

Micromorphologie

MICROMORPHOLOGIE COMPARÉE DE LA *PARS MOLARIS* MANDIBULAIRE. ÉTHOLOGIE ALIMENTAIRE EN CORRÉLATION AVEC LE MODE DE VIE CHEZ DEUX CREVETTES DULCICOLES DE LA FAMILLE DES ATYIDÉS

par

Denise HUGUET¹

Ce travail concerne deux crevettes dulcicoles de la famille des Atyidés : *Dugastella marocana*, Bouvier, 1912, et *Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1831). La première citée est endémique au Maroc, l'autre a une large distribution géographique. Les deux espèces sont épigées.

Cette étude porte en particulier sur les *pars molaris* de leurs mandibules respectives étudiées à titre comparatif au MEB. Leurs microstructures révèlent une adaptation à leur régime alimentaire, lié lui-même à leur mode de vie. La morphologie de ces microstructures, jointe à d'autres caractères, suggère chez *Dugastella marocana* une possibilité future d'adaptation à une vie endogée.

Cela nous conduit à aborder la question de l'emploi du terme « préadaptation », largement utilisé dans le passé et de celui d'« exaptation » défini par la suite. L'usage de ces deux concepts est discuté.

Mots-clés : Atyidae, *Dugastella*, *Atyaephyra*, mandibule, *pars molaris*, régime, comportement alimentaire, adaptation.

1. Département « Milieux et Peuplements Aquatiques », Muséum national d'Histoire naturelle, CP53, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. E-mail : <denise.huguet9@orange.fr>.

Bulletin de la Société zoologique de France 140 (3)

**Comparative micromorphology of the mandibular *pars molaris*.
Correlation of alimentary ethology with lifestyle
in two freshwater shrimps of the family Atyidae**

This paper concerns two freshwater shrimps of the family Atyidae: *Dugastella marocana* Bouvier, 1912, which is endemic to Morocco, and *Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1831) which has a large geographical distribution.

The *pars molaris* of their mandibles has been studied in detail, particularly with SEM. Their microstructure shows adaptation to the diets of the species, which in turn are linked to their lifestyles. Although these two shrimps are epigeal, the micromorphology of the *pars molaris*, added to other characters, suggests the future possibility of an adaptation to an endogean life in *Dugastella marocana*.

This study leads to a consideration of the terms "preadaptation", widely employed in the past, and "exaptation" defined more recently. The usage of these two concepts is discussed.

Keywords: Atyidae, *Dugastella*, *Atyaephyra*, mandible, *pars molaris*, diet, adaptation.

Introduction et rappel historique

Cette étude porte sur *Dugastella marocana* Bouvier, 1912 et *Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1831) (Crustacea, Decapoda, Atyidae). Le but de ce travail est de mettre en évidence les relations entre la microstructure et les dispositifs fonctionnels des *pars molaris* mandibulaires avec le régime alimentaire des deux espèces.

E.L. Bouvier avait déjà mentionné dans les caractères généraux des Atyidés : « mandibule sans palpe, mais avec lobe masticateur bien développé » (BOUVIER, 1925).

Dugastella marocana est une espèce marocaine, épigée, relictive téthysienne, endémique, à localisation restreinte au bassin ou plaine alluviale de la Chaouia (Figure 1) et plus précisément dans les sources en relation avec des nappes phréatiques (Figure 2). Sa distribution géographique résulterait de l'évolution des réseaux hydrographiques locaux au cours de l'ère tertiaire : régression du Miocène dans les régions de la Méditerranée occidentale avec isolement des populations.

La seule autre espèce du même genre, *Dugastella valentina* (FERRER GALDIANO, 1924), est endémique de la plaine de Valence en Espagne. Ainsi, l'aire de répartition du genre *Dugastella* est restreinte, limitée et discontinuée.

Il y a sensiblement un siècle, à Paris, au cours de la séance de l'Académie des Sciences du lundi 18 novembre 1912, E.L. Bouvier, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, présentait une communication intitulée : « *Dugastella marocana*, crevette primitive nouvelle de la famille des Atyidés », dans laquelle il signalait : « parmi les matériaux offerts par Madame du Gast à la suite de sa campagne au Maroc, je viens de reconnaître une crevette d'eau douce qui mérite à tous égards d'attirer l'attention des biologistes [...]. Cette forme représente le type d'un genre nouveau pour lequel je propose le nom de *Dugastella*. Je l'appellerai *Dugastella marocana* pour associer au nom de l'exploratrice celui du pays exploré ».

***Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes Atyidés**

Suit une étude morphologique sommaire ultérieurement reprise par le même auteur dans l'ouvrage « Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés » (BOUVIER, 1925).

Les caractéristiques de cette crevette épigée récoltée dans des sources en relation avec des nappes phréatiques à Settât (BOUVIER, 1912) la prédisposent, selon cet auteur, à devenir troglobie.

Il note en particulier : « la structure de ses téguments, qui sont très peu calcifiés ou pas du tout », l'adaptation cavernicole devenant beaucoup plus avancée chez



Figure 1

Localisation des lieux de récolte de *Dugastella marocana* cités dans le texte (d'après carte IGN Maroc).
 Location of collecting sites of *Dugastella marocana* mentioned in the text (from map IGN Morocco).

Bulletin de la Société zoologique de France 140 (3)

les genres *Palaemonias* et *Troglocaris*, voisins de *Dugastella marocana*. Les analyses moléculaires préciseront ultérieurement cette adaptation pour le genre *Troglocaris* notamment (GARCIA MUNOZ *et al.*, 2009).

E.L. Bouvier conclut dans cette communication : « Voici un sujet de recherche tout indiqué pour les futurs explorateurs du Maroc ».

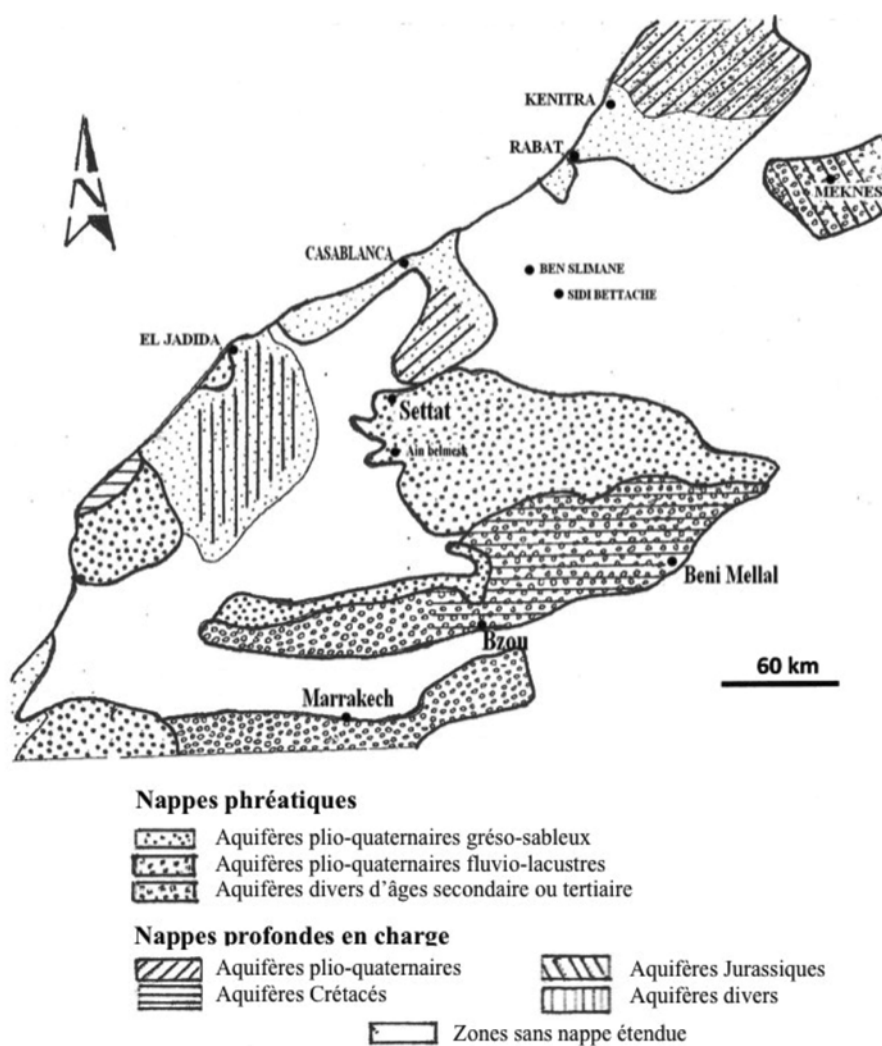


Figure 2

Répartition des nappes phréatiques au Maroc avec les localités explorées citées dans le texte (d'après Huguet, 2009).

Distribution of phreatic systems in Morocco showing the explored localities mentioned in the text (from Huguet, 2009).

Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes *Atyidés

Trois générations environ plus tard, nous avons répondu à son attente et repris ces recherches. Nous avons montré, entre autres, l'existence chez cette espèce épigée de plusieurs caractères pouvant être considérés comme résultant d'une préadaptation selon le terme défini par L. CUÉNOT (1914) – théorie de la préadaptation – ou d'une exaptation formulée par E.S.Vrba en 1982 (GOULD & VRBA, 1982), ainsi que par GOULD (2002), (traduction française, 2006). Cette terminologie sera discutée plus loin.

Atyaephyra desmaresti a déjà fait l'objet d'une publication sur le même sujet (HUGUET & SAUDRAY, 1975), mais certains aspects ayant été incomplètement abordés justifient la reprise et l'approfondissement de cette recherche.

C'est une espèce épigée d'origine périméditerranéenne, à répartition géographique limitée à l'Europe occidentale, Moyen-Orient, Afrique du Nord du Maroc à la Tunisie (CHRISTODOULOU *et al.*, 2012.). On la récolte dans des cours d'eau, canaux, lacs de barrage : Maroc, barrage Imefoute (observation personnelle), Tunisie, barrage Sidi-Saâd, (DHAOUADI *et al.*, 1999), Turquie, barrage de Seyhan River, (ERGÜDEN *et al.*, 2011).



Figure 3

Aïn Rahma, Tamda, près de la ville de Bzou, voisine de l'oued el Abid, affluent de l'oued Oum er Rbia (voir carte fig. 1). → Site de récolte le long des petits canaux de drainage (Photo F. HUGUET).

Ain Rahma, Tamda, near the town of Bzou, next to the oued el Abid, an affluent of the oued Oum er Rbia (see fig. 1). → Collecting site along the Small drainage channels (Photo F. HUGUET).

Matériel et lieux de récolte

Les spécimens de *D. marocana* étudiés dans ce travail ont été récoltés au Maroc en 1973. Parmi les localités citées à cette époque (HUGUET, 2009), les mandibules proviennent de crevettes recueillies à Ain-belmesck (Figures 1 et 2) dans la plaine de la Chaouia aux environs de Settat, lieu de provenance de l'holotype (BOUVIER, 1912).

Pour *A. desmaresti*, notre étude comparative a porté sur des échantillons collectés en France, près de Nantes, dans l'Erdre, affluent de la Loire (département de Loire-Atlantique), faute d'avoir pu en obtenir au Maroc à cette époque.

Figures 4 A & B

Atyaephyra desmaresti

A- Pars molaris de la mandibule droite avec rangées parallèles de denticules (x 200)

B- Détail des microstructures des soies ou denticules du plateau masticateur :

• En bordure :

a- Soies à extrémités pointues (x 1000)

b- Soies avec barbules (x 3000)

b'- Détail d'une soie à barbules (x 5000)

c- Zone sans soie avec rangées d'orifices (x 2000)

d- Soies banales entourant soies broyeuses sclérifiées à zone tuberculée (x 1500)

• Au centre :

e- Soies avec tubercules sur animal venant de muer (x 5000)

f- Soies en partie soudées avec les mêmes tubercules présentant des marques d'usure (x 5000)

(Photo D. HUGUET, 1975)

Atyaephyra desmarestii

A- Pars molaris of right mandible with parallel rows of denticles (x 200)

B- Details of the microstructural setae or denticles of the masticatory plate

• On the edge of the plate.

a- Setae with pointed ends.(x 1000)

b- Setae with barbules.(x 3000)

b'- Detail of the one seta.(x 5000)

c- Non-setae area with rows of openings (x 2000)

d- Ordinary setae surrounding sclerified crushing, setae with tuberculate area (x 1500).

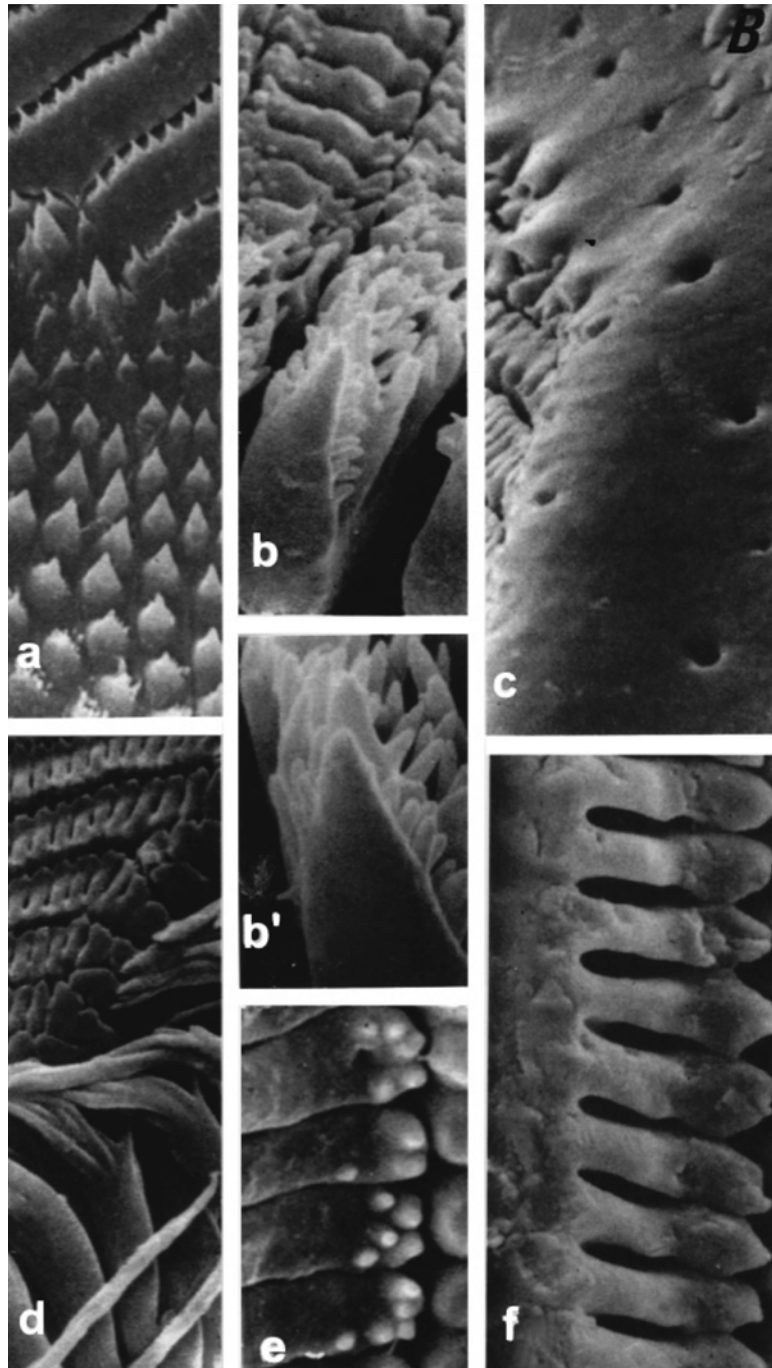
• In the center of the plate:

e- Setae with tubercles on animal just moulted (x 5000)

f- Setae partially fused with the same tubercles showing wear marks (x 5000) (Photo D. HUGUET,1975).



Pars molaris mandibulaire de deux crevettes Atyidés



Méthodes d'étude

Les animaux récoltés étaient disséqués et traités tout d'abord au Noir chlorazol B dans du lactophénol (CARAYON, 1969), technique adaptée aux Crustacés et utilisée pour une crevette du genre *Typhlatya* de la famille des Atyidés (MONOD & CALS, 1970).

Pour l'étude micromorphologique, les mandibules sont traitées au formol à 10 %, déshydratées par un passage dans l'alcool à 95 %, alcool absolu et acétone.

Les clichés sont obtenus à l'aide d'un MEB de type « JS M2 ».

Résultats

Signalons tout d'abord qu'il existe des différences entre les mandibules droite et gauche chez les espèces étudiées, portant sur la forme, le nombre des denticules

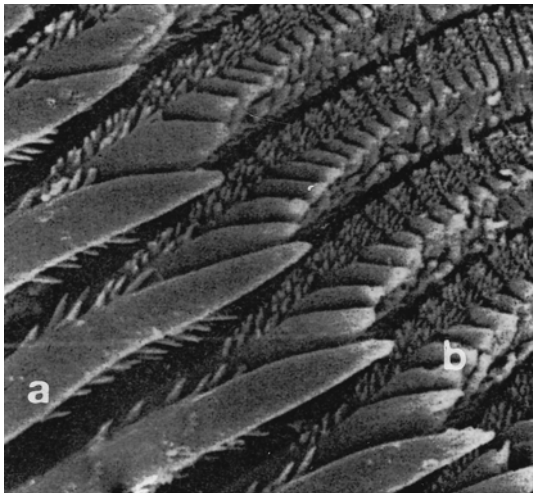


Figure 5

Talitrus saltator

Pars molaris de la mandibule gauche avec rangées parallèles de denticules. Détail des microstructures des soies ou denticules du plateau masticateur ($\times 1500$)

a- Soies en bordure avec barbules

b- Soies du centre, broyeuses, avec tubercules

(Photo SAUDRAY, 1971b).

Talitrus saltator

Pars molaris of the left mandible with parallel rows of denticles. Details of microstructure of setae or denticles of masticatory plate ($\times 1500$).

a- Edge setae with barblules.

b- Central crushing setae, with tubercles

(Photo SAUDRAY, 1971b)

sur la *pars molaris* et leur fonctionnement antagoniste – ce dernier aspect n'ayant pas été abordé dans le présent travail.

Toutefois, les différences au niveau des détails microstructuraux des *pars molaris* mandibulaires ne sont pas perceptibles. Aussi notre étude porte sur la mandibule droite.

Chez *D. marocana*, le contour de la *pars molaris* est ovale (Figure 6A) et chez *A. desmaresti*, il montre une concavité sur un côté (Figure 4A)

Ces *pars molaris* se présentent sous forme de plateau à large base d'orientation latéro-ventrale. Il montre des rangées de microstructures, une vingtaine chez *D. marocana* (Figure 6A), une quarantaine chez *A. desmaresti* (Figure 4A). Ce sont des rangées de denticules parallèles larges de 8 à 10 μm chez *D. marocana* et 6 à 8 μm chez *A. desmaresti*.

***Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes Atyidés**

Chez cette dernière, ces structures montrent des modifications différentes suivant leur place sur le plateau : elles peuvent être considérées comme des soies modifiées – interprétation discutée ultérieurement. En bordure, les denticules sont bien développées, leurs extrémités sont pointues (Figure 4Ba) et bordées de petites barbules (Figures 4Bb). Au centre, les denticules ont leurs extrémités élargies, aplaties, parfois spatulées, avec des barbules qui prennent une forme arrondie et l'aspect de petits tubercules ; ils sont groupés d'un seul côté en conférant un aspect dissymétrique aux denticules (Fig. 4Be). Parfois celles-ci sont fusionnées, reliées entre elles au milieu de chaque rangée ; les marques d'usure des tubercules montrent leur rôle dans la mastication (Figure 4Bf)

Certaines figures correspondent à des observations particulières : série d'orifices (Figure 4 Bc) et soies banales (Figure 4Bd) en position latérale sur la *pars molaris* – ces dernières n'ayant pas de rôle dans la mastication, mais éventuellement un rôle présumé tactile contribuant au maintien de l'aliment sur les surfaces de broyage. Des structures semblables à celles décrites précédemment ont été également observées chez deux Atyidés, *Caridina fossarum* (GORGIN, 2006) et *Potimirin glabra* (FELGEN HAUER & ABELE, 1985).

À titre comparatif, chez le Crustacé Amphipode *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) qui se nourrit d'algues en épaves et de divers détritiques, la *pars molaris* présente des soies ou denticules à barbules (Figure 5a). Vers le centre, ces mêmes microstructures élargies, aplaties, portent latéralement des tubercules (Figure 5b).

Chez *D. marocana*, les rangées de denticules sont toutes semblables et ne présentent aucune modification du centre à la périphérie du plateau. Elles sont formées d'une partie plate à extrémité spatulée, disposées en écaille d'un côté (Figure 6Ba) et présentant de l'autre des touffes importantes de tubercules à extrémité arrondie, leur donnant un aspect en houpe (Figure 6Bb). Ces rangées sont très serrées sans intervalle entre elles.

Enfin, à la périphérie du plateau, on observe également des formations soyeuses les unes en bordure, les autres groupées en bouquet, à rôle semblable à celui évoqué précédemment (Figure 6 A s, s').

Interprétation

Fonction et éthologie alimentaire en relation avec le mode de vie

Cette étude décrit des outils morphologiques en corrélation avec une profonde adaptation à un régime alimentaire.

Interprétation des denticules

D'après des observations antérieures concernant le développement et la croissance d'un certain nombre d'espèces déjà étudiées (SAUDRAY, 1971), il résulte qu'il est possible de considérer les denticules de la *pars molaris* mandibulaire comme des soies modifiées pour la fonction masticatrice : elles seraient considérées

Bulletin de la Société zoologique de France 140 (3)

comme unité fonctionnelle de base chez l'adulte avec transition entre soies banales et soies modifiées, sclérifiées, chaque soie étant constituée d'une partie centrale, la hampe, elle-même bordée latéralement de protubérances.

Chaque rangée de soies formerait progressivement un ensemble solidaire avec des intervalles et probablement une certaine mobilité à leur base, ce qui suggérerait une action des muscles de la mandibule sur le mouvement des soies masticatrices (SAUDRAY, 1971).

• Chez *A. desmaresti*, notons au préalable des dispositifs spéciaux aux Atyidés, présents à l'extrémité des chélicèdes (1^{er} et 2^e périopodes). Ils sont pourvus de soies disposées en éventail, filtrant eau et particules, des soies en racloir, d'autres en râpe permettant de récolter des microparticules de nourriture (FRYER, 1960 ; HUGUET, 2009).

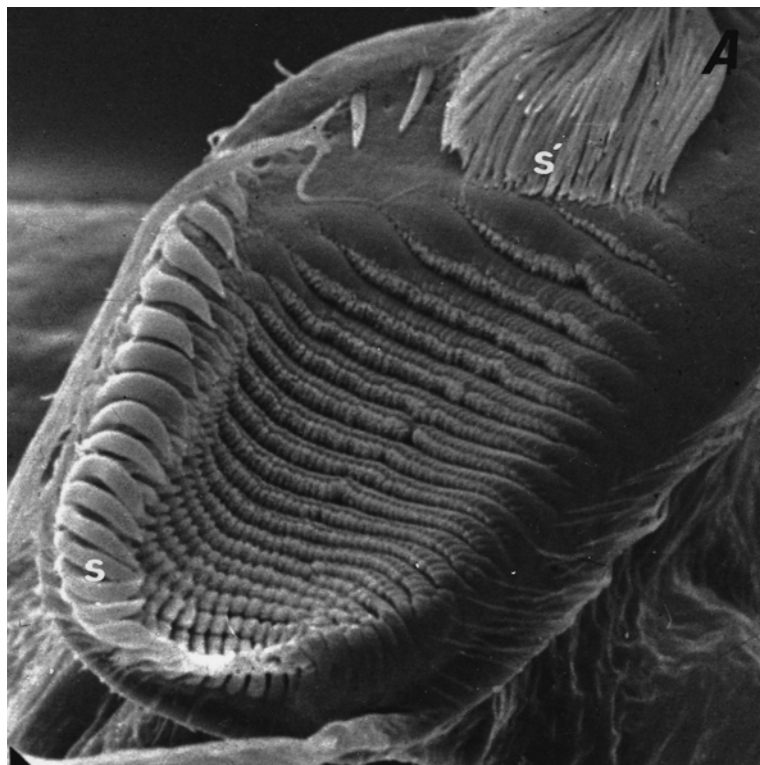


Figure 6 A

Dugastella marocana

A- Pars molaris de la mandibule droite avec rangées parallèles de denticules (x 500).
s, s'- Soies banales en périphérie du plateau (Photo D. HUGUET, 1975).

Dugastella marocana

A- Pars molaris of the right mandible with parallel rows of denticles (x 500).
s, s'- Ordinary setae bordering the masticatory plate (Photo D. HUGUET).

***Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes Atyidés**

Le broyage de ces microparticules par les *pars molaris* mandibulaires serait l'étape finale du traitement de leur nourriture avant leur entrée dans le tube digestif.

Ces crevettes, exclusivement dulcicoles, vivent sur des substrats variés : plantes aquatiques (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton*), rhizomes d'*Iris pseudoacorus*, pierres de fond ou en bordure de cours d'eau où elles trouvent pour leur alimentation une microfaune et microflore variées : unicellulaires, dont diatomées, algues diverses, rotifères, microdébris animaux et végétaux, bactéries. Leur régime alimentaire est donc microphage.

À l'aide des *pars molaris* mandibulaires, *A. desmaresti* achève de dilacérer ses aliments avec des soies encore peu modifiées (soies séparées, pointues et à bar-

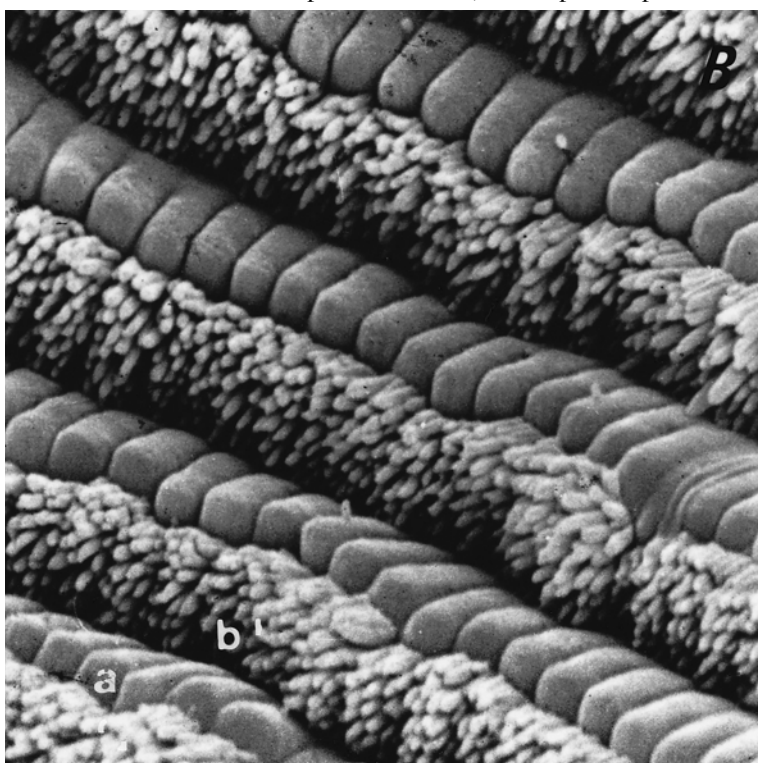


Figure 6 B

Dugastella marocana

B- Détail des microstructures des soies ou denticules du plateau masticateur (x 3500).

a- Partie plate des soies disposées en écailles.

b- Zone de soies avec groupe de tubercules en touffe.

(Photo D. HUGUET, 1975).

Dugastella marocana

B- Microstructural details of setae or denticles of the masticatory plate (x 3500).

a- Flat setae arranged scales.

b- Setae area with tassel of tubercles.

(Photo D. HUGUET).

Bulletin de la Société zoologique de France 140 (3)

bules, situées en bordure de la *pars molaris* (Figure 4Ba,b). Ainsi, elles peuvent même parfois ingérer occasionnellement des plantes phanérogames : fleurs de *Najas marina* (Naiadés) (DHAOUADI-HASSEN, com. pers., 2015). Elles font aussi le tri des particules alimentaires, les écrasent avec la partie plate de leurs soies broyeuses (soies du centre, à tubercules) agissant comme un pilon (Figure 4Be).

- *Dugastella marocana* se trouve dans des sources, résurgences de cours d'eau et leurs petits canaux de drainage pour les cultures : Ain Rahma (Figure 3), Tamda, près de la ville de Bzou, voisine de l'oued el Abid, affluent de l'oued Oum er Rbia (Figure 1). On peut aussi la trouver dans des puits au pourtour du bassin de la Chaouia où elles n'apparaissent parfois que de façon intermittente (communication orale des bergers locaux).

Comme *A. desmaresti*, elle vit sur des pierres ou sur le fond du substrat. Elle se nourrit essentiellement des microfaunes et microflores qui s'y trouvent en abondance, mais leur *pars molaris* ne montre plus de soies pointues à barbules, permettant la dilacération des aliments. Tout le plateau masticateur est uniformément garni de soies broyeuses : partie plate en écailles et touffes serrées de tubercules disposées en houpe (Figure 6Ba,b).

L'adaptation finale au broyage et au pilonnage des microparticules suggère aussi un régime plus strictement détritivore. Le dispositif, uniquement formé de soies en écailles imbriquées, procure à leur niveau une adhésion efficace de ces microparticules ; complétée par les franges tuberculées, la dynamique de cet ensemble permet l'extraction de matières organiques à partir de sédiments et tapis bactériens. L'intervalle entre les soies étant de l'ordre du micron, le tri se fait à l'échelle de la cellule pour en extraire le contenu nutritif.

Cette éthologie alimentaire est couramment observée dans le milieu souterrain.

Discussion

E.L. Bouvier avait présenté la crevette dulcicole *Dugastella marocana* comme pouvant être « préadaptée » à la vie cavernicole.

Le terme « préadaptation », bien que défini par L. CUÉNOT en 1912 et employé par un certain nombre d'auteurs, a été critiqué d'emblée, étant pour certains trop entaché de finalisme. Nous n'en citerons que quelques-uns : DAVENPORT (1903, p. 18-19-20-21), OSBORN (1913, p. 290), DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1960, p. 137-150-652-656).

Beaucoup plus récemment, à une période où l'on tend à ne plus consulter ni faire référence aux travaux des Anciens, P. GRANDCOLAS, dans l'ouvrage collectif *Les mondes darwiniens* (chap. 4, p. 93) rappelle que certains auteurs, en particulier VRBA (1982) et GOULD (2002, traduction française 2006) font « table rase de la majeure partie de la littérature portant sur la question ».

***Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes Atyidés**

Depuis, le terme « exaptation » semble avoir été préféré au terme « préadaptation » qui en fait pourrait lui être complémentaire.

En résumé, dans cette étude le caractère décrit est la présence abondante de tubercules au niveau de la *pars molaris* mandibulaire de *D. marocana*. Ce caractère serait considéré comme ayant une fonction dérivée (FUTUYMA, 1998, p. 354, 355), c'est-à-dire une exaptation, pouvant être alors qualifié d'apomorphe. Il donnerait la possibilité ultérieure d'un broyage plus efficace des sédiments dans un nouveau milieu, souterrain dans le cas présent.

D'ailleurs, E. Vrba, qui se livre, dans sa publication, à une analyse étymologique des termes employés, justifie son choix :

- <u>Pré</u>	<u>ad</u>	aptation	
▼	▼	▼	
« précède »	ad	aptus	
« est avant »	▼	▼	
« à l'origine »	« vers »	« est capable de »	(assurer une fonction)
- <u>Ex</u>			
		aptation	

Le préfixe « ex » signifiant à la fois l'état d'antériorité, « qui provient de » et « hors de », « débouchant sur une suite à venir ».

Puis elle écrit, page 6 : « Adaptations have functions, exaptations have effects ». Les préadaptations précéderaient les fonctions, les exaptations produisant les effets de ces fonctions (dérivés d'après FUTUYMA, 1998). Et ainsi, c'est le temps qui interviendrait entre les deux concepts.

À ce propos, dans ses « Acknowledgements » à la fin de sa publication, E. Vrba conclut en évoquant une communication personnelle du généticien D.M. Lambert : « D.M. Lambert has given us access to an unpublished manuscript, and has discussed with us the ubiquitous presence, and enormous importance, in evolution of what he and others call preadaptation. » (!)

Toutefois, la prise de position des auteurs précédemment cités ne justifierait pas pour autant l'attaque de style pamphlétaire menée par S.J. Gould (GOULD, 2002), p. 1722 dans la traduction française de 2006, à l'encontre du terme « préadaptation »¹.

Il serait bon de rappeler ici des travaux sur le rôle du milieu.

À la calcification très réduite des téguments de *D. marocana*, observée déjà par E.L. Bouvier, on pourrait opposer celle d'*A. desmaresti*. Les téguments de celle-

1. À propos du terme « preadaptation », S.J. Gould conclut : « Good riddance to bad garbages » signifiant textuellement « Bon débarras des mauvais déchets ». Par euphémisme, la traduction de « garbages » par « choses » a été édulcorée par le traducteur peut-être par déférence envers S.J. Gould. En fait, ce terme désigne notamment les ordures ménagères. Autrement dit, sa boutade pourrait s'exprimer en français par « bon pour la poubelle ».

Bulletin de la Société zoologique de France 140 (3)

ci présentent parfois des chromatophores de teinte rouge, jaune et bleu-vert (Huguet, 1968, inédit).

Un certain nombre d'observations faites chez *D. marocana* montre qu'elle présente un nombre d'œufs très réduit, d'une vingtaine parfois à une quarantaine, de grande taille, très riches en réserves vitellines (HUGUET, 2009), comme d'ailleurs chez *D. valentina*.

Chez *A. desmaresti*, les œufs sont très nombreux (plusieurs centaines), petits et pauvres en réserves :

- les stades larvaires sont réduits à deux chez *D. valentina* (CUESTA *et al.*, 2011) alors qu'ils sont au nombre de huit chez *A. desmaresti* (GAUTHIER, 1924), mais seulement six pour un auteur récent (ANASTASIADOU *et al.*, 2011) ;
- il y a une poche incubatrice chez *D. marocana* (HUGUET, 2009) et chez *D. valentina*, avec soins parentaux aux jeunes (CUESTA *et al.*, 2006) et les mêmes soins étendus au genre *Dugastella* (HUGUET *et al.*, 2011) ;
- il y a un réceptacle séminal (DESCOUTURELLE, 1971 ; HUGUET, 1991, 2009) dont le rôle est de protéger les gamètes et assurer une fécondation réussie (COINEAU, 1984). La présence de ce réceptacle a été constatée chez un certain nombre d'Atyidés (HUGUET, 1991) et pourrait être vérifiée chez d'autres genres de la famille.

L'ensemble des caractères cités précédemment est propre aux organismes à vie troglobie, et *D. marocana* pourrait alors être interprété comme un stade intermédiaire avant l'adaptation finale au milieu souterrain (JUBERTHIE, 1984, BOUTIN, 1993). Ce dernier auteur mentionne précisément (p. 34) « la colonisation des biotopes souterrains à partir des espèces de surface, colonisation qui se poursuit encore de nos jours ».

Conclusion et perspectives

Les deux crevettes étudiées, *D. marocana* et *A. desmaresti*, sont toutes les deux épigées, mais ont des modes de vie différents.

A. desmaresti fréquente des cours d'eau, des canaux, des lacs... *D. marocana*, à tendance phréatobie, vit dans des voies et des points d'eau en relation avec des nappes phréatiques.

Cette dernière présente un mode de vie plus spécialisé avec notamment la possibilité de se nourrir différemment grâce à des dispositifs morphologiques appropriés de leur *pars molaris* mandibulaire, leur donnant la faculté de devenir des « mangeurs de vase » contenant micro-particules et matières organiques triées ainsi à l'échelle cellulaire.

L'aire de répartition restreinte du genre *Dugastella* témoigne vraisemblablement d'un long isolement géographique – remarque rejoignant les conclusions de Holthuis concernant les Atyidés troglobies (HOLTHUIS, 1956). On pourrait alors considérer ce genre comme stratège K, au potentiel reproductif bas, à cycle de reproduction lent – sans larves nageuses libres – et donc à capacité migratoire faible (DAJOZ, 2006 ; COINEAU, 1984).

***Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes Atyidés**

On peut même alors l'opposer à la vaste répartition du genre *Atyaephyra*, actuellement en extension géographique en Europe du Nord.

La famille des Atyidés contient le plus grand nombre d'espèces troglobies ou ayant un mode de vie stygobionte. Déjà, en 1956, HOLTHUIS précisait que sur 27 représentants de la famille, 15 étaient troglobies et, au cours des décennies suivantes, on a continué à en découvrir de nouvelles.

Il serait judicieux de poursuivre les études menées dans ce travail sur l'ensemble de la famille des Atyidés. Enfin, des recherches sur le développement et le métabolisme de ces crevettes seront envisagées ultérieurement.

Remerciements

Je remercie particulièrement Monsieur J.-L. d'Hondt pour ses nombreuses suggestions constructives, ainsi que Madame D. Defaye pour avoir relu le texte. Monsieur Y. Le Vern pour sa précieuse aide technique, Madame F. Girardin, pour son aide efficace dans la traduction des textes en anglais, et Monsieur P. Charat pour avoir aimablement effectué la traduction française d'un texte en iranien.

Je suis reconnaissante aux professeurs M. Ramdani, Université de Rabat et M. Ghamizi, Université de Marrakech pour m'avoir accompagnée sur le terrain et fait découvrir de nouveaux sites de récolte au Maroc.

RÉFÉRENCES

- ANASTASIADOU, C., NTAKIS, A. & LEONARDOS, I.D. (2011).- Larval development of the freshwater shrimp *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) *sensu lato* (Decapoda, Caridea, Atyidae) and morphological maturation from juveniles to adults. *Zootaxa*, **2877**, 41-54.
- BOUTIN, C. (1993).- *Biogéographie historique des Crustacés Malacostracés Stygobies du Maroc*. Thèse de Doctorat, Univ. Cl. Bernard Lyon I., France, 263 p.
- BOUVIER, E.L. (1912).- *Dugastella marocana*, crevette primitive nouvelle de la famille des Atyidés. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **155**, 993-998.
- BOUVIER, E.L. (1925).- *Recherches sur la morphologie, les variations, la distribution géographique des Crevettes de la famille des Atyidés*. Paris, P. Chevalier, Encycl. Entomol., série A, IV, 370 p., 716 fig., 77-80.
- CARAYON, J. (1969).- Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des insectes. *Ann. Soc. Ent.* (ns), **5** (1), 179-193.
- CHRISTODOULOU, M., ANTONIOU, A., MAGOULAS, A. & KOUKOURAS, A. (2012).- Revision of the freshwater genus *Atyaephyra* (Crustacea, Decapoda, Atyidae) based on morphological and molecular data. *Zookeys*, **229**, 53-110.
- COINEAU, N. (1984).- Quelques aspects de l'adaptation des Crustacés Isopodes, Amphipodes et Syncarides à la vie dans le milieu interstitiel. *Mem. Biospéol.*, **11** (38), 7-15.
- CUÉNOT, L. (1914).- Théorie de la préadaptation. *Scientia*, **16**, 60-73.
- CUESTA, J.A., PALACIOS-THEIL, E., DRAKE, P. & RODRIGUEZ, A. (2006).- A new rare case of parental care in Decapods. *Crustaceana*, **79** (11), 1401-1405.
- DAJOZ, G. (2006).- *Précis d'écologie* (8^{ème} éd.), Dunod, chap. 13 : Peuplements, traits de vie des espèces et coévolution, pp. 253-261.

Bulletin de la Société zoologique de France 140 (3)

- DAVENPORT, C.B. (1903).- The animal ecology of the Cold Spring sand spit, with remarks on the theory of adaptation. *Decennial publications. University of Chicago*, (1) **10**, 157-176.
- DELAMARE DE BOUTEVILLE, C.(1960). *Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Hermann, Paris, 740 p.
- DESCOUTURELLE, G. (1971).- Rôle des appendices sexuels mâles dans la copulation et d'un réceptacle femelle dans la ponte chez *Atyaephyra desmaresti* Millet. *Bull. Acad. Soc. Lorraine des Sciences*, **10**, 10-14.
- DHAOUADI-HASSEN, S., CHARREI-CHEIKHROUHA, F. & BOUMAÏZA, M. (2005).- Reproduction et de dynamique de population d'*Atyaephyra desmaresti* (Crustacé, Décapode) du barrage Sidi Saâd (centre de la Tunisie). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **130** (1), 31-44.
- ERGÜDEN, S.A, ÖZCAN, & TERGÜDEN, D. (2011).- The occurrence of *Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1831) (Decapoda: Atyidae) in the Seyhan Reservoir (Seyhan River Basin). *J. Black Sea Mediterranean Environment*, **17** (1), 83-89.
- FELGENHAUER, B. E. & ABELE, L.G. (1985).- Feeding structures of two Atyid shrimps with comments on caridean phylogeny. *J. Crustacean Biol.*, **5** (3), 397-419.
- FERRIER GALDIANO, M. (1924).- Una nueva especie del género *Atyaephyra* (Decap., Atyidae). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **24**, 210-213.
- FRYER, G. (1960).- The feeding mechanism of some Atyid prawns of the genus *Caridina*. *Trans. R. Soc. Edinburgh*. **64** (10), 217-244.
- FUTUYMA, D.J. (1998).- *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sunderland, Mass. USA., pp. 354-355.
- GARCIA MUÑOZ, J.E., RODRIGUEZ, A., GARCIA RASO, E. & CUESTA, J.A. (2009).- Genetic evidence for cryptic speciation in the freshwater shrimps genus *Atyaephyra* de Brito Capello (Crustacea, Decapoda, Atyidae). *Zootaxa*, **2025**, 32-42.
- GAUTHIER, H. (1924).- Recherches sur le développement larvaire d'*Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1832) (Décapodes, Natantia, Caridea, Atyidés). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, **15**, 337-376.
- GORGIN, S. (2006).- Study of mandible's surface in *Caridina fossarum* Heller 1862 (Décapode, Atyidae) by electron microscope. *Pajouhesh et Sazandegi*, n° 59, pp. 36-40 (Texte en iranien, traduction française, P. Charat, 2015).
- GOULD, S.J. (2002).- *The structure of evolutionary theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- GOULD, S.J. (2006).- *La structure de la théorie de l'évolution* (traduction française, M. Blanc). Gallimard (2033 p.), p. 1722.
- GOULD. S.J. & VRBA. E.S. (1982).- Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology*, **8** (1), 4-15.
- GRANDCOLAS. P. (2009) – Notion adaptation (chap. 4, pp. 87-104, *In* HEAMS, T., HUNEMAN, P., LECOINTRE, G. & SIBERSTEIN, M. (eds). Les mondes darwiniens. Les sciences de l'évolution aujourd'hui. Tome 2, Collection « Matériologiques ». Éd. Syllepse, Paris, 1103 p. Traduction : 2015, *Handbook of evolutionary thinking in the sciences*, Springer.
- HOLTHUIS, L.B. (1956).- An enumeration of the Crustacea Decapoda Natantia inhabiting subterranean waters. *Vie et Milieu*, **7** (1), 43-75.
- HUGUET, D. (1991).- Réceptacles séminaux chez quelques Atyidae (Decapoda, Caridea). *Cah. Biol. Mar.*, **32** (2), 250.
- HUGUET, D. (2009).- Caractères morphologiques de populations de *Dugastella marocana*, Bouvier, 1912 (Crustacea, Decapoda, Atyidae), crevette dulçaquicole de la région de Settat (Maroc). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **134** (3-4), 333-348.
- HUGUET, D., GARCIA MUÑOZ, J.E., GARCIA RASO, J.E. & CUESTA, J.A. (2011).- Extended parental care in the freshwater shrimp genus *Dugastella* Bouvier, 1912 (Decapoda, Atyidae, Paratyinae). *Crustaceana*, **84** (2), 251-255.

***Pars molaris* mandibulaire de deux crevettes Atyidés**

- HUGUET, D. & SAUDRAY, Y. (1975).- Structures cuticulaires fonctionnelles de la *pars molaris* des mandibules d'*Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia, Atyidae) étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr.*, **73**, 140-146.
- JUBERTHIE, C. (1984).- La colonisation du milieu souterrain : Théories et modèles, relation avec la spéciation et l'évolution souterraine. *Mem. Biospéol.*, **11**, 65-101.
- MONOD, T. (1975).- Sur la distribution de quelques Crustacés Malacostracés d'eau douce ou saumâtre. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, sér. A zool.*, **88**, 98-103.
- MONOD, T. & CALS, P. (1970).- Sur une espèce nouvelle de crevette cavernicole : *Typhlatya galapagensis* (Decapoda Natantia, Atyidea). Mission zool. Belge aux îles Galapagos et en Ecuador (N. et J. Leleup, 1964-1965), **2**, 57-103.
- OSBORN, H.F. (1912).- *Tetraplasy: The four inseparable factors of evolution*. Philadelphia Academy of Natural Sciences.
- RODRIGUEZ, A. & CUESTA, JA. (2011).- Larval and first juvenile stages of *Dugastella valentina*. *Zootaxa*, **2867**, 47-58.
- SAUDRAY, Y. (1971a).- Structures cuticulaires fonctionnelles de la *pars molaris* des mandibules de *Ligia oceanica* Fabr. (Crustacea, Isopoda, Iniscoidea) étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, **273**, 1379-1382.
- SAUDRAY, Y. (1971b).- Structures cuticulaires fonctionnelles de la *pars molaris* des mandibules de *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda, Talitridae), étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, **273**, 2538-2541.
- SAUDRAY, Y. & MARCHAND, J. (1972).- Observations sur la *pars molaris* des mandibules de quelques Gammaridés (Crustacea, Amphipoda) étudiées à l'aide du microscope électronique à balayage. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, **274**, 2061-2064.

(reçu le 24/06/2015 ; accepté le 30/08/2015)