



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

ZOOLOGIE DES INVERTÉBRÉS. — *Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyours. I. Podotremata* Guinot, 1977, et *Eubrachyura* sect. nov. Note (*) de Michèle de Saint-Laurent, présentée par Pierre-Paul Grassé.

23897

Le terme *Eubrachyura* est proposé pour désigner l'ensemble des Brachyours habituellement connus sous le nom de Brachyours « vrais » ou Sternitrèmes. Une discontinuité évolutive considérable les oppose aux Crabes péditrèmes qui semblent, par ailleurs, composés de trois rameaux précocement spécialisés, mais indépendants, de la souche ancestrale des Brachyours.

The name Eubrachyura is proposed for those of the Brachyura commonly designated as true Brachyura or Sternitremes. The peditrems Crabs, from which they are separated by a major evolutionary gap, appear as three independent and early offshoots of the ancestral line of the Brachyura.

Une nouvelle classification des Décapodes Brachyours a été proposée par Guinot dans une volumineuse thèse de Doctorat d'État [1] soutenue en juin 1977; les grandes lignes de cette classification étaient résumées dans une Note [2], suivie de plusieurs autres publications ([3] et [4]).

La découverte de *Neoglyphea inopinata* Forest et de Saint-Laurent, 1975, vestige inattendu d'un groupe de Décapodes mésozoïques auquel la plupart des paléontologistes attribuaient une position-clef dans l'évolution de ces Crustacés, nous avait amenée de notre côté à des recherches sur les affinités respectives et la phylogénie des différents groupes de *Reptantia*. Non spécialiste de Brachyours, la parution d'un ouvrage important sur leur morphologie, leur classification et leur phylogénèse revêtait pour nous une importance primordiale : tous les carcinologistes savent en effet à quel point la taxonomie de ce groupe important souffre d'imprécisions, ses limites mêmes comme sa définition n'étant pas encore clairement établies.

La lecture attentive des travaux de Guinot nous a donc apporté nombre d'éléments nouveaux pour la compréhension des Brachyours et pour les recherches que nous poursuivions. Mais les réflexions suscitées par cette lecture, jointes à nos propres observations, nous ont conduite à envisager leur classification sous un angle entièrement différent de celui sous lequel s'est placé cet auteur.

Guinot scinde les Brachyours en trois grandes sections, exclusivement définies par la position coxale ou sternale des orifices génitaux mâles et femelles, et qui correspondent pour elle à trois paliers de leur évolution : « Ainsi, notre principe de classification permet de répartir les familles d'une manière qui reflète une importante tendance de l'évolution générale des Brachyours : l'orifice génital quitte sa localisation appendiculaire... pour prendre place sur le sternum. Ce processus se passe dans les deux sexes, de manière indépendante et avec un décalage évolutif. Dans une première phase, c'est l'orifice femelle qui abandonne...; dans une autre phase de l'évolution, c'est l'orifice mâle qui émigre... » [2], 1049. Ceci revient clairement, et l'auteur en convient, à une classification horizontale : « Notre tripartition fondamentale des Brachyours correspond à un découpage taxonomique par grade, ce qui n'est pas gênant dans des taxons aussi élevés » [1], 409.

Ce schéma tripartie — Podotremata, Heterotremata, Thoracotremata — correspond à des divisions pratiques dont nous reconnaissons la valeur mais auxquelles nous accordons une signification radicalement différente, puisque nous pensons qu'il s'agit en fait, avec des restrictions dont nous ferons état, de taxons phylétiquement distincts, et donc d'une classification verticale.

Nous examinerons dans cette première Note comment peut se justifier sur le plan systématique la distinction entre Crabes péditrèmes (*Podotremata*) et l'ensemble des autres Crabes, les Sternitrèmes ou Brachyours « vrais » (*Heterotremata* + *Thoracotremata*).

L'existence de deux grands groupes de Crabes différant essentiellement par la localisation de l'orifice génital femelle a été mise en évidence par Gordon en 1963 [5], qui posait alors la question de savoir si le terme de *Brachyura* ne devait pas être réservé aux seules formes sternitrèmes. Hartnoll en 1968 [6], puis en 1976 [7], a insisté sur la réalité de cette dualité. Mais, dès 1834, Henri Milne Edwards [8] avait restreint aux Sternitrèmes la dénomination *Brachyura* : il incluait les Péditrèmes dans une subdivision de sa nouvelle section des *Anomura*, les *Apterura*. Les termes *Podotremata* Guinot 1977 et *Apterura* H. Milne Edwards 1834 sont donc synonymes.

Ces précisions historiques apportées, l'opposition entre les deux groupes de Brachyours ne se limite pas à une simple différence dans la localisation des orifices sexuels femelles, et il semble bien qu'aucun carnologue n'a encore réalisé la discontinuité évolutive considérable qui sépare les Sternitrèmes des Péditrèmes. L'appareil génital femelle des seconds est comparable à celui de plusieurs autres Décapodes, chez lesquels des spermatophores sont déposés à l'aide des pléopodes sexuels mâles dans un réceptacle pair ou impair, le thélycum, repli tégumentaire apparemment intersegmentaire, sans aucune connection avec les oviductes; la fécondation, externe, a lieu après la ponte. Chez les Sternitrèmes, la masse spermatique est déposée, toujours par l'intermédiaire des gonopodes, dans une chambre séminale interne formée par une dilatation de l'oviducte, à l'intérieur de laquelle s'effectue la fécondation. Cette particularité, unique chez les Décapodes, et qui constitue sans doute un avantage, expliquerait au moins en partie le succès de ce groupe de Brachyours et sa remarquable radiation évolutive depuis la fin du Secondaire : il compte en effet à lui seul autant, sinon plus d'espèces que tous les autres Reptantia réunis.

Nous insistons à nouveau [9], 25 sur l'emploi équivoque de l'unique terme « spermathèque » pour désigner à la fois la poche tégumentaire des Péditrèmes, comparable au thélycum des Pénéides et de certains Reptantia – sinon homologue –, et la poche d'origine au moins partiellement mésodermique des Sternitrèmes, propre à ces derniers.

Le passage de Brachyours péditrèmes pourvus d'un thélycum aux formes sternitrèmes a-t-il réellement eu lieu, et dans l'affirmative, quelles ont pu être les étapes des profondes modifications anatomiques et physiologiques ayant conduit des uns aux autres? Invoquant l'élargissement du plastron sternal, corrélatif de celui du céphalothorax, Guinot mentionne simplement : « l'orifice génital femelle quitte la coxa et se déplace sur le sternum, où il forme une vulve. La spermathèque n'est plus indépendante et devient un diverticule de l'oviducte (cf. fig. 1 » [3], 216). C'est oublier le fait rappelé ci-dessus que le thélycum des péditrèmes et la spermathèque des sternitrèmes sont des organes d'origine totalement distincte, dont le rôle est analogue sans doute, mais en aucune façon homologue.

La possibilité, au cours de l'évolution, d'une entrée en communication, par contact de voisinage, de la poche thélycienne avec l'oviducte, suivie d'une différenciation du repli tégumentaire externe, ne peut être entièrement exclue mais paraît peu probable. Même si on la retenait, il resterait à expliquer suivant quelles modalités les pléopodes sexuels des mâles ont suivi cette évolution et à quelle phase de ce processus leur fonction inséminatrice s'est déplacée des orifices du thélycum vers les vulves.

Il est beaucoup plus probable que, si les sternitrèmes ont bien pour origine des ancêtres pourvus d'un thélycum, le passage des uns aux autres, nécessitant une longue série de transformations, a comporté une phase intermédiaire sans thélycum ni spermathèque, au

cours de laquelle les spermatophores étaient déposés sur le sternum des femelles, comme on l'observe actuellement chez de nombreux Reptantia. Des stades parallèles dans l'évolution de l'appareil génital mâle ont nécessairement suivi celle de l'appareil femelle, comportant sans aucun doute une simplification des gonopodes : dans les groupes de Reptantia athélyciens tels que les Eryonidae, les Scyllaridea ou les Anomala, ces appendices ont une structure simple, ou ont disparu.

Or, non seulement il n'existe dans la nature actuelle aucune forme intermédiaire entre les Péditrèmes et les Sternitrèmes, mais l'on n'observe chez les formes indiscutablement évoluées des premiers aucune tendance à la régression du thélycum, ou à une simplification des pléopodes sexuels mâles. Parmi les Décapodes Reptantia à thélycum, les Péditrèmes sont au contraire ceux chez lesquels la structure de la poche thélycienne et des appendices mâles est la plus complexe, la plus « perfectionnée ».

L'on peut donc mettre sérieusement en doute la dérivation des Brachyours Sternitrèmes à partir de l'un des groupes de Péditrèmes actuels, voire même émettre l'hypothèse qu'ils ont pour origine des formes dépourvues de thélycum.

L'état de nos recherches ne nous permet pas d'apprécier si le réceptacle séminal tégumentaire que constitue le thélycum est un caractère primitif des Reptantia; l'homologie de cette formation chez les différents groupes où elle existe n'est pas certaine, et il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'une structure acquise indépendamment par plusieurs lignées. En ce qui concerne les Brachyura, on peut donc supposer, soit qu'ils ont pour origine un rameau de Reptantia sans thélycum, tels les Anomala, les Scyllaridea, les Eryonidea actuels et une partie des Astacidea, et que seuls les Podotremata auraient développé cet appareil, soit qu'un thélycum, présent chez les formes les plus anciennes de la lignée, a été perfectionné par les Péditrèmes, et perdu par les Sternitrèmes. Quoi qu'il en soit, la divergence entre Podotremata d'une part, Heterotremata et Thoracotremata d'autre part, nous apparaît essentiellement d'ordre cladique, et non pas une simple différence de niveau évolutif. Certes, la localisation coxale des orifices génitaux femelles est plésiomorphe par rapport à la localisation sternale, et certains Podotremata possèdent plusieurs autres caractères primitifs; si l'on tient compte du fait que les plus anciennement connus des Brachyours fossiles peuvent être attribués à des Podotremata, on comprend aisément pourquoi la plupart des auteurs les ont considérés comme la souche des Sternitrèmes. Nous considérons quant à nous qu'il s'agit de rameaux précocement détachés et individualisés de la lignée brachyourienne primitive, dont les Brachyours vrais seraient un rameau indépendant.

Cette lignée n'a pas reçu de nom officiel dans la nomenclature zoologique. La limitation de l'appellation Brachyura aux seuls Sternitrèmes, suivant la conception de H. Milne Edwards et comme l'avait suggéré Gordon en 1963, présenterait des inconvénients, car il faudrait alors créer un nom nouveau pour les Brachyura *lato sensu*, qui ne peuvent être dissociés au sein des Reptantia. Nous proposons donc le nom Eubrachyura, qui exprime dans la classification le qualificatif de Brachyours vrais qui leur est si fréquemment appliqué. Ce taxon réunit les Heterotremata et les Thoracotremata de la classification de Guinot.

L'unité de ce taxon ne semble pas devoir être mis en doute, car la probabilité qu'une acquisition d'un mécanisme de fécondation interne, accompagnée d'une migration des orifices génitaux femelles, se soit produite indépendamment dans des lignées distinctes paraît peu probable. Mais il est sans doute prématuré d'attribuer comme groupe-frère à ce taxon l'ensemble des Podotremata, dont la monophylie est problématique.

Ces derniers comprennent dans la classification de Guinot les sous-sections des Dromiacea et des Archaeobrachyura (incluant Homoloidea, Tymoloidea, Raninoidea). Nous avons

nous-même dans une communication préliminaire sur la classification des Reptantia [9] indiqué que les Dromiacea devraient peut-être être considérés comme un groupe entièrement distinct de celui des Brachyura; les recherches effectuées depuis lors nous incitent maintenant à voir en eux un rameau très précoce de la souche brachyouriennne; les Homoloidea (au sein desquels nous réunissons Homoloidea et Thymoloidea, en raison de la similitude de certaines de leurs structures) et les Raninidea combinent des traits dromiacéens (présence d'un thélycum par exemple), eubrachyouriens (présence d'une selle turcique, certains caractères larvaires, par exemple), et des caractéristiques propres à chacun d'eux. Leur position respective sur l'arbre généalogique des Brachyoures, entre les Dromiacea et les Eubrachyura, ne peut être appréciée.

Une analyse plus détaillée des critères qui ont étayé nos conclusions sur ce sujet paraîtront dans un travail en cours de rédaction. Un schéma illustrant nos conceptions sur la phylogénie des Brachyoures sera donné dans une prochaine publication, consacrée au deuxième grand critère de la classification de Guinot, la position des orifices sexuels mâles.

(*) Remise le 28 avril 1980, acceptée le 12 mai 1980.

[1] D. GUINOT, *Thèse*, Université Pierre-et-Marie-Curie, 1977, p. 1.

[2] D. GUINOT, *Comptes rendus*, 285, série D, 1977, p. 1049.

[3] D. GUINOT, *Bull. biol. Fr. Belg.*, 62, 1978, p. 211.

[4] D. GUINOT, *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zool., 112, 1980, p. 1.

[5] I. GORDON, *Spec. Publ. Mus. comp. Zool.*, Cambridge, Mass., 1963, p. 51.

[6] R. G. HARTNOLL, *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47, 1968, p. 279.

[7] R. G. HARTNOLL, *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 39 (suppl.), 1975, p. 657.

[8] H. MILNE EDWARDS, *Histoire naturelle des Crustacés*, Paris, 1834-1837.

[9] M. DE SAINT LAURENT, *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 3, 1979, p. 15.

*Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
et Laboratoire de Carcinologie et Océanographie biologique (E.P.H.E.),
61, rue de Buffon, 75231 Paris Cedex 05.*