



L'EXUVIATION CÉPHALIQUE AU COURS DE LA MUE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

D Pichod-Viale

► To cite this version:

D Pichod-Viale. L'EXUVIATION CÉPHALIQUE AU COURS DE LA MUE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES. Vie et Milieu , 1966, pp.1235-1272. hal-02947271

HAL Id: hal-02947271

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02947271>

Submitted on 23 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'EXUVIATION CÉPHALIQUE AU COURS DE LA MUE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

par D. PICHOD-VIALE

*Laboratoire de Zoologie
de la Faculté de Paris
et Station Biologique de Roscoff*

SOMMAIRE

Ce travail est consacré à l'étude de la condensation céphalique chez les Décapodes, condensation qui résulte de l'invagination du segment oculaire dans le segment antennulaire. Des étapes morphologiques jalonnent ce phénomène, depuis les Natantia (invagination inexistante) jusqu'aux Brachyours (Xanthidés), en passant par les Astacours, les Homolidés et les Dromiacés. L'exuviation céphalique des Brachyours nécessite un dispositif spécial décrit ici.

Les premiers travaux sur la mécanique de la mue des Crustacés sont ceux de H. MILNE EDWARDS (1851) qui découvre des lignes de résorption externes permettant l'ouverture de la cuticule exosquelettique. La présence d'un endosquelette apodémien posait de nombreux problèmes chez les Reptantia; les travaux de DRACH (1939) ont fait connaître des zones de résorption internes qui rendent possibles l'exuviation endosquelettique thoracique. Chez les Décapodes Reptantia, la complexité morphologique dans la région céphalique est telle qu'elle entrave l'exuviation. J'étudierai les résorptions céphaliques, non décrites jusqu'ici. Elles ne sont pas visibles extérieurement; fonctionnant au moment de la mue, elles permettent l'exuviation de la tête.

L'étude morphologique de la tête des Décapodes, entreprise à propos de l'exuviation, soulève de nombreuses questions. D'après des observations faites sur des crabes en intermue, il semble im-

possible que ces animaux puissent extraire leurs appendices céphaliques de l'exosquelette exuvial. La disposition et la forme des appendices jointes à la condensation extrême de la région antérieure entraînent l'impossibilité mécanique de muer, particulièrement au niveau des pédoncules oculaires. L'observation directe de la mue apporte peu, parce que l'exuviation céphalique est très rapide et que la région intéressante est alors cachée. La méthode de travail utilisée est la comparaison détaillée des squelettes céphaliques normaux (en intermue) et de squelettes exuviaux. Une difficulté préalable réside dans la délimitation de la tête des Crustacés. Cette délimitation dans le céphalothorax constitue une difficulté bien connue liée à l'existence d'une carapace indivise. Après LATREILLE, H. MILNE EDWARDS (1834) pense que le bouclier dorsal est une dépendance « du segment antenno-maxillaire ». Chez les Brachyours, ce bouclier dorsal surplombe les appendices antérieurs de sorte qu'il est impossible de délimiter la tête. Plus tard (1851), H. MILNE EDWARDS élimine cette difficulté en créant le terme de « portion faciale de la tête des Décapodes ou face », nommant ainsi l'espace compris entre le bord frontal de la carapace et le bord antérieur du cadre buccal occupé par les pattes mâchoires.

Pour BOUVIER (1939), « chez la plupart des Crustacés primitifs, les segments des appendices des 6 premières paires (yeux, a_1 , a_2 , md, mx_1 , mx_2) sont fusionnés en une tête nettement distincte, de sorte qu'il convient d'appeler céphalique la partie antérieure du corps qui correspond à ces appendices chez tous les Crustacés et en particulier chez les Décapodes ».

GROBBEN (1919) et à sa suite de nombreux auteurs allemands nomment « vorderkopf » la partie tout à fait antérieure de la tête d'un Décapode, composée d'un « synciput » portant les yeux et les antennules et du segment antennulaire.

Parallèlement, SNODGRASS (1951, 1952) considère « un proto-céphalon » formé d'un lobe céphalique primaire, portant yeux, antennules et labre, et du somite antennaire. Il homologue le labre ou lèvre supérieure membraneuse des Crustacés au labre des Insectes et par suite l'épistome qui porte cette lèvre devient une pièce dorsale et non ventrale. Les études embryologiques de Crustacés n'apportent aucun fondement à cette théorie, infirmée d'ailleurs par l'étude morphologique comparée de la tête des Décapodes faite dans cet article.

Il ne s'agit pas ici de savoir si l'anneau oculaire est l'acron ou le 1^{er} métamère, ou même s'il n'est pas l'équivalent des autres métamères (IHLE-LANDENBERG, 1918). De même nous ne toucherons pas la question de savoir si le segment antennulaire est un métamère ou s'il englobe le somite pré-antennulaire visible dans les

premiers stades embryologiques. Nous utiliserons le terme de segment, c'est-à-dire d'anneau, dans la définition de BALSS (1940).

Il considère dans la tête :

- le segment oculaire interprété comme la ou les pièces calcifiées trouvées entre les pédoncules oculaires;
- le segment antennulaire dont le toit (tergite) est caché généralement sous le repli frontal ou rostral de la carapace et dont le sternite est nommé « pro-épistome » distinct de l'épistome *sensu stricto* avec lequel H. MILNE EDWARDS l'avait confondu;
- le segment antennaire dont le toit englobé dans la carapace forme à l'avant le rostre; le plancher forme l'épistome *sensu stricto*;
- le segment mandibulaire sans tergite individualisé, mais dont le sternite est représenté par une pièce dure pré-buccale portant le labre, et, de part et d'autre du plan médian, les articulations proximales des mandibules;
- les segments portant les mx_1 et mx_2 sont réduits à leur squelette sternal.

Cette structure est intégralement conservée chez la plupart des Natantia; mais chez les Reptantia, elle est masquée par une condensation céphalo-thoracique extrême. Parallèlement l'exuviation commune chez les Crevettes devient difficile chez les Crabes.

A. LES NATANTIA

Les Pénaeidés ont été choisis pour cette étude parce qu'ils constituent un stade actuel voisin des formes nageuses primitives qui ont conduit aux formes marcheuses dans la série évolutive suivante :

Penaeidés → Astacoures → Homolidés → Brachyoures.

Une étude morphologique préalable de la tête est nécessaire pour comprendre l'exuviation. Chez *Penaeus kerathurus* (Forskål), la structure correspond à celle que nous venons d'énoncer. Le segment oculaire comporte dorsalement une « plaque oculaire » (o.c.) et ventralement un sternite oculaire (st. o.) flanqué de deux plaques qui sont quelquefois interprétées comme « vestiges d'épimères oculaires » (ep. o.) (fig. 2). Ces pièces forment le squelette sur lequel s'insèrent les pédoncules oculaires à 2 articles : un article renflé, le podophtalmite, un article basal, le basophtalmite qui comporte

plusieurs pièces calcifiées non jointives. La plus basale d'entre elles s'articule sur la plaque oculaire ou « plaque basale » de SCHMIDT; celle-ci séparée du segment antennulaire par une membrane articulaire se termine en arrière par un apodème (apo 1, fig. 1). Les

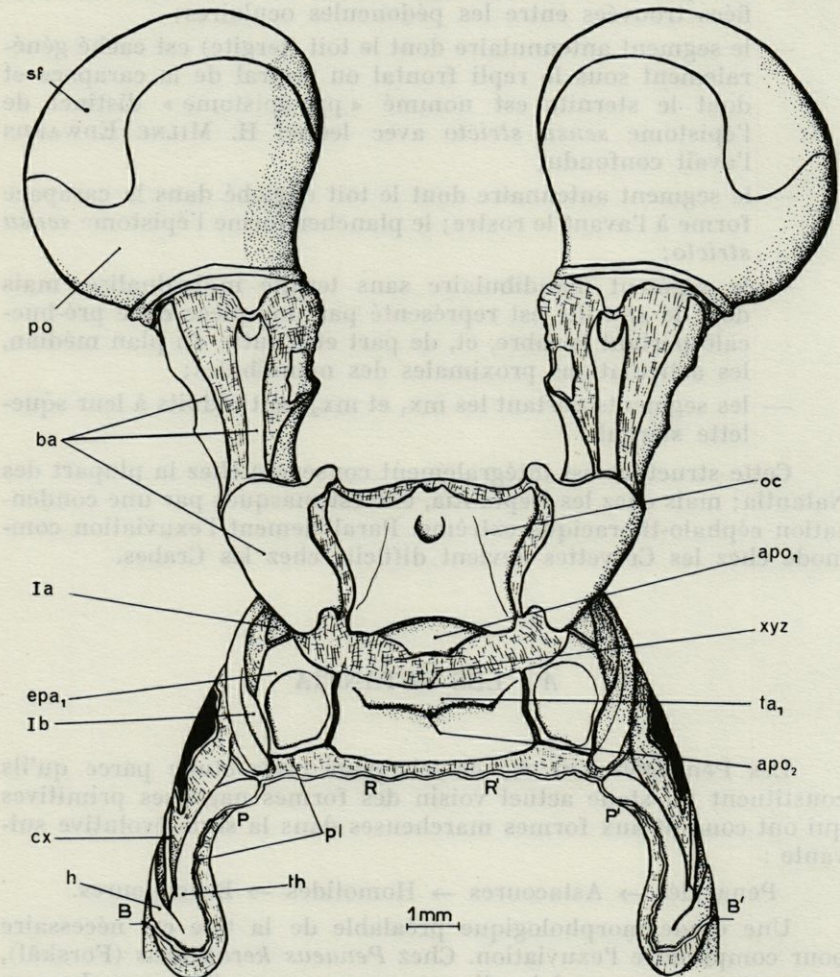


FIG. 1. — Vue dorsale de la tête de *Penaeus kerathurus* : rostre et carapace sectionnés en BPRR'P'B' au niveau du repli pleural (pl); a₁, a₂ et palpe mandibulaire supprimés.

Ia et Ib : arcs sternaux antennulaires; apo₁ et apo₂ : apodèmes; ba : basophtalmite; cx : articulation de l'antenne; epa₁ : épimère antennulaire; h : aile de l'épistome; oc : plaque oculaire; pl : repli membraneux de la carapace; po : podophtalmite; sf : surface cornéenne; ta₁ : tergite antennulaire; th : pièce calcifiée au bord inférieur membraneux de la carapace équivalente à une pièce épimérienne antennaire; xyz : ligne d'insertion du segment oculaire.

muscles oculaires basaux antérieurs s'appliquent sur la plaque oculaire et vont rejoindre les muscles oculaires basaux postérieurs au niveau d'une insertion unique sur l'épistome. Par le jeu de ces muscles, la plaque peut être tirée vers l'arrière en un mouvement de rotation qui entraîne les pédoncules oculaires et par la suite les redresse.

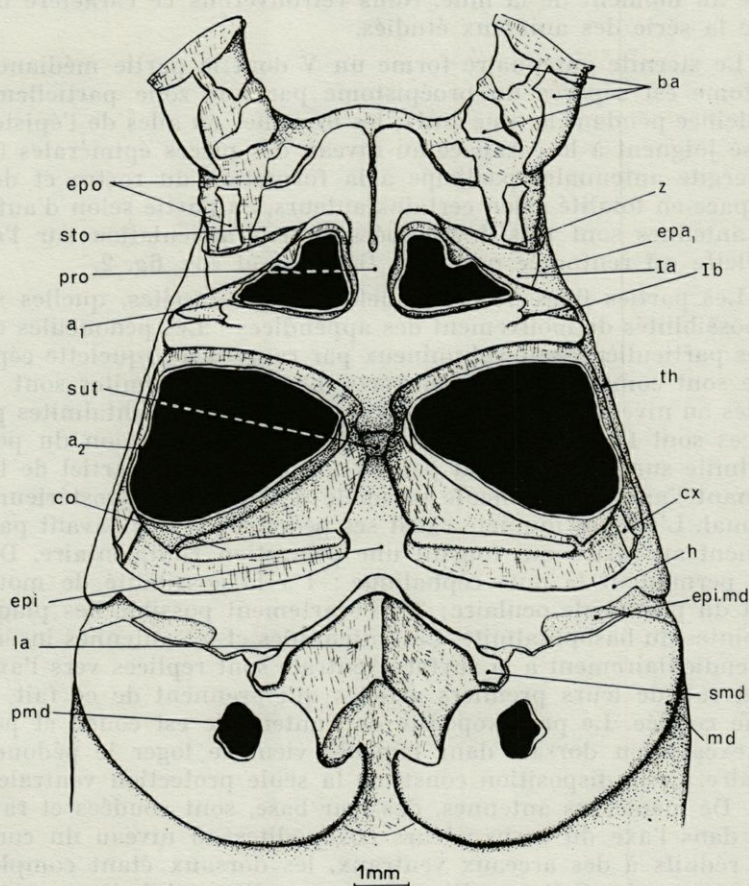


FIG. 2. — Face ventrale de la tête de *Penaeus kerathurus* : pédoncules oculaires, a_1 , a_2 et palpes mandibulaires sectionnés.

la , lb : sternite antennulaire; ba : basophtalmité; co , cx : pièces renforçant l'articulation de a_2 ; epa_1 : épimère antennulaire; epi : épistome *sensu stricto* $epi\ md$: épimère mandibulaire; epo : « épimère oculaire » vestigial; h : aile de l'épistome; la : labre exclusivement membraneux; md : mandibule; pmd : palpe mandibulaire; pro : proépistome; smd : « sternite mandibulaire » (BALSS); sto : « sternite oculaire » (BALSS); sut : trace de soudure entre le proépistome et l'épistome; th : pièce calcifiée (voir vue dorsale); z : partie ventrale de la ligne d'insertion du segment oculaire.

L'anneau antennulaire comporte un tergite (ta_1) rectangulaire normalement caché sous le repli rostral et portant intérieurement des apodèmes (apo_2). Le sternite est formé par les pièces calcifiées entourant l'antennule (Ia , Ib , pro). Des pièces latérales joignent sternite et tergite et forment les épimérites ($ep a_1$). Sur ces plaques, une ligne fermée délimite une région intérieure plus ou moins décalcifiée au moment de la mue. Nous retrouverons ce caractère dans toute la série des animaux étudiés.

Le sternite antennaire forme un Y dont la partie médiane ou épistome est séparée du proépistome par une zone partiellement décalcifiée pendant la mue (sut); les branches ou ailes de l'épistome (h) se joignent à la carapace au niveau des pièces épimérales (th). Le tergite antennaire participe à la formation du rostre et de la carapace en totalité selon certains auteurs, en partie selon d'autres. Les antennes sont très développées et leur articulation sur l'exosquelette est renforcée par deux tiges (cx et co), fig. 2.

Les parties fixes de l'exosquelette étant décrites, quelles sont les possibilités de mouvement des appendices ? Les pédoncules oculaires particulièrement volumineux par rapport au squelette céphalique sont complètement découverts. Les podophtalmites sont très renflés au niveau de la surface cornéenne et les basophtalmites plus minces sont formés de plaques disjointes; l'articulation du podophtalmitte sur l'article basal permet un mouvement partiel de l'œil amenant l'axe du pédoncule parallèle à l'axe antéro-postérieur de l'animal. L'animal inquiet rabat ses pédoncules vers l'avant parallèlement au rostre qui fournit une protection rudimentaire. Deux faits permettent la mue céphalique : 1°) la possibilité de mouvement du pédoncule oculaire; 2°) l'écartement possible des plaques disjointes du basophtalmitte. Les antennules et les antennes insérées perpendiculairement à la surface ventrale sont repliées vers l'avant au niveau de leurs premiers articles qui prennent de ce fait une forme coudée. Le précoxopodite de l'antennule est coudé et porte une excavation dorsale dans laquelle vient se loger le pédoncule oculaire. Cette disposition constitue la seule protection ventrale de l'œil. De même, les antennes, dès leur base, sont coudées et ramenées dans l'axe du corps : leurs coxopodites au niveau du coude, sont réduits à des arceaux ventraux, les dorsaux étant complètement régressés. Cette position des appendices céphaliques parallèles l'un à l'autre, étendus vers l'avant dans la direction du corps, facilite considérablement l'exuviation.

Celle-ci a été observée sur *Palaemon serratus* dont la région céphalique ne diffère de celle des *Penaeus kerathurus* que par un raccourcissement et une coalescence des différentes pièces qui augmente la rigidité de l'ensemble. L'exuviation totale dure quelques secondes. Elle débute par le décollement des uropodes; puis aussi-

tôt les fouets antennaires et antennulaires très longs et souples, sont ramenés dans l'axe du corps. La Crevette ramène brutalement ses pédoncules oculaires parallèlement l'un à l'autre sous le rostre. Ceci indique le début de la traction mécanique d'avant en arrière qui déclenche l'exuviation céphalique. En plusieurs coups successifs la surface cornéenne de l'œil est entraînée à travers le pédoncule oculaire exuvial. Il se produit une distension des basophtalmes dont les pièces séparées, amollies par la décalcification générale qui précède l'exuviation, sont réunies par une membrane fine; celle-ci peut céder sous la pression. Les articles basaux des pédoncules portent des traces de déchirure sur les exuvies observées. Les pédoncules oculaires continuent d'être tirés vers l'arrière, entraînant sur un court trajet leurs exuvies. Bien visibles par la couleur vive de la nouvelle cuticule, sous la vieille cuticule transparente, ils s'engagent sous le bouclier dorsal. Celui-ci est rendu indépendant de l'animal par les fentes dues aux résorptions linéaires des bords du branchiostégite. Il est soulevé par une rotation autour d'un axe passant par le sternite antennaire. La Crevette sort peu à peu de son exuvie par l'ouverture béante qui se fait entre le thorax et l'abdomen. En même temps la Crevette agite lentement ses pléopodes et extirpe peu à peu son abdomen de l'exuvie abdominale. Dès que les yeux sont parvenus sous la carapace dans un espace suffisant, ils se détendent brutalement et reprennent leur position transversale par rapport au corps. A ce moment, les articles basaux des a_1 et a_2 sont dégagés; dès lors, la Crevette commence à redresser la région antérieure sous la carapace exuviale et ce mouvement fait que la traction n'est plus uniquement d'avant en arrière mais également de bas en haut, l'ensemble réalisant une rotation. Alors seulement peut être amorcée l'extraction des appendices buccaux; puis celle des péréiopodes. Ce mouvement de rotation pourrait gêner l'exuviation de l'antennule et de l'antenne, qui n'est pas encore achevée; en fait ces appendices sont complètement mous et viennent s'aplatir contre le bouclier exuvial tandis que les fouets très flexibles sont courbés et que leur extrémité encore située dans les fourreaux de la vieille cuticule se retire lentement. Quand les péréiopodes sont dégagés, la Crevette se projette brutalement en arrière hors de l'exuvie et entraîne ainsi d'un seul coup ses longs fouets. La nage permet le dégagement rapide de ceux-ci.

Donc l'exuviation céphalique débute dès le décollement des uropodes par la sortie des pédoncules oculaires. L'exuviation des appendices sensoriels précède celle des appendices masticateurs, elle-même antérieure à celle des appendices locomoteurs. La dimension des fouets rend l'exuviation antennulaire et antennaire délicate, mais la nage évite que celle-ci dure longtemps.

B. LES ASTACOURES

Des Penaeidés primitifs, apparus au Permo-Trias, dérivent les Homaridés du Jurassique, ancêtres des Astacoures actuels. L'étude morphologique de la tête montre en effet peu de modifications; elles sont essentiellement topographiques.

La constitution est identique mais elle est masquée par une condensation antéro-postérieure de toute cette région augmentant la rigidité et la solidité du squelette. Chez *Homarus gammarus* (L.), la bouche, très postérieure chez *Penaeus kerathurus* (Forskål), se projette sous la base du rostre (fig. 7). Les antennes sont ramenées très en avant et viennent flanquer les antennules; l'épistome soudé fortement au proépistome est ici beaucoup plus large que haut (fig. 4). Le segment oculaire n'est plus terminal mais rejeté dorsalement et l'extrémité antérieure de l'animal est représentée par l'arête du dièdre que forme le proépistome replié sur lui-même (fig. 7). Une partie du proépistome (sta_1) (fig. 3) apparaît dorsalement en avant de l'insertion elliptique (xyz) du segment oculaire; cette ellipse est dessinée postérieurement par le tergite antennulaire (ta_1) et sur les côtés par les épimères antennulaires (epa_1). Le tergite antennulaire est plus fortement calcifié dans sa partie médiane sous forme de poutre.

Au cours de la mue, la partie centrale des épimères antennulaires est soumise à une décalcification intense. Cette région est bien visible chez *Nephrops norvegicus* où elle forme avec la carapace, de part et d'autre du rostre, une muraille protectrice de l'œil. C'est une ébauche de cavité orbitaire. En effet, nous verrons que cette région formera la capsule orbitaire chez les Brachyours. En conclusion, la principale modification est la position dorsale du segment oculaire et elle pourrait avoir une grande répercussion sur l'exuviation (fig. 9). Mais la réduction et la forme du segment oculaire permettent d'obvier à cet inconvénient. En effet, les pédoncules oculaires sont pratiquement réduits à leurs podophtalmites. Les basophtalmites très courts forment essentiellement deux arcs calcifiés de diamètre voisin de celui des articles distaux; ils sont réunis à la plaque oculaire par des membranes souples; celle-ci est constituée par un triangle calcifié très petit, qui représente l'ensemble de l'exosquelette du segment correspondant. Les podophtalmites très larges par rapport à leur hauteur, sont reliés aux arcs du basophtalmite par une large zone membraneuse, qui confère à l'articulation une grande mobilité. Comme *Penaeus*, le Homard inquiet rabat violemment ses pédoncules oculaires vers l'avant sous le

rostre, parallèlement l'un à l'autre et presque côte à côte, puisque les pièces squelettiques qui séparent les podophtalmites à leur base sont très réduites. Dans cette position, les pédoncules sont dans l'axe de traction et d'autre part très voisins du plan de symétrie;

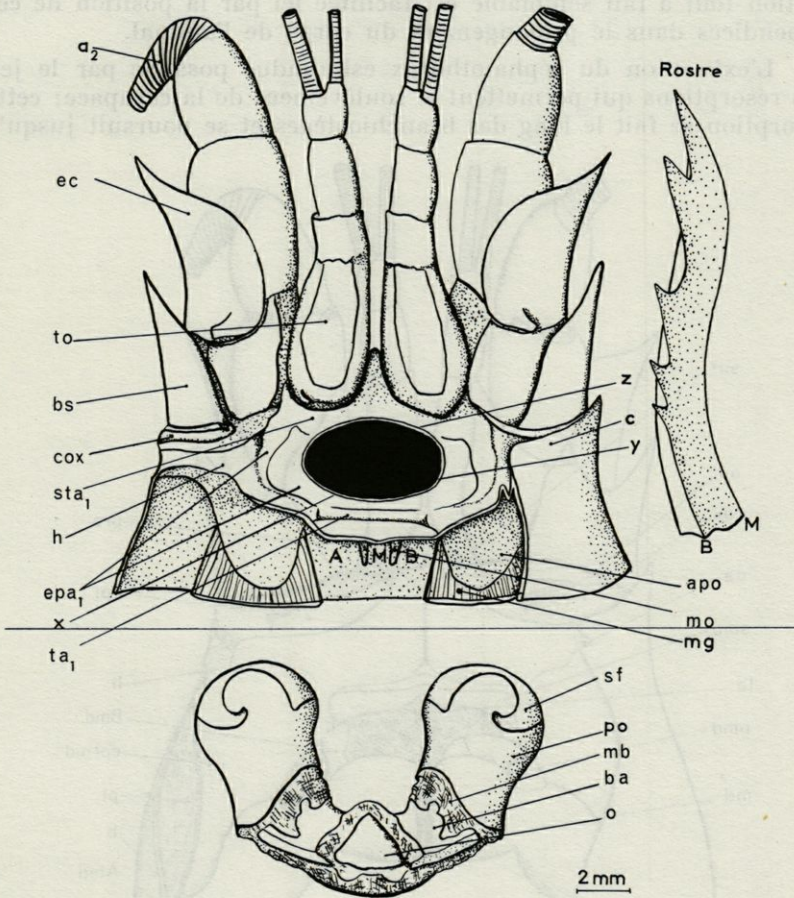


FIG. 3. — Vue dorsale de la tête de *Homarus gammarus*. La carapace a été découpée et supprimée du côté gauche de l'animal. Rostre sectionné en AMB et dessiné de profil. Le segment oculaire a été détaché le long de la zone d'insertion xyz et déplacé vers l'arrière.

a_2 : endopodite de a_2 ; apo : apodème des muscles gastriques équivalent de apo₂ de *Penaeus*; ba : basophtalmite; bs : basipodite de l'antenne; c : carapace; cox : coxa antennaire; ec : écaille a_2 ; epa₁ : épimère du segment de l'antenne a_1 ; h : aile de l'épistome; mb : membrane unissant podophtalmite et basophtalmite; mg : muscles gastriques; mo : muscles oculaires basaux postérieurs; o : plaque oculaire; po : podophtalmite; sf : surface cornéenne de l'œil; sta₁ : sternite antennulaire; ta₁ : tergite antennulaire; to : sac sensoriel de a_1 ; xyz : ligne d'insertion du segment oculaire.

le passage du podophtalmite au niveau de l'article basal se fait par distension des membranes. Comme chez les Crevettes, les exuvies portent à ce niveau des traces de déchirures.

Les a_1 et a_2 sont identiques à celles des Penaeidés; leur exuviation tout à fait semblable est facilitée ici par la position de ces appendices dans le prolongement du corps de l'animal.

L'extraction du céphalothorax est rendue possible par le jeu des résorptions qui permettent le soulèvement de la carapace; cette résorption se fait le long des branchiostèges et se poursuit jusqu'à

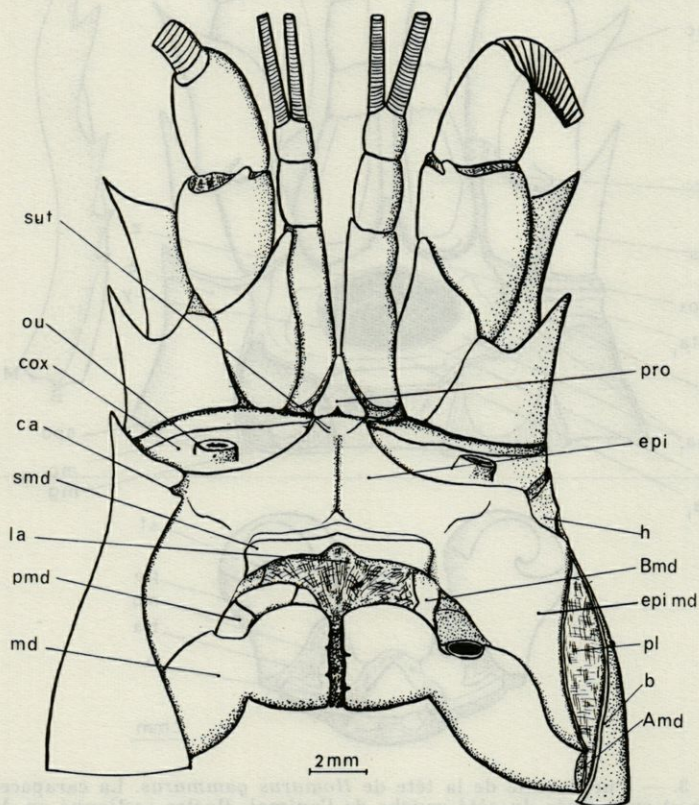


FIGURE 4. — Vue ventrale de la tête de *Homarus gammarus*. Carapace coupée, et supprimée à gauche de l'animal.

Amd : articulation primitive de la mandibule; Bmd : articulation secondaire de la mandibule; b : branchiostège; ca : accrochage de la carapace par serrage sur les ailes de l'épistome; cox : coxa antennaire; epi : épistome; epi md : épimère mandibulaire; h : aile de l'épistome; la : labre; md : mandibule; ou : orifice urinaire; pl : paroi interne du branchiostège; pmd : palpe mandibulaire; pro : proépistome; smd : sternite mandibulaire; sut : zone de soudure de pro et epi, décalcifiée pendant la mue.

la base du rostre en passant en avant des apodèmes gastriques (fig. 4 b). Ventralement, une décalcification sépare l'épistome du proépistome (sut.). Nous retrouverons rigoureusement ces lignes de résorption chez les Brachyours. Par contre, une résorption depuis longtemps connue et tout à fait particulière aux Astacours se fait dorsalement sur la carapace dans le plan de symétrie. Cette résorption joue un rôle de charnière médiane au niveau de laquelle les deux moitiés de la carapace sont soulevées comme des volets.

Les Astacours sont très voisins des formes nageuses par la disposition et la forme des appendices, les céphaliques à longs fouets par exemple; ils présentent le même mode d'exuviation. Au contraire, chez les autres Marcheurs, on observe souvent une réduction des fouets et une exuviation différente.

C. LES HOMOLIDÉS

Remontant au Jurassique, les Homolidés sont les premières formes de Crustacés ayant l'abdomen aplati et rabattu sous le thorax. On pense généralement qu'ils ont conduit aux formes Brachyours du Tertiaire.

L'étude morphologique d'un Homolidé actuel montre que cet animal associe des caractères de Macroure à des structures qui le distinguent des Dromiacés et l'apparentent aux Brachygnathes.

Etude morphologique de Paromola cuvieri Wood-Mason (Homolidé)

Le céphalothorax n'est plus cylindrique comme celui des Macroures, mais devient globuleux, presque sphérique. Sur les flancs, une ligne dite homolienne joue, pendant la mue, le rôle de la suture pleurale des Crabes (lh, fig. 5).

Le rostre émet un prolongement ventral (lf) qui entre en contact avec une proéminence du sternite antennulaire. Ainsi le rostre enjambe le segment oculaire et enserre la plaque basale dans une courte « gaine ophtalmique ». Cet emboîtement d'une partie du sternite antennulaire dans un lobe rostral caractérise les Brachyours. Mais l'étude ultérieure montrera qu'il est différent chez les Dromiacés et chez les Brachygnathes. Par contre, ce système d'accrochage doit être rapproché de ce que COUTIÈRE (1899) a décrit chez les Alpheidés très évolués : accrochage entre un prolongement basal de l'épine rostrale et une excroissance du sternite antennulaire qu'il nomme bec ocellaire (parce que ce bec porterait l'œil

nauplien chez la larve). Chez certains Alpheidés, le pédoncule oculaire est complètement recouvert par le bord frontal de la carapace.

L'avancée du rostre, vers le proépistome, maintient le segment oculaire en position frontale vers l'avant alors qu'il est devenu

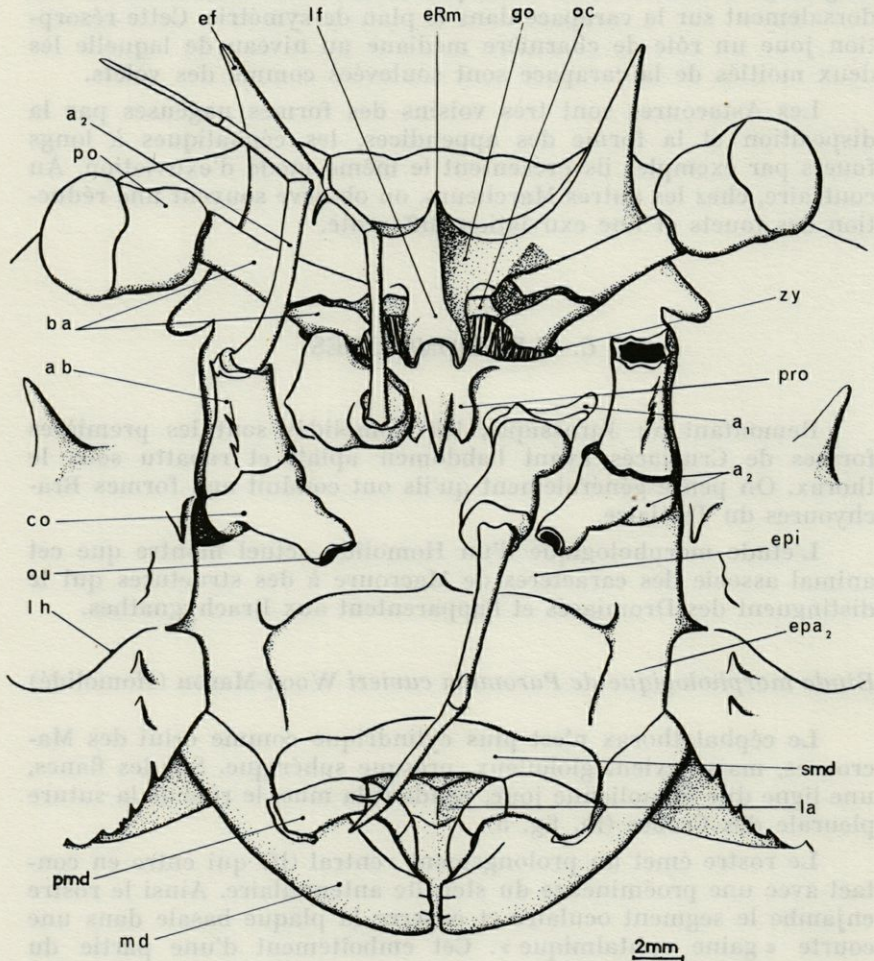


FIG. 5. — Région céphalique de *Paromola cuvieri* (Homolidés). a_2 droite sectionnée au-dessus du basipodite.

ab : basiopodite de l'antenne; ba : basophtalmite; co : coxopodite de l'antenne; ef : épine rostrale latérale; epa_2 : épimère du sternite antennaire; epi : épistome; eRm : épine rostrale médiane; go : gaine ophtalmique; la : labre; lf : lobe sous-rostral; lh : ligne homolienne; md : mandibule; oc : plaque oculaire; ou : orifice de la glande antennaire; pmd : palpe mandibulaire; po : podophtalmite; pro : proépistome; smd : sternite mandibulaire; zy : partie de l'ellipse d'insertion du segment oculaire.

postérieur chez les Astacoures. Cependant la ligne d'insertion de ce segment sur le segment antennulaire (xy) garde une position semblable à celle des Homaridés. Les pédoncules oculaires sont attachés de la même manière sur la plaque oculaire mais ils sont beaucoup plus développés : l'article basal, long et grêle, est constitué de 2 plaques contiguës formant un tronc de cône; le podophtalmite cylindrique est deux fois plus large que l'article basal au niveau de l'articulation. Il n'y a pas de fosse orbitaire et la seule protection rudimentaire est apportée par les épines rostrales latérales. Les antennes et les antennules très simplifiées n'ont plus de fouet et sont du type Brachyoure. Elles se composent d'une tige relativement grêle et d'une base globuleuse ou massive faite par le premier article. Le coxopodite de l'antenne est très remarquable par son tubercule proéminent au bout duquel s'ouvre la glande antennaire (fig. 5). L'endopodite de l'antenne est réduit à 3 articles. Les deux rames très courtes et multiarticulées des antennules sont directement portées par le basipodite et ne sont donc pas équivalentes aux fouets antennulaires des Natantia et Astacoures.

Les pédoncules oculaires, les a_1 et les a_2 , sont entièrement libres et mobiles autour de leur insertion et au niveau de chacune de leurs articulations. Ce caractère oppose fortement les Homolidés aux Brachyoures chez lesquels les mêmes appendices sont immobilisés en majeure partie.

Les maxilles et maxillipèdes sont du type Homaridé; ils sont encore cylindriques et ne se rabattent pas contre les mandibules; ils ne dessinent pas le cadre buccal typique des Brachyoures.

Les difficultés essentielles de l'exuviation dans la région antérieure proviennent du développement excessif des yeux et de leur forme. Les basophtalmites coniques, étroits, sont fendus sur leur longueur et peuvent ainsi être élargis par distension. Cependant, le faible diamètre de l'article basal nécessite une forte distension à laquelle se prête mal sa structure. La présence de l'accrochage rostre-proépistome entrave également la mue; en fait, il s'agit d'une simple contiguïté des téguments et les épidermes respectifs des deux proéminences se décollent au cours de la mue. Pendant un court moment, l'animal mou n'a plus de gaine ophtalmique. Mais sur l'exuvie cet accrochage demeure rigide et le podophtalmite qui a traversé l'article basal exuvial avec difficulté doit passer sous cet accrochage, dans la zone d'insertion oculaire (xy). Cette zone est large, et couvre facilement le diamètre de l'œil. Par contre, chez les Brachyrhynques, elle est invaginée et très réduite; le pédoncule oculaire ne pourrait passer sans un dispositif spécial mis en jeu, élargissant momentanément le passage.

D. LES DROMIACÉS

Ceux-ci diffèrent des Homolidés par leur aspect nettement cancéroforme. Chez *Dromia vulgaris* Milne Edw., le bouclier dorsal, quoique très bombé encore, s'aplatit sur les bords et forme une armure marginale qui n'existe pas chez les Homolidés (am, fig. 6, I); sur les flancs, une ligne de suture pleurale indique l'emplacement d'une décalcification au cours de la mue comme chez les autres Crabes. Les yeux sont profondément enfoncés dans une cavité fermée ventralement par les antennes et les antennules aplaties qui sont rabattues dorsalement (fig. 6, II). Par leur forme, ces appendices sont typiquement macroures. Mais seuls le fouet et le basipodite de l'antennule sont mobiles. Les maxillules et les maxilles de même que les maxillipèdes sont aplaties et superposées dans le « cadre buccal ». Par ses dimensions plus harmonieuses, le pédoncule oculaire se rapproche de la forme brachyoure, mais son article basal formé d'un tube calcifié, fendu suivant une génératrice, ressemble à celui des Homolidés et offre la même difficulté d'exuviation. La pointe médiane du front trilobé vient au contact du proépistome. La majeure partie de ce dernier participe à cet accrochage. Il s'ensuit une invagination d'une partie antennulaire sternale qui entraîne l'enfoncement du segment oculaire. Dans cette invagination, les bords de la carapace et la partie épimérale du segment antennulaire se moulent sur le pédoncule oculaire, et constituent une capsule orbitaire. En somme, l'agencement des appendices les uns par rapport aux autres et la condensation antérieure due à une invagination compliquent beaucoup l'exuviation. L'insertion des pédoncules sur la plaque oculaire reste, dans le principe, identique à celle des Homolidés; mais la zone d'insertion elliptique (xyz) du segment oculaire sur l'antennulaire s'aplatit et se rétrécit. L'extraction du podophtalmite à travers cette ellipse aplatie devient impossible. Elle se fait cependant grâce à une décalcification linéaire circulaire qui découpe le fond de l'orbite; celui-ci peut ensuite être rabattu dorsalement comme un volet et l'orifice de passage du pédoncule est ainsi élargi. Ce dispositif se retrouve chez tous les autres Brachyoures où il est d'ailleurs beaucoup mieux réalisé.

D'après la structure céphalique, les Dromiacés semblent donc très différents des Homolidés avec lesquels ils ont été souvent groupés. Comme eux, ils présentent à la fois des caractères macroures et brachyoures, mais qui ne sont pas les mêmes. Par exemple, *Homolodromia paradoxus* A. Milne Edwards, n'a pas de cavité orbitaire, et doit être un Homolidé, de même que *Dicranodromia*

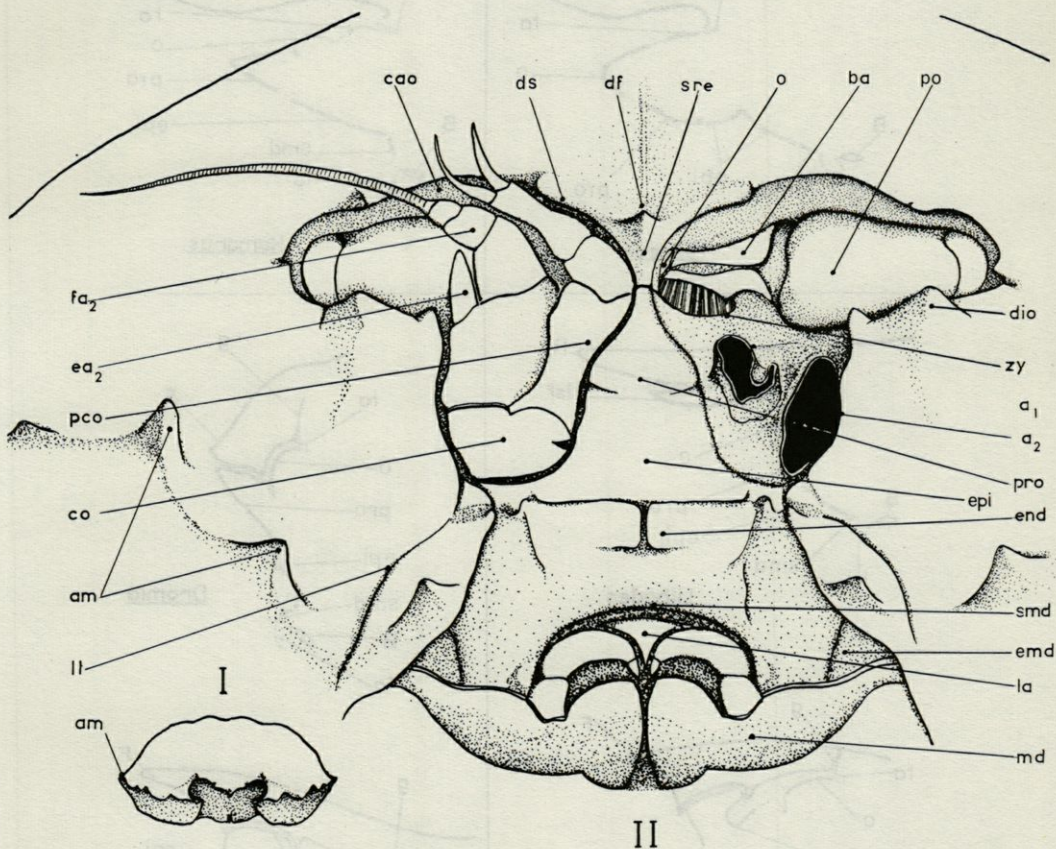


FIG. 6. — Région céphalique de *Dromia vulgaris*. a_1 et a_2 gauches sectionnées à leur base II. En I localisation de cette région.

am : armure marginale de la carapace; ba : basophtalmite; cao : cavité orbito-antennulaire; co : coxa de l'antenne avec bec portant orifice glande antennaire; df : dent frontale; dio : dent infra-orbitaire; ds : dent supra-orbitaire; ea_2 : écaille de a_2 ; emd : épimère mandibulaire; end : endostome; epi : épistome; fa_2 : fouet antennaire; la : labre; ll : ligne pleurale; md : mandibule; o : plaque oculaire; pco : precoxa de a_1 ; po : podophtalmite; pro : proépistome; smd : sternite mandibulaire; sre : prolongement ventral de la dent frontale; zy : partie antéro-latérale de l'insertion du segment oculaire.

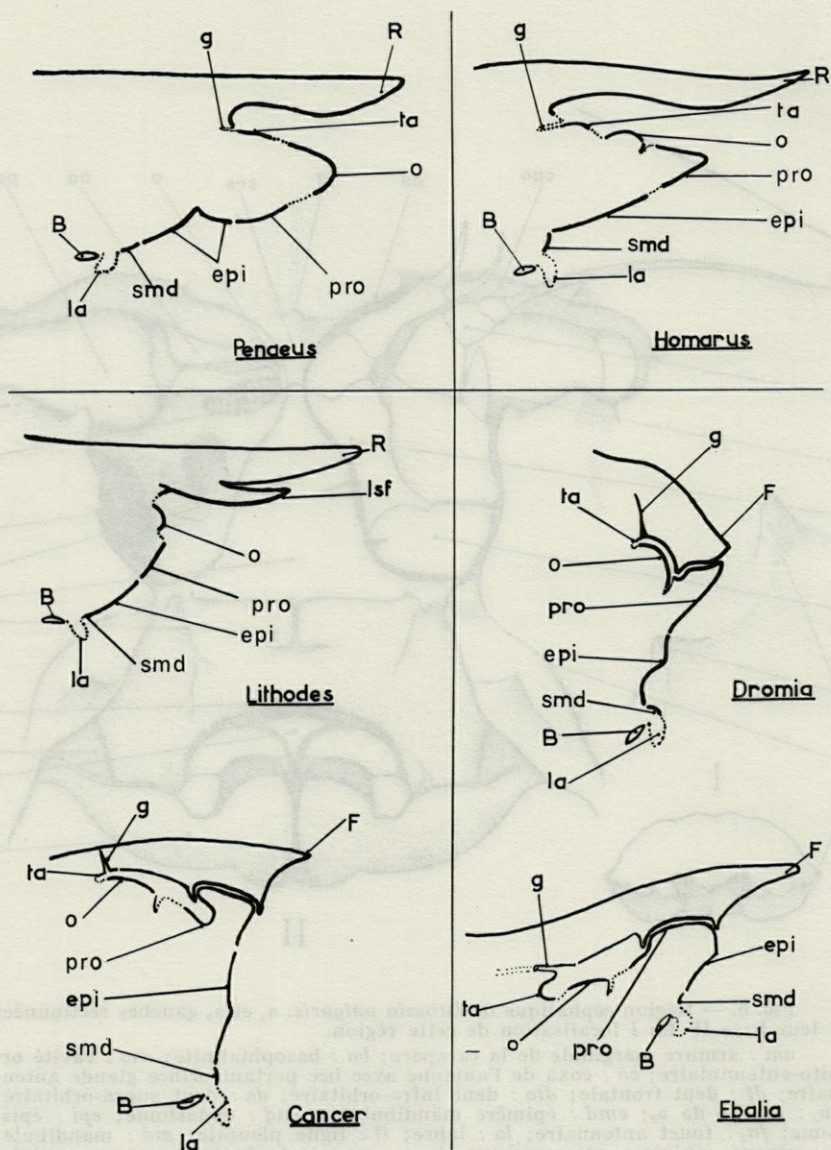


FIG. 7. — Comparaison de coupes sagittales schématisques de l'exosquelette céphalique des principaux Décapodes. Voir le développement relatif des différentes pièces, le chevauchement puis l'invagination.

B : bouche; epi : épistome; F : front; g : apodème des muscles gastriques antérieurs; la : labre; lsf : lobule sous-frontal équivalent au lobe sous-frontal de l'*Homola*; o : plaque oculaire; pro : proépistome; R : rostre; smd : sternite mandibulaire; ta : tergite antennulaire.

A. Milne Edwards dont la forme est typiquement homolienne. Les Dromiacés doivent donc être isolés des Homolidés et formes voisines. Par contre, les Dromiacés présentent le mode d'exuviation céphalique des Brachygnathes quoique de façon moins bien adaptée et moins spectaculaire. Les volets orbitaires se rabattent dorsalement et non latéralement sous la poussée des podophtalmites. L'ouverture par le même processus n'est pas mécaniquement identique, la topographie céphalique n'étant pas identique.

E. LES BRACHYGNATHES

Ils sont si différents des Macroures par la disposition de la partie oculaire, que H. MILNE EDWARDS était « porté à croire qu'il existe chez ces animaux deux modes d'organisation radicalement distincts. Il n'en est rien ». En effet, toutes les structures sont présentes mais très condensées, rétrécies, se chevauchant. Le segment oculaire est ainsi repoussé en arrière intérieurement et engainé. Une étude morphologique détaillée montre l'impossibilité d'exuviation de l'œil dans ces conditions d'insertion.

1. MORPHOLOGIE DE LA RÉGION CÉPHALIQUE D'UN BRACHYRHYNQUE : *Cancer pagurus* L.

Pour observer la région céphalique il est nécessaire de supprimer la carapace en conservant le front, puis de prélever celui-ci en le sectionnant au niveau du tergite antennulaire (fig. 8, I). On dégage ensuite l'apophyse du proépistome (pro) de la cavité articulaire formée par le repli ventral du front (F) (fig. 8, II); il faut aussi dégrafer les attaches des antennes (saf) avec le front. Il s'agit là d'articulation « en gomphose », c'est-à-dire d'une sorte de coaptation d'une partie proéminente dans une cavité; les deux parties se sont calcifiées dans cette position et la rigidité acquise par l'exosquelette au cours de la calcification leur interdit tout mouvement relatif. Par contre, ces articulations deviennent beaucoup moins rigides au cours de la décalcification qui précède la mue et on peut les dissocier sur une exuvie, parce que les résorptions linéaires séparent les parties squelettiques dorsales du reste du squelette.

Les antennes et antennules ont un article basal globuleux, très développé, inséré très largement; les articles terminaux, extrêmement réduits, sont seuls mobiles : l'exuviation de ces appendices n'offre aucune difficulté.

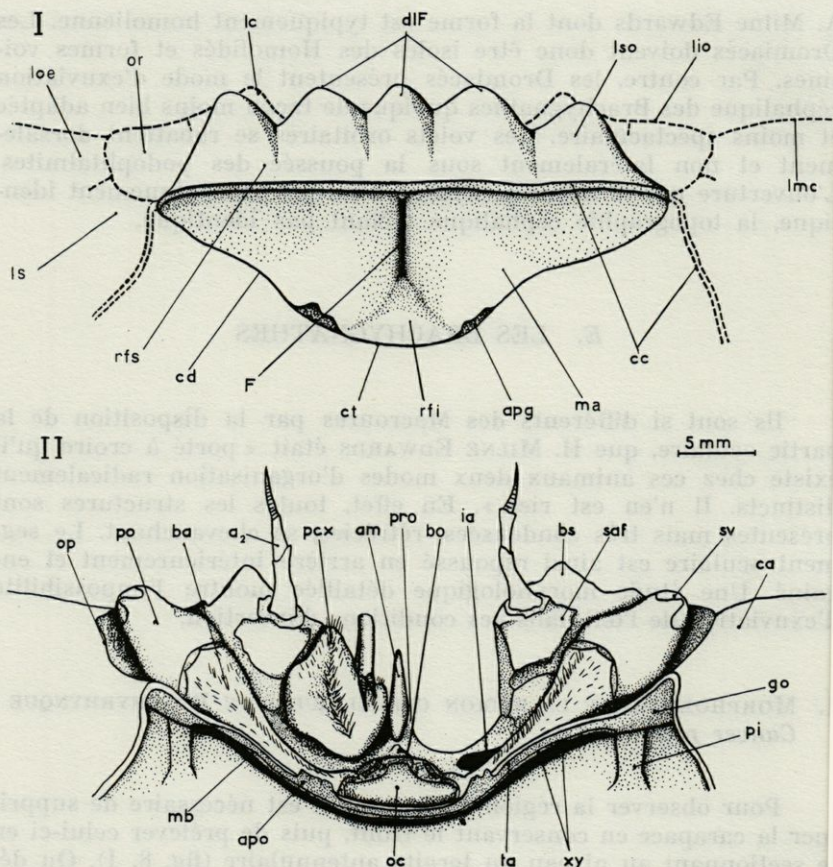


FIG. 8. — Région céphalique de *Cancer pagurus* mise à nu après suppression d'un large volet de carapace (le long de cc); on découpe ensuite le long des gaines ophtalmiques en cd, puis au niveau du tergite oculaire en ct. L'articulation du proépistome dans le front (F) est alors désunie, et le couvercle qui cachait la région céphalique est soulevé et translaté en avant.

I. *apg* : apodème gastrique; *cd* : coupe le long de g.o.; *cc* : coupe de l carapace; *ct* : coupe de t.a.; *dlF* : dents frontales et latérales; *F* : trace interne du sillon dans lequel vient se loger *am* de la face ventrale; *lc* : lobe complémentaire de l'article basal de l'antenne; *lio* : lobe infra-orbitaire; *lmc* : ligne marginale de la carapace; *loe* : lobe orbitaire extérieur; *ls* : lobe sourcilé; *lso* : lobe supra-orbitaire; *ma* : repli frontal moulé sur *a*; *or* : orbite; *rfi* : face inférieure du repli frontal; *rfs* : face supérieure du repli frontal.

II. *a₂* : antenne; *am* : accrochage médian proépistome-front; *apo* : apodème des muscles gastriques; *ba* : basophtalmite; *bo* : équivalent du « bec ocellaire » de COUTIÈRE; *bs* : basipodite + ischiopodite; *ca* : surface dorsale de la carapace; *go* : gaine ophtalmique; *ia* : insertion *a₁* droite supprimée; *mb* : membrane articulaire entre segment *a₁* et segment oculaire; *oc* : plaque oculaire; *op* : orbite; *pcx* : pre-coxa *a₂*; *pi* : pilier renforçant la carapace; *po* : podophtalmite; *pro* : proépistome; *saf* : trace du contact antenne-bord frontal; *sv* : surface cornéenne; *ta* : tergite antennulaire; *xy* : insertion du segment oculaire.

Il n'en est pas de même des pédoncules oculaires. Les trois grafes ventro-frontales emprisonnent les pédoncules dans un tube perpendiculaire à l'axe de symétrie de l'animal : la gaine ophtalmique (VI, fig. 9). L'articulation entre les deux articles du pédoncule devient pratiquement inutilisable. Le basophtalmite s'allonge beaucoup et prend une forme en tronc de cône. Son insertion sur la plaque oculaire (IV, fig. 9) et celle de l'ensemble du segment oculaire sur le segment antennulaire sont malaisées à saisir (VI, fig. 9). Dans le mouvement morphogénétique qui amène le front au contact d'une proéminence du sternite antennulaire (V, fig. 9), tout le segment antennulaire vient se mouler sur le segment ophtalmique, lui-même redressé verticalement (IV, fig. 9). Par suite, la zone d'insertion elliptique (xyz) très aplatie est redressée verticalement (V, fig. 9); de même, les apodèmes gastriques horizontaux chez les lacoures, deviennent ici verticaux (V, fig. 9). Comme les articles basaux du pédoncule sont pratiquement transversaux, ils s'insèrent très obliquement sur le segment antennulaire et finalement, au niveau de l'épimère antennulaire (y), l'insertion atteint presque le niveau de l'articulation avec le podophtalmite; ceci est encore plus net pour *Carcinus maenas* L. et *Portunus puber* L. chez lesquels les pédoncules oculaires sont pratiquement perpendiculaires à l'axe du corps. La forme exacte du basophtalmite est donc une gouttière découpée dans un tronc de cône. Cette gouttière s'unit par des membranes articulaires au tergite antennulaire (x, VI, fig. 9) qui est postérieur aux apodèmes gastriques et à l'épimère antennulaire (y, VI, fig. 9). D'autre part, elle s'articule avec le sternite antennulaire au niveau des antennules. Entre les antennules, la plaque oculaire articule ventralement sur le sternite antennulaire (z, VI, fig. 9), dorsalement sur le tergite antennulaire et latéralement sur l'extrémité de la gouttière formant le basophtalmite. Grâce aux membranes articulaires et aux muscles oculaires basaux antérieurs et postérieurs, la plaque basale conserve un léger mouvement de rotation d'avant en arrière; transmis par les articles coniques, celui-ci réussit à redresser les podophtalmites de quelques millimètres dans leurs orbites.

Le segment oculaire est donc enveloppé d'une gaine ophtalmique renflée latéralement et symétriquement au niveau du podophtalmite, en capsule orbitaire. Celle-ci rigoureusement moulée sur le pédoncule est formée par l'épimère antennulaire et latéralement par une partie de la carapace (fig. 10).

Au cours de l'exuviation, le Crabe doit pouvoir extraire la partie terminale renflée de son pédoncule, de la capsule orbitaire qui l'enferme.

2. L'EXUVIATION CÉPHALIQUE CHEZ QUELQUES BRACHYRHYNQUES COMMUNS

L'extraction est impossible dans l'espace xyz décrit plus haut et qui est le seul orifice d'émergence des nerfs, des vaisseaux et des muscles de l'œil. Mais au cours de la mue, une résorption linéaire découpe un volet dans la paroi orbitaire et agrandit ainsi l'orifice. Une autre difficulté réside dans l'orientation du pédoncule : il est perpendiculaire à l'axe, suivant lequel se fait la traction entraînant l'animal hors de son exuvie. Dans la traction d'avant en arrière la composante suivant l'axe du pédoncule est presque nulle. Les pédoncules oculaires enfermés dans la gaine ophtalmique ne peuvent plus être rabattus vers l'avant comme chez les Penaeidés et Homaridés, pour en faciliter le retrait; cette disposition nécessiterait donc que la traction se transmette autour de la zone y de xyz jouant comme une poulie, solution difficile, vu la fragilité des structures du pédoncule. L'étude d'exuvies et l'observation de la mue révèle une autre solution.

a. Etude d'exuvies

Les fentes latérales dues à des résorptions du tégument le long des lignes de suture pleurale atteignent la base des coxas antennaires modifiés en opercules. Entre ces derniers, une ligne de résorp-

FIG. 9. — I. Représentation schématique de l'insertion du segment oculaire sur le segment antennulaire chez les Penaeidés. *sta* : sternite antennulaire; *ta* : tergite antennulaire; *x* : partie dorsale de la zone articulaire; *y* : partie latérale; *z* : partie ventrale.

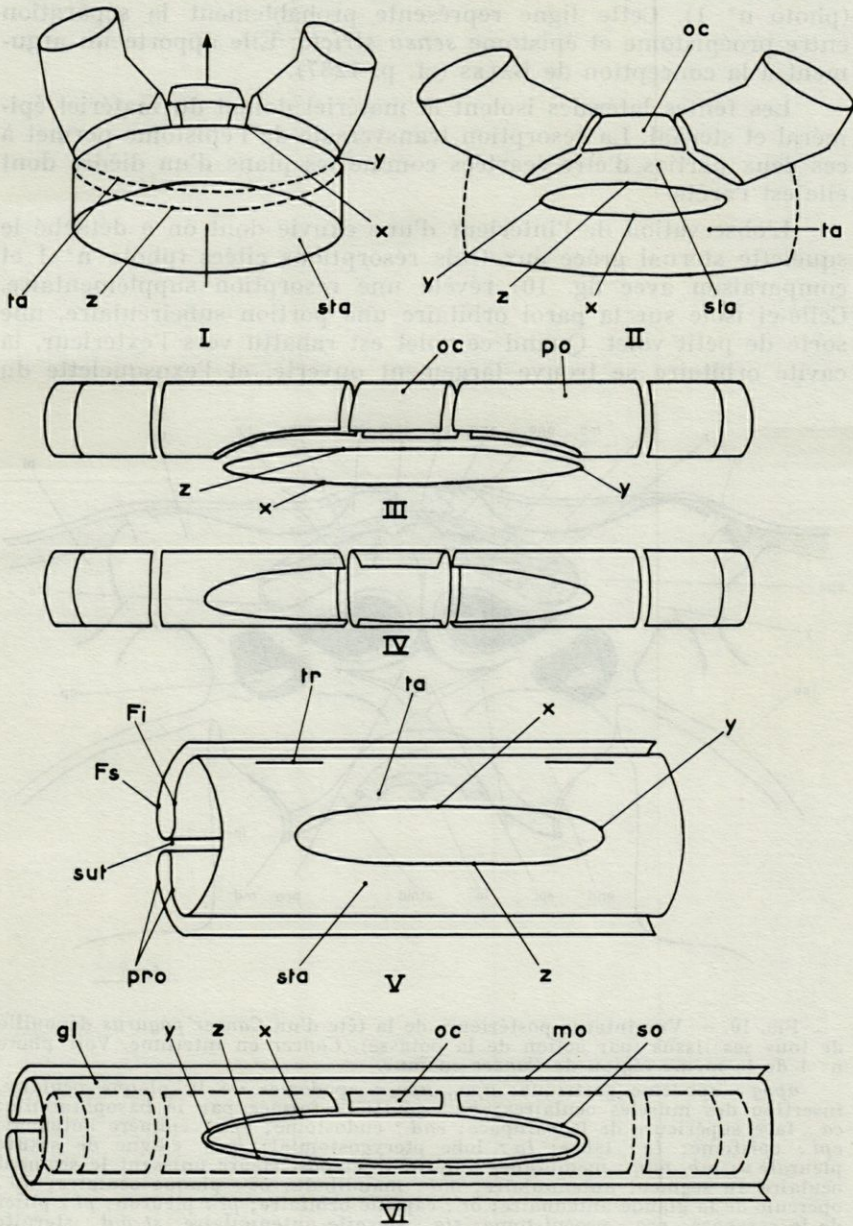
II. Idem chez Homaridés : ici le segment antennulaire est plan. *oc* : plaque oculaire; *sta* : sternite antennulaire; *ta* : tergite antennulaire.

III. Disposition des pédoncules oculaires chez les Brachyours. Position théorique de la plaque oculaire qui serait comparable à celle des Homaridés. *oc* : plaque oculaire; *po* : basophtalmité du pédoncule oculaire.

IV. Position réelle chez les Brachyours : une rotation de 90° par rapport à la position homarienne ramène le segment oculaire verticalement comme chez *Penaeus*.

V. Manchon ophtalmique formé par le segment antennulaire par suite de la suture (*sut*) entre le sternite antennulaire (*pro*) et le front. *Fi* : partie inférieure du repli frontal; *Fs* : face supérieure du repli frontal; *pro* : proépistome, partie visible extérieurement du sternite antennulaire; *sta* : sternite antennulaire; *ta* : tergite antennulaire; *tr* : trace des apodèmes gastriques ici verticaux; *xyz* : zone d'articulation avec segment oculaire.

VI. Emboîtement du segment oculaire dans la gaine ophtalmique. *gl* : partie latérale de la gaine formée par la carapace; *mo* : manchon ophtalmique du segment antennulaire; *so* : section du basophtalmité articulée sur l'épimérite antennulaire; *oc* et *xyz* : idem. I.



tion horizontale joue un rôle de charnière au cours de la mue (photo n° 1). Cette ligne représente probablement la séparation entre proépistome et épistome *sensu stricto*. Elle apporte un argument à la conception de BALSS (cf. p. 1237).

Les fentes latérales isolent le matériel dorsal du matériel épiméral et sternal. La résorption transversale de l'épistome permet à ces deux parties d'être écartées comme les plans d'un dièdre dont elle est l'arête.

L'observation de l'intérieur d'une exuvie dont on a détaché le squelette sternal grâce aux trois résorptions citées (photo n° 1 et comparaison avec fig. 10) révèle une résorption supplémentaire. Celle-ci isole sur la paroi orbitaire une portion subcirculaire, une sorte de petit volet. Quand ce volet est rabattu vers l'extérieur, la cavité orbitaire se trouve largement ouverte, et l'exosquelette du

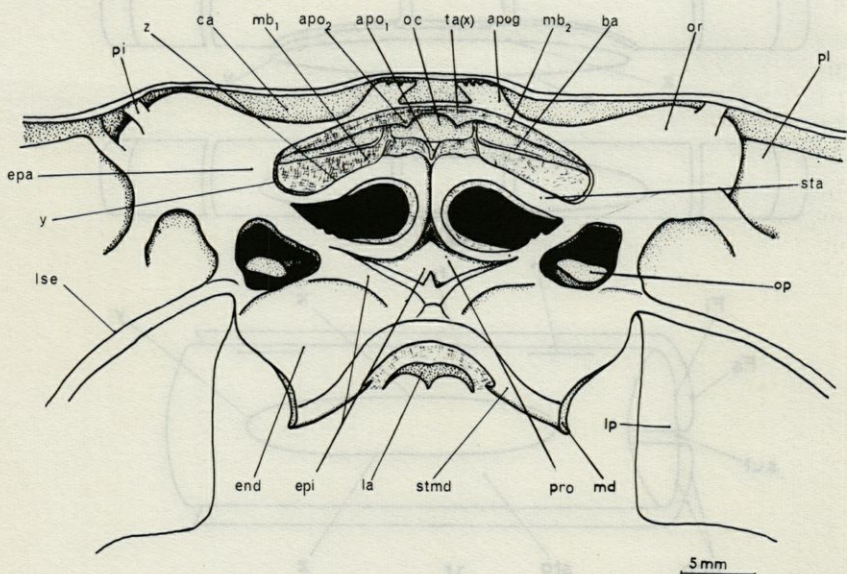


FIG. 10. — Vue interne postérieure de la tête d'un *Cancer pagurus* dépouillé de tous ses tissus (par action de la potasse). *Cancer* en intermue. Voir photo n° 1 de la même région de *Cancer* en mue.

apog : apodème gastrique; *apo1*, *apo2* : apodèmes de la plaque oculaire, insertion des muscles oculaires; *ba* : gouttière formée par le basophtalmité; *ca* : face supérieure de la carapace; *end* : endostome; *epa* : épimère antennal; *epi* : épistome; *la* : labre; *lp* : lobe pterygostomial; *lse* : « ligne de suture pleurale »; *mb1*, *mb2* : membranes antérieure et postérieure unissant le segment oculaire au segment antennulaire; *md* : mandibule; *oc* : plaque oculaire; *op* : opercule de la glande antennulaire; *or* : capsule orbitaire; *pl* : pleuron; *pi* : pilier de la carapace; *pro* : proépistome; *sta* : sternite antennulaire; *stmd* : sternite mandibulaire; *ta(x)* : tergite antennulaire; *xyz* : insertion du segment oculaire sur le segment antennulaire.

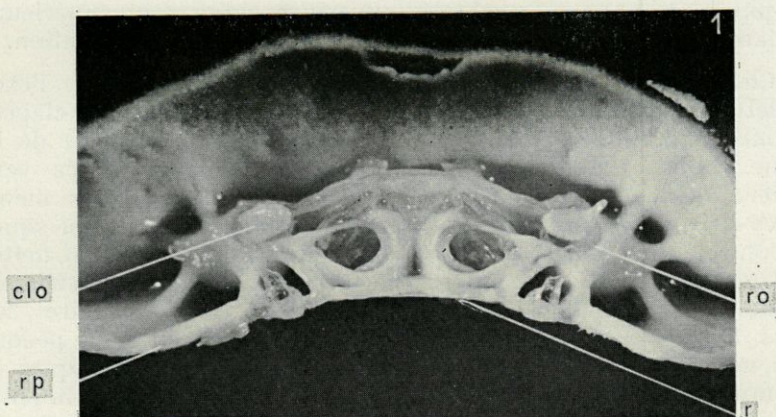


PHOTO n° 1 : Région céphalique d'une exuvie de *Cancer pagurus* séparée des parties sternales et des appendices par les résorptions pleurales et épistomiale (vue postérieure). Dorsalement la carapace exuviale a été sciée comme sur la figure 10 qui permet l'interprétation de détail de cette photo.

- ro = résorption orbitaire
- cl.o = clapet orbitaire
- r = résorption séparant le proépistome de l'épistome
- rp = résorption le long de la suture pleurale

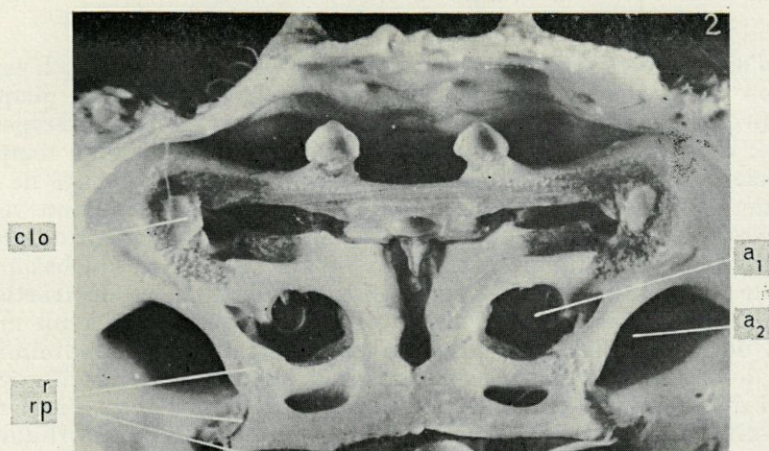


PHOTO n° 2 : Même région d'une exuvie de *Maia squinado* montrant la résorption orbitaire, la résorption du proépistome et le prolongement de la résorption pleurale passant entre a₁ et a₂.

- a₁ = antennule
- a₂ = antenne

podophtalmite apparaît par cette ouverture légèrement supérieure au diamètre du pédoncule. Ainsi peut s'expliquer son exuviation.

Chez *Portunus puber*, la comparaison de l'exuvie et de l'exosquelette céphalothoracique en intermue indique que ces clapets orbitaires sont fonctionnels (photos n^{os} 3 et 4). La position de la plaque oculaire montre qu'elle a été fortement entraînée vers l'arrière avant le décollement complet de l'épithélium. Les membranes articulaires joignant le segment oculaire au reste du squelette ont été distendues et la décalcification générale apparaît nettement au niveau des loges antennulaires et des apodèmes gastriques complètement déminéralisés. Grâce au jeu des volets orbitaires, les forces de traction se répartissent différemment. En effet, les pédoncules ne restent pas perpendiculaires mais deviennent obliques et la composante, suivant leur direction, n'est plus nulle. Ainsi la position des basophtalmites sur l'exuvie de *Portunus puber* à la fin de la mue donne une image de la phase exuviatoire. Cette disposition dans l'exuvie ne se retrouve ni chez *Cancer* ni chez *Carcinus*; la différence s'explique par le décollement plus ou moins précoce du segment oculaire de la plaque oculaire exuviale; mais le pédoncule mou, prend, grâce au clapet orbitaire, une position oblique qui évite la traction autour d'une arête et permet l'extraction des parties sensibles de l'œil.

b. Observation de la mue de *Carcinus maenas*

J'ai vérifié ce processus chez *Carcinus* en train de muer. L'exuviation débute au niveau de la plaque oculaire; la nouvelle plaque oculaire molle est décollée puis retirée de l'enveloppe correspondante; celle-ci demeure en place chez *Carcinus*. En même temps, l'article basal du pédoncule oculaire décollé se trouve dégagé de la gouttière formée par le basophtalmite. Du fait de la traction vers l'arrière du segment oculaire, les basophtalmites deviennent de plus en plus obliques. L'angle entre l'axe de retrait et l'axe du basophtalmite diminue; par suite, la composante de la force de traction suivant la direction du pédoncule oculaire augmente et à un moment devient suffisante pour amorcer le retrait du podophtalmite hors de son exuvie. En se séparant de l'ancienne cuticule, l'article distal du pédoncule entraîne son exuvie obliquement vers l'arrière. Celle-ci s'engage quelque peu dans l'ouverture de la paroi orbitaire et rabat ainsi le clapet orbitaire comme s'ouvre le battant d'une fenêtre. Quand le clapet orbitaire est totalement rabattu, l'exuvie du podophtalmite ne pénètre pas davantage à l'intérieur et l'article distal mou se dégage peu à peu de l'exuvie; ceci dure plusieurs minutes.

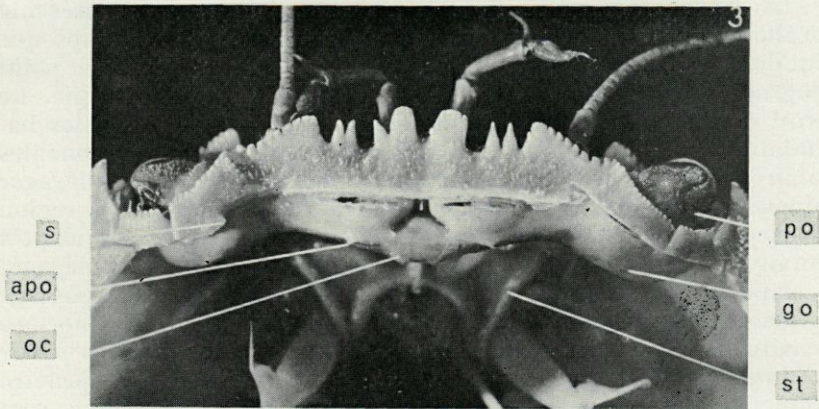


PHOTO n° 3 : Région céphalique d'un *Portunus* en intermue, vue par dessus, la carapace ayant été découpée. Le segment oculaire n'est pas visible; il est entouré par le segment antennulaire.

- apo. = apodème gastrique
go. = paroi orbitaire formée par la gaine ophtalmique
s. = section de la carapace
st. m. = sternite mandibulaire
p.o. = pédoncule oculaire

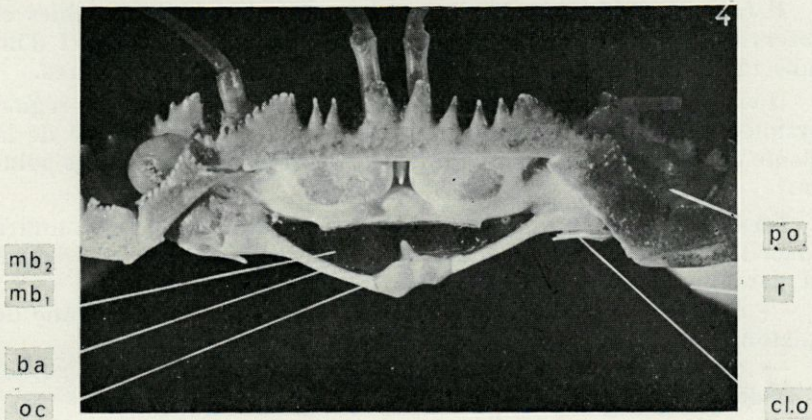


PHOTO n° 4 : Même région d'une exuvie. Le segment oculaire est visible : la plaque oculaire et les basophthalmites entraînés postérieurement étirent les membranes articulaires qui les réunissaient dorsalement (mb_1) au tergite antennulaire au niveau des apodèmes gastriques, ventralement (mb_2) au sternite antennulaire. Les clapets orbitaires sont maintenus ouverts par les podophthalmites. Le squelette sternal a été détaché au niveau des résorptions pleurales et épistomiale.

- ba. = basophthalmite
cl.o. = clapet orbitaire
 mb_1 , mb_2 = membranes articulaires
oc. = plaque oculaire
r. = résorption pleurale

Le décollement au niveau de la plaque oculaire qui représente morphologiquement le pôle antérieur, débute en même temps que celui de l'apophyse médiane du proépistome, qui représente le point topographiquement le plus antérieur du squelette céphalique. Le retrait des antennules et des antennes commence dès que les basophtalmites sont extirpés. On observe, en avant des pédoncules oculaires mous, les articles proximaux des antennules se dégager lentement, dans le mouvement général de retrait de toute la région antérieure. La surface visuelle passe enfin au niveau des clapets orbitaires et le pédoncule oculaire est alors complètement dégagé; les clapets orbitaires, qui étaient fortement écartés par le passage des podophtalmites, reprennent leur position et viennent refermer la cavité orbitaire (mécanisme un peu différent chez *Portunus puber* et *Xantho incisus* Leach. où l'exuvie de l'article terminal pénètre obliquement à la suite du basophtalmite exuvial entraîné vers l'arrière : les clapets orbitaires sont donc maintenus ouverts (photo n° 4).

L'ouverture de ces volets est vraiment nécessaire au Crabe. J'ai pu, en effet, quelques minutes avant la mue, fixer ce volet, par une ligature, et l'empêcher de s'ouvrir. Le Crabe sur lequel est faite cette ligature meurt; le dégagement du pédoncule oculaire ne s'amorce pas et pas davantage du côté non ligaturé.

Il faut rappeler toutefois que des manipulations semblables et l'observation sous lumière intense n'ont pas entraîné la mort d'un Crabe témoin, dont les volets oculaires étaient demeurés libres.

Il est permis de penser que toute entrave à la mue d'une région physiologiquement importante entraîne la mort : l'ouverture de la capsule orbitaire par un clapet apparaît donc bien comme une solution.

En conclusion, aux lignes de résorptions latérales bien connues et décrites, doivent s'ajouter, chez les Crabes, pour que l'exuviation soit possible :

— une ligne de résorption ventrale séparant le proépistome de l'épistome;

— des lignes de résorptions orbitaires permettant l'extraction des pédoncules oculaires.

3. EXTENSION DE L'ÉTUDE AUX AUTRES BRACHYRHYNQUES

Les résultats obtenus sur *Cancer pagurus*, *Carcinus maenas* et *Portunus puber* peuvent être étendus à tous les Cyclométopes.

Les Xanthidés offrent à la fois des exemples de cavités orbitaires rudimentaires et de cavités bien formées. La fosse orbito-antennulaire, ouverte ventralement, est fermée chez certains par la

soudure de l'antenne et du front. Chez les *Eriphia*, en plus de cet accrochage le lobe supraorbitaire frontal entre en contact avec le lobe infra-orbitaire de la carapace. Il se forme ainsi une gaine ophtalmique très longue à 5 agrafes; lors de l'exuviation, un clapet orbitaire particulièrement large se découpe sur l'orbite. Cet élargissement est lié à celui des segments oculaire et antennulaire chez cette espèce.

Parmi les Portunidés, les *Podophtalmus* sont particuliers : leurs pédoncules oculaires sont hypertrophiés et les surfaces visuelles se trouvent reportées aux angles de la carapace, où elles sont protégées comme chez les Ocypodidés par une dent marginale. En fait la région céphalique reste identique à celle des autres Portunidés : les antennules sont développées normalement et logées dans une fossette; les antennes, réduites, s'attachent normalement à la bordure frontale. Il y a donc une gaine ophtalmique normale formée par ces trois agrafes. Mais le segment basal du pédoncule devient très long et déborde largement de cet étui. Le podophtalmite au contraire est très court. Quoique très allongé, l'article basal serait à sa partie proximale recouvert par la gaine ophtalmique sans une échancrure très profonde du bord orbitaire mettant à nu, dorsalement, l'articulation du basophtalmite sur le segment oculaire. Cette articulation, ankylosée par la gaine ophtalmique chez tous les Crabes précédemment étudiés (fig. 9), redevient fonctionnelle comme elle l'est chez les Penaeidés, Astacoures et Homolidés. Elle permet le redressement de l'œil à 90° dans un plan vertical. Les très longs pédoncules oculaires peuvent être rabattus dans une encoche sous-frontale que BALSS interprète, d'après l'étude des sutures entre les lobes formant l'orbite, comme un élargissement du lobe supraorbitaire, c'est-à-dire de la partie orbitaire appartenant à la carapace. L'élargissement n'intervient donc pas sur les clapets orbitaires de l'exuviation qui est facilitée par l'étroitesse de la région céphalique et la grande possibilité de mouvement du pédoncule.

Chez les Potamonidés, le bord frontal linéaire vient à la rencontre du proépistome sur toute sa largeur; le contact se fait par les trois agrafes ordinaires, médiane et antennaires, mais les antennules très réduites sont enfoncées sous la gaine ainsi formée. Les antennes également petites, ont des fouets très réduits. Au contraire, les pédoncules oculaires sont très développés comme s'il y avait une corrélation inverse; la gaine ophtalmique se moule en une capsule orbitaire, mais celle-ci est ouverte par une orbite allongée et découvre le gros podophtalmite sur toute sa longueur. L'articulation de celui-ci sur le basophtalmite est entièrement libérée. Le développement des podophtalmites s'oppose à la réduction des basophtalmites et de toute la région céphalique.

Parmi les Geryonidés, *Geryon tridens* Kröyer présente une structure céphalique semblable à celle des Ocypodidés. La région céphalique se présente comme chez les Potamonidés, mais les podophtalmites très gros sont très allongés et les surfaces visuelles sont rejetées aux angles de la carapace carrée. L'orbite est remplacée par une longue encoche terminée par une dent marginale protégeant la surface visuelle.

Cette structure se retrouve chez les Catométopes Ocypodidés. Chez *Ocypode pauliani*, par exemple, la région céphalique est étroite et complètement invaginée sous le repli frontal; l'antennule n'apparaît plus extérieurement. Les antennes réduites sont soudées au bord frontal par leur basis. Chez les Cancridés, l'orbite circulaire, débute à ce niveau, extérieurement par rapport à l'antenne. Ici, au contraire, le front est profondément entaillé par une échancrure qui contourne la suture frontoantennaire et découvre en arrière l'articulation du podophtalmité sur le basophtalmité. L'article terminal du pédoncule peut ainsi tourner de 90° dans un plan vertical. La longueur de cet article augmente le champ visuel, dispositif en rapport avec le mode de vie terrestre des Ocypodes et des *Uca*. Chez ces derniers, le podophtalmité est particulièrement long et effilé comme chez *Macrophtalmus*.

Ainsi chez les Ocypodidés, l'écartement des surfaces visuelles aux angles de la carapace ne vient pas de l'élargissement de la région céphalique (comme on le trouve chez les Grapsidés). Chez *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius par exemple, l'antenne réduite entre en contact avec le front sous lequel elle se loge entièrement, comme l'antennule d'ailleurs, qui est également très petite. Le pédoncule est au contraire très développé. L'élargissement antérieur du céphalothorax fait intervenir non seulement la carapace mais toutes les structures de la tête. Le segment oculaire entier s'élargit : la plaque oculaire devient un long rectangle étroit, parallèle au bord frontal. Les basophtalmes sont peu modifiés dans leur forme et les articles distaux deviennent grands et gros. Cet élargissement céphalothoracique s'accompagne d'une condensation antéro-postérieure extrême; le segment antennulaire est élargi mais réduit en hauteur à de minces tiges autour de l'insertion elliptique très aplatie du segment oculaire; les épimères antennulaires élargis forment une portion importante de la fosse orbitaire, et, par suite, les clapets orbitaires découpés lors de la mue, sont très larges. L'exuviation est ici particulièrement spectaculaire : elle se fait comme chez les Cyclométopes. La seule ressemblance des Grapsidés avec les Ocypodidés est leur forme carrée, mais leur morphologie céphalique est différente.

4. ETUDE MORPHOLOGIQUE ET EXUVIATION CÉPHALIQUE CHEZ LES OXYRHYNQUES

Nous avons examiné les structures céphaliques chez *Maia squinado* Rondelet. L'étroitesse de la carapace dans la région céphalique de ces animaux modifie complètement les conditions de la mue. Un accrochage médian et deux latéraux entre les antennes et le front isolent les fossettes antennulaires des cavités oculaires. Mais celles-ci sont largement ouvertes et n'emprisonnent pas le podophtalmité. En effet, la gaine ophtalmique quoique complète est très étroite et ne se moule que sur la partie basale de l'article terminal du pédoncule oculaire. La capsule orbitaire est réduite : elle est formée des épimères antennulaires et d'une mince région appartenant à la carapace. Lors de la mue, les épimères sont découpés sous forme de clapets orbitaires. Mais les résorptions se font plus largement; l'étude d'une exuvie fraîche montre des zones de résorptions ne laissant subsister que le centre des clapets (photo n° 2). Ils s'ouvrent latéralement lors de l'exuviation oculaire, comme chez les Brachyrhynques. La photo n° 2 montre la continuité entre la résorption autour du clapet orbitaire et celle qui se fait entre l'antenne et l'antennule. Cette résorption gagne les bords de l'épistome où se terminent également les lignes de suture pleurale. Ces lignes apparaissent donc en continuité et sont homologues.

Ainsi les Oxyrhynques, par leurs cavités orbitaires réduites, s'éloignent des Cyclométopes dont les yeux sont très bien protégés. La protection est assurée ici par de fortes dents frontales supra-oculaires et infra-orbitaires. Les podophtalmites plus libres ont une forme effilée avec une surface visuelle qui rappelle davantage la disposition observée chez les Catométopes.

Il semble donc que les Majidés parmi les Oxyrhynques aient suivi les mêmes voies d'évolution que les Ocypodidés : diminution de la protection oculaire au profit de la mobilité de l'œil; ceci simplifie l'exuviation en réduisant le bras de levier au bout duquel se trouve la surface visuelle. Notons d'ailleurs que celle-ci n'est plus terminale, mais ventrale comme chez les Ocypodidés.

F. LES OXYSTOMES

Contrairement aux Brachygnathes, ils ont un cadre buccal triangulaire; mais la carapace est tronquée antérieurement. Le front carré surplombe largement le squelette ventral assurant une protection rigoureuse de tous les appendices céphaliques.

Chez les Leucosiidés du genre *Ebalia* (fig. 11), les antennules très développées sont recouvertes par le surplomb frontal dans lequel elles impriment des fossettes (fig. 11, II, fa_1). Les antennes très réduites n'entrent pas en contact avec le front comme chez les Brachyrhynques. Mais le grand développement des antennules largement soudées au front, entraîne la formation d'une gaine ophtalmique longue enfermant profondément le segment oculaire (fig. 11). Celui-ci a une structure primitive : les podophtalmites sont courts et cylindriques, de diamètre largement supérieur à celui du basophtalmite; cette disposition rappelle celle rencontrée chez les Homolidés. Les articles basaux courts sont coniques et se courbent autour des antennules.

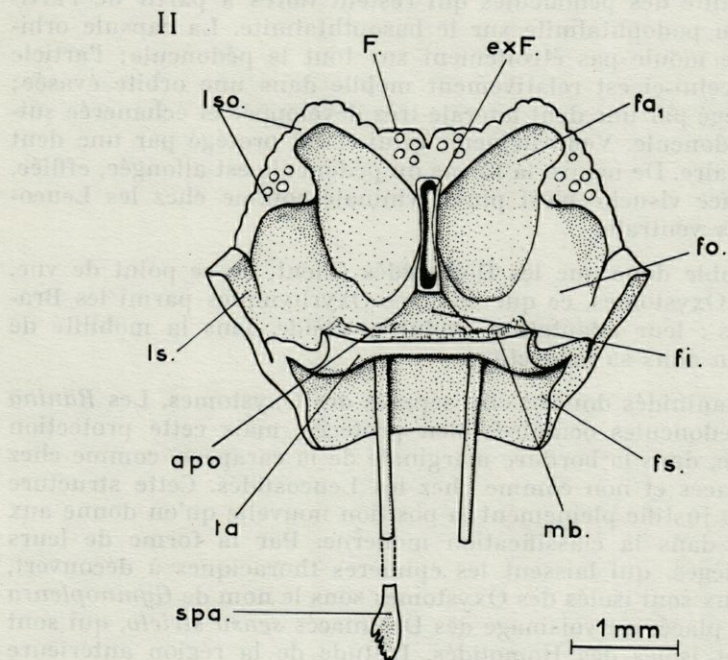
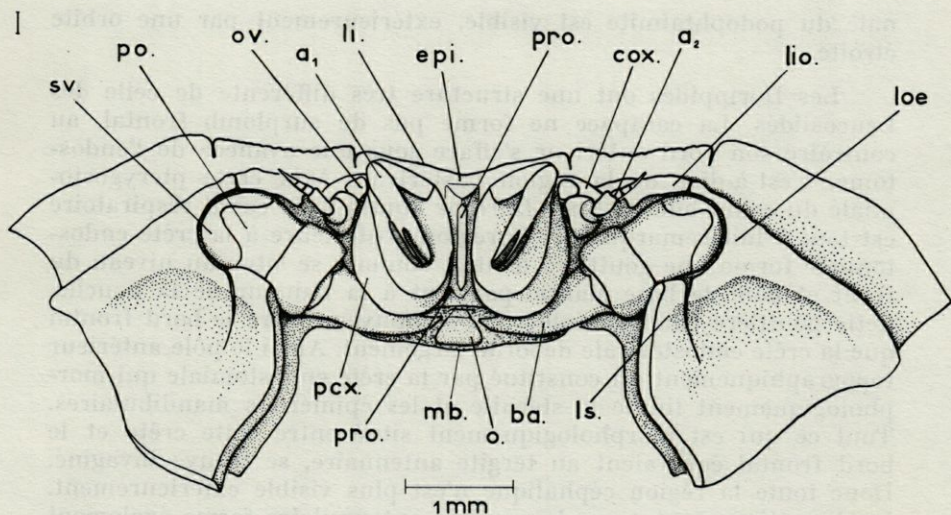
L'invagination totale du sternite antennulaire (pro, fig. 7) entraîne un très grand raccourcissement de la région céphalique apparente. Les segments oculaire et antennulaire sont entièrement télescopés l'un dans l'autre. Le tergite antennulaire est soudé au front mais sa limite antérieure est déterminée par les apodèmes gastriques. Ces derniers sont tout à fait remarquables; ils ne constituent plus des lames (disposées verticalement chez les Crabes, horizontalement chez les Macroures), mais forment deux tiges longues terminées par des cuillerons sur lesquels s'insèrent les muscles stomacaux antérieurs très courts (fig. 11, II).

Ces détails de structure, si différents de ceux des autres Brachyours, permettent de dire que les Leucosiidés réalisent une condensation céphalique équivalente à celle des Brachygnathes, mais par des moyens différents. Apparus au Jurassique, les Oxystomes sont d'ailleurs beaucoup plus anciens. Chez les Leucosiidés, le pédoncule oculaire est complètement protégé dans une capsule orbitaire étroitement moulée autour de lui; il s'ensuit parallèlement une très faible mobilité de l'œil pour lequel, seule, la partie termi-

FIG. 11. — I. Tête d'*Ebalia tuberosa* Pennant mise à nu par la même technique que pour la figure 8; mais ici le tergite antennulaire a été prélevé avec le front qui a été dessiné, ventralement en II.

I. a_1 , a_2 : antennule, antenne; ba : basophtalmite; cox : coxa de l'antenne; epi : épistome; li : limite de crête endostomiale bordant le canal respiratoire; lio : lobe infra-orbitaire; loe : lobe extra-orbitaire; ls : lobe accessoire; mb : zone articulation du segment oculaire; o : plaque oculaire; ov : orifice glande antennaire; pcx : pré-coxa a_2 ; po : podophtalmite; pro : proépistome; sv : surface cornéenne.

II. *Front apo* : naissance de longs apodèmes horizontaux équivalents à la moitié de la longueur du thorax; *exF* : excavation ventrale recevant le proépistome; *F* : front bosselé par des petits tubercules; fa_1 : fosse antennulaire; fi : face inférieure du repli frontal; fo : fosse oculaire; fs : face supérieure du repli frontal; ls : lobe sourcilier; lso : lobe supra-orbitaire; mb : membrane articulant le segment oculaire sur le segment antennulaire; spa : cuilleron d'attache des muscles gastriques; ta : tergite antennulaire.



nale du podophtalmité est visible, extérieurement par une orbite étroite.

Les Dorippidés ont une structure très différente de celle des Leucosiidés. La carapace ne forme pas de surplomb frontal, au contraire son bord antérieur s'efface sous une avancée de l'endostome, c'est-à-dire de la région postérieure à la crête pterygostomiale du cadre buccal. Chez *Dorippe lanata* L. le canal respiratoire est tout à fait remarquable; la région postérieure à la crête endostomiale forme une gouttière dont le sommet se situe au niveau du front et dont la base élargie parvient à la hauteur de la bouche. Cette gouttière endostomiale vient s'appuyer contre le bord frontal que la crête endostomiale déborde largement. Ainsi le pôle antérieur topographiquement est constitué par la crête endostomiale qui morphologiquement limite le sternite et les épimérites mandibulaires. Tout ce qui est morphologiquement situé entre cette crête et le bord frontal équivalent au tergite antennaire, se trouve invaginé. Donc toute la région céphalique n'est plus visible extérieurement. La dissection montre que le segment antennulaire forme également une gaine ophtalmique autour du segment oculaire. Cette gaine se présente comme celle étudiée chez les Oxyrhynques. Elle n'enferme pas la totalité des pédoncules qui restent libres à partir de l'articulation du podophtalmité sur le basophtalmité. La capsule orbitaire ne se moule pas étroitement sur tout le pédoncule; l'article distal de celui-ci est relativement mobile dans une orbite évasée; il est protégé par une dent latérale très développée et échancrée suivant le pédoncule. Ventralement, celui-ci est protégé par une dent infra-orbitaire. De même, la forme du pédoncule est allongée, effilée, et la surface visuelle n'est plus terminale comme chez les Leucosiidés mais ventrale.

Il semble donc que les Dorippidés soient, de ce point de vue, parmi les Oxystomes, ce que sont les Oxyrhynques parmi les Brachygnathes : leur adaptation évolutive réside dans la mobilité de l'œil et non dans sa protection.

Les Raninidés doivent être séparés des Oxystomes. Les *Ranina* ont des pédoncules oculaires bien protégés, mais cette protection est réalisée, dans la bordure marginale de la carapace, comme chez les Dromiacés et non comme chez les Leucosiidés. Cette structure céphalique justifie pleinement la position nouvelle qu'on donne aux Raninidés dans la classification moderne. Par la forme de leurs branchiostèges, qui laissent les épimères thoraciques à découvert, ces animaux sont isolés des Oxystomes sous le nom de *Gymnopleura* et ils sont placés au voisinage des Dromiacés *sensu stricto*, qui sont dorénavant isolés des Homolidés. L'étude de la région antérieure justifie cette position.

D'après l'étude de la région céphalique, les Oxystomes *sensu stricto* ne semblent pas en continuité évolutive avec les Brachygnathes. Ils comportent des adaptations semblables obtenues par des voies différentes. Mais au sein de leur groupe, on retrouve la même tendance évolutive allant de la grande protection oculaire des formes Leucosiidés vers la libération inverse du pédoncule oculaire chez les formes plus récemment apparues et généralement plus grosses.

De même chez les Brachygnathes, la protection de l'œil dans une capsule orbitaire complète est le résultat d'une évolution dont nous avons indiqué les étapes chez les Homolidés, les Canceridés et Xanthidés. Au contraire, les formes Catométopes et les Oxyrhynques montrent une tendance évolutive vers la libération de plus en plus marquée du pédoncule oculaire, dont la protection est alors réalisée autrement. Il n'est pas nécessaire qu'un appendice soit enfermé dans une capsule moulée sur lui pour être protégé. Il suffit qu'il n'offre pas de prise. Chez la plupart des Oxyrhynques, des épines empêchent de saisir le pédoncule oculaire; les dents frontales orbitaires donnent aux Majidés leur aspect typique. Chez les Ocypodidés, le pédoncule oculaire fait corps avec l'ensemble de l'animal; il se moule par coaptation sous la bordure marginale de la carapace; la gouttière ainsi formée permet une protection temporaire sans entraver le mouvement ni la mue du podophtalmit.

CONCLUSION

L'étude morphologique de la région antérieure des Décapodes montre deux tendances évolutives : l'une vers l'invagination de plus en plus poussée des segments oculaire et antennulaire et parallèlement vers un accroissement de la protection oculaire. Dans l'autre tendance au contraire, le pédoncule oculaire reste dégagé de toute capsule orbitaire et possède corrélativement une grande liberté de mouvement.

Déjà chez les Natantia, les deux tendances sont représentées : la plupart ont des pédoncules oculaires libres mais les Alpheidés présentent des formes aux pédoncules oculaires complètement enfoncés sous la carapace.

Chez les Reptantia, les Homolidés sont des formes à pédoncules oculaires libres, suivant une structure primitive rappelant celles des Penaeidés et des Astacoures. Les autres Brachyours se partagent entre les deux tendances. Au sein des Cyclométopes, les Podophtalminés et certains Geryoninés se distinguent par leurs pédoncules

longs et libres comme chez les Ocypodidés. Tous les Catométopes n'ont pas leurs pédoncules oculaires très développés; les genres *Grapsus*, *Eriocher* et *Gecarcinus* rejoignent par leurs pédoncules oculaires protégés dans des capsules orbitaires sphériques les Cancéridés, Portunidés et Xanthidés.

L'évolution vers la protection oculaire nécessite une ligne de résorption céphalique découpant un volet dans la paroi orbitaire. Cette ligne n'est pas une néoformation. On peut, chez certains groupes, observer sa continuité avec la ligne de suture pleurale (Galathéidés, Palinuridés, Oxyrhynques). Une exuvie de *Maia squinado* observée intérieurement montre deux zones symétriques de résorption allant des angles de l'épistome à l'insertion des antennes. Elles disloquent la paroi séparant les orifices antennaire et antennulaire et gagnent ainsi la paroi orbitaire sur laquelle chacune isole une région circulaire qui est rabattue en clapet lors de l'exuviation.

Extérieurement, les résorptions pleurales parviennent aux angles de l'épistome; en ce point débutent les lignes de résorption céphaliques qui découpent les clapets orbitaires. Ces résorptions apparaissent donc dans le prolongement l'une de l'autre et doivent en fait correspondre à la même ligne de suture.

Une troisième résorption, impaire, linéaire, joint les angles du losange formé par l'épistome et le proépistome (rôle de charnière); elle est comparable à celle qui disjoint céphalothorax et abdomen : elle est intersegmentaire.

Les résorptions céphaliques parvenues au niveau du segment antennulaire isolent dans la paroi orbitaire une zone circulaire correspondant à l'épimère antennulaire. Ainsi se trouvent séparés par résorption le tergite antennulaire qui reste uni à la carapace, et le reste de ce segment, c'est-à-dire les parties épimérales et sternale. C'est là un point important pour l'interprétation du céphalothorax des Décapodes.

D'après cette étude comparée, la ligne de résorption isolant les clapets orbitaires n'est pas une novation évolutive totale. Elle résulte de l'utilisation fonctionnelle nouvelle d'un dispositif général pré-existant, la ligne de suture pleurale.

RÉSUMÉ

Ce mémoire a mis en évidence les faits suivants : chez les Décapodes, une condensation apparente de la tête résulte d'une invagination du segment oculaire dans le segment antennulaire, marquée par les étapes suivantes :

1) celle-ci n'existe pas chez les Natantia qui représentent la structure céphalique primitive des Décapodes.

2) Les Astacoures présentent une amorce du mouvement subi par le segment antennulaire autour du segment oculaire.

3) Les Homolidés montrent le premier stade d'invagination : le segment oculaire est enjambé par une agrafe fronto-sternale.

4) Chez les Dromiacés, le segment oculaire est également recouvert par le même type d'agrafe; les pédoncules oculaires ne sont plus externes mais recouverts par les antennes et les antennules.

5) Tous les autres Brachyoures ont leurs pédoncules enfermés transversalement sous deux agrafes latérales fronto-antennaires; au total, trois agrafes rendent la région oculo-antennulaire complètement interne. Certains possèdent deux agrafes supplémentaires et ont ainsi une gaine ophtalmique très longue (Xanthidés).

Dans cette invagination, les épimères antennulaires et les flancs de la carapace se moulent sur les pédoncules oculaires formant ainsi des capsules orbitaires. Lors de l'exuviation, le pédoncule parvient à se dégager de sa capsule grâce à l'ouverture d'une valve sur le fond orbitaire. L'étude morphologique comparée des Décapodes montre la signification de ce clapet et permet d'interpréter la résorption qui le découpe.

SUMMARY

In the Decapoda, an extreme condensation of the head is created by invagination of the ocular segment into the antennulary one which forms socket-like grooves around the stalk eyes. This appendage is then enclosed but, during ecdysis, it only succeeds in coming out of its exoskeleton by two valves-like openings in the ocular wall.

The comparative morphological study of the Decapoda shows the meaning of this valve.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei den Decapoden kommt durch die Einstülpung des Ocularsegmentes in das Antennularsegment eine extreme Kondensation des Kopfes zustande. Das letztere Segment bildet eine Kapsel um den Augensattel. Während der Häutung gelingt es diesem, sich aus der Kapsel zu befreien, dank der Vorhandensein zweier Klappen. Die Untersuchung der vergleichenden Morphologie der Decapoden zeigt die Bedeutung dieser Klappen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BALSS, H., 1940. Decapoda. *Bronn's Tierreich* (5), 1 : 56-75.
- BALSS, H., 1940. Decapoda. Muskulatur. *Bronn's Tierreich* (5), 1 : (7) 223-267.
- BOUVIER, E.L., 1940. Décapodes Marcheurs. *Faune de France*, 37 : 1-404, figs 1-222.
- BUTT, F.H., 1960. Arthropod head development. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 35 : 43-91.
- COUTIÈRE, H., 1899. Les Alpheidés. *Ann. Sc. Nat.*, (8) 9 : 56-126, figs. 87-103.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. de l'Institut Océanographique*, 19 : (3).
- DRACH, P., 1950. Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes. *C.R. Acad. Sc.*, 231 : 1563-65.
- GLAESSNER, 1957. Evolutionary trends in Crustacea (Malacostraca). *Internat. Journal of Organic Evolution*, V (11) : 178-184, 1 fig.
- GROBBEN, K., 1919. Über die Muskulatur des Vorderkopfes der Stomatopoden und die systematische Stellung dieser Malacostracean Gruppe. *Sitz. der. acad. Wiss. Wien*, (1) 128 : 185-214.
- MAYRAT, A., 1955. Mise en évidence de tendons chez les Crustacés dans le muscle attracteur du synciput de *Praunus flexuosus*. *Bull. Soc. Zool. France*, 80 (2, 3) : p. 81.
- MILNE EDWARDS, H., 1834. Histoire naturelle des Crustacés. *Annales de Sc. Naturelles*, (3) 1 :
- MILNE EDWARDS, H., 1851. Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la morphologie de ces animaux. *Ann. de Sc. Naturelles*, (3) 16 : 221-291.
- PEARSON, 1908. Cancer. *L.M.B.C. Memoirs*, London, 16.
- PEREZ, Ch., 1928. Evolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyours. *C.R. Acad. Sc.*, 186 : 648-650.

- SANDERS, H.L., 1957. The Cephalocarida and Crustacean phylogeny. *Syst. Zool.*, 6 : 112-129.
- SECRETAN, S., 1960. Les sillons de la carapace. *C.R. Acad. Sc.*, 250 (1) : 168-169.
- SNODGRASS, R.E., 1951. Comparative studies on the head of mandibulate Arthropods. Comstock C., New York.
- SNODGRASS, R.E., 1952. A textbook of Arthropod Anatomy. Comstock, New York.
- SOLLAUD, E., 1922. Embryologie des Paloemonidés. *Bull. biol. France-Belgique*, suppl. 5.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1960. Nouvelles observations sur la mue de *Bopyrus Fougerouxii*. *C.R. Acad. Sc.*, 250 : (1) 188-189, fig.
- TIEGS, C.W. and S.M. MANTON, 1951. The evolution of the Arthropods. *Biol. reviews*, (5) 33 : (3) 255-337.

Manuscrit reçu le 14 décembre 1965.

