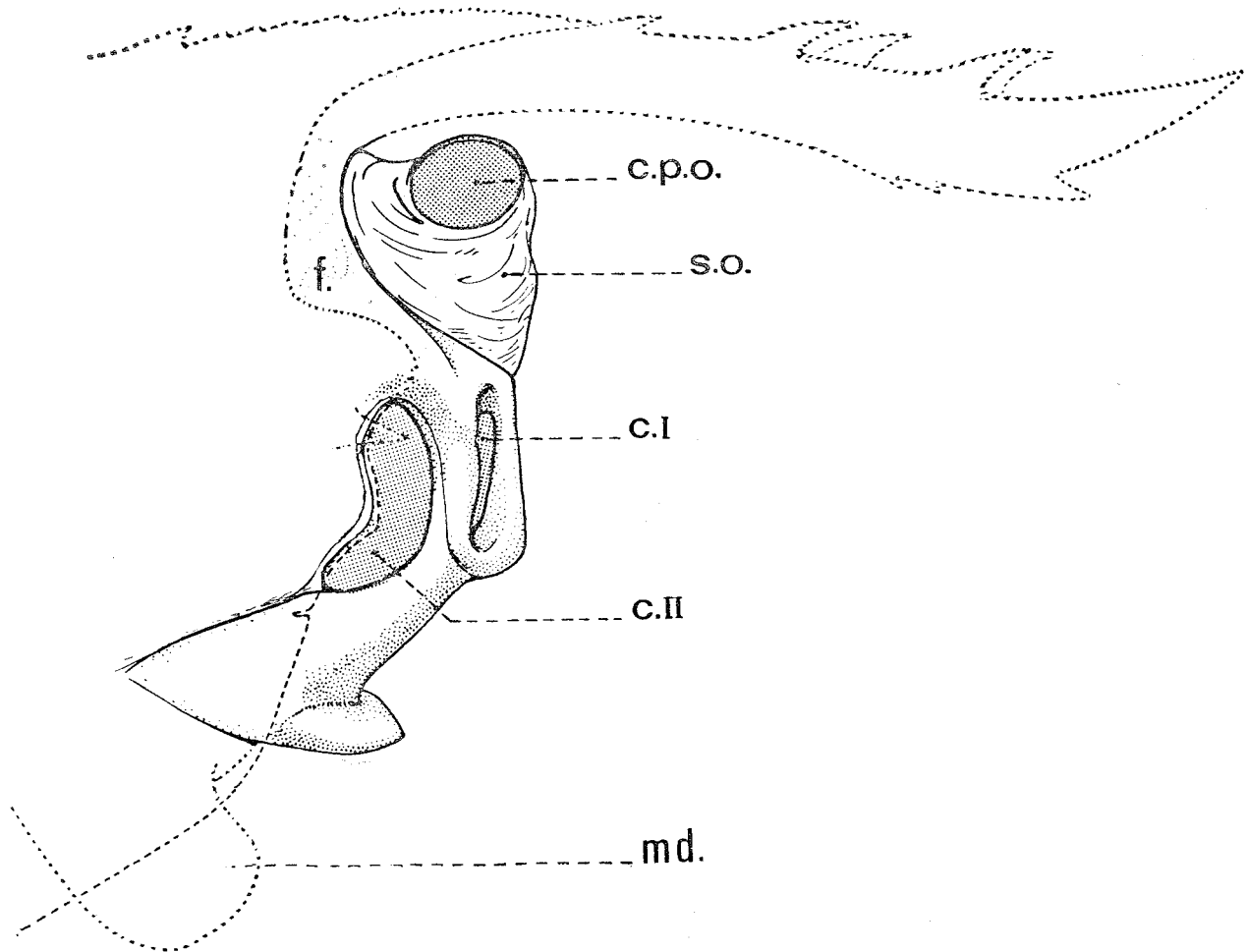


FIG. 5. — Squelette protocéphalique d'un Reptantia Astacides (*Nephrops norvegicus* (L.)), en vue lat.  $\times 15$ .  
Mêmes explications que pour la figure 4.

Explications des symboles des figures 2 à 5 : b., bord du branchiostège; C., carapace; c.p.o., c.I, c.II, cavités arthroïdiales des pédoncules oculaires antennulaires et antennaires; f., zone de fusion du segment antennulaire avec la carapace; i.ép., invagination épistomiale; s.o., segment oculaire; r., rostre.

## CLASSIFICATION

*Penaeidea.*

1. \*Œufs non incubés, avec éclosion au stade nauplius ou protozoé.
2. Protocéphalon indépendant de la carapace.
3. Epistome partiellement membraneux et articulé.
4. Pleuron du deuxième segment abdominal ne recouvrant pas celui du premier.
5. Pmx3 pédiformes, de sept articles.
6. P1, P2 et P3 chéliciformes.
7. P11 présents dans les deux sexes, uniramés, apparaissant en même temps que les suivants au cours du développement; différenciés en *\*petasma* chez le mâle.
8. P13 à P15 sans *appendix interna*.
9. \*Branchies toujours de type dendrobranchial.
10. Moulin gastrique développé.
11. Femelle pourvue d'un thelycum.
12. Sillon cervical généralement discret.

*Caridea.*

1. Incubation pléopodiale des œufs, avec éclosion au stade zoé, ou à un stade plus tardif.
2. Protocéphalon indépendant de la carapace.
3. Epistome membraneux, articulé.
4. Pleuron du deuxième segment abdominal ne recouvrant pas celui du premier.
5. \*Pmx3 non pédiformes, de trois ou cinq articles.
6. P3 jamais chéliciformes.

7. P11 toujours présents dans les deux sexes, \*biramés, apparaissant en même temps que les suivants au cours du développement.

8. P12 à p15 le plus souvent avec un *appendix interna*; p12 avec un *appendix masculina* chez le mâle.

9. Branchies toujours de type phyllobranchial.

10. \*Moulin gastrique rudimentaire, ou d'un type particulier (*Pasipheoidea*).

11. Pas de thelycum<sup>tylique</sup> chez la femelle.

12. Pas de sillon cervical.

*Reptantia.*

1. Incubation pléopodiale des œufs, éclosion au stade zoé ou plus tardif.
2. \*Protocéphalon au moins partiellement soudé à la carapace.
3. \*Epistome habituellement rigide, non articulé (sauf chez les *Stenopodidea*).
5. Pmx3 de 6 ou 7 articles, typiquement pédiformes, ou operculiformes.
6. Un nombre variable de péréiopodes chéliciformes.

7. P11 présents ou non chez l'adulte. Lorsqu'ils existent ils n'apparaissent, dans la plupart des cas, qu'après la métamorphose, au cours de la différenciation sexuelle; uniramés et souvent différenciés en organes copulateurs chez le mâle.

8. P12 à p15 avec ou sans *appendix interna*. P12 avec ou sans *appendix masculina* chez le mâle.

10. Moulin gastrique développé.

11. Un thelycum ou non chez la femelle (1).

(\*) Les caractères précédés d'un astérisque sont propres au sous-ordre considéré.

(1) Nous généralisons ici le terme de *thelycum* pour désigner le repli tégumentaire intersegmentaire fonctionnant comme spermathèque, ceci pour éviter toute confusion avec la spermathèque interne des *Prachyours sternitrèmes*, résultant d'une dilatation de l'oviducte.

12. Un sillon cervical.

9. Branchies de type tricho- ou phyllobranchial.

4. Pleurons abdominaux parfois réduits; celui du deuxième segment abdominal recouvrant ou non le premier.

### LES INFRA-ORDRES DE REPTANTIA

Les caractères utilisés dans la délimitation des infra-ordres sont très variés et se rapportent aussi bien à la morphologie des adultes qu'à celle des formes larvaires dont, à notre avis, il n'a pas suffisamment été tenu compte jusqu'à présent. Dans l'un et l'autre cas il est rare qu'un caractère unique suffise à définir un groupe, il faut en général recourir à une combinaison de caractères dont l'association seule permettra la diagnose; en outre, certains caractères homogènes dans un infra-ordre seront variables dans un autre.

Comme nous l'avons succinctement exposé ci-dessus, la soudure de la région antérieure de la carapace avec le squelette protocéphalique, et par conséquent avec l'épistome, est une caractéristique majeure de l'ensemble des Reptantia, Stenopodidea exceptés; elle n'est donc pas propre aux seuls Scyllaridea et Brachyura, comme on le trouve dans la plupart des manuels. Ce qui intervient dans une large mesure, se sont les relations des branchiostèges avec les bords antérolatéraux de la carapace et avec l'épistome; celui-ci peut être découvert, ou nu, lorsque ses côtés sont contigus à une portion des bords

de la carapace, en avant des branchiostèges; il est au contraire recouvert, ou protégé, lorsque les volets branchiostégaux l'encadrent, de part et d'autre de la base des antennes.

Quelques autres aspects de la morphologie des Reptantia, dont il a été tenu compte dans la délimitation des groupes apparaîtront dans les commentaires qui suivent.

#### *Stenopodidea*

L'inclusion des Stenopodidea dans les Reptantia n'a pas été envisagée sans beaucoup d'hésitations. En effet, la faible minéralisation des téguments, le rostre comprimé latéralement et denticulé, les longs fouets antennulaires et antennaires, leur confèrent entre autres caractères un aspect caridien totalement inhabituel chez les Reptantia. Nous avons vu que par la structure de la région antérieure du céphalothorax (fusion du segment antennaire avec la carapace, mais articulation de l'épistome) ils occupent une position intermédiaire entre les « Natantia » et les Reptantia typiques.

Appartenant à la branche incubatrice des Décapodes, dépourvus de petasma et possédant des trichobranchies, ils ne peuvent être rattachés aux Penaeidea, avec lesquels ils ont en commun, par contre, des P1, P2 et P3 chéeliformes, et des pléopodes sans *appendix interna*. Des Caridea, incubateurs comme eux, et avec lesquels ils présentent une ressemblance extérieure incontestable, ils diffèrent par plusieurs points importants: P3 chéeliformes, trichobranchies, pléopodes sans *appendix interna*, sillon cervical marqué et moulin gastrique développé.

On constate en revanche que la plupart des caractères qui les font exclure des Caridea permettent de les rapprocher des Reptantia; ainsi, leurs trichobranchies sont identiques à celles de nombreux représentants de ce sous-ordre; leurs pièces buccales, avec un palpe mandibulaire de trois articles, recourbé vers le bord mésial de l'appendice et des pmx3 pédiformes de 7 articles, ressemblent beaucoup à celles des Asta-

cidea, par exemple. Enfin, le développement des p11 est, dans le genre *Stenopus* au moins (Gurney, 1936 et 1942; Williamson, 1976) postérieur à la métamorphose.

Rappelons, au surplus, qu'en se basant sur la morphologie des zoés de ce groupe, Gurney avait, dès 1936, proposé de rattacher les Stenopodidea aux Reptantia.

#### *Scyllaridea.*

La fusion intervenue chez tous les représentants de cet infra-ordre entre la base des antennes, l'épistome et les bords antéro-latéraux de la carapace, en liaison avec d'autres caractères moins importants, confère à ce groupe une position très particulière au sein des Reptantia. Leur larve phyllosome est également unique.

#### *Eryionidea.*

Fréquemment associés aux Scyllaridea sous le nom de *Palinura*, les Eryionidea ne présentent avec eux qu'une ressemblance superficielle. Caractérisés par leurs pédoncules oculaires fusionnés à la région frontale (au moins chez les formes actuelles), et par des P1 à P4 chéeliformes, ils ont un épistome recouvert par les volets branchiostégaux qui encadrent étroitement la base des antennes.

Les *Eryioneicus*, actuellement considérés comme les formes larvaires bathypélagiques des Polychelidae, nous paraissent plutôt des formes adultes secondairement adaptés à la vie pélagique. Le développement des Polychelidae serait direct, au moins chez certaines espèces.

#### *Glypheidea.*

Représentés dans la faune actuelle par l'espèce unique *Neoglyphea inopinata* Forest et de Saint Laurent, 1975, mais florissant au Mésozoï-

que, le groupe des Glypheidea a été rattaché par Glaessner, en 1969, aux Palinura. L'épistome largement découvert, la conformation très spéciale du segment antennulaire, les P1 fortement épineuses et au plus subchélifformes, confèrent aux Glypheidea une originalité qui ne permet, à l'heure actuelle, aucun rapprochement avec d'autres Reptantia.

Leur développement est inconnu.

#### *Astacidea.*

Ce sont, avec les Stenopodidea, les seuls Reptantia à présenter trois paires de péréiopodes chéelifformes. D'un faciès général assez homogène, ils n'en sont pas moins fort diversifiés : l'épistome est presque entièrement couvert par les branchiostèges (la plupart des Nephropoidea et des Astacoidea) ou assez largement découvert (Parastacoidea); le dernier sternite thoracique est libre, ou fusionné avec les précédents, les femelles sont pourvues ou non d'un thelycum.

Le développement est direct chez les dulçaquicoles (Astacoidea et Parastacoidea) et présente des traits épimorphiques chez les formes marines (Nephropoidea) où il est connu.

Aux Astacidea sont rattachés les plus anciens fossiles de Reptantia décrits.

#### *Thalassinacea.*

Les Thalassinacea constituent le seul groupe de Reptantia ne pouvant être défini de manière précise : les rapports de l'épistome avec la carapace varient très notablement d'une famille à l'autre, ils ont tantôt une, tantôt deux, paires de péréiopodes chéelifformes, ou subchélifformes, des pléopodes pourvus ou non d'*appendix interna*, etc...

Leurs formes larvaires ne sont pas moins hétérogènes et ont été divisées par Gurney (1942) en deux séries aux affinités respectivement, selon cet

auteur, homariennes (nephropoïdiennes) et anomourives.

Les Thalassinacea ont été séparés sur la figure 1 en deux sections : Axiidea et Gebiidea. La première rassemble les deux familles des Axiid et Callianassid, formes à P1 et P2 chéliciformes, manifestement apparentées tant par les caractères généraux des adultes que ceux des zoés. Les trois petites familles des Upogebiidae, Laomediidae et Thalassinidae ne sont regroupées sous le nom de Gebiidea qu'à titre provisoire et par souci de simplification; la ressemblance de leur habitus tient sans doute de leurs mœurs fouisseuses. Les zoés des Upogebiidae ont quelques points de ressemblance avec celles des Dromiacea, celle des Laomediidae sont les larves « trachelifer » bien connues, d'un type spécial; le développement des Thalassinidae n'est que partiellement connu.

#### *Dromiacea et Brachyura.*

Les adultes des Dromiacea et des Brachyura partagent un faciès « crabe » caractéristique, et le seul critère actuellement connu qui permette de les distinguer est la présence chez les seconds d'une selle turcique, formation typiquement brachyourienne du squelette endophragmal thoracique.

L'argument principal en faveur d'une séparation Brachyura-Dromiacea est tiré de l'ontogénie, et depuis longtemps (notamment Gurney, 1942; Williamson, 1976) les spécialistes du développement des Décapodes ont préconisé de soustraire les Dromiacea des Brachyours pour les rattacher aux Anomoures. Si certains des caractères larvaires invoqués paraissent en faveur du regroupement ainsi proposé, il n'est rien, dans la morphologie des adultes, qui suggère d'affinités étroites entre Anomala et Dromiacea.

#### *Anomala.*

Cet infra-ordre regroupe des formes aussi diverses que les Paguridea, les Hippidea et les Galatheidea, dont l'unité est attestée par plusieurs dispositions morphologiques chez les adultes (protection de l'épistome par les volets branchiostégaux, encadrant de manière très uniforme la base des antennes; mobilité du dernier sternite thoracique, dont les appendices, réduits et chéliciformes sont adaptés au nettoyage de la chambre branchiale), et par une grande similitude des formes larvaires.

### CONCLUSION

Si certaines données permettent d'estimer avec une bonne vraisemblance les premières étapes de la diversification des Décapodes en trois grands groupes, Penaeidea, Caridea et Reptantia, nos connaissances sur les relations phylétiques entre les différentes lignées de Reptantia, seuls envisagés ici, sont encore quasi inexistantes. Nous ignorons encore tout de la valeur phylétique de nombreux caractères : le nombre et la disposition des péréiopodes chéliciformes (fig. 1, le cinquième péréiopode de structure inconstante dans un même groupe et souvent sexuellement dimorphique, n'a pas été pris en considération sur ce schéma) sont, en règle générale, constants dans un même groupe; mais le Reptantia primitif était-il trichèle comme l'ont supposé certains paléontologistes, ou achèle, suivant l'opinion de Burkenroad (1963 : 16)? La présence d'un thelycum, pair ou impair, chez la femelle, est-elle un héritage du lointain ancêtre proche des Pénéides, ou s'agit-il d'une formation acquise indépendamment dans diverses lignées? Les sillons de la carapace, largement utilisés par les théoriciens de la classification des Décapodes ont-ils la signification qu'on leur accorde généralement et sont-ils de bons indicateurs des parentés?

Les liaisons indiquées en tiretés sur la figure 1 expriment quelques hypothèses parmi d'autres de relations possibles et ne sont mentionnées qu'à titre d'exemple. Celle entre Glypheidea et Axiidea est suggérée par la présence, dans ces deux groupes d'un épistome largement découvert, et par l'existence de fossiles où la disposition des sillons de la carapace paraît intermédiaire. Les tiretés reliant Gebiidea et Dromiacea d'une part, Anomala et Brachyura d'autre part, font état de similitudes dans le développement larvaire; la monochélie et diverses caractéristiques zoéales des quatre groupes en question sont enfin exprimées par un tireté général; l'inclusion des Gebiidea dans un tel groupement est cependant sans doute artificielle.

Des recherches sérieuses sur la morphologie et l'anatomie comparée des divers groupes, la synthèse des multiples informations acquises depuis une vingtaine d'années sur le développement larvaire, la réévaluation des données paléontologiques et la confrontation des résultats obtenus sont un préalable à toute hypothèse valable sur la phylogénèse des Décapodes Reptantia et donc à une classification satisfaisante. Celle qui est proposée ici, les pulvérisant en un nombre sans doute trop important d'infra-ordres, peut présenter des inconvénients : elle a l'avantage de ne pas faire intervenir de connections artificielles.

DECAPODA LATREILLE 1803

Sous-ordre

1. PENAEIDEA .....  
 de Haan 1849
2. CARIDEA = *EUKYPHOTES* = *EUCYPHIDEA*  
 Dana 1852 Boas 1880 Ortmann 1890
- Infra-ordre
1. STENOPODIDEA  
 Huxley 1879
2. SCYLLARIDEA = *LORICATA*  
 Latreille 1825 Boas 1880
3. ERYONIDEA  
 de Haan 1844
4. GLYPHEIDEA  
 Winckler 1883
5. ASTACIDEA = *HOMARIDEA* = *NEPHROPIDEA*  
 Latreille 1803 Boas 1880 Ortmann 1891
6. THALASSINACEA  
 Latreille 1831
7. ANOMALA } *ANOMURA*  
 de Haan 1839 [Borradaile 1907]
8. DROMIACEA  
 de Haan 1839
9. BRACHYURA } *BRACHYURA*  
 Latreille 1803 [Borradaile 1907]
3. REPTANTIA  
 Boas 1880
- NATANTIA Boas 1880  
 [Borradaile 1907]  
 = Salicoques  
 H. Milne Edwards 1834
- PALINURA*  
 Borradaile 1907
- MACRURA REPTANTIA  
 [Bouvier 1940]  
 MACRURA  
 [Waterman et Chace 1960]  
 = Macroures cuirassés  
 H. Milne Edwards 1834
- REPTANTIA  
 Boas 1880  
 [Borradaile 1907]
- DENDRO  
 Bur



## BIBLIOGRAPHIE

- BALSS H., 1927. — Decapoda. *In* : W. Kükenthal und T. Krumbach, Handbuch der Zoologie, 3 (1) : 840-1038, fig. 903-1119.
- BALSS H., 1957. — Decapoda. *In* : H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12 : 1505-1672, fig. 1131-1199.
- BERNARD F., 1953. — Decapoda Eryonidae. *Dana Rep.*, 37 : 1-93, fig. 1-36.
- BOAS J.E.V., 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. (Avec un résumé en français : Recherches sur les affinités des Crustacés décapodes, p. 163-207). *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.* (6), 1 (3) : 25-210, pl. 1-7.
- BORRADAILE L.A., 1907. — On the Classification of the Decapod Crustaceans. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7), 19 : 457-486.
- BOUVIER E.-L., 1940. — Décapodes marcheurs. *In* : Faune de France, 37. Paris, Lechevalier : 1-404, fig. 1-222, pl. 1-14.
- BURKENROAD M.D., 1963. — The evolution of the Eucarida, (Crustacea, Eumalacostraca) in relation to the fossil record. *Tulane Stud. Geol.*, 2 (1) : 1-17, fig. 1.
- CALMAN W.T., 1909. — Crustacea. *In* : E. Ray Lankester, A Treatise on Zoology, pt 7, fasc. 3. London, Black . I-VII, 1-346, fig. 1-194.
- FOREST J. et 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). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) 281 : 155-158, pl. 1-2.
- FOREST J. et M. de SAINT LAURENT, 1976. — Capture aux Philippines de nouveaux exemplaires de *Neoglyphea inopinata* (Crustacea Decapoda Glypheidae). *C.R. hebd. Séanc. Acad., Sci., Paris* (D), 283 : 935-938, 1 fig.
- GLAESSNER M.F., 1969. — Decapoda, p. R399-R533, R626-R628, fig. 217-340. *In* : Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Astthropoda 4. Vol. 2. Univ. of Kansas and Geol. Soc. America.
- GROBBEN C., 1917. — Der Schalenschliessmuskel der dekapoden Crustaceen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Kopfmuskulatur. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 126 (1) : 473-494, fig. 1-8, 1 pl.
- GURNEY R., 1936. — Larvae of Decapod Crustacea, Stenopidea, Amphionidae, Phyllosoma. *Discovery Rep.*, 12 : 377-440, fig. 1-42.
- GURNEY R., 1942. — Larvae of Decapod Crustacea, 306 p., 122 fig., London, Ray Soc.
- MILNE EDWARDS H., 1834-1837. — Histoire naturelle des Crustacés, Paris, I, 1834 . I-XXXV, 1-468 : II, 1837, Atlas, 532 p.
- PICHOD-VIALE D., 1966. — L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes. *Vie Milieu*, (A), Biol. mar., 17 (3 A) : 1235-1271, fig. 1-11, photos 1-4.
- SNODGRASS R.E., 1951. — Comparative studies on the head of mandibulate Arthropods. Ithaca, N. Y., Comstock Publ. Co., 181 p., fig. 1-37.
- WATERMAN T.H. et F.A. CHACE Jr., 1960. — General Crustacea Biology. *In* : T. H. Waterman, ed., The Physiology of Crustacea, vol. I. Academic Press, New-York et London, chap. 1 : 1-33, pl. 1-6, 1 tabl.
- WILLIAMSON D.I., 1976a. — Larval characters and the origin of crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Thalassia Jugosl.*, 10 (1-2) 1974 (1976) : 401-414, fig. 1-5.
- WILLIAMSON D.I., 1976b. — Larvae of Stenopodidae (Crustacea, Decapoda) from the Indian Ocean. *J. nat. Hist.*, 10 : 497-509, fig. 1-5.
- YOUNG J.H., 1959. — Morphology of the white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1758). *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv.*, U. S., 59 (145) : 1-163, fig. 1-89.
- ZARIQUIEY ALVAREZ R., 1968. — Crustaceos decapodos ibéricos. *Investigacion pesq.*, 32 : I-XV, 1-510, fig. 1-164.