

**PROGRESSION DE L'ORGANISATION PHRAGMALE DU METAMERE THORACIQUE
DE QUELQUES MALACOSTRACES**

B. CASANOVA⁽¹⁾ D. HUGUET⁽²⁾ S. SECRETAN⁽³⁾

RESUME : En comparant le squelette d'un métamère thoracique répétitif chez divers Malacostracés, on assiste au développement, puis à la complexité croissante, de la structure phragmale. Celle-ci se manifeste tout d'abord chez certains Mysidacés et Euphausiacés sous forme d'une lame interarthrodiale issue des sternites. Chez les Décapodes Penaeidae, Atyidae, Processidae, Palaemonidae, cette lame se diversifie et il s'y adjoint des éléments d'origine pleurale. L'amorce de cloison ainsi constituée s'accroît et se ramifie chez les Nephropidae.

Mots-clés : endophragme, évolution, Mysidacés, Euphausiacés, Décapodes, Penaeidae, Atyidae, Processidae, Palaemonidae, Nephropidae.

ABSTRACT : A comparison of the skeleton of a successive thoracic segment in various Malacostraca shows the development and growing complexity of phragmal structure. It first appears in some Mysidacea and in Euphausiacea by means of an interarthrodial lamina issued from sternite. In Decapoda Penaeidae, Atyidae, Processidae, Palaemonidae, this lamina is diversified and some elements from pleural origin join it. The beginning of the so constituted wall considerably increases in Nephropidae and becomes ramified.

Key-words : endophragme, evolution, Mysidacea, Euphausiacea, Decapoda, Penaeidae, Atyidae, Processidae, Palaemonidae, Nephropidae.

Les éléments structuraux faisant l'objet du présent travail comparatif participent à l'ensemble du squelette cuticulaire métamérisé nommé squelette axial. Celui-ci ne comporte ni les appendices, ni la carapace et l'épimère qui la double et la relie au squelette axial, puisque l'une et l'autre sont insegmentées (Secretan, 1977). Le squelette axial céphalothoracique est seul considéré ici.

L'armature de soutien des métamères se compose de deux catégories de pièces squelettiques.

- les sclérites simples, constitués d'un seul feuillet, qui isolent le corps du milieu extérieur : sternites, pleurites et tergites (là où la carapace n'"absorbe" pas ces derniers).

(1) Université de Provence, Centre St-Charles. Biologie animale, Plancton. Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3.

(2) Faculté des Sciences. Bd Lavoisier. Belle-Beille. 41045 Angers Cédex.

(3) Institut de Paléontologie, Museum National d'Histoire Naturelle. 8, Rue Buffon. 75005 Paris.

- Les phragmes , qui sont des invaginations internes à doubles feuillets émanant des sternites et des pleurites de deux métamères à leur jonction : intérostermites, intéropleurites. Ceux-là sont dits "intersegmentaires" puisque chaque feuillet émane d'un segment différent. Secondairement, il arrive que l'un des feuillets d'un phragme émette à son tour une invagination. Cela donne alors un phragme dit "intra-segmentaire" puisque ses deux feuillets se rapportent à un même segment : intrasternites, intrapleurites (Secretan, 1980).

Selon les groupes, la structure phragmale du squelette axial céphalothoracique peut être quasiment inexistante ou, au contraire, atteindre une grande complexité. A l'intérieur d'un même animal, elle présente des variations d'un métamère à l'autre, à partir d'un type de base spécifique de chaque groupe. Pour établir et comparer ces types de base à travers les principales divisions des Malacostracés, nous avons choisi un métamère aussi peu spécialisé que possible, d'un modèle répétitif dans le corps, non modifié ni par une fonction masticatrice ni par une fonction reproductrice. Nous l'avons étudié chez des Mysidacés et des Euphausiacés et chez des Décapodes Penaeidae, Atyidae, Processidae, Palaemonidae et Nephropidae, qui sont considérés comme représentant des stades de plus en plus évolués dans l'organisation des Malacostracés et nous avons cherché à savoir comment se concrétise cette évolution au niveau de la structure squelettique de ce métamère type.

Chez les Mysidacés Lophogastrida, l'organisation phragmale est très peu développée, en particulier chez Gnathophausia zoea W. Suhl, 1873 (fig. 1) où la jonction des sternites se fait suivant un repli tégumentaire transversal. Les pleurites portent de petites crêtes internes limitant une zone d'aspect réniforme où s'insèrent les muscles ; ils se continuent dorsalement par les tergites reliés les uns aux autres par une membrane articulaire. Une zone membraneuse sépare les pleurites des cavités arthrodiales où s'articulent les appendices ; cette zone, d'apparence insegmentée porte des branchies. Les cavités arthrodiales successives sont séparées par les prolongements latéraux des deux sternites juxtaposés, unis par un étroit repli. Chez les Mysida, tels Gastrosaccus spinifer Goës, 1864, apparaissent des phragmes caractérisés : d'une part intérosteraux, résultant de l'invagination plus accentuée du repli inter-sternal formant ainsi une cloison interarthrodiiale ; d'autre part intéropleuraux, contigus aux précédents (fig. 2).

Cette structure phragmale observée chez les Mysida va se retrouver magnifiée chez les Euphausiacés. En effet, Meganyctiphanes norvegica M. Sars, 1857, choisie comme espèce type, présente des sternites qui émettent à leur jonction de grandes lames aliformes latérales séparant les cavités arthrodiales (fig. 3). Invaginés vers l'intérieur et incurvés vers l'avant, ces phragmes intérosteraux en position interarthrodiiale constituent l'élément endosquelettique majeur des Euphausiacés. En effet, les replis intéropleuraux plus ou moins réduits selon les genres, n'ont pas réellement valeur de phragmes, mais ils sont cependant en contiguïté avec les extrémités distales des phragmes intérosteraux (fig. 4). Chez les Euphausiacés apparaissent des intrasternites tubulaires, à raison d'une paire par sternite, en bordure des cavités arthrodiales.

Chez les Décapodes Penaeidae comme Bentheogennema intermedia Bate, 1888, Gennadas elegans Smith, 1882, et Penaeus trisulcatus Leach, 1815, l'importance du système phragmal est très variable et va régulièrement croissant de la première à la dernière espèce (fig. 5-6). Cependant on peut remarquer que c'est toujours latéralement et entre les cavités arthrodiales,

comme dans les ordres précédents, que s'observent des pointes et des lames inter et intrasegmentaires. Par comparaison avec les Euphausiacés on notera : le grand développement des phragmes inter et intra pleuraux, l'agrandissement des cavités arthroïdiales qui réduisent ainsi la largeur des sternites, particulièrement net chez P. trisulcatus (fig. 6), et la constitution des cloisons interarthroïdiales, auxquelles participent à la fois les intérosternites et les intéropleurites.

Chez les Atyidae, on retrouve une structure qui n'est pas sans rappeler celle des Euphausiacés. Dugastella marocana Bouvier, 1912 présente des phragmes en lame séparant les cavités arthroïdiales (fig. 7). Leur forme est un peu différente : elle est triangulaire et leur base, dans la région centrale, prend naissance sur le bord du sternite. Les cloisons phragmales d'Atyaephyra desmaresti Millet ont le même aspect et occupent le même emplacement. Au niveau interpleural, un repli en forme de bourrelet prolonge ces cloisons. Enfin, des phragmes interpleuraux sont visibles (fig. 8).

Chez les Processidae, Processa edulis présente un phragme interosternal toujours en position interarthroïdale ; il est plus allongé et plus lobé que chez les Atyidae (fig. 9). Le sternite possède un phragme intrasternal qui n'existe pas chez les atyidae. Un intéropleurite bien individualisé vient rejoindre l'intérosternite dont il est séparé par une mince échancrure et avec lequel il forme conjointement la cloison interarthroïdale. Ceci se rapproche de ce que l'on observe chez les Penaeidae où les interpleurites et les intérosternites sont partie constitutive de cette cloison.

Chez les palaemonidae, Palaemonetes varians possède des sternites très élargis. Les phragmes intérosternaux affectent une forme de pilier dans leur région proximale (fig. 10). Ce caractère s'accroît chez Palaemon serratus où les piliers interosternaux sont plus développés et découpés (fig. 11) ; ils prennent naissance plus près de l'axe médian de l'animal et sont inclinés obliquement vers l'avant. Ces deux espèces présentent aussi des intrasternites et des intrapleurites.

Chez les Nephropidae, l'orientation des cloisons est beaucoup plus verticale. Les intérosternites de Nephrops norvegicus Linné, 1753, étant en piliers verticaux, on ne les voit pas en vue dorso ventrale (fig. 12) ; seules, leurs extrémités en plateaux sont visibles. Ces plateaux, ou processus aliformes, participent à la liaison des phragmes qui forment ainsi une cloison continue séparant un métamère de son voisin (fig. 13). Cette intercloison comporte, d'une part des intérosternites dont la base des piliers est jointive sur la ligne médiane du sternite, d'autre part, des intéropleurites qui se sont beaucoup développés par rapport à ceux des familles précédentes et dont les extrémités convergent vers l'axe médian du corps. Intérosternites et intéropleurites s'accrochent entre eux à leur sommet par un système d'engrenage de leurs extrémités foliacées (fig. 17).

Un autre phragme, très grand, participe à cet engrenage, un phragme intrasegmentaire, repli émis par le seul feuillet postérieur de l'intéropleurite de l'intercloison antérieure du métamère. Cet intrapleurite s'étend vers l'arrière et vient rejoindre, dans l'axe médian, les phragmes de l'intercloison postérieure du métamère dont il subdivise ainsi le volume en le cloisonnant obliquement de part et d'autre du sternite. En conséquence, la cavité arthroïdale paraît dédoublée (fig. 14).

De nouveaux intrasternites, lamelleux et foliacés, apparaissent, issus de feuillet antérieur du pilier interosternal de la cloison

postérieure. Les autres intrasternites, qui naissent d'un repli des bords du sternite lui-même, et qui existaient déjà, tubulaires, chez les Euphausiacés s'étalent ici de chaque côté du sternite où ils forment, de part et d'autre de celui-ci, les condyles articulaires des appendices, d'où leur appellation d'"arthrosternites".

La succession des piliers intérosternaux est bien visible sur une coupe sagittale du céphalothorax (fig. 15) montrant l'importance des intercloisons. Sur le segment isolé en coupe sagittale (fig. 16), on voit nettement le rôle de verrouillage que joue l'intrapleurite qui relie les deux intercloisons entre elles et les différents niveaux d'accrochage des phragmes entre eux.

CONCLUSION

Chez les Mysidacés les plus primitifs, les Lophogastrida, on ne décèle aucun phragme caractérisé. Le point de départ se situe donc chez les Mysida, et surtout chez les Euphausiacés, où les premiers phragmes apparaissent sous forme de lames qui s'élèvent entre les cavités arthrodiales tout en prenant naissance sur le bord des sternites, les intéropleurites étant réduits à de minces replis.

Avec les Décapodes, chez les Penaeidae d'abord, des amorces d'intéropleurites distincts se joignent à ces lames intérosternales pour constituer la séparation entre deux métamères. Les Atyidae montrent une structure voisine de celle des Penaeidae, non sans rappeler toutefois celle des Euphausiacés. Le développement des phragmes intéropleuraux s'accroît chez les Processidae. Chez les Palaemonidae, ce sont les intérosternites qui s'individualisent et qui, pour la première fois, s'élèvent en piliers situés à la limite latérale du sternite. Chez les Nephropidae, ces piliers se renforcent et se rejoignent sur l'axe médian sternal et on assiste au grand développement des éléments pleuraux inter et intrasegmentaires. La novation des Nephropidae se concrétise essentiellement par la remarquable extension de l'intrapleurite qui relie obliquement entre elles les deux cloisons qui limitent, antérieurement et postérieurement, le métamère.

En résumé, la naissance et l'évolution de l'intercloison phragmale peut être schématisée de la façon suivante : elle apparaît, entre les cavités arthrodiales, sous forme d'une lame (fig. 18, hachures obliques) qui va se développer (fig. 18, hachures horizontales), d'une part dans sa région proximale en s'allongeant en un étroit pilier, d'autre part dans sa région latérale, à la base de la limite interpleurale. Ces formations vont s'agrandir (fig. 18, pointillé). Le pilier va s'évaser tout en se rapprochant de l'axe médian où il devient, à sa base, jointif de son symétrique. Latéralement, l'intéropleurite s'élève le long des pleurites et s'étend en largeur et son extrémité proximale vient s'accrocher à celle de son symétrique. La flèche verticale indique la région commune à ces différents stades, région qui est aussi le point de départ du développement que soulignent les deux flèches incurvées, dans la région sternale d'une part, dans la région pleurale d'autre part. On peut considérer que la zone qui relie l'intérosternite à l'intéropleurite chez les Nephropidae (en grisé sur la fig. 17) est le vestige de la lame sterno-interappendiculaire initiale.

SECRETAN S. (1977). Epimère et connexions épiméro-endophragmiales chez les Crustacés Décapodes macroures. Bull. Soc. Zool. Fr. , 102 (4) : 345-374.

SECRETAN S. (1980). Le plan de base du "squelette axial" d'un Crustacé Décapode macroure. C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. , sér. D, 291 : 877-880.

PLANCHES

Légendes des photos :

Squelette axial des métamères thoraciques, en vue dorso-ventrale chez :

- Fig. 1 : Gnathophausia zoea (Mysidacé Lophogastrida). Partie gauche du squelette.
Fig. 2 : Gastrosaccus spinifer (Mysidacé Mysida).
Fig. 3-4 : Meganyctiphanes norvegica (Euphausiacé) 3-région sternale ; 4-région pleurale.
Fig. 5 : Bentheogennema intermedia (Decapoda Penaeidae)
Fig. 6 : Penaeus trisulcatus (Decapoda Penaeidae).
Fig. 7 : Dugastella marocana (Decapoda Atyidae)
Fig. 8 : Atyaephyra desmaresti (Decapoda Atyidae). Partie gauche du squelette.
Fig. 9-10 : Processa edulis (Decapoda Processidae). 9-cavités arthrodiales ; 10-détail des phragmes.
Fig. 11 : Palaemonetes varians (Decapoda Palaemonidae).
Fig. 12 : Palaemon serratus (Decapoda Palaemonidae).
Fig. 13-14 : Nephrops norvegicus (Decapoda Nephropidae) 13-Squelette axial cephalothoracique complet ; 14-métamère isolé, A/photographié ; B/dessiné à la chambre claire.

Squelette axial en vue latérale (coupe sagittale) chez :

- Fig. 15-16 : Nephrops norvegicus (Decapoda Nephropidae) 15-squelette axial cephalothoracique complet ; 16-métamère isolé, A/photographie ; B/dessiné à la chambre claire.

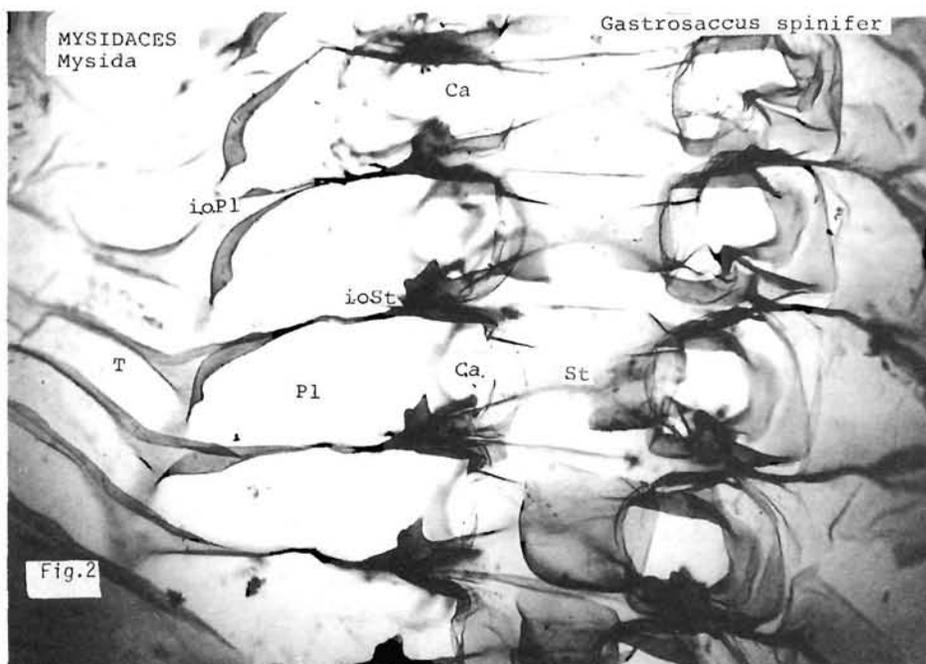
Intercloison isolée en vue antéro-postérieure chez :

- Fig. 17 : Nephrops norvegicus (Decapoda Nephropidae). Vue antérieure.

Fig. 18 : Schéma récapitulatif, en vues superposées, de la progression des phragmes intersegmentaires de l'intercloison thoracique dont les flèches soulignent le point de départ et l'orientation du développement. Les différentes figures représentent les stades concrétisés par : A/ les Euphausiacés et les Décapodes Atyidae ; B/ Les Décapodes Penaeidae, processidae et Palaemonidae ; C/ les Décapodes Nephropidae.

Abréviations : c.a. : cavité arthrodiiale ; f.br. : fenêtre branchiale ; i.a. Pl : intrapleurite ; i.a. St : intra-sternite ; i.o. pl : intéropleurite ; i.o. St : intérosternite ; M.a. : membrane articulaire ; pi. : pilier ; Pl : pleurite ; pr. al. : processus aliforme ; r.i.o. Pl : repli intéropleural ; St : sternite ; T : tergite.

- Fig. 1 à 6 : clichés J.J. Roccabianca
Fig. 7 à 12 : clichés G. Morin
Fig. 13 à 17 : clichés D. Serrette



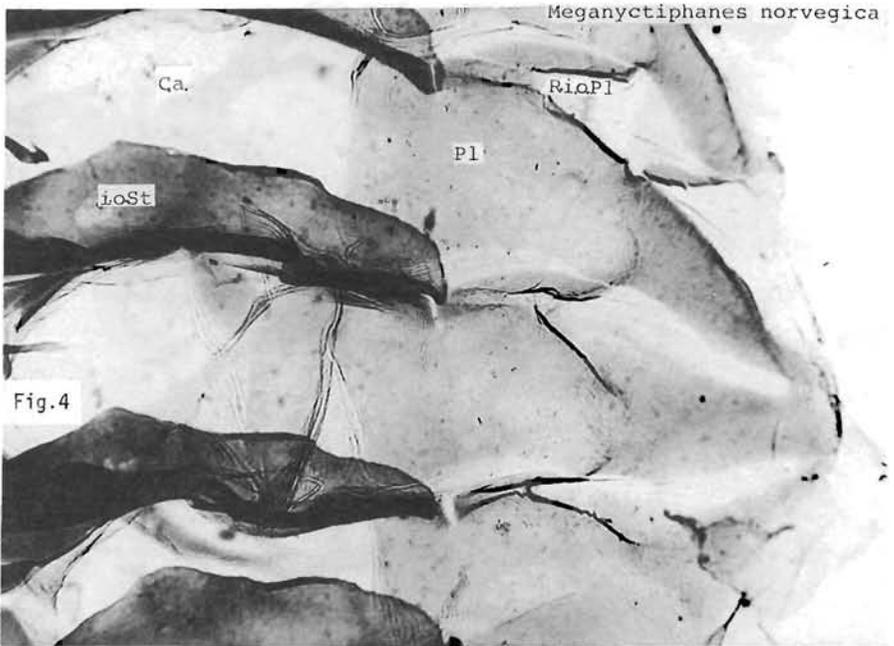
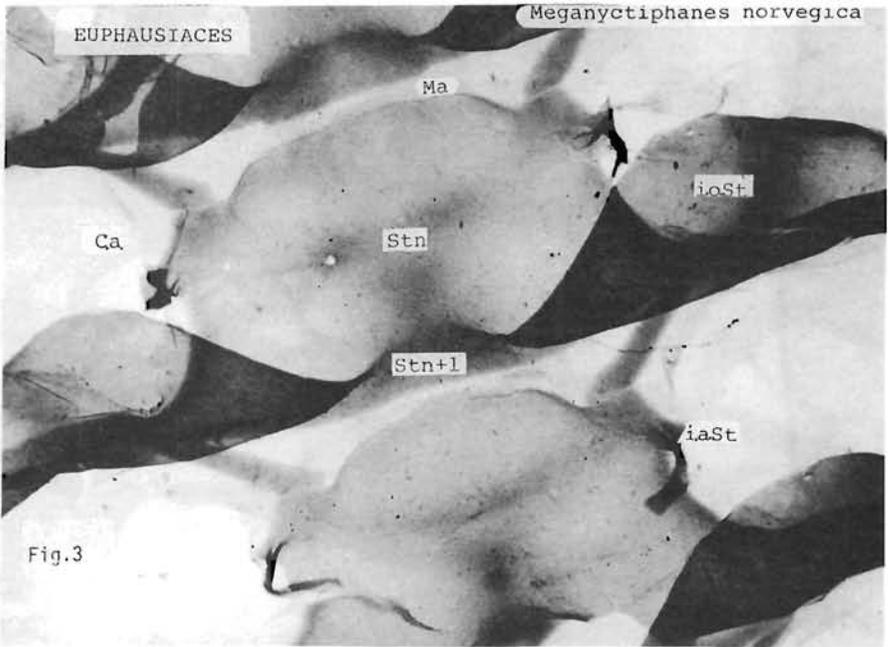




Fig.5

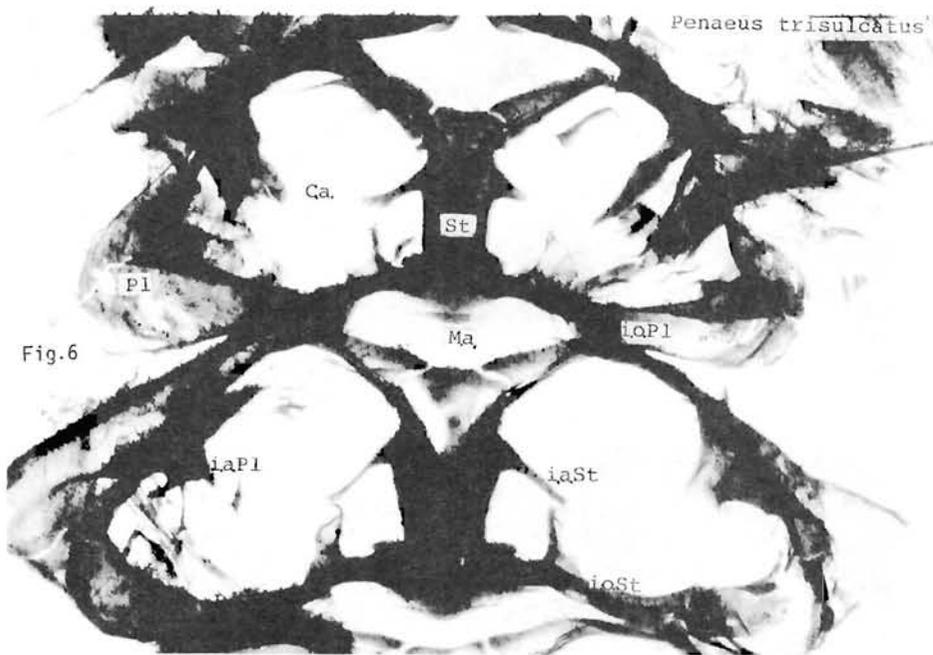
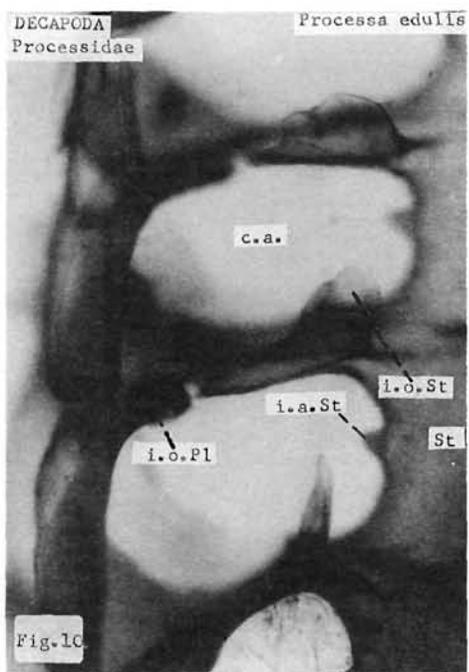
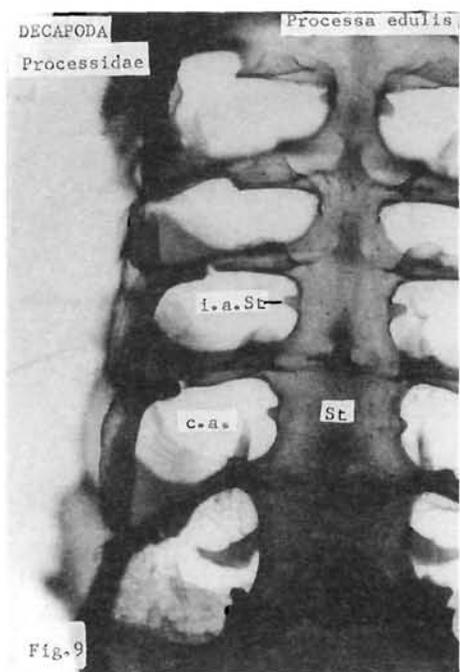
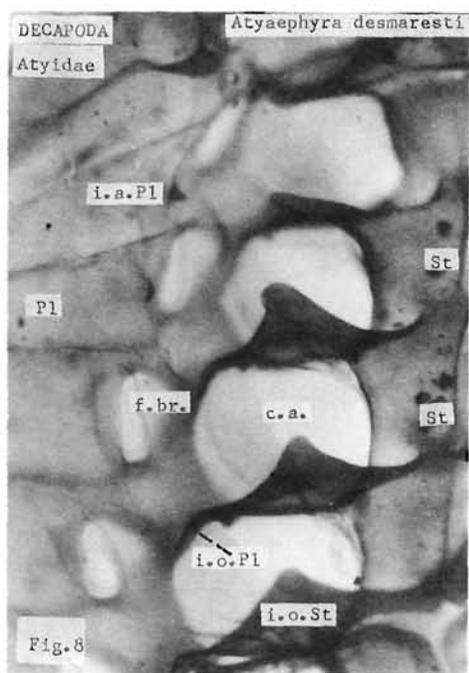
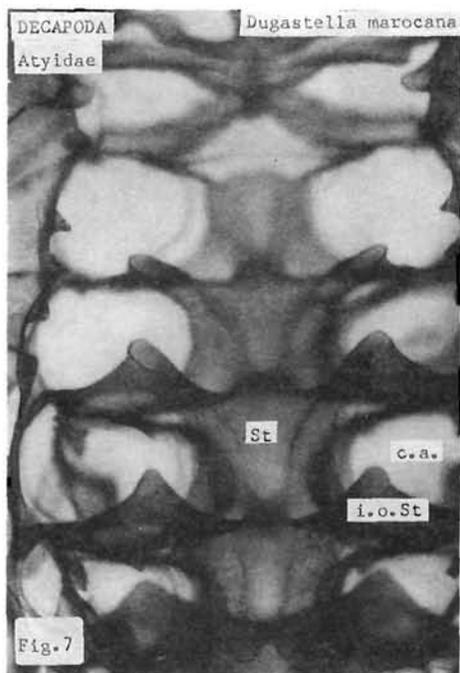
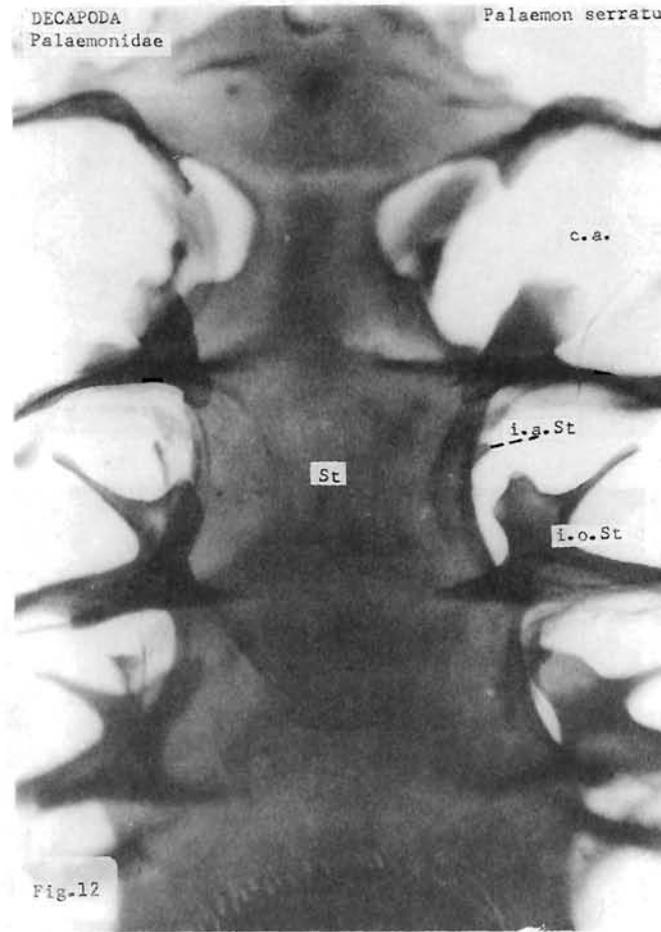
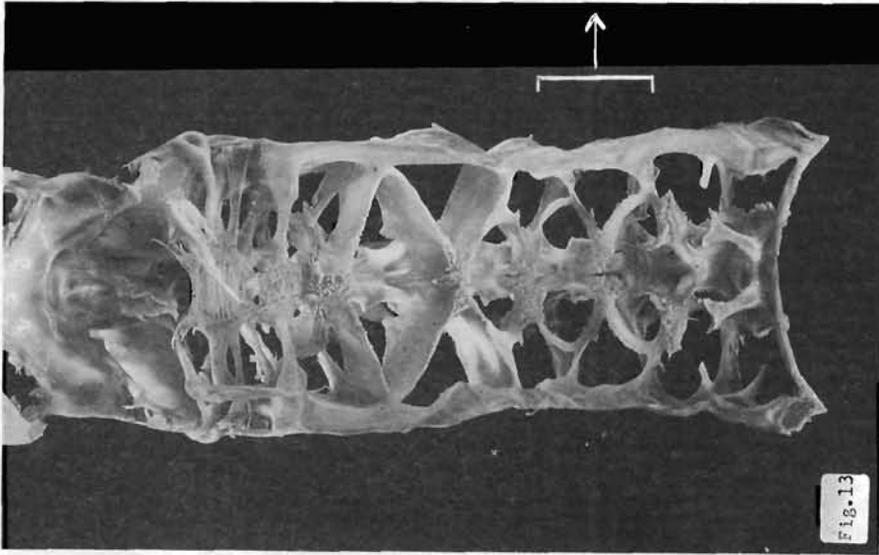


Fig.6

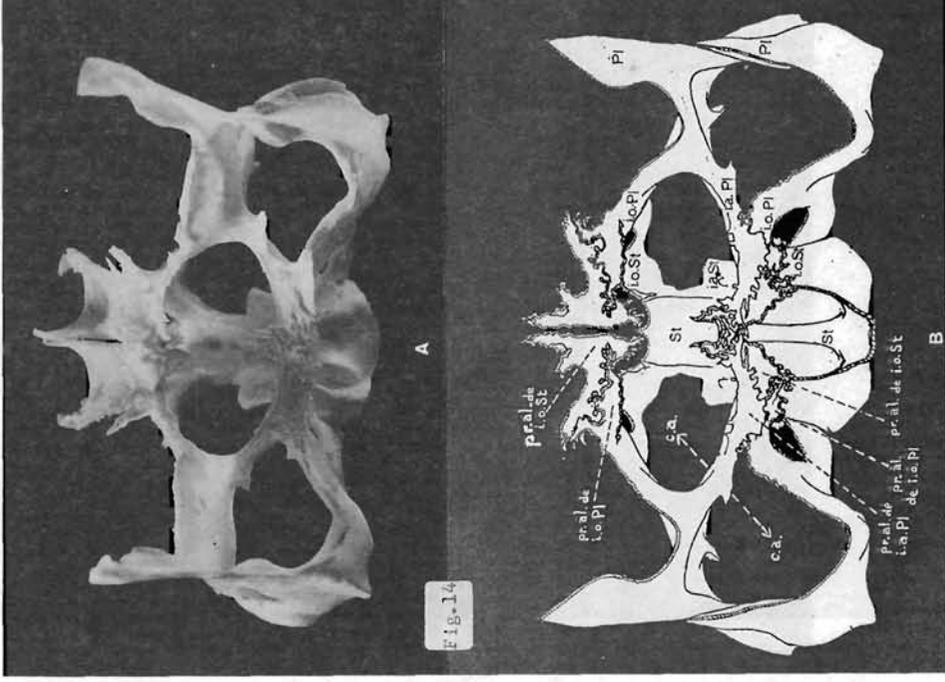
Penaeus trisulcatus







DECAPODA
Nephrops norvegicus
 Nephropidae



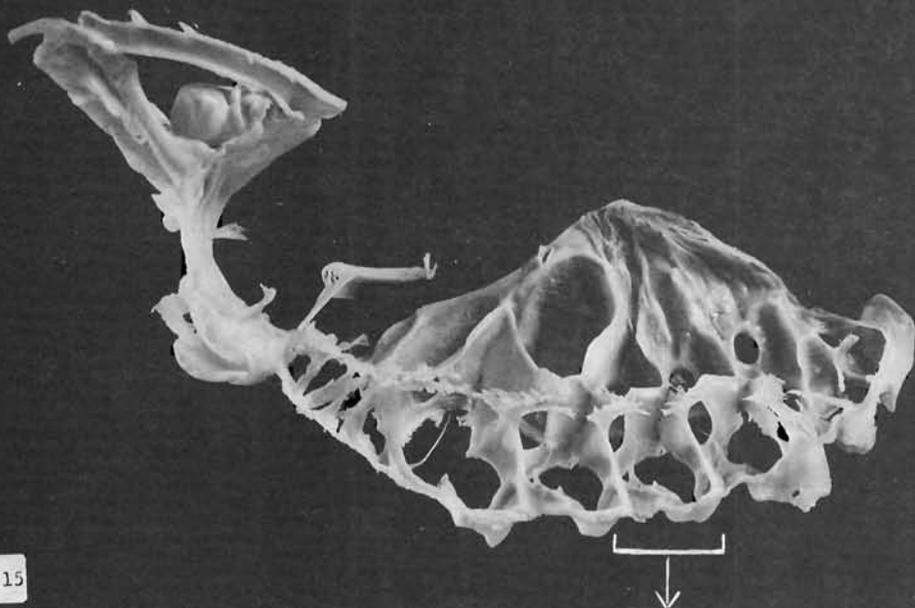


Fig. 15

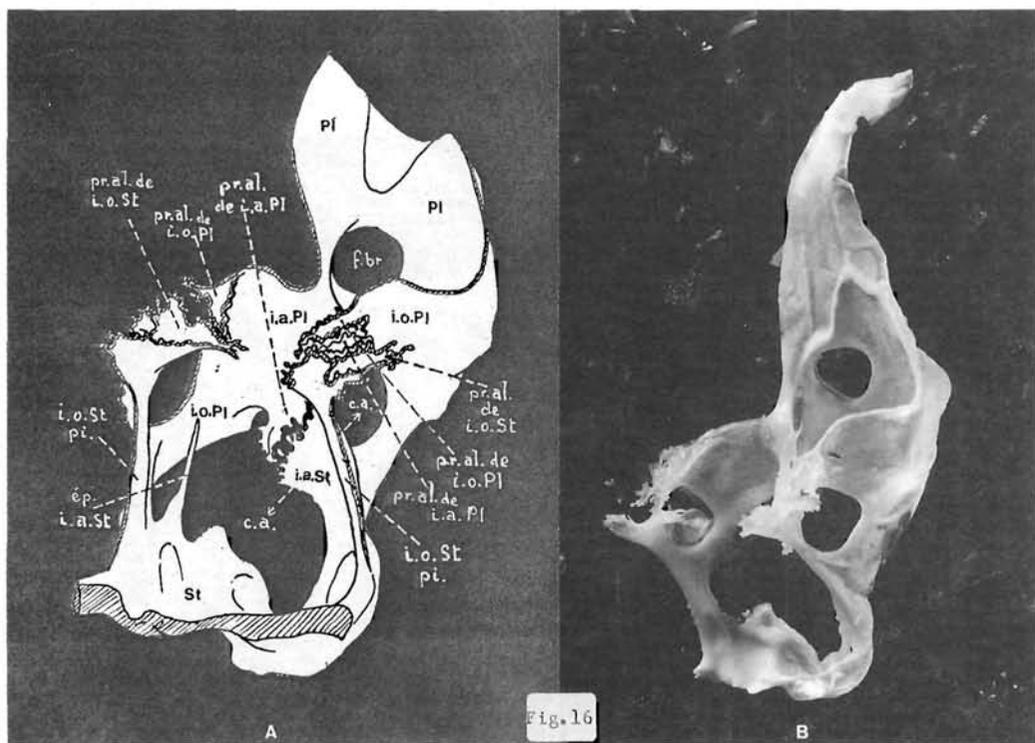


Fig. 16

