Les Erymida (Crustacea, Decapoda) : un groupe éteint ?

Julien Devillez

▶ **To cite this version:**

Julien Devillez. Les Erymida (Crustacea, Decapoda) : un groupe éteint ?. Paléontologie. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2018. Français. NNT : 2018MNHN0022 . tel-02160959

HAL Id: tel-02160959
https://theses.hal.science/tel-02160959

Submitted on 20 Jun 2019

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.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2018 **N°attribué par la bibliothèque**
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Julien Devillez

Le 1er octobre 2018

Les Erymida (Crustacea, Decapoda) : un groupe éteint ?

Sous la direction de **: Monsieur Charbonnier Sylvain, Maître de Conférences**

JURY :

Mme. Crasquin, Sylvie	**Directrice de Recherche CNRS-MNHN-UPMC, CR2P, Paris (075)**	**Présidente**
M. Charbonnier, Sylvain	**Maître de Conférences HDR, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)**	**Directeur de Thèse**
M. Haug, Joachim	**Professeur, Ludwig-Maximilians-Universität, Munich**	**Rapporteur**
Mme. Schweitzer, Carrie	**Professeure, Kent State University, Kent**	**Rapporteur**
M. Vannier, Jean	**Directeur de Recherche CNRS, Université Lyon 1, Villeurbanne (069)**	**Rapporteur**
Mme. Corbari, Laure	**Maître de Conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)**	**Examinateur**
M. Lathuilière, Bernard	**Professeur, Université de Lorraine, Vandoeuvre-lès-Nancy (054)**	**Examinateur**

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2018 **N°attribué par la bibliothèque**
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Julien Devillez

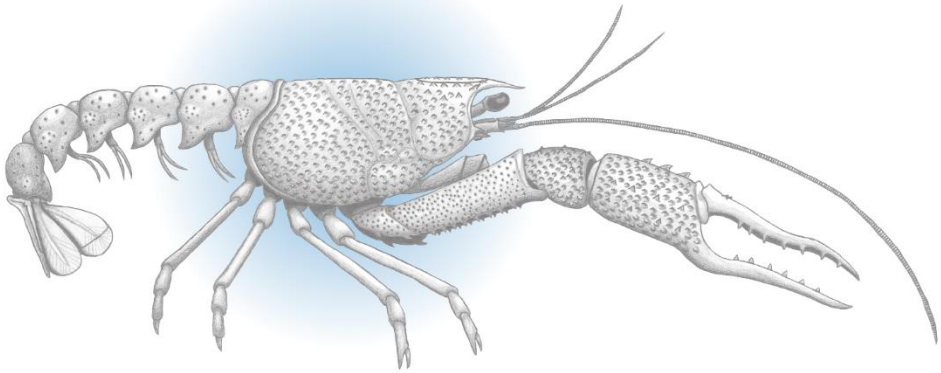
Le 1er octobre 2018

Les Erymida (Crustacea, Decapoda) : un groupe éteint ?

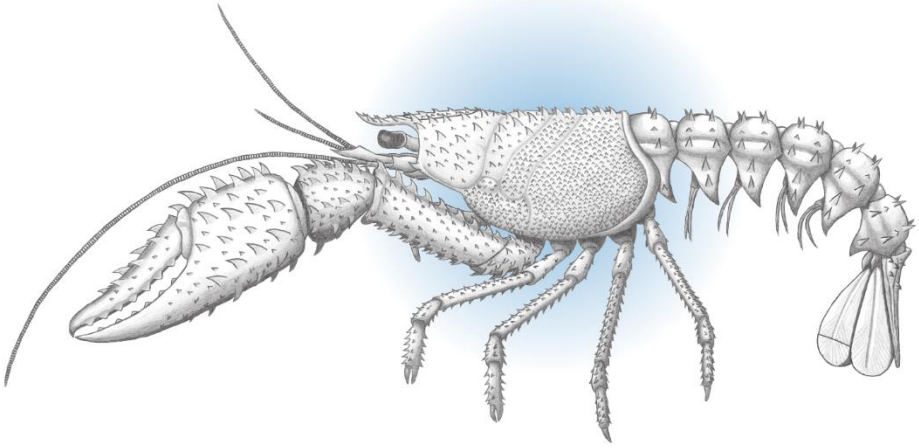
Sous la direction de **: Monsieur Charbonnier Sylvain, Maître de Conférences**

JURY :

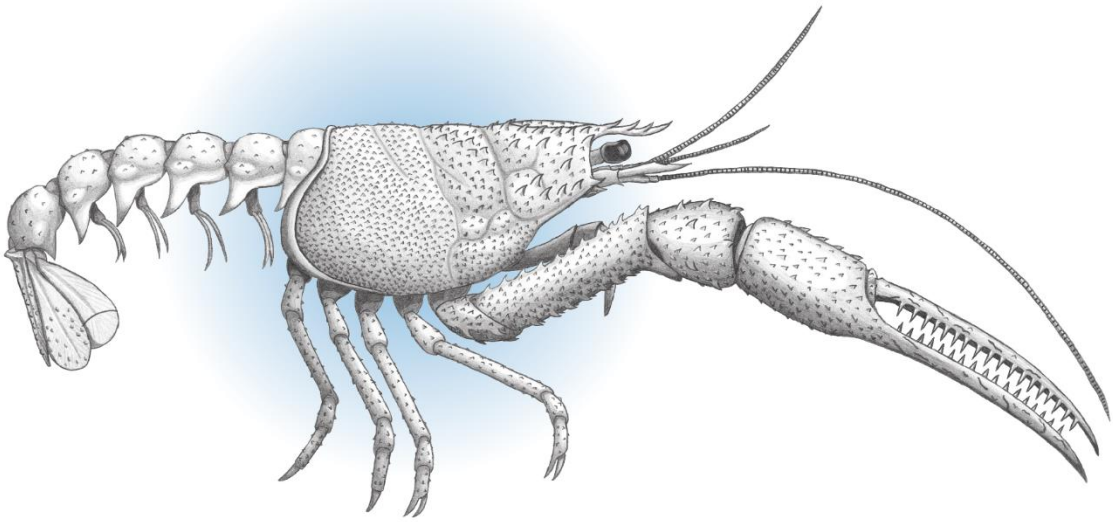
Mme. Crasquin, Sylvie	**Directrice de Recherche CNRS-MNHN-UPMC, CR2P, Paris (075)**	**Présidente**
M. Charbonnier, Sylvain	**Maître de Conférences HDR, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)**	**Directeur de Thèse**
M. Haug, Joachim	**Professeur, Ludwig-Maximilians-Universität, Munich**	**Rapporteur**
Mme. Schweitzer, Carrie	**Professeure, Kent State University, Kent**	**Rapporteur**
M. Vannier, Jean	**Directeur de Recherche CNRS, Université Lyon 1, Villeurbanne (069)**	**Rapporteur**
Mme. Corbari, Laure	**Maître de Conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)**	**Examinateur**
M. Lathuilière, Bernard	**Professeur, Université de Lorraine, Vandoeuvre-lès-Nancy (054)**	**Examinateur**



Julien Devillez

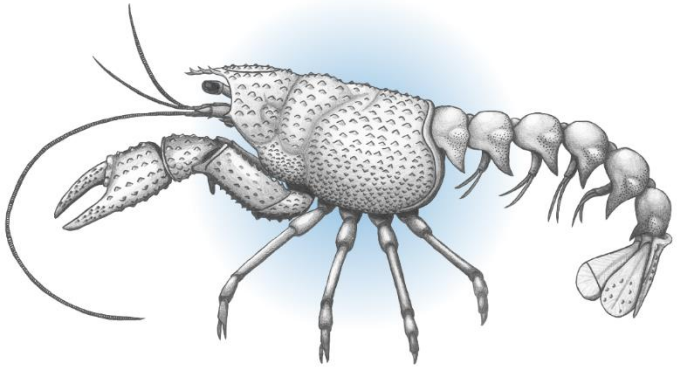


Les Erymida (Crustacea, Decapoda) : un groupe éteint ?



2018

Sous la direction de Sylvain Charbonnier



Remerciements

Ma thèse arrivant à son terme, je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué d'une manière ou d'une autre à la réussite de cette étude et que j'ai eu le plaisir de côtoyer pendant ces trois dernières années.

Je souhaite tout d'abord remercier vivement Sylvain Charbonnier grâce à qui la thèse présentée ici a été possible. J'ai eu la chance de bénéficier de sa confiance et de son accompagnement lors de cette découverte du (très) vaste monde des crustacés.

J'ai eu la chance de bénéficier des précieux conseils de Stéphanie Bréhard, de Sylvie Crasquin, de Bernard Lathuilière et de Jean-Paul Saint Martin au cours des réunions du comité de thèse. Je les remercie sincèrement de m'avoir accordé un peu de leur temps précieux. De même, je souhaite également remercier Sylvie Crasquin, et Bernard Lathuilière, mais aussi Laure Corbari, Joachim Haug, Carrie Schweitzer et Jean Vannier qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'intégrer le jury devant lequel j'aurai le plaisir de soutenir ma thèse.

J'aimerais également exprimer ma gratitude envers Didier Néraudeau, Frans Jorissen, Philippe Courville et toute l'équipe paléontologique de l'Université de Rennes 1 dont les enseignements et stages ont largement contribué à m'armer pour réaliser de manière sereine cette thèse.

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans le concours de personnes autour du monde qui m'ont donné la chance d'accéder aux collections de leurs institutions, physiquement ou par le biais de photographies de haute résolutions. Pour cela j'adresse toute ma reconnaissance à Fabienne Giraud-Guillot (OSUG, Grenoble, France), à Laurent Picot et à Thomas Meschine (Paléospace l'Odyssée, Villers-sur-Mer, France), à Sandra Delaunay et à Thibault Keinerknecht (Musée Aquarium, Nancy, France), à Annelise Folie (Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique), à Claire Mellish (Natural History Museum, Londres, Royaume-Uni), à Liz Harper et à Matt Riley (Sedgwick Museum, Cambridge, Royaume-Uni), à Lee Ismail et à John Cooper (Booth Museum, Brighton, Royaume-Uni), à Hilary Blagbrough (British Antarctic Survey, Cambridge, Royaume-Uni), à Angela Ehling et à Tanja Wodtke (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin, Allemagne), à Christian Neumann et à Andreas Abele (Museum für Naturkunde, Berlin, Allemagne), à Georg Heumann, à Georg Oleschinski et à Jes Rust (Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Bonn, Allemagne), à Ingmar Werneburg (Eberhard Karls Universität, Tübingen, Allemagne), à Lionel Cavin et Pierre-Alain Proz (Muséum d'Histoire naturelle, Genève, Suisse), à Walter Etter (Naturhistorisches Museum, Bâle, Suisse), à Alessandro Garassino (Museo di Storia Naturale di Milano, Milan, Italie), à Rodney Feldmann (Kent State University, Kent, États-Unis), à Francisco Vega (Instituto de Geologia Mexico, Mexico, Mexique), à Angella Thompson et à Ann Molineux (Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, University of Texas, Austin, États-Unis), à Neil Landman, à Bushra Hussaini et à Stephen Thurston (American Museum of natural history, New York, États-Unis), à Thomas Jorstad, à Matthew Miller et à Laurence O'Reilly (Department of Paleobiology, Smithsonian Institution, Washington, D.C, États-Unis), à Michelle Coyne (Geological Survey of Canada, Ottawa, Canada), à Kristen Spring, à Andrew Rozefelds, à Debra Lewis et à Peter Waddington (Queensland Museum, Brisbane, Australie), à Hiroaki Karasawa (Mizunami Fossil Museum, Mizunami, Japon) et à Masaaki Ohara (Wakayama Prefectural Museum of Natural History, Wakayama, Japon).

Cette étude a aussi été enrichie par les dons et prêts de spécimens encore inédits par Damien Gendry (Université de Rennes 1, France) et Jean-Philippe Pezy (Université de Caen, France).

Un grand merci également à mes collègues paléocarcinologues, notamment Denis Audo (Yunnan University, Chine), Matúš Hyžný (Comenius University in Bratislava, Slovaquie), Adiël Klompmaker (University of California, États-Unis), Martina Kočová Veselská (Charles University, République Tchèque), Javier Luque (University of Alberta, Canada), Frederick Schram (University of Washington, États-Unis) Günter Schweigert (Staatliches Museum für Naturkunde, Allemagne), pour leur soutien bienveillant et les échanges intéressants.

Je tiens aussi à remercier Véronique Barriel pour son aide précieuse et ses conseils qui m'ont grandement aidé à réaliser et interpréter les analyses phylogénétiques.

Je veux aussi remercier chaleureusement les personnels de soutien à la recherche de l'UMR 7207 CR2P, en particulier Colas Bouillet, Yohan Despres, Lilian Cazes, Philippe Loubry, Maïté Adam, Angélina Bastos, Suzy Colas et Éric Tourneur dont les interventions dans la préparations de fossiles, les photographies ou l'acquisition de donnée au CT scan ou encore d'organisation des missions a lui aussi été indispensable au bon déroulement de cette étude. Un grand merci aussi à Florent Goussard pour son aide logistique et sa bonne humeur lorsque j'ai eu besoin d'utiliser du matériel informatique au laboratoire.

Je souhaite aussi toute la réussite possible à Salomé Strauch dans la poursuite de ses études. Son sérieux et son implication dans son stage furent les ingrédients d'une première expérience d'encadrement agréable et enrichissante.

J'ai aussi une pensée particulière pour Marie-Béatrice Forel et Ninon Robin, avec qui j'ai partagé le bureau dans la bonne humeur, même dans la chaleur étouffante des canicules estivales. Merci aussi à Jean-Michel Pacaud et Didier Merle qui contribuent à la bonne ambiance qui règne au sommet du labo.

Merci aussi à mes camarades du Muséum, doctorants ou non, Constance Bronnert, Caroline Jacquier, Clément Jauvion, Séverin Morel et Séverine Toussaint, ainsi qu'à mes amis de plus ou moins longue date, Cédric Chény, Julien Danzelle, Maxime Faye, Mathieu Garcia, Geoffrey Marlier, Angélina Martinez, Jonathan Ogez , France Polette, Quentin Richard, Anta Sarr, Hugo Saur et Yumi Sone, pour tous ces bons moments passés ensembles (la liste n'est assurément pas exhaustive). Mentions spéciales à Patrick Boquet qui a relu en partie la thèse, à la chasse aux fautes, et à Yann Leroy qui a jeté un œil à la bibliographie.

Je souhaite exprimer ma gratitude à Yves Bougeard pour m'avoir fait confiance et permis de m'installer sereinement en région parisienne.

Merci également à M. et Mme Fievez pour l'intérêt qu'ils ont portés à mon parcours et pour les échanges agréables que nous avons pu avoir.

Enfin je souhaite dédier ce travail à l'ensemble de ma famille, qui m'a toujours soutenu et encouragé dans mes choix.

Le 27 juillet 2018.

1031^{e} jour de thèse.

66 jours avant la soutenance.

36°C au thermomètre…

Résumé

Les érymides sont des crustacés décapodes marins ayant une morphologie comparable à celle des homards actuels. Ils sont regroupés au sein d'une unique famille, les Erymidae Van Straelen, 1925, caractérisée par la présence d'une plaque intercalaire dorsale. Ces crustacés sont présents dès la fin du Permien. Ils se sont diversifiés et répandus dans le monde entier au Jurassique et ont perduré jusqu'au Paléocène. Ils sont particulièrement abondants au Jurassique, fossilisés dans des dépôts issus d'environnements variés : de faible profondeur – comme les calcaires lithographiques de Solnhofen (Allemagne) –, très profonds – comme La Voulte (France) –, ou encore dans différents milieux de plate-forme – comme le Terrain à Chailles (France).

Depuis les premières descriptions d'érymides, au début du XIX^{e} siècle, de nombreux auteurs se sont attachés à décrire de nouvelles formes et à tenter d'élucider les affinités phylogénétiques de ces crustacés éteints. Ces nombreux travaux ont abouti à l'installation et à la propagation de confusions rendant douteuse la systématique des érymides tant au niveau des genres que des espèces. Ces problèmes taxinomiques particulièrement marqués chez les érymides — on parle d'ailleurs de « problème érymidien » — sont accompagnés d'un débat sur leur classification au sein des Pleocyemata. Jusqu'au début du XXI^{e} siècle, la majorité des auteurs les classaient dans l'infraordre des Astacidea mais de récentes analyses phylogénétiques suggèrent l'intégration des érymides au sein des Glypheidea. Une autre étude a même abouti à la remise en cause du statut éteint des érymides. En effet, Schram & Dixon (2004) ont observé la plaque intercalaire sur l'actuel *Enoplometopus* A. Milne Edwards, 1862. Leur analyse a ensuite conduit au regroupement de cette forme actuelle avec les érymides au sein d'un même clade nommé Erymida.

Les objectifs de cette thèse sont donc de remédier aux problèmes taxinomiques des érymides, d'élucider leurs affinités phylogénétiques et d'apporter des éléments permettant de mieux comprendre leur mode de vie et leur succès évolutif.

Pour ce faire, une révision systématique aussi exhaustive que possible, appuyée sur l'étude de plus d'un millier de spécimens, a été réalisée. Elle a permis d'homogénéiser la description des 6 genres et des 75 espèces reconnues et d'identifier les caractères nécessaires à l'étude phylogénétique.

L'arbre obtenu montre clairement que les érymides constituent un groupe particulier d'Astacidea auquel *Enoplometopus* n'appartient pas. De plus, la topologie de l'arbre de strict consensus soutient une refondation complète de la systématique du groupe. D'une unique famille, les érymides se retrouvent désormais répartis dans deux familles, distinguées par la présence/absence de la zone post-orbitaire : les Enoploclytidae n. fam. et les Erymidae. Cette dernière est d'ailleurs elle-même divisée en sous-familles, Eryminae Van Straelen, 1925 et Tethysastacinae n. s.–fam., en raison de l'architecture très simple des sillons de la carapace de *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016 comparée à celle des autres genres.

Cette étude a aussi été l'occasion de formuler des hypothèses paléobiogéographiques qui demeurent, hélas, en grande partie spéculatives et incomplètes du fait des importantes discontinuités géographiques et stratigraphiques du registre fossile. Les observations de stades larvaires, des yeux, de la morphologie des pinces, de pores cuticulaires et de la variabilité intraspécifique chez certains spécimens ont également permis, en s'appuyant sur les formes actuelles, d'émettre des hypothèses sur le mode de vie de ces crustacés disparus. Enfin, la grande tolérance environnementale déduite des différentes formations géologiques ayant livré des érymides fossiles est probablement une des clés de leur succès au Mésozoïque et soulève la question des raisons de leur extinction.

Abstract

Erymids are marine decapod crustaceans with a morphology close to that of extant lobsters. They are grouped within an unique family, Erymidae Van Straelen, 1925, based on the presence of a characteristic intercalated plate. These crustaceans were already present in the Permian, have become diversified and widespread during the Jurassic and have lasted until the Paleocene. The erymids are abundant during the Jurassic. They fossilized in deposits from various paleoenvironments: shallow water environments – like lithographic limestones from Solnhofen (Germany) –, from deep environments – like in La Voulte (France) –, and also from different platform environments – like the Terrain à Chailles (France).

Since the first descriptions of erymids in the first part of the XIXth century, numerous authors have described new species and have attempted to establish the phylogenetic affinities of these extinct crustaceans. This high number of studies resulted with the apparition and propagation of confusions. So, the systematics of the erymids has become doubtful at both generic and specific levels. These taxonomic problems strongly affecting the erymids — the so called « erymidian problem » — are increased by their uncertain phylogenetic relationships among the Pleocyemata. Until the XXIst century, most of the authors classified the erymids within the infraorder Astacidea but recent phylogenetic analyses suggest an integration within Glypheidea. Moreover, a study has led to question the extinct status of the erymids. Indeed, Schram & Dixon (2004) have observed an intercalated plate in the extant *Enoplometopus* A. Milne Edwards, 1862. Their analysis has resulted with the clustering of this extant lobster together with the erymids within a same clade named Erymida.

So, the purposes of this thesis are to rectify the taxonomic problems of the erymids, to elucidate their phylogenetic affinities and to provide observations which enable a better comprehension of their lifestyles and their evolutionary success.

To reach these goals, a systematic review, supported by the examination of more than a thousand specimens, has been done. It has resulted in a homogenisation of the descriptions of the 6 genera and 75 species herein recognized and in the identification of useful characters for the phylogenetic study.

The phylogenetic tree obtained clearly shows that erymids form a particular group of Astacidea and that *Enoplometopus* does not belong to this group. Moreover, the topology of the strict consensus tree supports a new systematic building of the group. From an unique family, the erymids are now spread into two families supported by the absence/presence of a post-orbital area: Enoploclytidae n. fam. and Erymidae. The last is also divided in subfamilies, Eryminae Van Straelen, 1925 and Tethysastacinae n. s.-fam., based on the very simple carapace groove pattern of *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016.

This new study on the erymids was also an occasion to provide some paleobiogeographic hypotheses. But, unfortunately, they remain speculative and incomplete due to geographic and stratigraphic discontinuities of the fossil record. Observations of larval stages, of eyes, of P1 chela morphologies, of cuticular pores, and of intraspecific variability on some specimens have also enabled comparisons with extant forms. These observations led to provide hypotheses on the lifestyle of these extinct lobsters. Finally, the strong environmental tolerance was probably one of the keys of the success of the erymids during the Mesozoic but raised interrogations about the reasons of their extinction.

Sommaire

1. INTRODUCTION.....**p. 1**
Contexte scientifique de l'étude.....p. 1
Historique des recherches.....p. 1
Évolution de la systématique des Erymidae Van Straelen, 1925.....p. 3
Quelles formes font partie des Erymidae ?.....p. 5
Problèmes de synonymies.....p. 6
Un groupe réellement éteint ?.....p. 7
Problématiques et objectifs de la thèse.....p. 7

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....**p. 9**
Échantillonnage.....p. 9
Acronymes des institutions et des collections .....p. 10
Anatomie .....p. 12
Morphologie générale.....p. 12
La plaque intercalaire.....p. 12
La zone post-orbitaire.....p. 14
Les sillons de la carapace.....p. 15
Morphologie des grandes pinces.....p. 16
Ornementation.....p. 17
Dimorphisme sexuel.....p. 17
Abréviations anatomiques utilisées.....p. 18
Préservation des fossiles et biais .....p. 19
Morphométrie .....p. 20
Analyse phylogénétique.....p. 23
Échantillonnage.....p. 23
Codage des caractères.....p. 27
Reconstitution phylogénétique.....p. 28
Optimisation des caractères.....p. 31

3. PHYLOGÉNIE DES ÉRYMIDES.....**p. 33**

4. VARIABILITÉ INTRASPÉCIFIQUE.....**p. 37**
Variabilité de l'architecture des sillons de la carapace d'*Eryma ventrosum* .....p. 37
Variabilité des pinces de la première paire de péréiopodes.....p. 38

5. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE .....**p. 41**
Famille Enoploclytidae nouvelle famille .....p. 42
Genre *Enoploclytia* M'Coy, 1849.....p. 42
Genre *Pustulina* Quenstedt, 1857.....p. 80
Famille Erymidae Van Straelen, 1925.....p. 111
Sous-famille Eryminae Van Straelen, 1925.....p. 112

Genre *Eryma* Meyer, 1840……..……...p. 113
Genre *Palaeastacus* Bell, 1850……...……p. 197
Genre *Stenodactylina* Beurlen, 1928……...p. 237
Sous-famille Tethysastacinae nouvelle sous-famille……....p. 276
Genre *Tethysastacus* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016……..p. 276
Bilan de la révision systématique…….....p. 280

6. PALÉOBIODIVERSITÉ ……..…..**p. 281**
Évolution de la diversité des érymides au cours du Mésozoïque…….……p. 281
Régions aux faunes remarquables……p. 284
Limites du registre fossile des érymides……...p. 286

7. PALÉOBIOGÉOGRAPHIE ……..……**p. 289**
Paléozoïque et Trias……p. 289
Jurassique ……....p. 289
Crétacé……p. 291
Paléogène……p. 294

8. ONTOGÉNIE ……**p. 295**
À l'état larvaire……...……..……...p. 295
À l'état adulte……..……...……p. 297
Mode de croissance……...……...p. 299

9. MODE DE VIE ET HABITAT……**p. 303**
Mode de vie……...……...p. 303
Milieux de vie…….....p. 305

10. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES……**p. 307**
Conclusions…….…..……..p. 307
Perspectives……p. 308

11. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES……..……**p. 309**

12. ANNEXES……**p.329**

1. INTRODUCTION

Les érymides sont des crustacés décapodes marins benthiques, aujourd'hui regroupés au sein d'une même famille : les Erymidae Van Straelen, 1925. Cette famille, considérée comme éteinte, est abondante dans le registre fossile du Mésozoïque, en particulier dans les dépôts jurassiques d'Europe occidentale (ex. : Mantell 1833 ; Schlotheim 1822 ; Bell 1863 ; Oppel 1861, 1862 ; Van Straelen 1925 ; Beurlen 1928 ; Förster 1966 ; Garassino & Schweigert 2006 ; Charbonnier *et al.* 2012b ; Hyžný *et al.* 2015 ; Devillez *et al.* 2016, 2017 ; Annexes 2 et 3). Cette famille est aussi présente sur tous les continents : en Afrique (Beurlen 1933 ; Joleaud & Hsu 1935 ; Secrétan 1964, 1984 ; Charbonnier *et al.* 2012a), en Amérique (Rathbun 1923, 1926 a, b, 1935 ; Stenzel 1945 ; Feldmann & McPherson 1980 ; Aguirre-Urreta & Ramos 1981 ; Aguirre-Urreta 1982, 1989 ; Schweitzer & Feldmann 2001 ; Feldmann & Titus 2006 ; Feldmann & Haggart 2008 ; Vega *et al.* 2013), en Antarctique (Taylor 1979 ; Aguirre-Urreta 1989), en Asie (Roger 1946 ; Förster & Seyed-Emami 1982 ; Garassino 1994 ; Karasawa *et al.* 2008 ; Kato *et al.* 2010 ; Charbonnier *et al.* 2017), et en Australie (Woodward 1877 ; Etheridge Jr. 1914 ; Woods 1957). À cette vaste répartition paléogéographique s'ajoute une très grande distribution stratigraphique. Le plus ancien fossile d'Erymidae est issu de dépôts de la fin du Permien en Sibérie (Birshtein 1958 ; Devillez & Charbonnier 2017 ; Annexe 4) et les plus récents proviennent de la fin du Paléocène, au sud des États-Unis et au nord du Mexique (Rathbun 1935 ; Vega *et al.* 2007 ; Martínez-Díaz *et al.* 2017), soit une extension stratigraphique d'environ 200 Ma.

Contexte scientifique de l'étude

Historique des recherches

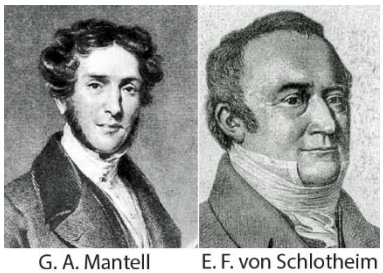


Fig. 1 : Deux des pionniers de l'étude des érymides.
Fig. 1: Two pioneers of erymid study.

Les premières descriptions de fossiles aujourd'hui attribués à des érymides ont été effectuées dès le début du XIX^{e} siècle par Mantell (1822, 1824, 1833), Schlotheim (1822) et Münster (1839 ; Fig. 1). Ces auteurs ont en effet donné des descriptions des faunes arthropodiennes marines issues des formations crayeuses du sud du Royaume-Uni pour le premier et des calcaires lithographiques de Solnhofen (Allemagne) pour les seconds. Ces faunes incluent *Astacus leachii* Mantell, 1822, l'espèce-type du genre *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Astacus sussexiensis* Mantell, 1824, l'espèce-type de *Palaeastacus* Bell, 1850, et enfin *Macrourites modestiformis* Schlotheim, 1822 qui est devenue par la suite l'espèce-type du genre *Eryma* établi un peu plus tard par Meyer (1840a). Ce dernier, avec Quenstedt (1850) et Bell (1850 ; Fig. 2), est à l'origine d'une seconde vague d'étude sur les faunes paléontologiques au cours de laquelle plusieurs espèces d'érymides furent décrites (Fig. 3). Au début de la seconde moitié du XIX^{e} siècle les travaux sur les faunes d'Europe occidentale (Allemagne, France, Royaume-Uni) de Bell (1857,

1863), d'Étallon (1857, 1859, 1861) et surtout d'Oppel (1861, 1862 ; Fig. 4) sont à l'origine d'une forte augmentation du nombre d'espèces de crustacés fossiles décrites, dont de nombreuses d'érymides (Fig. 3). Les deux décennies suivantes furent plus calmes pour l'étude des érymides d'un point de vue taxinomique, bien que quelques formes considérées comme nouvelles furent décrites (ex. : Trautschold 1866 ; Schlüter 1879 ; Wright 1881).

Fig. 2 : Auteurs clés du milieu du XIX^{e} siècle. T. Bell : National Portrait Gallery, London.
Fig. 2: Important authors of XIXth century.

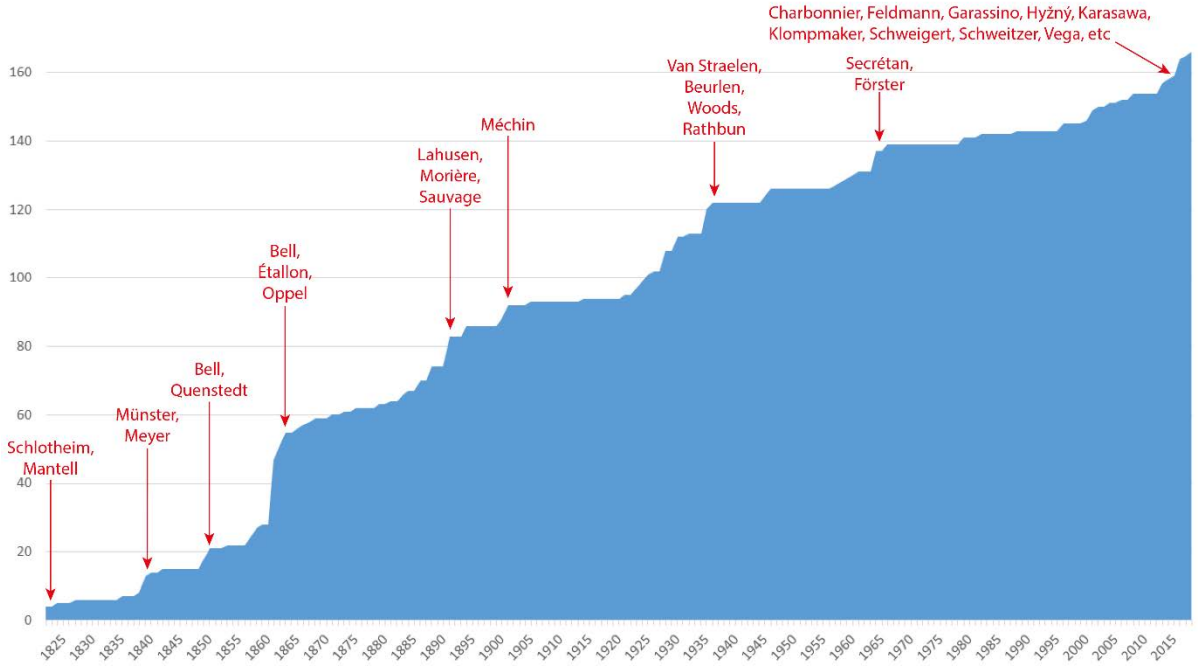


Fig. 3 : Courbe cumulative du nombre d'épithètes spécifiques attribuées à des érymides de 1822 à 2018.
Fig. 3: Cumulative number of specific epithets attributed to erymids between 1822 and 2018.

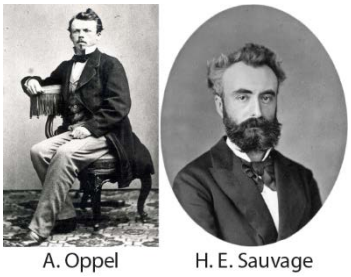


Fig. 4 : Deux auteurs clés de la seconde moitié du XIX^{e} siècle. A. Oppel : Archiv der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie ; H. E. Sauvage : A. Quinet.
Fig. 4: Two important authors of second part of XIXth century.

La fin du XIX^{e} siècle voit arriver de nouvelles études sur les faunes d'érymides européennes, essentiellement descriptives une nouvelle fois, réalisées notamment par Morière (1888), Sauvage (1891 ; Fig. 4) et Lahusen (1894). Ce regain d'intérêt se traduit sur la figure 3 par un nouveau pic de descriptions spécifique au cours de cette période.

À la suite de l'étude sur les crustacés fossiles de Lorraine dans laquelle Méchin (1901) a lui aussi décrit quelques formes nouvelles, on constate un replat sur la figure 3 qui correspond au début du XX^{e} siècle, période au cours de laquelle assez peu de travaux sur les érymides sont parus. C'est au cours des années 1920 et du début des années 1930, notamment avec les contributions importantes de Van

Straelen (1921, 1922, 1923, 1925), de Beurlen (1928) et de Woods (1930) que les faunes de crustacés d'Europe, notamment les érymides, constituèrent à nouveau un centre d'intérêt pour les paléontologues (Fig. 5). C'est d'ailleurs en 1925 que la plaque intercalaire fut reconnue comme un caractère anatomique de première importance par Victor Van Straelen. Ce dernier instaura dès lors la famille des Erymidae, consensuelle parmi les auteurs suivants, bien que sa composition soit très largement débattue. Les premiers travaux d'importances sur des faunes d'Erymidae extra-européennes ont été réalisés par Rathbun dans les années 1920 – 1930 pour l'Amérique du Nord (1923, 1926 a, b, 1935 ; Fig. 5), et dans les années 1960 avec la monographie de Secrétan (1964) pour Madagascar. C'est alors qu'arriva la contribution majeure de Förster (1966 ; Fig. 5) : un travail de synthèse et de révision complète sur les Erymidae dont le nombre d'espèces fut drastiquement revu à la baisse. Effectivement, sur les 140 espèces décrites jusqu'alors, Förster n'en maintint que 70.

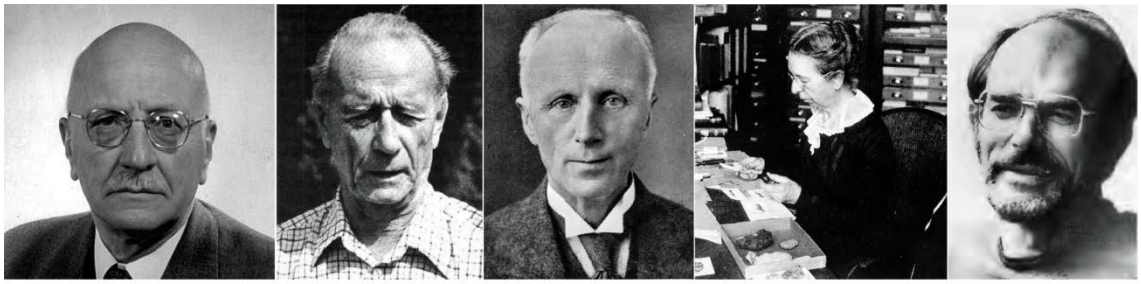


Fig. 5 : Quelques-uns des auteurs clés du XX^{e} siècle. V. Van Straelen : Université de Gand ; K. Beurlen : A. Tollmann ; H. Woods : O. M. B. Bulman ; M.J. Rathbun : Smithsonian Institution Archives ; R. Förster : D. Herm.
Fig. 5: Some important authors of XXth century.

Durant le dernier tiers du XX^{e} siècle le nombre d'études paléontologiques sur les crustacés en général, et sur Erymidae en particulier, ne fut plus aussi important que précédemment. Cela se manifeste clairement sur la figure 3 par un large replat.

C'est à partir de la fin des années 1990, mais surtout depuis le début des années 2000, que la paléocarcinologie, l'étude des crustacés fossiles, connaît un nouvel essor grâce aux nombreux travaux réalisés autour du monde par, entre autres, Charbonnier (France), Feldmann (États-Unis), Garassino (Italie), Hyžný (Slovaquie), Karasawa (Japon), Klompmaker (États-Unis), Schweigert (Allemagne), Schweitzer (États-Unis) et Vega (Mexique).

Évolution de la systématique des Erymidae Van Straelen, 1925

La plupart des genres d'érymides furent décrit au XIX^{e} siècle : *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Eryma* Meyer, 1840, *Klytia* Meyer, 1840, *Palaeastacus* Bell, 1850, *Phlyctisoma* Bell, 1863 et *Pustulina* Quenstedt, 1857. Sans tenir compte des classifications systématiques successives appliquées aux crustacés, l'idée que les érymides étaient de proches parents des homards et des écrevisses actuels fait consensus dans la littérature du XIX^{e} et du XX^{e} siècle. Van Straelen (1925) a donc établi la famille Erymidae en tant que membre des Nephropsidea Ortmann, 1896 (Reptantia Boas, 1880 : Astacura Borradaile, 1907). Rathbun (1926a, b) et Van Straelen (1928, 1936) ont maintenu cette classification tandis que Beurlen (1927) a préféré inclure les érymides dans une nouvelle famille, les Paranephropsidae. Il a ensuite émis

l'hypothèse d'un lien avec les Glypheidae Zittel, 1885 et suggéré la possibilité d'une ascendance directe du homard triasique *Clytiopsis* Bill, 1914. Beurlen (1928) a ensuite distingué deux sous-familles au sein des Paranephropsidae, les Eryminae et les Clytiopsinae, dans le but de retirer *Clytiopsis* et *Pseudopemphix* Wüst, 1903 des Glypheidae et de les regrouper avec les homards mésozoïques munis de pinces véritables. Plus tard, Beurlen & Glaessner (1930) ont tentés d'établir une nouvelle classification pour l'ancien groupe des Reptantia en les divisant en de nouveaux sous-ordres : Trichelida et Heterochelida. Les Trichelida étaient établis sur la présence de pinces aux extrémités des trois premières paires de péréiopodes. Ils intégraient donc les crevettes penaeides et sténopodides (Nectochelida Beurlen & Glaessner, 1930) et les homards précédemment classés dans les Astacura (Proherpochelida Beurlen & Glaessner, 1930 et Herpochelida Beurlen & Glaessner, 1930). Les Erymidae (Eryminae + Clytiopsinae) étaient inclus dans les Proherpochelida en raison des caractéristiques de leur carapace et de leur pléon (ex. : présence de trois sillons transverses, premier segment du pléon plus court que le second). Cette classification n'a pas fait consensus et ne fut utilisée que par Kuhn (1961) et Oravecz (1962). Mertin (1941) et Förster (1965, 1966) ont conservé le sous-ordre des Trichelida tout en utilisant la même classification que Van Straelen et Rathbun pour les rangs inférieurs (i.e., Erymidae inclus dans les Nephropsidea). Contrairement à Kuhn, Oravecz, Mertin et Förster, la plupart des auteurs ayant travaillé sur les érymides ont conservé la classification de Borradaile (1907), avec quelques variations aux rangs inférieurs à la « section » : le rang de Nephropsidea a varié de la « tribu » (Woods 1930 ; Woods 1957) à la « superfamille » (Stenzel 1945) ; Roberts (1962) a maintenu les érymides dans les Paranephropsidae tandis que Secrétan (1964) a érigé la tribu Homaridea pour séparer les Erymidae et les autres homards munis de pinces des Pemphicidae Van Straelen, 1928. La nouvelle classification proposée par Glaessner (1969) place les Erymidae aux côtés des autres homards munis de pinces au sein de l'infra-ordre Astacidea Latreille, 1802 (Decapoda, Pleyocemata Burkenroad, 1963). Cette classification fut adoptée et conservée par de nombreux auteurs (Taylor 1979 ; Beikirch & Feldmann & McPherson 1980 ; Aguirre-Urreta & Ramos 1981 ; Aguirre-Urreta 1989 ; Forest & Saint Laurent 1989 ; Martill 1991 ; Wittler 1998 ; Garassino 1996 ; Schweigert *et al.* 2000 ; Jagt & Fraaije 2002 ; Garassino & Krobicki 2002 ; Crônier & Courville 2004 ; Etter 2004 ; Garassino & Schweigert 2006 ; Schweigert 2013 ; Charbonnier *et*

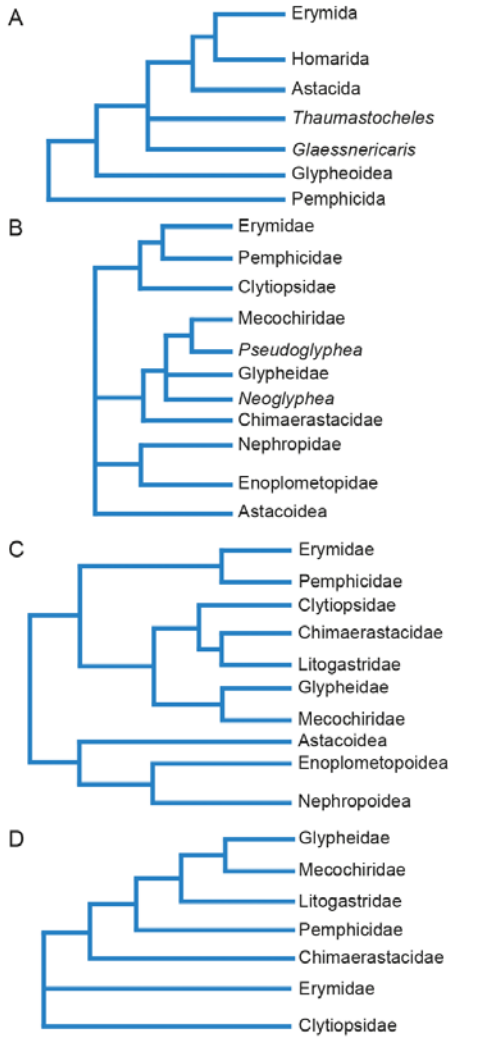


Fig. 6 : Résultats des analyses phylogénétiques précédentes. **A,** Schram & Dixon (2004) ; **B,** Amati *et al.* (2004) ; **C,** Karasawa *et al.* (2013) ; **D,** Charbonnier *et al.* (2015).

Fig. 6: Results of previous phylogenetic studies.

al. 2013). Plus tard, Martin & Davis (2001) introduisirent le rang supplémentaire de la superfamille afin de résoudre le problème nomenclatural résultant de l'introduction des glyphées dans les Astacidea. Cette organisation au niveau de la superfamille, soutenue par la phylogénie d'Amati *et al.* (2004 ; Fig. 6B), fut donc ajoutée à la classification de Glaessner (1969) et les Erymidae devinrent une partie des Erymoidea Van Straelen, 1925 (Feldmann & Titus 2006 ; Feldmann & Haggart 2008 ; Vega *et al.* 2007 ; Karasawa *et al.* 2008 ; Charbonnier *et al.* 2017).

Au cours de la première décennie du XXI^{e} siècle, plusieurs contributions remirent en question la position traditionnelle des Erymidae au sein des Astacidea, avec les autres homards munis de pinces. En effet, Ahyong (2006), suivi par De Grave *et al.* (2009), a inclus les Erymoidea dans l'infra-ordre Glypheidea Zittel, 1885. Cette classification, soutenue par les résultats phylogénétiques de Karasawa *et al.* (2013 ; Fig. 6C), a été retenue par plusieurs autres auteurs (Schweitzer *et al.* 2010 ; Charbonnier & Garassino 2012 ; Charbonnier *et al.* 2012a, b ; Feldmann *et al.* 2012, 2015 ; Schweitzer & Feldmann 2014 ; Martínez-Díaz *et al.* 2017). Cependant, les résultats phylogénétiques de Charbonnier *et al.* (2015 ; Fig. 6D) excluent clairement les Erymidae représentés – par *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964, *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) et *Pustulina spinulata* (Secrétan, 1964) – des Glypheidea. En raison des résultats contradictoires des études récentes, plusieurs auteurs adoptèrent une approche neutre vis-à-vis de la position systématique des érymides en choisissant de ne pas lister de rang taxinomique au-delà de la superfamille (Vega *et al.* 2013 ; Bravi *et al.* 2014 ; Charbonnier *et al.* 2014b ; Hyžný *et al.* 2015 ; Devillez *et al.* 2016, 2017, 2018 ; Devillez & Charbonnier 2017).

Quelles formes font partie des Erymidae ?

Aux affinités phylogénétiques non résolues s'ajoute le problème de la composition des Erymidae, débattue sans discontinuité depuis l'instauration de cette famille. Initialement, Van Straelen (1925) a établi cette famille pour regrouper *Eryma* et *Enoploclytia* sur la base de la présence de la plaque intercalaire. Il y a également placé, sans toutefois en préciser les raisons, les genres *Olinaecaris* Van Straelen, 1925, *Palaeastacus* et *Pustulina*. Un peu plus tard, Van Straelen (1928) a aussi placé les genres du Trias *Aspidogaster* Assmann, 1927, *Clytiopsis*, *Lissocardia* Meyer, 1851, *Piratella* Assmann, 1927 et *Pseudopemphix* dans les Erymidae. Alors que Beurlen (1927) a inclus *Clytia*, *Eryma*, *Erymastacus* Beurlen, 1928, *Enoploclytia* et *Stenodactylina* Beurlen, 1928 dans les Eryminae (Paranephropsidae), Glaessner (1929) a regroupé tous les genres précédemment cités (à l'exception d'*Olinaecaris*) plus *Phlyctisoma* au sein des Erymidae. Par la suite, Beurlen & Glaessner (1930), Förster (1966) et Glaessner (1969) conservèrent les sous-familles de Beurlen mais avec quelques réarrangements :

- Beurlen & Glaessner (1930) ont retiré *Stenodactylian* des Eryminae ;
- Förster (1966) a considéré 2 genres dans les Clytiopsinae (*Clytiopsis* et *Paraclytiopsis* Oravecz, 1962) et 6 dans les Erymidae (*Clytiella* Glaessner, 1931, *Enoploclytia*, *Eryma*, *Palaeastacus*, *Phlyctisoma* et *Protoclytiopsis* Birshtein, 1958) ;
- Glaessner (1969) a conservé la composition de Förster (1966) à laquelle il a rajouté *Klytia* et *Stenodactylina* chez les Eryminae, et les Clytiopsinae ont été étendus par la réintégration de *Lissocardia* et *Piratella*.

Après ces travaux, l'organisation des Erymidae en sous-familles a été abandonnée (ex. : Feldmann & Titus 2006 ; Feldmann & Haggart 2008), mis à part Beikirch & Feldmann (1980) et Klompmaker & Fraaije (2011) qui ont décrit et assignés *Oosterinkia* au Eryminae.

De Grave *et al.* (2009), suivis par Schweitzer *et al.* (2010), ont considérés en tant qu'Erymidae pratiquement les mêmes genres que Glaessner (1969) mais en tenant compte des contributions plus récentes :

- *Galicia* Garassino & Krobicki, 2002 a été ajouté ;
- en accord avec Förster (1967), *Lissocardia* et *Piratella* sont synonymes ;
- *Erymastacus* et *Klytia* sont synonymes d'*Eryma* ;
- en accord avec Schweigert *et al.* (2000), *Phlyctisoma* est synonyme de *Pustulina*.

En s'appuyant sur la présence ou non d'une plaque intercalaire, Feldmann *et al.* (2012) ont distingué deux familles : les Clytiopsidae, dépourvus de plaque intercalaire (*Clytiella*, *Clytiopsis*, *Galicia*, *Koryncheiros* Feldmann, Schweitzer, Hu, Zhang, Zhou, Xie, Huang & Wen, 2012, *Lissocardia*, *Paraclytiopsis*, *Protoclytiopsis*), et les Erymidae, qui en possèdent une (*Enoploclytia*, *Eryma*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina*). Cette séparation est soutenue par la phylogénie de Karasawa *et al.* (2013) et maintenue par Feldmann *et al.* (2015). Néanmoins, les Clytiopsidae ont été assignés aux Glypheoidea alors que les Erymidae ont été maintenus dans les Erymoidea et ont bénéficié de la réintégration de *Galicia*, *Olinaecaris* et *Oosterinkia*. Plus tard, la révision des érymides du Crétacé inférieur de Devillez *et al.* (2016) a amené à la description d'un nouveau genre, *Tethysastacus*, inclus dans les Erymidae sur la base de la présence d'une plaque intercalaire. Plus récemment encore, Devillez & Charbonnier (2017), sur la base de l'architecture des sillons de la carapace, ont intégré *Galicia* et *Protoclytiopsis* à la synonymie d'*Eryma*. D'après les travaux les plus récents, six genres constituent la famille des Erymidae : *Enoploclytia*, *Eryma*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina* et *Tethysastacus*.

Problèmes de synonymie

Le manque de clarté de la systématique et de la définition des genres d'érymides s'accompagne de problèmes au niveau des définitions des espèces, dont un grand nombre a été décrit depuis le XIX^{e} siècle.

La dernière révision majeure effectuée par Förster (1966) remonte à plus de 50 ans. Förster y émet le constat que les Erymidae ont une morphologie conservatrice et l'étude de la synonymie des espèces reconnues dans ce travail permet de se rendre compte que certaines espèces comme *Eryma bedeltum* (Quenstedt, 1857) ou *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) accumulent un nombre conséquent d'espèces synonymes (respectivement 17 et 9). Le réexamen du matériel-type d'*Eryma greppini* Oppel, 1861 dans un « premier pas de révision des érymides », a amené Charbonnier *et al.* (2014b) à questionner la pertinence de l'invalidation d'espèces d'érymides considérées comme des synonymes d'autres formes. Ainsi *E. greppini* était un synonyme d'*E. bedeltum*. Mais l'observation d'une paire de dômes dorsaux dans la région céphalique absente chez *E. bedeltum* est une particularité en faveur de la validité d'*E. greppini*. Cette espèce a donc été retirée de la synonymie d'*E. bedeltum*. Le cas

d'*E. greppini* met en avant l'existence de mises en synonymie non justifiées et interroge par conséquent sur la validité de la synonymie des différentes espèces d'érymides.

Un groupe réellement éteint ?

Les résultats de la phylogénie de Schram & Dixon (2004 ; Fig. 6A) proposent la réunion des Erymidae avec les actuels Enoplometopidae Saint Laurent, 1988 dans un même clade appelé Erymida. Ce rapprochement est fondé sur la présence d'une plaque intercalaire chez *Enoplometopus* A. Milne-Edwards, 1862. Ce caractère morphologique est considéré comme unique parmi les crustacés décapodes (Feldmann *et al.* 2012). Le regroupement de ces formes actuelles avec les Erymidae au sein d'un même clade sur la base de la présence de cette plaque remet en question le statut « éteint » du groupe. En effet, en considérant ces résultats il est possible d'envisager qu'*Enoplometopus* soit une « forme relique » d'Erymidae.

Problématiques et objectifs de la thèse

Les grandes incertitudes taxinomiques associées aux errances systématiques introduites par les nombreux auteurs ayant étudié les Erymidae constituent le « problème érymidien ». En effet, tous ces problèmes créent une grande confusion dans les définitions de genres et d'espèces qui rendent incertaines les études pouvant être réalisées sur le groupe. Ils empêchent d'avoir une vision d'ensemble claire et cohérente de la diversité de ces crustacés qui représentent tout de même, d'après Schweitzer *et al.* (2010), environ 5% de l'ensemble des crustacés décapodes fossiles connus à l'heure actuelle.

Afin de résoudre le « problème érymidien », une révision systématique complète du groupe est ici proposée. Celle-ci s'appuie dans la mesure du possible sur les spécimens-types conservés dans diverses institutions (notamment européennes), sachant que nombre d'entre eux sont perdus ou ont été détruits pendant la Seconde Guerre Mondiale (Förster 1966). Cette révision, outre le fait qu'elle permet d'apprécier clairement la diversité des Erymidae, permet aussi d'avoir une base solide et homogène en vue de la collecte de données morphologiques potentiellement utilisables dans le cadre d'une analyse phylogénétique.

Le second volet de l'étude éclaircit les affinités phylogénétiques des érymides avec les Glypheidea et les Astacidea. Il permet également de délimiter le groupe de manière plus nette et d'établir si les érymides perdurent à l'heure actuelle au travers des Enoplometopidae.

Enfin, à partir des fossiles et des connaissances actuelles sur les crustacés décapodes cette étude est aussi l'occasion d'apporter quelques informations à propos du mode de vie et de l'écologie méconnus des Erymidae dans le cadre d'une synthèse paléo-écologique et paléo-environnementale.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Échantillonnage

La plupart des fossiles d'Erymida proviennent d'Europe, ce qui n'est pas surprenant étant donné que c'est le continent dont les faunes paléontologiques ont été le plus étudiées depuis le début du XIX^{e} siècle. Par conséquent, les collections les plus importantes d'érymides sont conservées dans des institutions européennes, principalement en France, au Royaume-Uni et en Allemagne. Au cours du travail présenté ici, j'ai eu l'occasion d'examiner des fossiles conservés dans les collections de plusieurs institutions :

- Observatoire des Sciences de l'Univers (Grenoble, France), Octobre 2015 ;
- Booth Museum of Natural History (Brighton, Royaume-Uni), Mai 2016 ;
- Natural History Museum (Londres, Royaume-Uni), Mai 2016 ;
- Sedgwick Museum of Earth Sciences (Cambridge, Royaume-Uni), Mai 2016 ;
- Museum für Naturkunde (Berlin, Allemagne), Novembre 2017 ;
- Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie (Munich, Allemagne), Novembre 2017 ;
- Staatliches Museum für Naturkunde (Stuttgart, Allemagne), Novembre 2017 ;
- Fachbereichs Geowissenschafte, Eberhard Karls Universität (Tübingen, Allemagne), Novembre 2017 ;
- Naturhistorisches Museum (Bâle, Suisse), Novembre 2017 ;
- Paléospace l'Odyssée (Villers-sur-Mer, France), Décembre 2017 ;
- Musée-aquarium (Nancy, France), Mars 2018 ;
- Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles, Belgique), Avril 2018.

Un emprunt a aussi pu être effectué dans les collections de l'Université Claude Bernard, à Lyon (France) et des contacts ont été établis avec les conservateurs des collections contenant des spécimens types et figurés afin d'en obtenir des photographies. Certaines demandes restées lettre morte ainsi que la perte ou destruction de certains spécimens types n'ont pas permis l'étude de l'ensemble du matériel historique. De fait, la dispersion des collections, les difficultés à contacter certains responsables de collections, à localiser des spécimens types et figurés ainsi que la perte ou la destruction de matériel sont les principaux obstacles à toute révision taxinomique qui se voudrait exhaustive.

Pour cette étude, le matériel a été examiné directement sur les spécimens quand ce fut possible, ou par le biais de photographies de haute résolution. Au total 1085 spécimens d'érymides ont été examinés au cours de ce travail.

Acronymes des institutions et des collections

AMNH	American Museum of Natural History, New York (États-Unis).
BAS	British Antarctic Survey, Cambridge (Royaume-Uni).
BGR	Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin (Allemagne).
BM	Booth Museum of Natural History, Brighton (Royaume-Uni).
BSPG	Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie, Munich (Allemagne).
CPC	Museo del Desierto, Saltillo (Mexique).
CSMNF	Museo di Paleontologia de l'Università degli Studi di Napoli "Federico II", Naples (Italie).
FSL	Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon (France).
GPIT	Fachbereichs Geowissenschafte, Eberhard Karls Universität, Tübingen (Allemagne).
GSC	Geological Survey of Canada, Ottawa (Canada).
IGM	Instituto de Geología, Universidad Nacional de Paleontología, Mexico (Mexique).
IRSNB	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles (Belgique).
KGP-MH	Katedra geológie a paleontológie, Prírodovedecká fakulta, Univerzity Komenského v Bratislave, Bratislava (Slovaquie).
MAN	Musée-aquarium, Nancy (France).
MC-P	Collections du Muséum Cuvier, ville de Montbéliard, Dépôt Université des Sciences de Besançon (France).
MFN	Museum für Naturkunde, Berlin (Allemagne).
MHNC	Muséum d'Histoire naturelle, Chambéry (France).
MHNL	Musée des Confluences, Lyon (France).
MHNLM	Muséum d'Histoire naturelle, le Mans (France).
MJSN	Musée jurassien des sciences naturelles, Porrentruy (Suisse).
MNHG	Muséum d'Histoire naturelle, Genève (Suisse).
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France).
MSNM	Museo di Storia Naturale di Milano, Milan (Italie).
MUZ	Museo de Múzquiz, Coahuila (Mexique).

NHMUK Natural History Museum, Londres (Royaume-Uni).

NM Národní Muzeum, Prague (République Tchèque).

NMB Naturhistorisches Museum Basel, Bâle (Suisse).

NPL Non-Vertebrate Palaeontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, University of Texas, Austin (États-Unis).

OSUG Observatoire des Sciences de l'Univers, Grenoble (France).

PF Musée Pierres Folles, Saint-Jean-des-Vignes (France).

PIM Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Zurich (Suisse).

PIN Palaeontological Institute, Moscou (Russie).

PVM Paléospace l'Odyssée, Villers-sur-Mer (France).

QM Queensland Museum, Brisbane (Australie).

RBCM Royal British Columbia Museum, Victoria (Canada).

SM Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge (Royaume-Uni).

SMNS Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (Allemagne).

STIPB Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Bonn (Allemagne).

UQ University of Queensland, Brisbane (Australie).

UR Laboratoire de paléontologie de l'Université de Rennes, Rennes (France).

USNM United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. (États-Unis).

WMNH-Ge Muséum Préfectural d'Histoire Naturelle, Wakayama (Japon).

Anatomie

Morphologie générale

La carapace sub-cylindrique munie d'un rostre, avec une marge ventrale arrondie, le pléon allongé terminé par un telson portant de larges uropodes arrondis avec une diérèse sur l'exopode ainsi que les trois paires de pinces, dont la première est massive, confèrent aux Erymida une morphologie typique de homard (Fig. 7).

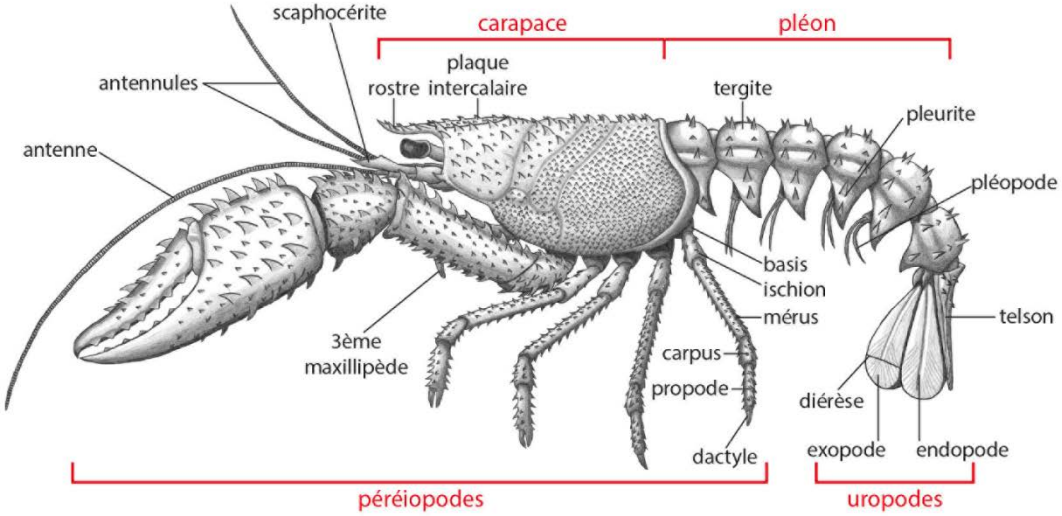


Fig. 7 : Anatomie des Erymida. Dessin : J. Devillez.
Fig. 7: Anatomy of Erymida. Drawing J. Devillez.

La plaque intercalaire

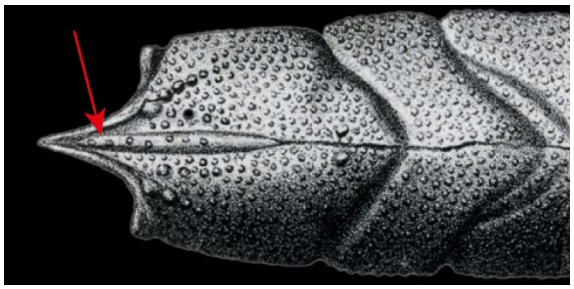


Fig. 8 : Figure originale d'Oppel (1862 : pl. 4, fig. 9a) montrant la plaque intercalaire.
Fig. 8: Original figure of Oppel (1862: pl. 4, fig. 9a) showing the intercalated plate.

La particularité anatomique des Erymida est la plaque intercalaire (Glaessner 1969 ; Schram & Dixon 2004). Cette plaque, fusiforme, délimitée par des sillons, se situe sur la face dorsale de la région céphalique et se prolonge jusque sur le rostre (Fig. 8). Si la présence de cette plaque intercalaire est bien connue depuis le XIX^{e} siècle, sa fonction, si elle en a une, demeure inconnue.

Van Straelen (1925) a émis l'hypothèse que la plaque intercalaire, en vertu de sa position, pourrait être reliée à un organe dorsal médian. Cette désignation est cependant ambiguë car elle a été utilisée de la même manière pour désigner une structure présente à l'état embryonnaire uniquement – l'organe dorsal embryonnaire – et une autre structure présente chez les larves et les adultes mais jamais chez les embryons – l'organe dorsal cuticulaire (Robertson 2013). Hansen (1921) et Van Straelen (1925), mentionnant la présence de l'« organe dorsal » chez les embryons, larves et adultes d'autres crustacés, ne faisaient de fait pas la distinction entre la structure embryonnaire et cuticulaire dont les fonctions, bien que mal connues, diffèrent.

L'organe dorsal embryonnaire est présent chez de nombreux crustacés. Ces fonctions restent largement méconnues. Il pourrait intervenir dans le cadre de la mue, de l'utilisation du sac vitellin et/ou de l'osmorégulation (Glaessner 1969 ; Meschenmoser 1989 ; Seneviratna & Taylor 2006 ; Robertson 2013). Quoi qu'il en soit, le fait que l'organe dorsal embryonnaire ne soit présent qu'au stade embryonnaire ne permet pas d'établir un lien avec la plaque intercalaire des Erymida, à moins que celle-ci ne constitue une néoténie.

L'organe dorsal cuticulaire a été observé, notamment, chez les larves et les adultes de Penaeidae Rafinesque, 1815, de Sergestidae Dana, 1852, de Caridea Dana, 1852 (Hansen 1921 ; Glaessner 1969), mais aussi chez les larves d'*Homarus* Weber, 1795, *Nephrops* Leach, 1814, des branchiopodes, des amphipodes et l'isopode *Cyathura polita* (Stimpson, 1856) (Laverack & Barrientos 1985 ; Barrientos & Laverack 1986 ; Charmantier 1998). Il se présente sous la forme d'une région ovale souvent démarquée par une fine bordure cuticulaire et légèrement surélevée (Martin & Laverack 1992 ; Olesen 1996) et est composé d'une unique cellule glandulaire centrale ouverte sur la ligne médiane, juste derrière le rostre. Il est bordé de 4 dépressions contenant un mamelon central avec une terminaison ciliée (Fig. 9). La fonction de cet organe est inconnue. La plupart des auteurs lui attribuent une fonction sensorielle, peut-être impliqué dans la chimioréception (Laverack & Barrientos 1985 ; Barrientos & Laverack 1986 ; Robertson 2013). L'organe dorsal cuticulaire serait relié d'une manière inconnue à la cellule glandulaire centrale. La physiologie, les stimuli perçus, les réponses sensorielles et le contrôle de la sécrétion sont inconnus. De plus, selon Barrientos & Laverack (1986), les structures en dôme, similaires, observées par Hansen (1921) dans des stades post-larvaires ne seraient pas reliées à cet organe. Donc, le fait qu'il s'agisse d'une structure purement larvaire indique que celle-ci est active au stade planctonique. Les travaux de Charmantier (1998) ont montré quant à eux que l'organe dorsal de la larve du branchiopode *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), de certains amphipodes et de l'isopode *C. polita* est impliqué dans l'osmorégulation. C'est un organe qui contient de nombreuses cellules transporteuses d'ions et c'est un site d'excrétion active de Na^+ et de Cl^-. Au regard de l'aspect de l'organe dorsal cuticulaire des larves de décapodes, entouré d'une couche cuticulaire surélevée, il apparaît peu probable que la plaque intercalaire, délimitée par des sillons, soit une réminiscence de cet organe à l'état adulte.

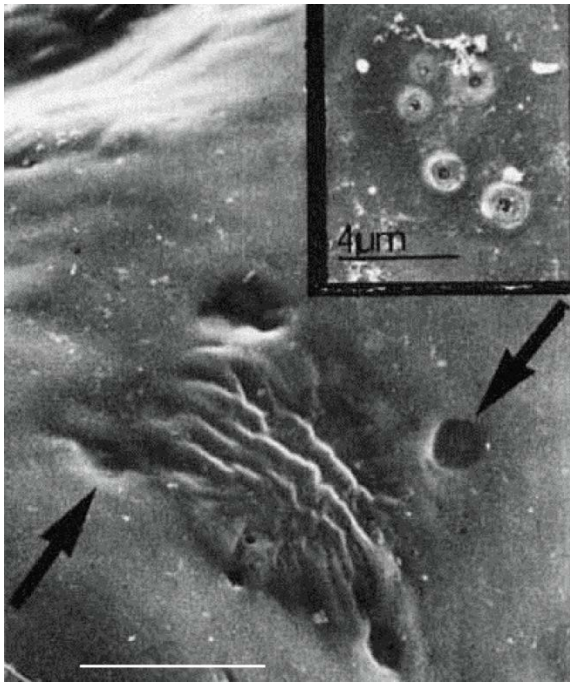


Fig. 9 : Organe dorsal cuticulaire de la larve d'*Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758) au stade 1. Figure originale de Barrientos & Laverack (1986 : Fig. 3). Les flèches indiquent des dépressions périphériques ; l'encadré est un agrandissement d'une des dépressions. Échelles : 200 µm.

Fig. 9: Cuticular dorsal organ of the stade 1 larvae of *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758). Original figure Barrientos & Laverack (1986: Fig. 3). The arrows show the peripheral depressions; the upper right square show details of a depression. Scale bar: 200 µm.

Les phyllocarides, malacostracés nageurs présents depuis le Cambrien, ont une plaque rostrale sub-triangulaire et articulée au bouclier thoracique (Fig. 10). Selon Vannier *et al.* (1997), cette plaque qui est l'élément le plus antérieur de la carapace pourrait avoir un rôle de protection, notamment lors d'activité de creusement en empêchant l'entrée de sédiment dans la carapace. L'absence d'attache musculaire indique que les mouvements de cette plaque sont passifs (Cannon 1960). La plaque rostrale est donc un élément extérieur à la carapace, ce qui n'est pas le cas de la plaque intercalaire des érymides. De par sa position et son absence d'articulation elle n'a pas de fonction de protection différente du reste de la carapace. Il est finalement peu probable que la plaque rostrale des phyllocarides soit homologue de celle des érymides. Ainsi, en l'état actuel des connaissances il n'est pas possible d'établir la fonction de la plaque intercalaire.

Fig. 10 : Le phyllocaride *Nebalia bipes* (O. Fabricius, 1780). Échelle : 1 mm. Photographie : H. Hillewaert.
Fig. 10: The phyllocarid *Nebalia bipes* (O. Fabricius, 1780). Scale bar : 1 cm. Photograph : H. Hillewaert.

La zone post-orbitaire

L'observation attentive de certains érymides a permis de mettre en évidence une structure relativement complexe de la terminaison antérieure de la carapace, au niveau de l'échancrure orbitaire. Bien que Taylor (1979) et Feldmann & Titus (2006) aient mentionné et figurés un prolongement antérieur du sillon antennaire lors des descriptions de *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979 et d'*Eryma jungostrix* Feldmann & Titus, 2006, Devillez *et al.* (2016) ont formalisé la morphologie de cette structure (Fig. 11). La zone légèrement bombée délimitée postérieurement par l'extension sigmoïdale du sillon antennaire et délimitée antérieurement par le petit sillon situé en arrière de la fine carène de la marge antérieure a ainsi été nommée « zone post-orbitaire ». Celle-ci a été observée chez des représentants de quatre genres d'érymides : *Eryma* Meyer, 1840, *Palaeastacus* Bell, 1850, *Stenodactylina* Beurlen, 1928 et *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016.
Ce nouveau caractère anatomique a été intégré à la description des érymides et pris en compte dans les données morphologiques utilisées dans l'analyse phylogénétique présentée plus loin.

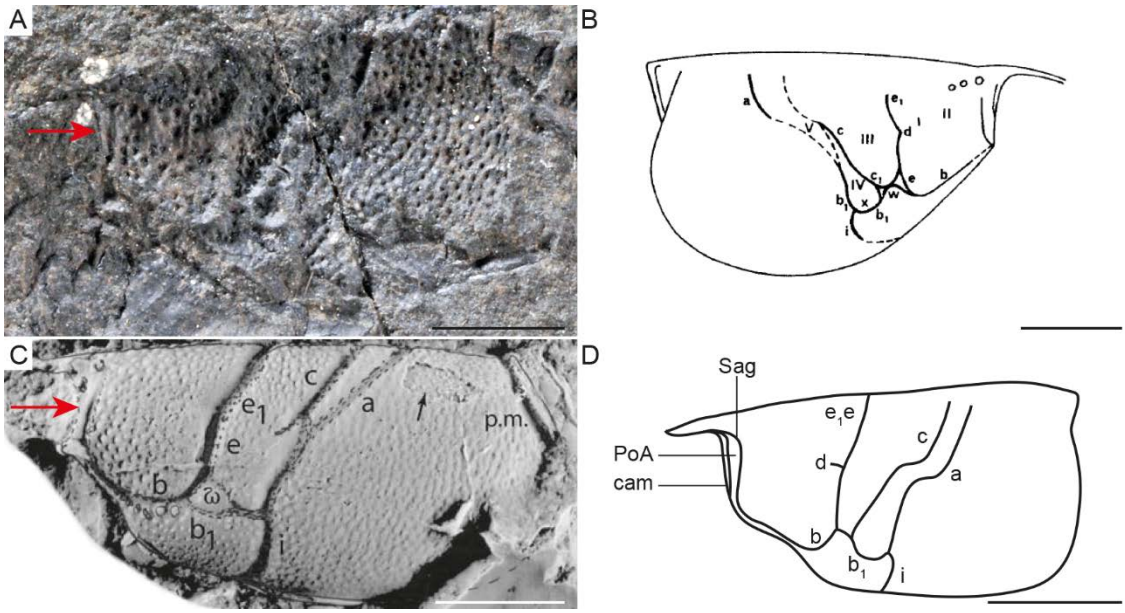


Fig. 11 : La zone post-orbitaire. **A**, holotype BAS KG.50.4 de *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979 ; **B**, schéma original de Taylor (1979 : Fig. 10a) de la carapace de *P. foersteri* montrant l'extension antérieure du sillon antennaire ; **C**, figure originale de Feldmann & Titus (2006 : Fig. 4) d'*Eryma jungostrix* avec le tracé des sillons en pointillés en surimpression, dont l'extension antérieure du sillon antennaire ; **D**, figure originale de Devillez *et al.* (2016 : Fig. 3B) de la carapace de *P. foersteri* avec le détail de la terminaison antérieure de la carapace. Les flèches rouges indiquent la zone post-orbitaire. Échelles : 1 cm. Photographie : H. Blagbrough (A). Schéma : J. Devillez.

Fig. 11: The post-orbital area. **A**, holotype BAS KG.50.4 of *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979; **B**, original figure of Taylor (1979: Fig. 10a) of carapace of *P. foersteri* showing the anterior extension of the antennal groove; **C**, original figure of Feldmann & Titus (2006: Fig. 4) with the trajectories of the grooves superimposed in dotted lines, including the anterior extension of the antennal groove; **D**, original figure of Devillez *et al.* (2016: Fig. 3B) of carapace of *P. foersteri* with details of anterior margin. Red arrows show the post-orbital area. Scale bars: 1 cm. Photograph: H. Blagbrough (A). Line drawing: J. Devillez.

Les sillons de la carapace

Chez les crustacés décapodes fossiles, et plus particulièrement les érymides, l'architecture des sillons de la carapace est de première importance d'un point de vue taxinomique (ex. : Desmarest 1822 ; Van Straelen 1925 ; Glaessner 1969). En effet, tous les décapodes présentent, de manière plus ou moins marquée et développée, des sillons sur leur carapace (Secrétan 1964). Ainsi, les connexions et trajectoires générales de ces sillons supportent les différents genres d'érymides et les variations plus fines de leurs trajectoires peuvent être utilisées pour en distinguer les espèces.

Les sillons de la carapace des décapodes délimitent différentes régions sur la carapace (Fig. 12). Desmarest (1822) est le premier à avoir établi une cartographie de ces régions. Elles furent ensuite précisées, parfois (re)définies, par H. Milne Edwards (1834), Dana (1852), et Bell (1857) entre autres. La première étude sur les sillons à proprement parler a été réalisée par Boas (1880) qui les a désigné par des lettres (a, b, c,…). De son côté, Bouvier (1897) a pour sa part désigné les différents sillons par des noms. C'est Van Straelen (1925) qui a fait en quelque sorte la synthèse en couplant les lettres de Boas aux dénominations de Bouvier. Dès lors, cette terminologie (en rouge dans la liste des abréviations anatomiques p.18) a été employée dans le cadre des études paléocarcinologiques, et ce travail ne fait pas exception.

Si l'importance taxinomique des sillons de la carapace fait consensus, leur signification ou fonction sont débattues. De manière indépendante, Glaessner (1960) et Secrétan (1964) ont considérés que les trois sillons transverses principaux, les sillons cervical, postcervical et branchio-cardiaque, sont des réminiscences de limites de somites, sans être toutefois en accord sur les somites impliqués dans chaque cas (Glaessner 1969). Albrecht (1981) a quant à lui considéré que les sillons sont des sites d'attaches musculaires. Tshudy & Babcock (1997), par des dissections d'*Homarus* et de *Nephrops*, ont confirmés les conclusions d'Albrecht mais sans rejeter celles de Glaessner et Secrétan.

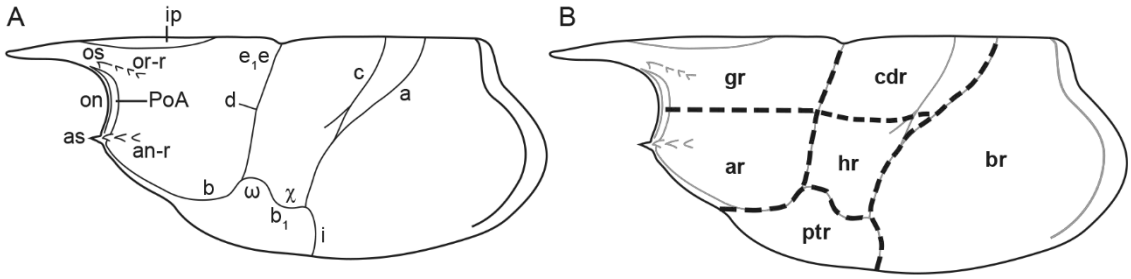


Fig. 12 : Terminologie des sillons et structures et cartographie des régions d'une carapace d'Erymida. a : sillon branchio-cardiaque ; an-r : rangée antennaire ; ar : région antennaire ; as : épine antennaire ; b : sillon antennaire ; br : région branchiale ; c : sillon postcervical ; cdr : région cardiaque ; d : sillon gastro-orbitaire ; e_1e : sillon cervical ; gr : région gastrique ; hr : région hépatique ; i : sillon inférieur ; ip : plaque intercalaire ; on : échancrure orbitaire ; or-r : rangée orbitaire ; os : épine orbitaire ; PoA : zone post-orbitaire ; ptr : région ptérygostomiale ; ω : site d'attache du muscle mandibulaire ; χ : site d'attache du muscle adducteur. Schémas : J. Devillez.
Fig. 12: Terminology of grooves and features and mapping of the regions of an Erymida carapace. a: branchiocardiac groove; an-r: antennal row; ar: antennal region; an: antennal spine; b: antennal groove; br: branchial region; c: postcervical goove; cdr: cardiac region; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; gr: gastric region; hr: hepatique region; i: inferior groove; ip: intercalated plate; on: orbital notch; or-r : orbital row; os: orbital spine; PoA: post-orbital area; ptr: ptérygostomial region; ω: attachment site of mandibular muscle; χ : attachment site of adductor testis muscle. Line drawings: J. Devillez.

Morphologie des grandes pinces

Chez les érymides, le port des pinces massives de la première paire de péréiopodes (P1) se fait dans un plan globalement horizontal ou oblique, comme chez les homards et écrevisses actuels (Fig. 13A). La terminologie employée pour décrire ces pinces s'appuie sur leur position *in vivo* (Fig. 13B). Ces pinces sont constituée d'un propode portant un doigt fixe, l'index (ou pollex), et un doigt mobile, le dactyle, tous deux incurvés vers le bas. Sur la plupart des pinces de la première paire de péréiopodes des érymides, un bourrelet articulaire du dactyle est présent.

La morphologie des pinces de la première paire de péréiopodes est utile en taxinomie car elle est caractéristique du genre. En revanche, les pinces sont difficilement utilisables pour distinguer les espèces car elles sont soumises à une certaine variabilité. Il n'est donc pas très pertinent d'établir une espèce sur la base de pinces. Hélas, un nombre conséquent d'espèces d'érymides a été décrit sur la base de pinces isolées depuis le XIX^{e} siècle.

Les érymides n'ont généralement pas d'hétérochélie. Il existe cependant des exceptions telles qu'*Eryma westphali* Schweigert, Dietl & Röper, 2000, dont les pinces d'un même individu ont des formes et des tailles différentes, ou *Stenodactylina lagardettei* Hyžný, Schlögl,

Charbonnier, Schweigert, Rulleau & Gouttenoire, 2015), dont deux formes de pinces sont recensées.

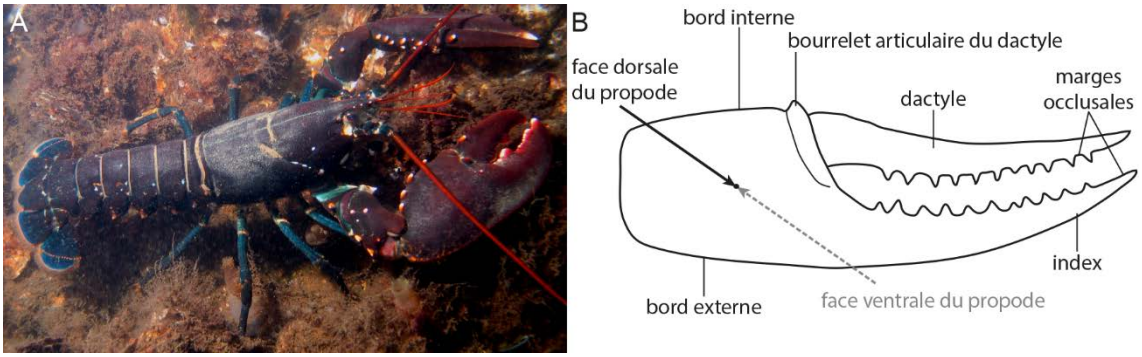


Fig. 13 : Port et morphologie des pinces des P1 chez les homards et les érymides. **A**, l'actuel *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758) ; **B**, morphologie et terminologie des pinces des P1, cas d'une pince droite. Photographie : B. Braun. Schéma : J. Devillez.
Fig. 13: Position and morphology of P1 chelae in extant and erymid obsters. **A**, the extant *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758); **B**, morphology and terminology applied to P1 chelae, case of a right chelae. Photograph: B. Braun. Line drawing: J. Devillez.

Ornementation

L'ornementation des érymides se compose généralement de tubercules plus ou moins grossiers, parfois précédés de dépressions en forme de croissant, d'épines plus ou moins proéminentes et/ou de dépressions. Tous sont disposés de manière plus ou moins dense et parfois agencés en rangées. L'ornementation est l'un des principaux éléments permettant de distinguer les différentes espèces, avec les fines variations de la trajectoire des sillons de la carapace.

Dimorphisme sexuel

Le faible nombre de spécimens et/ou l'incomplétude des fossiles d'érymides rend extrêmement difficile, voire impossible, l'identification de caractères permettant de distinguer les mâles et les femelles. Étallon (1859, 1861) a fait une distinction entre mâles et femelles au sein de la sous-espèce *Eryma ventrosa major* tout en décrivant la sous-espèce *E. ventrosa minor*. Les mâles supposés étant caractérisés par des P1 massifs, comprimés latéralement avec des pinces allongées tandis que le P1 des femelles sont plus aplatis et portent des pinces plus fines. Cependant, Charbonnier *et al.* (2012b) ont indiqué que les sous-espèces *major* et *minor* d'*E. ventrosum* sont impossibles à distinguer et suggèrent que les différences morphologiques entre les deux sous-espèces pourraient être l'expression du dimorphisme sexuel : *major*, avec son

Fig. 14 : Face ventrale du spécimen NMB 253 d'*Eryma* sp. Échelle : 1 cm. Photographie : J. Devillez.
Fig. 14: Ventral side of specimen NMB 253 of *Eryma* sp. Scale bar: 1 cm. Photograph: J. Devillez.

céphalothorax large et sa région branchiale enflée, correspondrait aux femelles, tandis que *minor*, avec sa carapace allongée, correspondrait aux mâles. Ces éléments demeurent cependant spéculatifs et les observations effectuées au cours de ce travail ne permettent pas de définir la nature de l'expression du dimorphisme sexuel autrement que par l'observation du sternum, qui est extrêmement rarement préservé, ou de la première paire de pléopodes. En effet, seul un spécimen conservé au Naturhistorisches Museum de Bâle ayant la particularité d'avoir son sternum très bien préservé montre la présence d'une spermathèque caractéristique des femelles (Fig. 14). Ceci implique que les mâles possèdent probablement une première paire de pléopodes modifiés, cette paire de pléopode n'a cependant été observée sur aucun fossile d'érymide. Ainsi, la fragmentation des fossiles et la mauvaise préservation du sternum et des pléopodes, ne permettent pas d'établir de quelle manière le dimorphisme sexuel s'exprime sur les autres parties de l'anatomie des érymides.

Abréviations anatomiques utilisées

Les abréviations ci-après sont utilisée tout au long de ce travail, que ce soit dans le texte ou dans les figures (les sillons de la carapace sont notés en rouge).

a : sillon branchio-cardiaque
a1 : antennulae
a2 : antennae
an : échancrure antennaire
an-r : rangée antennaire
ar : région antennaire
as : épine antennaire
b : sillon antennaire
b_1 : sillon hépatique
br : région branchiale
c : sillon postcervical
cam : carène de la marge antérieure
Car : carapace
cd : sillon cardiaque
cdr : région cardiaque
cr : carpus
d : sillon gastro-orbitaire
da : dactyle
di : diérèse
e : œil
ep : épistome
e_1e : sillon cervical
gr : région gastrique
hr : région hépatique
i : sillon inférieur
is : ischion
ip : plaque intercalaire
md : mandibule
mr : mérus
Mxp1 : premier maxillipède
Mxp3 : troisième maxillipède
on : échancrure orbitaire
or-r : rangée orbitaire
os : épine orbitaire
ou : orifice urinaire
P1-P5 : péréiopodes 1 à 5
pa2 : pédoncule antennaire
pl : pléopode
PoA : zone post-orbitaire
pr : propode
ptr : région ptérygostomiale
s1-s6 : somite du pléon 1 à 6
Sag : extension antérieure du sillon antennaire
sc : scaphocérite
st : sternum
tl : telson
ur : uropodes
ω : site d'attache du muscle mandibulaire
χ : site d'attache du muscle adducteur

Préservation des fossiles et biais

En dehors des gisements à conservation exceptionnelle, la grande majorité des fossiles d'érymides sont très fragmentaires et désarticulés. La plupart d'entre eux sont composés d'un fragment de carapace ou d'une pince de P1 isolée. Les extrémités et les bords de ces fossiles sont généralement brisés. Ainsi, dans le cas de la carapace, le rostre, la zone post-orbitaire et la partie postérieure de la région branchiale sont souvent absents et, dans le cas des pinces, les doigts et l'extrémité postérieure du propode font également souvent défaut. La préservation en connexion de la carapace et des P1 est assez rare, mais la préservation du pléon et des P2-P5 l'est encore plus. Le différentiel de préservation de ces éléments peut s'expliquer de plusieurs manières. Tout d'abord, la cuticule de ces éléments est peut-être plus fine ou plus fragile en raison d'une calcification plus faible. Plotnick (1986) et Tshudy *et al.* (1989) ont aussi émis l'hypothèse que le biais de préservation du pléon serait dû à des charognards qui s'en nourrient. En effet, leurs observations rendent compte de la consommation des exuvies et des cadavres de « homards » par des nautiles en démarrant par le pléon. L'étude des faunes de crustacés du gisement normand de Sainte-Scolasse-sur-Sarthe réalisée par C. Chény en 2017 dans le cadre d'un stage de Master 2 permet d'avancer une autre hypothèse. Ce gisement a fourni de nombreux fossiles de *Glyphea* Meyer, 1835 – dont des exuvies – dont les appendices céphaliques et/ou thoraciques et le pléon sont souvent préservés en connexion avec la carapace. Au contraire, les quelques fossiles attribués au genre *Eryma* Meyer, 1840, ne sont constitués que de fragments de carapaces isolées. Ces fossiles étant contemporains et soumis à des conditions environnementales et taphonomiques identiques, la préservation désarticulée des érymides est donc ici due à un ou plusieurs autres facteurs inhérents à ces animaux. Par exemple, il est possible que les attaches musculaires et les attaches des péréiopodes et du pléon avec la carapace soient plus faibles chez les érymides que chez les glyphées.

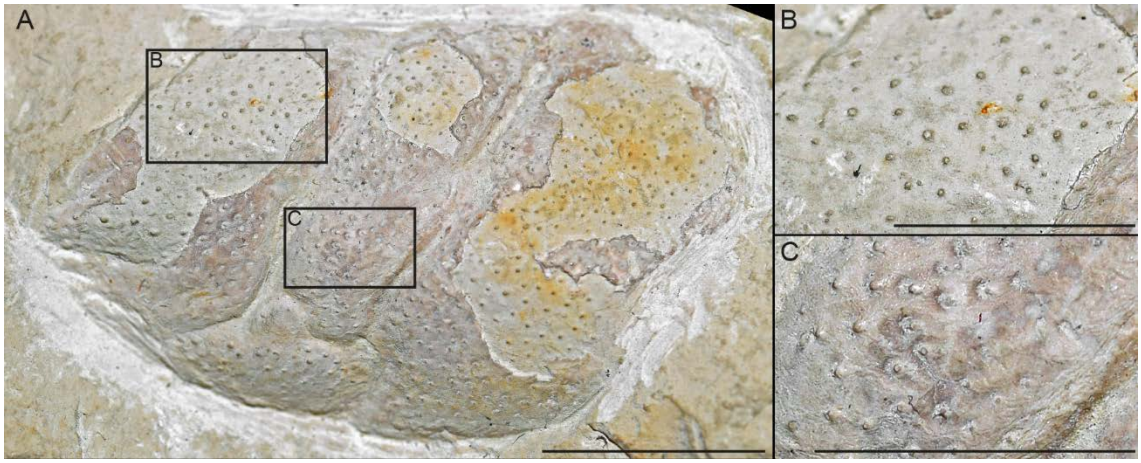


Fig. 15 : Effets de la décortication sur le spécimen BSPG 1961 VIII 148 d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A**, vue générale avec les localisations des agrandissements ; **B**, agrandissement d'une zone entièrement décortiquée ; **C**, agrandissement d'une zone où une couche de cuticule est encore présente. Échelles : 1 cm (A), 0.5 cm (B, C). Photographies : J. Devillez.

Fig. 15: Consequences of decortication on specimen BSPG 1961 VIII 148 of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A**, general view with locations of detailed areas; **B**, detailed view of an entirely decorticated area; **C**, detailed view of an area non entirely decorticated. Scale bars : 1 cm (A), 0.5 cm (B, C). Photographs : J. Devillez.

Les différents modes de préservation des érymides peuvent aboutir à une décortication plus ou moins importante de la carapace de ces crustacés. Celle-ci est en effet constituée de

plusieurs couches cuticulaires sur lesquelles l'ornementation peut prendre différents aspects. Cela vaut également dans le cas d'un moulage interne. Ainsi, selon la couche apparente, l'ornementation de spécimens appartenant à une même espèce peut apparaître différente (Feldmann & Gaździcki 1998 ; Feldmann & Titus 2006 ; Klompmaker *et al.* 2015 ; Hyžný *et al.* 2015). Le spécimen BSPG 1961 VIII 148 d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) permet de visualiser l'effet de la décortication sur l'ornementation (Fig. 15). Sur les portions du fossile totalement dépourvues de cuticule l'ornementation apparente est constituée uniquement de tubercules (Fig. 15B) tandis que sur les portions pour lesquelles la cuticule est encore présente on voit clairement que l'ornementation est faite de tubercules devant lesquels se trouvent des dépressions en forme de croissant (Fig. 15C). La prise en compte de ces biais est donc de prime importance car l'ornementation est un des principaux éléments utilisés dans la détermination spécifique de ces crustacés.

Morphométrie

La morphométrie géométrique, méthode permettant l'analyse multivariée de la variation morphologiques (Bookstein 1997), a été utilisée ici afin de visualiser la variabilité intraspécifique des sillons de la carapace d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Bathonien – Kimméridgien) et des pinces des P1 de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) (Cénomanien – Turonien). Ces deux espèces ont été choisies car un nombre suffisant de spécimens peu ou pas déformés est disponible pour effectuer une étude assez solide (Tab. 1). En effet, les nodules silicifiés (chailles) du Terrain à Chailles de Haute-Saône (France) et les formations crayeuses d'Angleterre ont fourni de nombreux fossiles de, respectivement, *E. ventrosum* et *P. sussexiensis*.

Tableau 1 : liste des spécimens utilisés pour la morphométrie.
Table 1: list of specimens used for the morphometry.

Spécimens d'*E. ventrosum*		**Spécimens de *P. sussexiensis***	
MNHN.F.A29462	MNHN.F.A29485	BM 002548	NHMUK 59668 2
MNHN.F.A29464	MNHN.F.A29486	BM 002549	NHMUK 59668 3
MNHN.F.A29466	MNHN.F.A29584	BM 007757	NHMUK 59824
MNHN.F.A29468	MNHN.F.A29727	BM 008632	NHMUK 59825 1
MNHN.F.A29469	MNHN.F.A30217	BM 008636	NHMUK 59825 2
MNHN.F.A29471	MNHN.F.A30232	BM 008659	NHMUK 59825 3
MNHN.F.A29472	MNHN.F.A32394	BM 024317	NHMUK 59825
MNHN.F.A29475	MNHN.F.A59549	MNHN.F.A66893	NHMUK I.1916 1
MNHN.F.A29476	MNHN.F.B12484	MNHN.F.S07674	NHMUK I.1916 2
MNHN.F.A29478	3 spécimens MNHN non numérotés	NHMUK 5024	NHMUK In.60142
MNHN.F.A29479	NHMUK In.27134	NHMUK 5618	2 spécimens NHMUK non numérotés
MNHN.F.A29480	NHMUK In.27146	NHMUK 5624	SM B8884
MNHN.F.A29483	OSUG-UJF-ID 11544	NHMUK 5626	SM B8892
		NHMUK 35124	SM B8893
		NHMUK 46782	SM B8897
		NHMUK 59668 1	

Dans chacun des deux cas les objectifs étaient différents. En effet, l'étude de la variabilité des sillons de la carapace d'*E. ventrosum* a pour but de vérifier le constat établi par Förster (1966), à savoir que les Erymidae ont une morphologie conservatrice au cours du temps. Le second intérêt de l'utilisation de la morphométrie sur les sillons de cette espèce est plus fondamental. Les discriminations spécifiques s'appuient au moins en partie sur des variations des trajectoires des sillons au sein d'une architecture globale caractéristique des différents genres. Cependant, aucun travail n'a été mené afin de visualiser l'amplitude des variations, s'il y en a, ni où elles se manifestent sur une espèce donnée, ce qui rend ce critère largement soumis à l'appréciation subjective du taxinomiste. La morphométrie appliquée aux pinces de P1 de *P. sussexiensis* vient quant à elle en soutien à la taxinomie. En effet, l'observation des spécimens permet de se rendre compte de l'importante variabilité des pinces des P1 chez cette espèce (Fig. 16). Utiliser la morphométrie pour caractériser les parties de la pince qui varient et comment elles varient serait pertinent afin de prendre en compte ces variations dans la description de l'espèce.

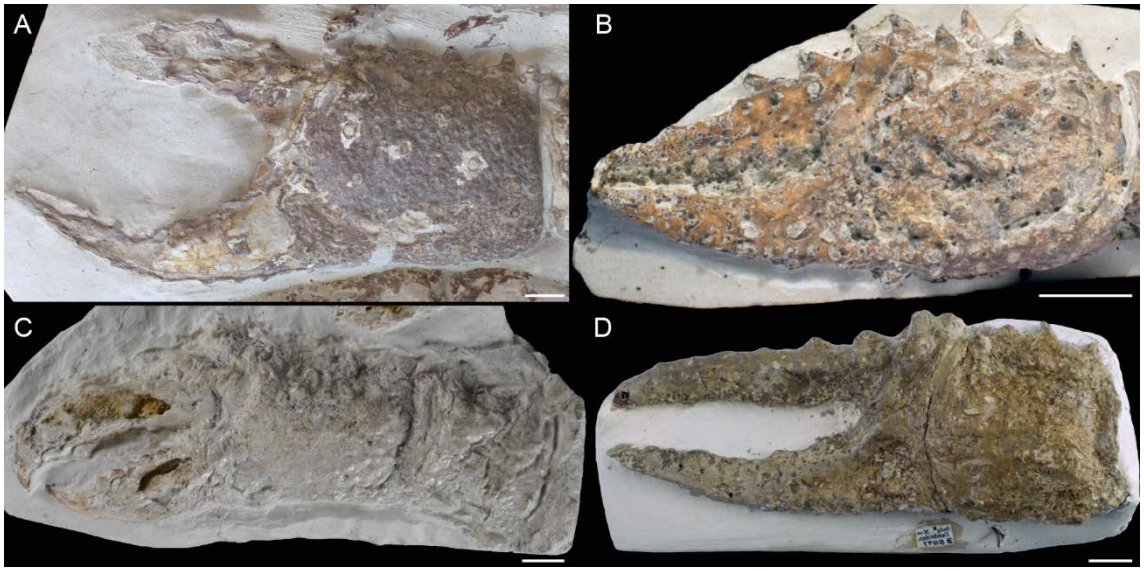


Fig. 16 : Pinces de P1 de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) de formes différentes. **A**, spécimen NHMUK 46782 ; **B**, spécimen BM 007757 ; **C**, spécimen MNHN.F.A66893 ; **D**, spécimen SM B8897. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez (A, B, D), P. Loubry (C).
Fig. 16: P1 chelae of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) with different shapes. **A**, specimen NHMUK 46782; **B**, specimen BM 007757; **C**, specimen MNHN.F.A66893; **D**, specimen SM B8897. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez (A, B, D), P. Loubry (C).

Dans les deux cas de figures qui nous intéressent ici, la méthode Procruste de la morphométrie géométrique apparaît la plus pertinente. Cette méthode s'appuie sur les positions de landmarks, dont il existe trois types (MacLeod 2013) :

- les landmarks de type I, qui peuvent être défini de façon anatomique. Par exemple la jonction de deux sillons sur la carapace ;
- les landmarks de type II, qui se définissent plutôt en fonction de la géométrie du spécimen. Par exemple un maximum de courbure d'un doigt de pince ;
- les landmarks de type III, qui ne sont pas défini par des éléments structurels précis mais peuvent l'être à partir de landmarks de types I et II (Bookstein 1991).

L'analyse procrustéenne, à partir des landmarks préalablement défini, fonctionne en alignant les spécimens sur un centroïde théorique, en effectuant les rotations nécessaires afin que tous

soient positionné de la même façon et en ajustant les spécimens afin qu'ils soient à la même échelle. Cette méthode présente donc l'avantage de s'affranchir de la taille des spécimens de l'échantillonnage (Rohlf & Slice 1990). Pour cette étude, 14 landmarks ont été placés sur les photographies des 29 carapaces d'*E. ventrosum* considérées afin de définir l'architecture des sillons (Tab. 2 ; Fig. 17A), et 8 landmarks permettant de caractériser la forme sur les photographies des 31 pinces P1 de *P. sussexiensis* considérée (Fig. 17B ; Tab. 3). Dans ce dernier cas, aucun landmark n'a été placé sur le dactyle car la position de ce doigt varie en fonction de l'ouverture plus ou moins grande des pinces.

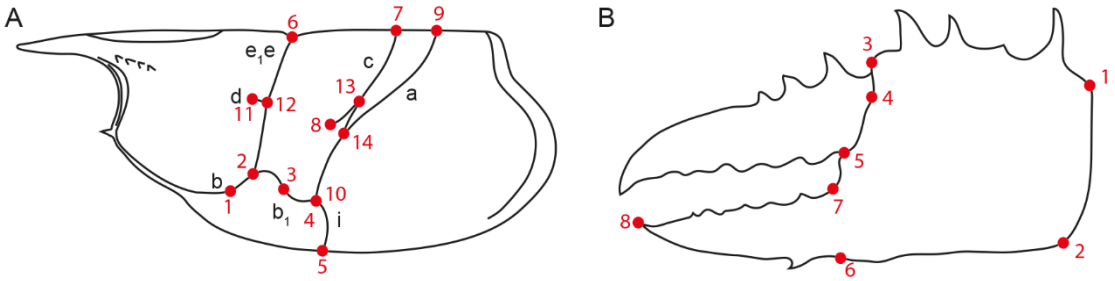


Fig. 17 : Position des landmarks sur la carapace d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (A) et sur la pince de P1 de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) (B). Schémas : J. Devillez.
Fig. 17: Position of landmarks on the carapace of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (A) and on the P1 chela of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) (B). Line drawings: J. Devillez.

Tableau 2 : désignation des landmarks considérés sur *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835).
Table 2: designation of the landmarks of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835).

Landmarks	Type	Correspondance sur la carapace d'*E. ventrosum*
1	II	maximum de courbure du sillon antennaire
2	I	jonction des sillons antennaire et hépatique
3	II	inversion de la courbure du sillon hépatique
4	I	jonction des sillons hépatique et inférieur
5	I	terminaison ventrale du sillon inférieur
6	I	terminaison dorsale du sillon cervical
7	I	terminaison dorsale du sillon postcervical
8	I	terminaison ventrale du sillon postcervical
9	I	terminaison dorsale du sillon branchio-cardiaque
10	I	terminaison ventrale du sillon branchio-cardiaque
11	I	terminaison postérieure du sillon gastro-orbitaire
12	I	terminaison antérieure du sillon gastro-orbitaire
13	I	division du sillon postcervical
14	I	jonction des sillons branchio-cardiaque et postcervical

L'étude morphométrique des sillons de la carapace d'*E. ventrosum* a été effectuée par Salomé Strauch dans le cadre d'un stage de Master 1 sous ma direction (Annexe 1). Ici, le logiciel ImageJ (Abràmoff *et al.* 2004) a été utilisé pour placer les landmarks et en obtenir les coordonnées. Les analyses morphométriques ainsi que l'analyse en composante principale ont alors été faites à l'aide du logiciel MorphoJ (Klingenberg 2011). Ce logiciel permet aussi de prendre en compte des informations inhérentes aux échantillons (localisation, stratigraphie,…) et de les répartir en différentes classes. Les résultats de l'analyse en composantes principales ont par la suite été vérifiés à l'aide du logiciel PAST (Hammer *et al.* 2001) en utilisant le test PERMANOVA à un facteur. Il s'agit d'une MANOVA non paramétrique permettant de tester

la différence de plusieurs groupes défini ici en fonction de l'un des paramètres définissant les classes d'échantillons (Anderson 2001). Ce test calcule la p-value de l'hypothèse nulle H_0, qui signifierait dans ce cas qu'il n'y a pas de différence significative de l'architecture des sillons entre les différents groupes. Cette hypothèse est rejetée si $p < \alpha = 0.05$.

L'étude morphométrique des pinces de *P. sussexiensis* a été faite avec les logiciels (1) tpsUtil 1.74 (Rohlf 2017a), qui permet de créer le fichier TPS regroupant toutes les photos, (2) tpsDig 2.30 (Rohlf 2017b), qui permet de placer les landmarks et d'en obtenir les coordonnées et (3) CoordGen8 (Sheets 2001), qui permet de réaliser les transformations procrustéennes. Les résidus procrustes, c'est-à-dire les coordonnées des landmarks une fois les transformations procrustes effectuées, ont ensuite été importés sur PAST. Pour chaque landmark, le centre théorique du nuage de points a été calculé à partir de leurs coordonnées en utilisant la formule suivante : $\sqrt{(x_b-x_a)^2+(y_b-y_a)^2}$. Pour chaque landmark, la dispersion du nuage de points autour du centre théorique a été étudiée via la moyenne, la distance maximale et la variance des différents points afin de voir sur quels landmarks les plus grandes différences s'opèrent.

Tableau 3 : désignation des landmarks considérés sur *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1822).
Table 3: designation of the landmarks of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1822).

Landmarks	Type	Correspondance sur la pince de P1 de *P. sussexiensis*
1	I	extrémité postérieure de la marge interne du propode
2	I	extrémité postérieure de la marge externe du propode
3	I	extrémité antérieure de la marge interne du propode
4	I	extrémité du processus articulaire du dactyle
5	I	jonction entre bourrelet articulaire du dactyle et index
6	II	base externe de l'index
7	II	courbure maximale du bord occlusal de l'index
8	I	extrémité de l'index

Analyse phylogénétique

Aucune étude phylogénétique focalisée sur les érymides n'a été réalisée à ce jour. Compte tenu des problématiques de systématique liées au Erymidae, une telle analyse serait susceptible d'apporter un éclairage sur :

- l'infra-ordre auquel appartient cette famille : Glypheoidea ou Astacidea ?
- la délimitation du groupe : quels formes sont effectivement des érymides ?
- le statut éteint ou non du groupe : l'actuel *Enoplometopus* est-il un érymide ?
- les relations internes de ce groupe.

Échantillonnage

Pour répondre aux objectifs précédemment établis 32 taxa ont été sélectionnés (Tab. 4). Chaque genre d'Erymidae est représenté. Des représentants des Glypheidea *sensu* Charbonnier *et al.* (2015 ; 5 taxa fossiles) et des Astacidea (6 taxa, 5 actuels et 1 fossile) ont été intégrés. Parmi les Astacidea, les Enoplometopidae sont représentés par *Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862. L'examen de l'holotype de cette espèce et de 5 spécimens d'*E. occidentalis* (Randall, 1840) a permis de confirmer la présence d'une plaque sur la partie dorsale de la région céphalique comme Schram & Dixon (2004) l'avaient indiqué (Fig. 18). Ils avaient suggéré que

les lignes délimitant cette « plaque médiane » sont homologues des frontières de la plaque intercalaire des Erymidae. La position et l'aspect de la plaque d'*Enoplometopus* sont comparables à la plaque intercalaire des Erymidae. Ces deux structures sont donc ici aussi considérée comme homologues. Les taxa fossiles à la systématique erratique *Clytiopsis* Bill, 1914 et *Lissocardia* Meyer, 1851, parfois considéré comme des érymides (Van Straelen, 1928 ; Förster 1966, 1967 ; Etter 2004 ; Feldmann & Haggart 2008 ; De Grave *et al.* 2009 ; Schweitzer *et al.* 2010 ; Fig. 19), ont aussi été intégré. Enfin, en raison de son éloignement systématique des Glypheidea, des Astacidea et des Erymidae, *Stenopus spinosus* Risso, 1926 a été sélectionné comme groupe externe. Au total, des représentants de 7 familles éteintes (Chimaerastacidae, Clytiopsidae, Erymidae, Glypheidae, Litogastridae, Nephropidae, Pemphicidae) et de 4 familles actuelles sont considérés ici (Astacidae, Enoplometopidae, Nephropidae, Stenopodidae). Quand ce fut possible et afin de s'assurer de la validité taxinomique de l'échantillonnage, les spécimens-type ont servi de support au codage des caractères. De même, la plupart des genres ont été codé exclusivement sur la base de leur espèce-type.

Tableau 4. : Liste des taxa codés. En gras : espèces-types des différents genres.
Table 4 : List of coded taxa. The type species are in bold.

Taxa	Stratigraphie
***Chimaerastacus pacifluviatilis* (Amati *et al.*, 2004)**	Ladinien (Trias)
***Clytiopsis argentoratense* Bill, 1914**	Carnien (Trias)
***Dinochelus ausubeli* Ahyong *et al.*, 2010**	Actuel
***Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822)**	Cénomanien - Campanien (Crétacé)
Enoploclytia collignoni Secrétan, 1964	Campanien (Crétacé)
***Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862**	Actuel
***Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822)**	Kimméridgien - Tithonien (Jurassique)
Eryma compressum (Eudes-Deslongchamps, 1842)	Toarcien - Bathonien (Jurassique)
Eryma girodi (Étallon, 1857)	Bathonien (Jurassique)
Eryma sulcatum Harbort, 1905	Hauterivien (Crétacé)
Eryma ventrosum (Meyer, 1835)	Callovien - Kimméridgien (Jurassique)
***Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822)**	Bathonien - Oxfordien (Jurassique)
Glypheopsis robusta (Feldmann & McPherson, 1980)	Bajocien (Jurassique)
***Hoploparia longimana* (Sowerby, 1826)**	Albien (Crétacé)
***Lissocardia silesiaca* Meyer, 1851**	Anisien (Trias)
***Litogaster obtusa* (Meyer, 1844)**	Anisien (Trias)
***Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758)**	Actuel
***Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824)**	Aptien - Turonien (Crétacé)
Palaeastacus uranusiensis nom. nov.	Barrémien (Crétacé)
Palaeastacus fuciformis (Schlotheim, 1822)	Kimméridgien - Tithonien (Jurassique)
***Pemphix sueurii* (Desmarest, 1817)**	Anisien - Ladinien (Trias)
***Pseudopemphix alberti* (Meyer, 1840)**	Anisien (Trias)
***Pustulina suevica* Quenstedt, 1857**	Kimméridgien (Jurassique)
Pustulina minuta (Schlotheim, 1822)	Tithonien (Jurassique)
Pustulina perroni (Étallon, 1861)	Oxfordien - Kimméridgien (Jurassique)
Pustulina tuberculata (Bell, 1863)	Albien (Crétacé)
Stenodactylina granulifera (Secrétan, 1964)	Kimméridgien (Jurassique)
Stenodactylina lagardettei (Hyžný *et al.*, 2015)	Aalénien (Jurassique)
Stenopus spinosus Risso, 1826	Actuel
***Tethysastacus tithonius* (Van Straelen, 1936)**	Valanginien (Crétacé)

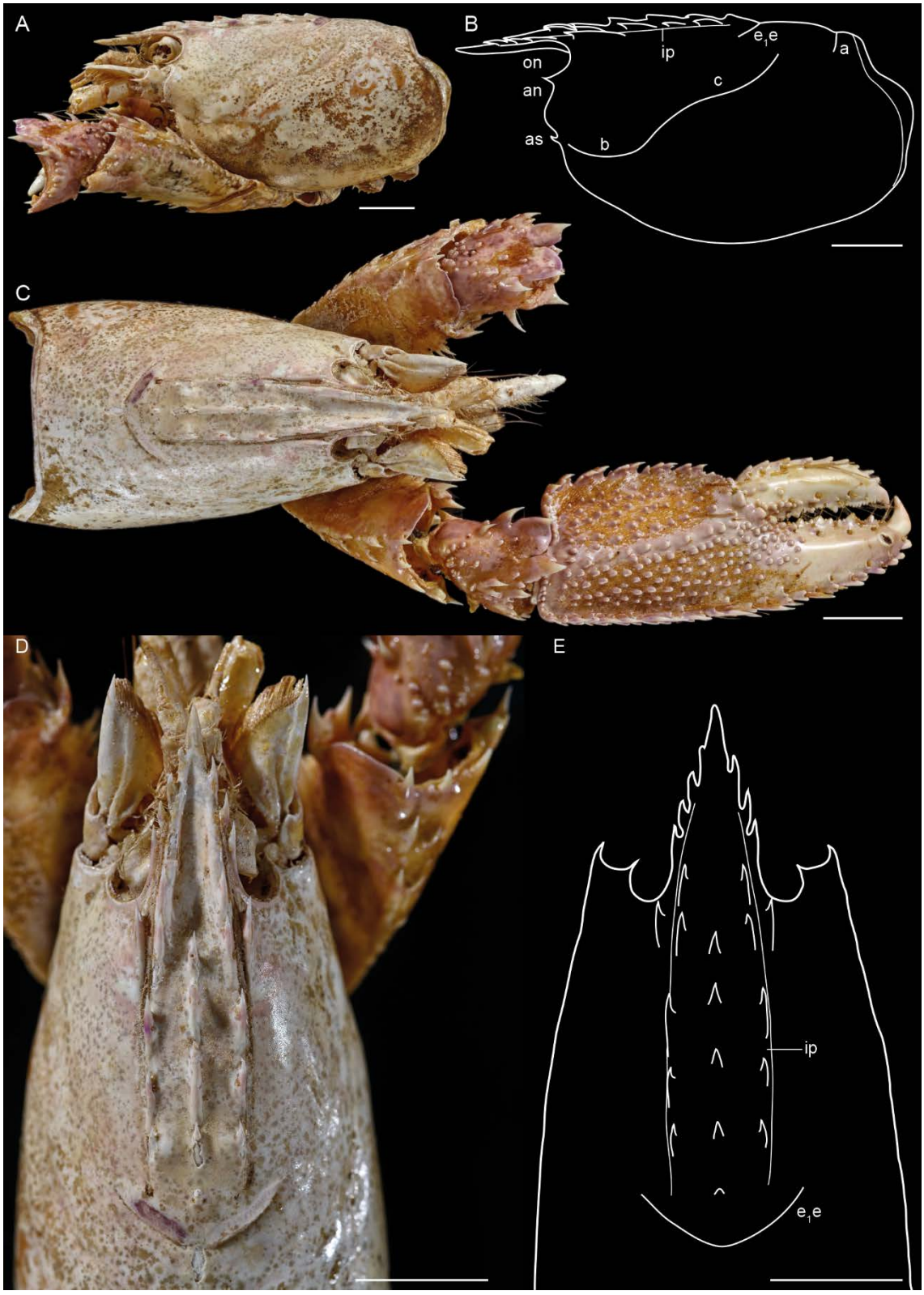


Fig. 18 : Holotype MNHN-IU-AS182 d'*Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862. **A-B**, céphalothorax : vue latérale gauche (A), schéma (B) ; **C**, vue dorsale ; **D-E**, détail de la partie dorsale de la région céphalique montrant la plaque intercalaire. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes. Schémas : J. Devillez.

Fig. 18: Holotype MNHN-IU-AS182 of *Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862. **A-B**, céphalothorax: lateral left view (A), schema (B); **C**, dorsal view; **D-E**, detail of the dorsal side of cephalic region showing the intercalated plate. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes. Line drawings: J. Devillez.

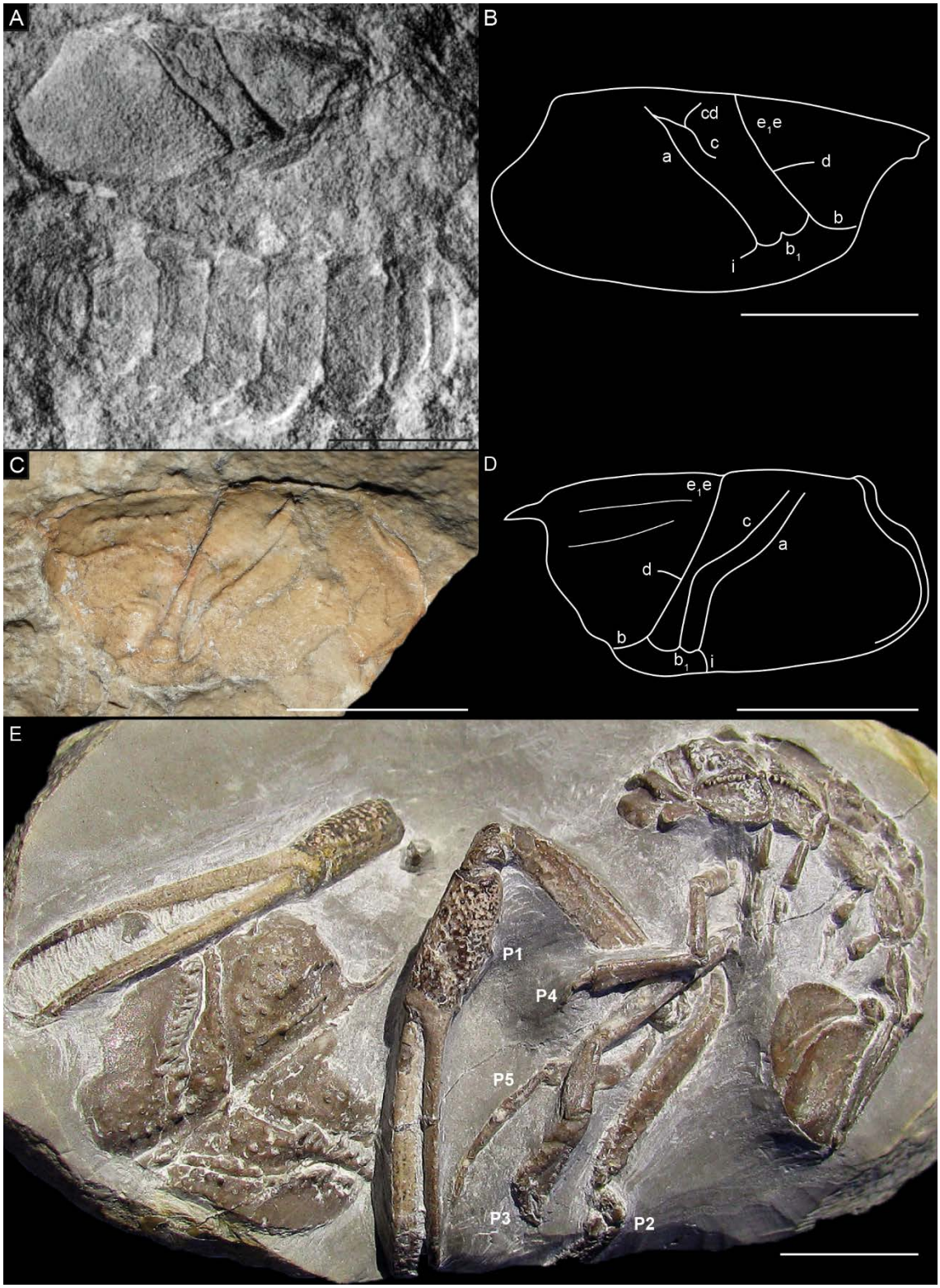


Fig. 19 : *Clytiopsis argentoratense* Bill, 1914 et *Lissocardia silesiaca* Meyer, 1851. **A-B**, *C. argentoratense* : figure originale de l'holotype de Bill (1914 : pl. 10, fig. 2) (A), schéma (B) ; **C-E**, *L. silesiaca* : holotype MFN 2236 P1384/8 MB.A.0936 (C), schéma (D), exuvie presque complète (C). Échelles : 1 cm. Photographie : J. Devillez (E). Schémas : J. Devillez.

Fig. 19: *Clytiopsis argentoratense* Bill, 1914 and *Lissocardia silesiaca* Meyer, 1851. **A-B**, *C. argentoratense*: original figure of the holotype of Bill (1914: pl. 10, fig. 2) (A), schema (B); **C-E**, *L. silesiaca*: holotype MFN 2236 P1384/8 MB.A.0936 (C), schema (D), almost complete molt (E). Scale bars: 1 cm. Photograph: J. Devillez (C). Line drawings: J. Devillez.

Codage des caractères

La matrice de caractères a été réalisée en utilisant le logiciel Mesquite 3.2 (Maddison & Maddison 2017). L'utilisation concomitante du logiciel TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008), qui calcul des arbres de consensus très rapidement, avec Mesquite a permis d'affiner le codage des caractères et de repérer d'éventuelles erreurs de frappe dans la matrice. En résumé, ce sont 35 caractères morphologiques potentiellement informatifs et utilisables sur les érymides, les glyphées et les Astacidea, qui ont été retenus. Il s'agit principalement des caractéristiques des sillons de la carapace, en particulier leurs connexions, car la systématique des formes fossiles repose essentiellement sur ces éléments. Les caractères ayant de multiples états sont non-ordonnés et aucun caractère n'est pondéré.

Les noms des caractères et leurs états sont indiqués dans la liste qui suit. La matrice est fournie dans le tableau 5.

1 **Suture dorsale** : **(0)** absente ; **(1)** présente.

2 **Sillon cervical** : **(0)** traverse toute la hauteur de la région céphalique ; **(1)** ne traverse pas toute la hauteur de la région céphalique.

3 **Sillon cervical** : **(0)** joint à la marge dorsale et pas au sillon antennaire ; **(1)** joint au sillon antennaire et pas à la marge dorsale.

4 **Sillon gastro-orbitaire** : **(0)** absent ; **(1)** simple ; **(2)** bifurqué.

5 **Sillon antennaire** : **(0)** absent ; **(1)** concave ; **(2)** sinueux.

6 **Sillon hépatique** : **(0)** concave ; **(1)** biconcave ; **(2)** concavo-convexe ; **(3)** absent.

7 **Sillon hépatique joint à** : **(0)** deux sillons transverses ; **(1)** trois sillons transverses.
Les sillons transverses sont les principaux sillons traversant la hauteur de la carapace : le cervical, le postcervical et le branchio-cardiaque (Glaessner 1960).

8 **Sillon intercervical** : **(0)** présent ; **(1)** absent.

9 **Nombre de jonctions entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque** : **(0)** aucune ; **(1)** une ventrale ; **(2)** une dorsale ; **(3)** deux (une ventrale et une dorsale).

10 **Extrémité ventrale du sillon postcervical** : **(0)** joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; **(1)** joint au sillon branchio-cardiaque ; **(2)** interrompu dans la région hépatique ; **(3)** joint à la mi-longueur du sillon hépatique ; **(4)** joint au sillon antennaire.

11 **Extension ventrale du sillon postcervical** : **(0)** absente ; **(1)** présente.

12 **Sillon branchio-cardiaque** : **(0)** absent ; **(1)** présent.

13 **Extrémité ventrale du sillon branchio-cardiaque** : **(0)** interrompu dans la région branchiale ; **(1)** joint au sillon postcervical ; **(2)** joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; **(3)** joint au sillon cervical.

14 **Sillon cardiaque** : **(0)** absent ; **(1)** présent.

15 **Sillon inférieur** : **(0)** présent ; **(1)** absent.

16 **Sillon latérocardiaque** : **(0)** absent ; **(1)** présent.

17 **Plaque intercalaire** : **(0)** absente ; **(1)** présente.

18 **Région cardiaque** : **(0)** non enflée ; **(1)** légèrement enflée ; **(2**) fortement enflée.

19 **Région hépatique** : **(0)** non enflée ; **(1)** légèrement enflée ; **(2**) fortement enflée.

20 **Région branchiale** : **(0)** non enflée ; **(1)** légèrement enflée ; **(2**) fortement enflée.

21 **Échancrure orbitaire** : **(0)** présente ; **(1)** absente.

22 **Échancrure antennaire** : **(0)** présente ; **(1)** absente.

23 **Zone post-orbitaire** : (**0)** absente ; **(1)** présente.

24 **Région céphalique avec une marge dorsale** : **(0)** horizontale ; **(1)** incurvée vers le bas.

25 **Compression dorso-ventrale de la région céphalique** : **(0)** absente ; **(1)** présente.

26 **Épine antennaire** : **(0)** absente ; **(1)** présente.

27 **Épine orbitaire** : **(0)** présente ; **(1)** absente.

28 **Carènes céphaliques** : **(0)** absentes ; **(1)** présentes.

29 **Relief à la base des pleurites** : **(0)** aucun ; **(1)** bourrelet ; **(2)** carène.

30 **Forme des pleurites** : **(0)** arrondi ; **(1)** triangulaires.

31 **Dierèse** : **(0)** absente ; **(1)** présente.

32 **Péréiopode 1** : **(0)** muni d'une pince véritable ; **(1)** muni d'une pseudo-pince.

33 **Péréiopode 2** : **(0)** muni d'une pince véritable ; **(1)** muni d'une pseudo-pince.

34 **Péréiopode 3** : **(0)** muni d'une pince véritable ; **(1)** muni d'une pseudo-pince.

35 **Péréiopode 4** : **(0)** dépourvu de pince ; **(1)** muni d'une pseudo-pince.

En accord avec Feldmann *et al.* (2012) et Charbonnier *et al.* (2015), sont considérées comme "pinces véritables" les péréiopodes dont l'index et le dactyle sont de longueurs égales ou presque, et comme "pseudo-pinces" les péréiopodes dont la surface occlusale est formée par un propode avec ou sans épine distale sur la marge ventrale (Fig. 20).

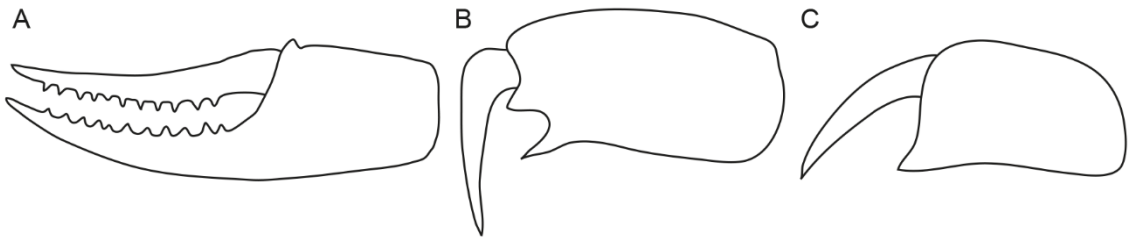


Fig. 20 : Exemples de pinces véritables et de pseudo-pinces. **A**, pince véritable de la première paire de péréiopodes d'érymide ; **B**, pseudo-pince de la première paire de péréiopodes de glyphée ; **C**, pseudo-pince de la deuxième paire de péréiopodes d'énoplometopide. Schémas : J. Devillez.
Fig. 20: Examples of true chelae and pseudochelae. **A**, true chela of the first pair of pereiopods of an erymid lobster; **B**, pseudochela of the first pair of pereiopods of a glypheid lobster; **C**, pseudochela of the second pair of pereiopods of an enoplometopid lobster. Line drawings: J. Devillez.

Reconstitution phylogénétique

Une fois la matrice de caractères complétée, la méthode heuristique, avec un algorithme TBR en mode aléatoire, sous le logiciel PAUP 4.0b10 (Swofford 2002) a été utilisée pour rechercher les arbres de parcimonie. Cette analyse a été effectuée avec 1000 réplicats et a abouti

à 273 arbres les plus parcimonieux de 103 pas. Leur indice de consistance (CI) est de 0,4854 et leur indice de rétention (RI) est de 0,7376.

L'ensemble des arbres de parcimonie a été résumé via le consensus strict (Fig. 21). Cet arbre de 104 pas présente un indice de consistance de 0,4600 et un indice de rétention de 0,7327.

Tableau 5 : Matrice de caractères.
Table 5: Characters matrix.

Espèces	Caractères																																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Astacus astacus	0	0	-	0	1	3	-	1	1	1	0	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Chimaerastacus pacifluviatilis	1	0	-	0	2	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	1	1	?	1	1	0	0	0	0
Clytiopsis argentoratense	1	0	-	1	1	1	0	1	2	2	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Dinochelus ausubeli	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0
Enoploclytia collignoni	1	0	-	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	?	0	0	?	?
Enoploclytia leachii	1	0	-	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Enoplometopus pictus	0	1	0	0	1	3	-	1	0	4	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
Eryma compressum	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?
Eryma girodi	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	?	0	?	?	?
Eryma modestiforme	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Eryma sulcatum	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	?	0	?	?	?
Eryma ventrosum	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?
Glyphea regleyana	1	0	-	2	2	1	0	0	3	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	1
Glypheopsis robusta	1	0	-	0	2	1	0	0	3	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	?	1	1	1	1
Homarus gammarus	1	1	1	0	1	3	-	1	1	4	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Hoploparia longimana	1	1	1	1	1	0	0	1	-	0	1	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	?	?	0
Lissocardia silesiaca	1	0	-	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1
Litogaster obtusa	1	0	-	0	1	2	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?
Nephrops norvegicus	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Palaeastacus uranusiensis	1	0	-	1	1	2	1	1	0	3	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	?	0	1	1	1	0	0	?	?
Palaeastacus fuciformis	1	0	-	1	1	2	1	1	0	3	0	1	2	0	0	0	1	?	?	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Palaeastacus sussexiensis	1	0	-	1	1	2	1	1	0	3	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?
Pemphix sueurii	1	0	-	2	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
Pseudopemphix alberti	1	0	-	2	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Pustulina minuta	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	1	0	1	0	?	0	?	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Pustulina perroni	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	0	?	?	?
Pustulina suevica	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	?	?	?	0	?	1	?	?	?	0	1	0	1	0	?	?	0	?	?	?	0	0	0	?
Pustulina tuberculata	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	?	0	?	?	?
Stenodactylina granulifera	1	0	-	1	1	2	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?
Stenodactylina lagardettei	1	0	-	1	1	2	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	?	0	0	?	0	0	?	?	?	0	?	?	?
Stenopus spinosus	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tethysastacus tithonius	1	0	-	0	1	0	0	1	-	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?

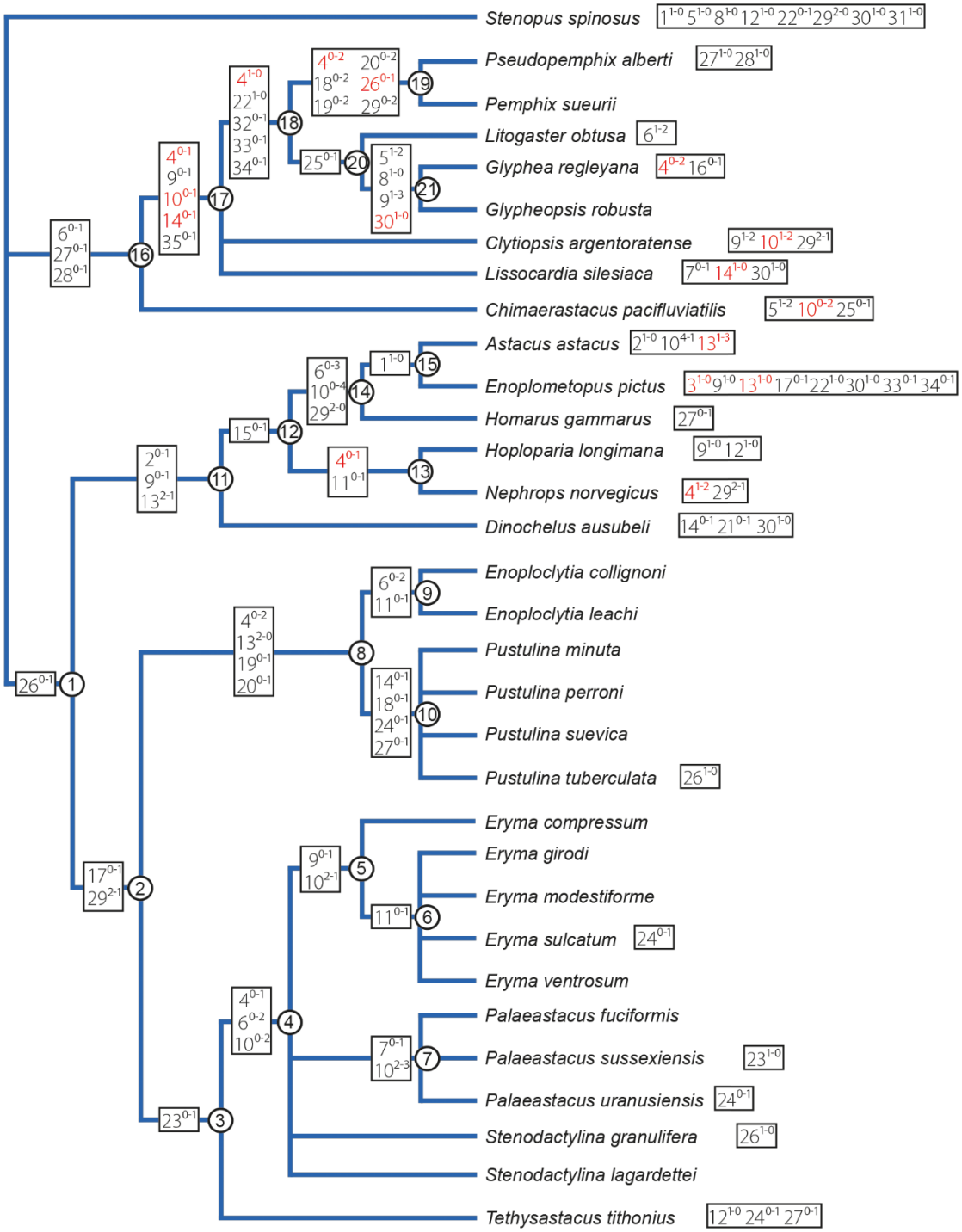


Fig. 21 : Arbre de consensus strict (104 pas) obtenu à partir de 273 arbres les plus parcimonieux (103 pas). Cercles blancs : numéros des nœuds ; rectangles blancs : liste des synapomorphies supportant les nœuds avec les changements d'état de caractère indiqués en exposant ; en rouge : caractères et transformations ambigües.
Fig. 21: Strict consensus tree (104 steps) summarizing the 273 most parsimonious trees (103 steps). White circles: node numbers; white rectangles: list of synapomorphies supporting the nodes with indication of state changes in superscript; in red: ambiguous characters and transformations.

Optimisation des caractères

Sur les 35 caractères utilisé dans l'analyse phylogénétique, 7 ont des transformations ambiguës, c'est-à-dire que leurs changements d'état de caractère peuvent être placé à divers endroits de l'arbre sans que cela n'en change le nombre de pas total. Ces caractères ont nécessité une optimisation qui a été réalisée sur l'arbre de consensus strict.

Le caractère 3 (les jonctions du sillon cervical) a des transformations ambigües au niveau du nœud 15 et de ses taxa terminaux. Dans le cadre de l'hypothèse DELTRAN, ce caractère passe de l'état 1 (sillon cervical joint au sillon antennaire et pas à la marge dorsale) à l'état 0 (sillon cervical joint à la marge dorsale et pas au sillon antennaire) chez *E. pictus*. Dans le cadre de l'hypothèse ACCTRAN, ce caractère passe de l'état 1 à l'état 0 au nœud 15. L'état 0 ne se retrouvant que chez *E. pictus*, l'optimisation DELTRAN est retenue pour ce caractère.

Le caractère 4 (les caractéristiques du sillon gastro-orbitaire) a des transformations ambiguës à plusieurs nœuds de l'arbre. L'hypothèse DELTRAN implique que la modification de ce caractère soit une convergence entre *Hoploparia*, *Clytiopsis* et *Lissocardia*. L'hypothèse ACCTRAN implique que ce caractère soit une convergence entre certains Nephropidae (nœud 13) et les Glypheidea (nœud 17). L'option ACCTRAN a été sélectionnée ici afin de limiter le nombre de convergences qui conduisent à un nombre plus élevé de transformations identiques chez plusieurs taxa.

Le caractère 10 (la connexion de l'extrémité ventrale du sillon postcervical) a des transformations ambiguës dans le clade *Chimaerastacus* + *Clytiopsis* + *Lissocardia* + Glypheidea. Dans le cadre de l'option DELTRAN, il peut être optimisé au nœud 17 en tant que synapomorphie des Glypheidea + *Lissocardia* avec une transformation allant de l'état 1 (sillons postcervical et branchio-cardiaque joints ventralement) à l'état 2 (sillon postcervical interrompu dans la région hépatique) chez *Clytiopsis*. Dans le cadre de l'option ACCTRAN, il peut être optimisé au nœud 16 en tant que synapomorphie de Glypheidea + *Chimaerastacus* avec une convergence entre *Chimaerastacus* et *Clytiopsis* qui consiste en une transformation allant de l'état 1 (sillons postcervical et branchio-cardiaque joints ventralement) à l'état 2 (sillon postcervical interrompu dans la région hépatique). L'option DELTRAN est ici sélectionnée et le caractère 10^{1} est considéré comme une synapomorphie du clade *Clytiopsis* + *Lissocardia* + Glypheidea car tous les taxa de ce clade, à l'exception de *Clytiopsis*, partagent ce caractère.

Le caractère 13 (l'extrémité ventrale du sillon branchio-cardiaque) a des transformations ambigües au niveau du nœud 15 et de ses taxa terminaux. Selon l'option ACCTRAN, ce caractère passe de l'état 1 (sillon branchio-cardiaque joint au sillon postcervical) à l'état 0 (sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale) au nœud 15, puis passe de l'état 0 à l'état 3 (sillon branchio-cardiaque joint au sillon cervical) chez *A. astacus*. Selon l'option DELTRAN, ce caractère passe de l'état 0 (sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale) à l'état 3 (sillon branchio-cardiaque joint au sillon cervical) chez *A. astacus* et passe de l'état 1 (sillon branchio-cardiaque joint au sillon postcervical) à l'état 0 chez *E. pictus*. Les taxa terminaux n'étant pas affiliés aux mêmes familles, l'option DELTRAN est ici sélectionnée car elle replace les caractéristiques spécifiques au niveau des taxa terminaux.

Le caractère 14 (présence/absence du sillon cardiaque) a des transformations ambiguës dans le clade *Clytiopsis* + *Lissocardia* + Glypheidea. L'option DELTRAN implique une optimisation au nœud 17 en tant que synapomorphie des Glypheidea accompagnée d'une convergence avec *Clytiopsis*. L'option ACCTRAN implique une optimisation au même nœud

en tant que synapomorphie du clade *Clytiopsis* + Glypheidea accompagnée d'une réversion chez *Lissocardia*. Dans ce cas c'est l'option ACCTRAN qui est choisie et le caractère 14[1] est retenu comme synapomorphie du clade *Clytiopsis* + *Lissocardia* + Glypheidea car tous les taxa de ce clade ont un sillon cardiaque à l'exception de *Lissocardia*.

Le caractère 26 (présence/absence d'une épine antennaire) est ambigu dans ses transformations. Dans le cas d'une optimisation DELTRAN, ce caractère passe de l'état 0 (épine antennaire absente) à l'état 1 (épine antennaire présente) au niveau de *P. sueurii*. Dans le cas d'une optimisation ACCTRAN, ce caractère passe de l'état 0 à l'état 1 au niveau du nœud 19. Dans ce cas, l'option ACCTRAN est sélectionnée et la présence d'une épine antennaire est considérée comme une synapomorphie du clade des Pemphicidae.

Le caractère 30 (la forme des pleurites) est ambigu dans ses transformations au niveau du clade des Glypheoidea. L'optimisation DELTRAN implique une transformation de l'état 1 (pleurites triangulaires) vers l'état 0 (pleurites arrondis) de ce caractère au nœud 21. L'optimisation ACCTRAN implique une transformation de l'état 1 vers l'état 0 de ce caractère au nœud 20. Sur le spécimen de *Litogaster* codé ici le pléon est absent. En revanche, les autres espèces de *Litogaster* dont le pléon est connu ont toutes des pleurites triangulaires. Il est donc probable que *L. obtusa* ait présenté des pleurites triangulaires lui aussi. L'option DELTRAN est donc ici retenue et la présence de pleurites arrondis est considérée comme une synapomorphie du clade des Glypheidae.

Il est intéressant de noter qu'aucune optimisation de caractères n'a été nécessaire dans la partie de l'arbre regroupant les érymides (nœud 2).

3. PHYLOGÉNIE DES ÉRYMIDES

Longtemps considéré comme proche des homards et des écrevisses « classiques » (ex. : *Homarus* Weber, 1795, *Nephrops* Leach, 1814, *Astacus* J. C. Fabricius, 1775 ; Van Straelen 1925 ; Rathbun 1926a, b ; Förster 1966 ; Glaessner 1969) les érymides ont été intégré avec eux au sein des Astacidea lorsque Glaessner (1969) a établi la classification des décapodes encore en usage à l'heure actuelle. Les érymides ont été déplacé vers les Glypheidea à la suite des travaux d'Ahyong (2006), de De Grave *et al.* (2009) et de Karasawa *et al.* (2013). La remise en question de la position systématique des érymides résultant de la phylogénie des glyphées de Charbonnier *et al.* (2015) a démontré le besoin d'une étude centrée sur les érymides, à même de clarifier leurs affinités phylogénétiques.

L'analyse phylogénétique réalisée dans le cadre du présent travail, dont l'arbre de consensus strict est présenté dans la Figure 22, est en accord avec les principaux résultats de Charbonnier *et al.* (2015). Dans les deux études, les topologies des Glypheidea sont très proches et l'on y retrouve les Pemphicidae (nœud 19) en tant que groupe frère des Glypheoidea (nœud 20). Cependant, la position de *Clytiopsis* et *Lissocardia* comme groupes frères des Glypheidea (nœud 17) ne se retrouve pas dans les travaux de Charbonnier *et al.* (2015) dont les résultats indiquaient que ces taxa sont externes au clade *Chimaerastacus* + Glypheidea (nœud 16). Quoi qu'il en soit, la position de *Clytiopsis*, *Lissocardia* et des Pemphicidae démontre qu'ils ne sont pas apparentés aux érymides comme l'avaient supposé Van Straelen (1928), Förster (1966), Feldmann & Titus (2006), De Grave *et al.* (2009), Schweitzer *et al.* (2010) ou les analyses phylogénétiques d'Amati *et al.* (2004) et de Karasawa *et al.* (2013).

Tous les représentants des érymides sont connectés au nœud 1 avec les Astacidea sur la base de la présence d'une épine antennaire. Cette topologie supporte l'intégration des érymides à l'infra-ordre Astacidea, comme le suggéraient la majorité des auteurs du XX^{e} siècle. Ces résultats montrent aussi qu'au sein de cet infra-ordre, les érymides constituent un clade, les Erymoidea (nœud 2), clairement distinct de celui des Astacoidea, des Enoplometopoidea ou des Nephropoidea (nœuds 11 à 15). Ce clade est partiellement soutenu par la présence d'une plaque intercalaire. La présence de cette plaque intercalaire chez *Enoplometopus* n'aboutit pas à un regroupement avec les Erymoidea comme ce fut le cas dans l'analyse de Schram & Dixon (2004). De plus, si les plaques intercalaires des Erymoidea et d'*Enoplometopus* peuvent être considérées comme homologues, leurs caractéristiques diffèrent. Effectivement, celle d'*Enoplometopus* est très large et allongée et n'est pas délimitée postérieurement, contrairement à ce que l'on observe chez les Erymoidea. L'absence de délimitation postérieure de la plaque intercalaire d'*Enoplometopus* est probablement liée à l'absence de suture dorsale chez cet animal. Il apparaît donc judicieux d'intégrer une description des caractéristiques de la plaque intercalaire aux diagnoses des Erymoidea et des Enoplometopoidea.

La prise en compte de la présence ou non d'une zone post-orbitaire dans les données morphologiques abouti à l'émergence de deux clades distincts au sein des Erymoidea. Le premier inclut les taxa n'ayant pas de zone post-orbitaire et le second inclut ceux qui en sont pourvu. Ce résultat souligne l'importance de la zone post-orbitaire dans l'histoire évolutive des Erymoidea et supporte une restructuration importante de la systématique du groupe. En effet, jusqu'à présent cette superfamille n'incluait qu'une famille : les Erymidae. Or, les résultats de cette nouvelle analyse phylogénétique soutiennent la distinction de deux familles : les

Enoploclytidae n. fam., dépourvu de zone post-orbitaire (nœud 8), et les Erymidae, avec une zone post-orbitaire (nœud 3). Ce nouveau découpage implique une définition des Erymidae plus restrictive que ce qui prévalait jusqu'à présent, puisqu'ils ne comportent plus les genres *Enoploclytia* et *Pustulina*. De plus, la topologie de l'arbre au sein de cette famille place *Tethysastacus* comme groupe frère d'un clade incluant *Eryma*, *Palaeastacus* et *Stenodactylina* (nœud 4). Cette topologie ainsi que l'architecture des sillons de la carapace de *Tethysastacus*, nettement plus simple que celle des trois autres genres, soutient la distinction de sous-familles : les Eryminae, avec *Eryma*, *Palaeastacus* et *Stenodactylina*, et les Tethysastacinae n. s.-fam., n'incluant que *Tethysastacus* pour le moment.

En observant l'arbre de consensus strict on constate que, contrairement aux autres genres d'Erymoidea, *Stenodactylina* ressort paraphylétique. Cela est peut-être dû à l'incomplétude des espèces codée. En effet, on ne connaît que la carapace et les pinces des P1 de *S. lagardettei* (Hyžný *et al.*, 2015) et uniquement la carapace et le pléon de *S. granulifera* (Secrétan, 1964). Le nombre trop restreint d'espèces codées peut aussi avoir un rôle dans cette paraphylie. Néanmoins, ces espèces sont parmi les plus complètes connues à ce jour pour le genre. La plupart des autres espèces ne sont connues que par des carapaces ou des pinces P1 isolées.

Pour terminer, les relations au sein du clade regroupant les Nephropoidea, les Astacoidea et les Enoplometopoidea ne sont pas en adéquation avec ce que l'on retrouve dans les précédents travaux, qu'ils soient fondés sur des caractères morphologiques ou moléculaires (Tshudy & Babcock 1997 ; Schram 2001 ; Amati *et al.* 2004 ; Ahyong & O'Meally 2004 ; Porter *et al.* 2005 ; Karasawa *et al.* 2013 ; Bracken-Grissom *et al.* 2014). En effet, dans la présente analyse phylogénétique la famille des Nephropidae se retrouve paraphylétique car elle inclut *Homarus* mais pas *Astacus* ni *Enoplometopus*. De plus, le genre fossile *Hoploparia* se trouve être le taxon le plus proche de *Nephrops* alors que ce dernier est généralement le groupe frère d'*Homarus* (Tshudy & Babcock 1997; Karasawa *et al.* 2013). Ces différences entre les résultats de la présente étude et ceux d'autres travaux peuvent être expliquées par le fait que les caractères morphologiques sélectionnés ici ainsi que leur codage sont plus adapté à l'exploration des relations phylogénétiques des érymides. Par conséquent les données morphologiques retenues sont sans doute moins adaptée aux autres groupes de homards. De plus, seul un petit nombre d'espèces d'astacides, d'enoplométopides et de néphropides ont été intégré à cette phylogénie. Ce fait peut expliquer un manque de résolution entre ces différents taxa.

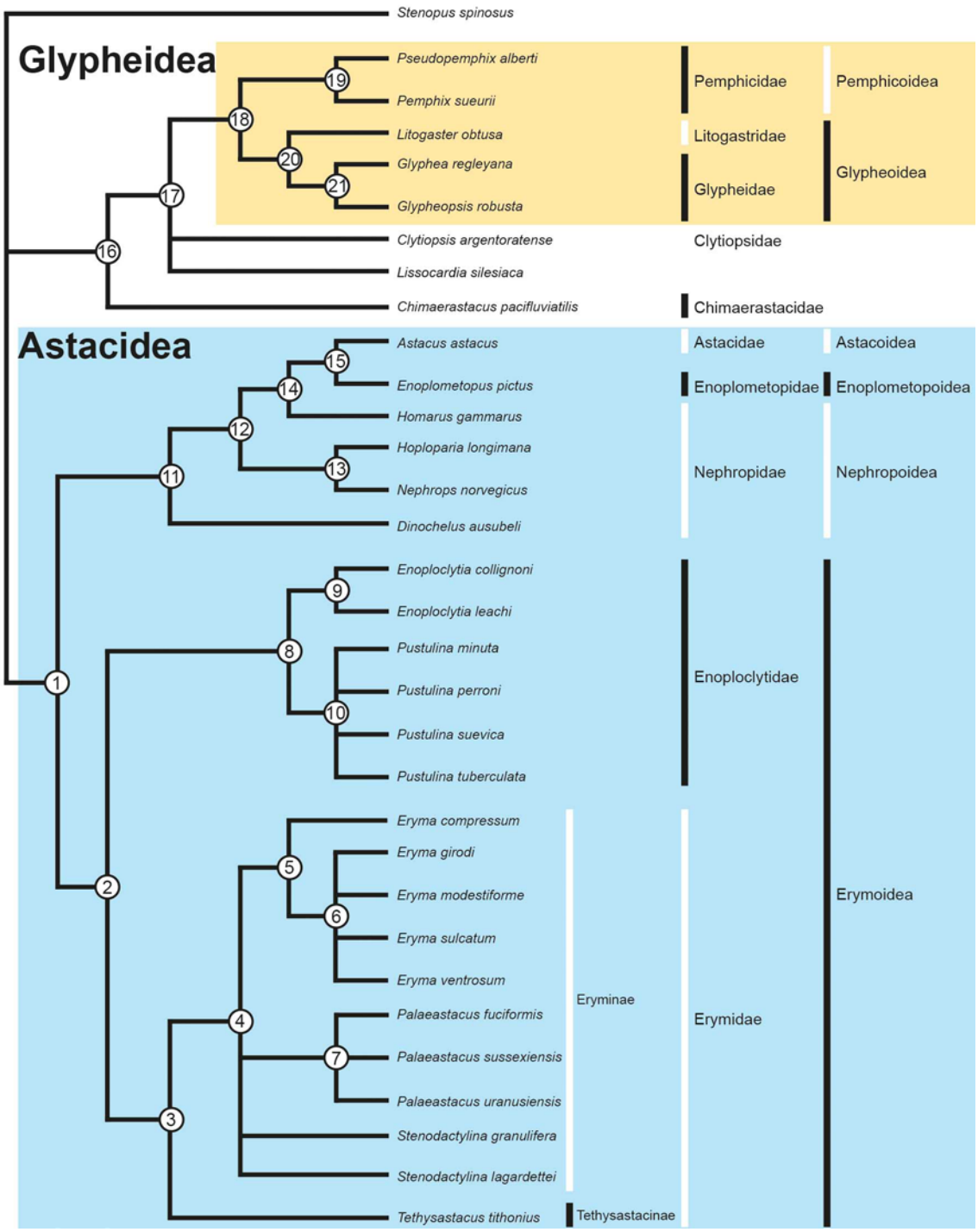


Fig. 22 : Arbre de consensus strict avec les numéros des nœuds et la systématique proposée.
Fig. 22: Strict consensus tree with indications of node numbers and proposed systematic.

4. VARIABILITÉ INTRASPÉCIFIQUE

Avant de s'intéresser à la systématique détaillée des érymides et de proposer des descriptions des différentes espèces, il convient de caractériser la variabilité intraspécifique pouvant être rencontrée chez ces organismes.

Variabilité de l'architecture des sillons de la carapace d'*Eryma ventrosum*

L'étude morphométrique effectuée par Salomé Strauch sur les sillons de la carapace d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) permet de constater que l'outil morphométrique ne permet pas de distinguer les différentes espèces du genre *Eryma*. On a en effet, sur l'ACP, un nuage de points relativement homogène dont seuls deux spécimens se détachent (Fig. 23). Le logiciel MorphoJ les a considérés comme aberrants. Ceci est sans doute dû à un mauvais angle des photographies qui ont été utilisée pour placer les landmarks. Le fait que le nuage de points correspondant à l'espèce *E. ventrosum* soit lui-même assez homogène indique qu'il n'est pas possible d'établir de distinctions au sein de cette espèce, présente du Bathonien au Kimméridgien. Ce résultat est appuyé par le test PERMANOVA pour lequel p = 0,6429 lorsque l'on considère la stratigraphie des spécimens.

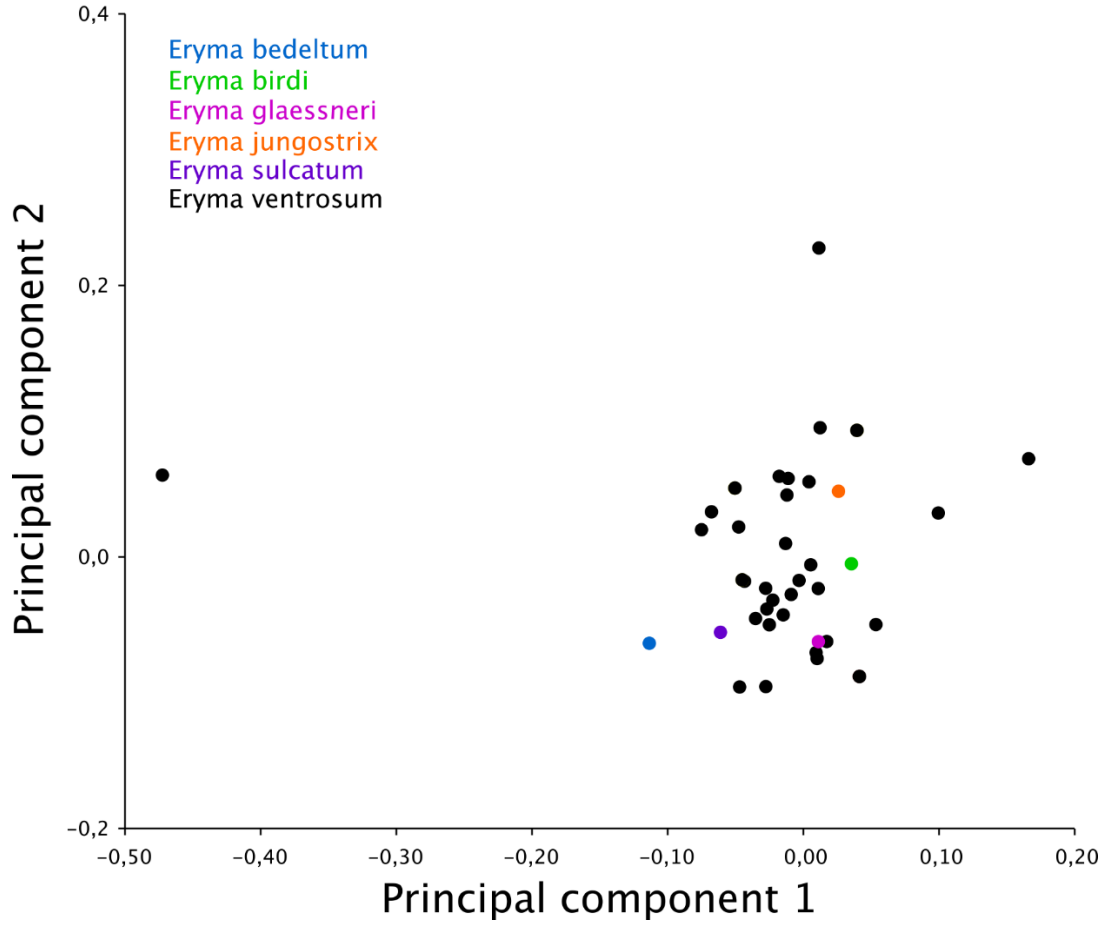


Fig. 23 : Résultats de l'ACP des 37 spécimens d'*Eryma* Meyer, 1840 sélectionnés.
Fig. 23: Results of the PCA on the 37 selected specimens of *Eryma* Meyer, 1840.

La projection du centroïde des différents landmarks considéré, accompagné par une barre matérialisant la dispersion de la position des landmarks sur les spécimens sur un même graphique permet de visualiser rapidement l'importance et la localisation des variations intraspécifiques (Fig. 24). Sur ce graphique on voit clairement que les variations affectant les landmarks 1 à 12 sont extrêmement faibles, voire inexistantes dans certains cas (landmarks 1, 2, 3 et 5). Seules les landmarks 13 et 14 présentent une variabilité importante. Ces deux landmarks correspondent au segment du sillon postcervical faisant jonction avec le sillon branchio-cardiaque. Ces points varient essentiellement selon un axe oblique allant vers l'avant et la partie ventrale de la carapace.

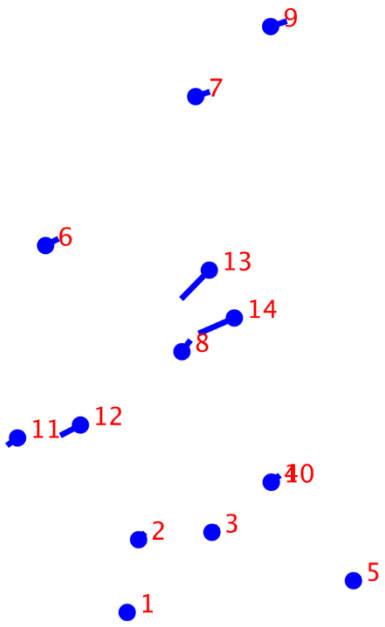


Fig. 24 : Graphique lolipop construit en fonction de la première composante principale pour *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835).
Fig. 24: Lolipop graph built with the first principal component for *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835).

Ces résultats indiquent qu'au sein d'*E. ventrosum* les variations de l'architecture des sillons sont extrêmement faibles, et cela en utilisant des spécimens du Bathonien jusqu'au Kimméridgien, soit sur une extension stratigraphique d'au moins 10 Ma. Ceci est une illustration du constat qui avait certainement frappé Förster (1966) au point d'intituler sa révision « Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden » (À propos des érymides, une ancienne famille conservatrice de décapodes mésozoïques). En effet, il apparaît très clairement avec cette étude que l'architecture des sillons d'une espèce donnée d'érymide demeure très conservatrice au cours du temps et n'est vraisemblablement pas soumise au dimorphisme sexuel. D'un point de vue taxinomique, ces résultats supportent donc la pertinence de l'utilisation des variations des trajectoires des sillons dans la discrimination des espèces d'érymides.

Variabilité des pinces de la première paire de péréiopodes

L'étude morphométrique des pinces de P1 de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) montre que les landmarks 7 et 8 ont la plus grande variabilité, que l'on considère la valeur d'éloignement maximale au centroïde (Fig. 25A), la moyenne (Fig. 25B) et la variance (Fig. 25C) de la répartition des points correspondants aux différents spécimens. Ces landmarks marquent respectivement la courbure et l'extrémité distale de l'index. Ce sont eux qui décrivent la forme de cette partie de la pince. Ainsi, sur la pince de P1 de *P. sussexiensis* c'est la forme, rectiligne ou incurvée, et la longueur de l'index qui varient le plus. Ces résultats sont à prendre en compte dans la description des pinces de P1 de cette espèce.

Plus généralement, la forme des pinces des P1 semble être soumise à une variation intraspécifique parfois marquée. En effet, outre *P. sussexiensis*, chez *E. ventrosum* une variabilité assez importante est également observée. En effet, celles-ci peuvent être très allongée avec des doigts très longs et très fins pratiquement rectilignes (Fig. 26A) ou alors des doigts relativement plus courts et plus larges et incurvés vers l'intérieur (Fig. 26B). De même, le dactyle peut être terminé par un crochet (Fig. 26C) et les marges occlusales peuvent porter des

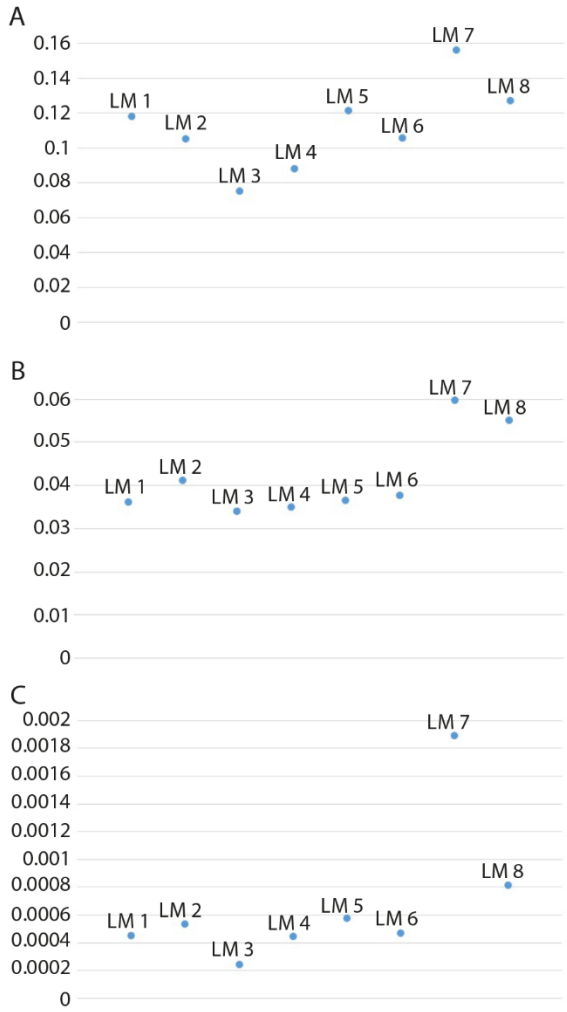


Fig. 25 : Dispersion des landmarks par rapport au centroïde. **A**, valeur maximale d'éloignement ; **B**, valeur d'éloignement moyenne ; **C**, variance.

Fig. 25: Dispersion of the landmarks to the centroid. **A**, value of highest distance; **B**, value of average distance; **C**, variance.

dents fines et pointues (Fig. 26C) ou des dents plus larges et arrondies (Fig. 26A). La forme aux doigts longs et fins se retrouve essentiellement dans les marnes callovo-oxfordiennes de Normandie et celle au doigts courts et plus larges se retrouve dans les autres gisements, en particulier le Terrain à Chailles oxfordien de Haute-Saône. Cependant, des spécimens à doigts longs et fins se retrouvent aussi en Haute-Saône et Morière (1883 : pl. 1, fig. 3) a aussi figuré un spécimen de Normandie présentant des pinces typiques des spécimens du Terrain à Chailles. Charbonnier *et al.* (2012b) ont suggérés que les différences de taille et de forme des pinces pouvaient être en lien avec le dimorphisme sexuel mais aussi avec la taille, et donc l'âge, des individus. Cette idée s'appuie sur les travaux de Cadrin (1995), qui montrent que chez l'actuel *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 le ratio entre la taille des pinces et celle du corps augmente avec l'âge. Les mesures allométriques réalisées par Förster (1966) sur *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) ont aboutie aux mêmes résultats. Les observations réalisées sur *P. sussexiensis* et *E. ventrosum* au cours de ce travail montrent que les différentes morphologies de pinces peuvent se retrouver sur des spécimens de même taille. Autrement dit, la taille, et donc l'âge, des érymides n'a pas d'influence sur la forme des pinces mais uniquement sur leur taille par rapport à la carapace. L'explication de ces morphologies par l'existence d'un dimorphisme sexuel ne peut être totalement rejetée contrairement à l'hétérochélie. En effet, chez les spécimens d'érymides dont la carapace est préservée en connexion avec les P1, les différences entre les pinces d'un même individu sont presque inexistantes.

Pour conclure, dans le cas d'*E. ventrosum* le fait qu'une forme de pince soit très largement majoritaire en fonction de la localisation peut être expliqué de différentes façons :

- si la forme des pinces est la conséquence d'un dimorphisme sexuel, alors les mâles et les femelles ne vivent pas au même endroit et ne se retrouvent que pour la période de reproduction ;
- la surreprésentation d'une forme de pince en fonction de la localisation pourrait aussi rendre compte de populations dont les pinces se sont différenciées. Cela pourrait être lié à la nature du substrat.

Fig. 26 : Pinces d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) de différentes morphologies. **A**, spécimen PVM V1a-R de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer (France) ; **B**, spécimen MNHN.F.A29467 de l'Oxfordien de Mailley (France) ; **C**, spécimen MC-P-2009-6-Fo.Ev.13 de l'Oxfordien de Fondremand (France). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez (A), C. Lemzaouda (B), P. Loubry (C).

Fig. 26: P1 chelae of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) with different morphologies. **A**, specimen PVM V1a-R frome the Oxfordian of Villers-sur-Mer (France); **B**, specimen MNHN.F.A29467 from the Oxfordian of Mailley (France); **C**, specimen MC-P-2009-6-Fo.Ev.13 from the Oxfordian of Fondremand (France). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez (A), C. Lemzaouda (B), P. Loubry (C).

5. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

ARTHROPODA Latreille, 1829

CRUSTACEA Brünnich, 1772

MALACOSTRACA Latreille, 1802

DECAPODA Latreille, 1802

PLEOCYEMATA Burkenroad, 1963

ASTACIDEA Latreille, 1802

ERYMOIDEA Van Straelen, 1925

FAMILLE TYPE. — Erymidae Van Straelen, 1925.

FAMILLES INCLUSES. — Enoploclytidae n. fam. ; Erymidae Van Straelen, 1925.

Distribution. — Lopingien (Russie), Jurassique inférieur (Allemagne, France, Italie, Royaume-Uni), Jurassique moyen (Allemagne, États-Unis, France, Iran, Italie, Maroc, Roumanie, Royaume-Uni, Suisse, Ukraine), Jurassique supérieur (Allemagne, États-Unis, France, Japon, Madagascar, République Tchèque, Royaume-Uni, Russie, Suisse, Tanzanie), Crétacé inférieur (Allemagne, Antarctique, Argentine, Australie, Belgique, Colombie, Espagne, États-Unis, France, Japon, Madagascar, Niger, Royaume-Uni), Crétacé supérieur (Allemagne, Belgique, Canada, États-Unis, France, Liban, Madagascar, Mexique, Pologne, République Tchèque, Royaume-Uni), Paléocène (États-Unis, Mexique).

DIAGNOSE PAR KARASAWA *ET AL.* (2013). — Subcylindrical carapace; well-developed rostrum; cervical, postcervical, and branchiocardiac grooves present and generally well developed; gastroorbital, hepatic, and inferior grooves present; exopod of uropods with diaeresis; pereiopods 1 always strongly developed, chelate (Erymidae) or pseudochelate (Pemphicidae); pereiopods 2-3 chelate or pseudochelate; pereiopods 4 and 5 generally achelate, 4 may be pseudochelate.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Subcylindrical carapace; well-developed rostrum; cervical groove, postcervical groove, and branchiocardiac grooves present and generally well-developed; gastro-orbital, hepatic, and inferior grooves present; exopodite of uropods with diaeresis; pereiopods 1 always strongly developed, chelate (Erymidae) or pseudochelate (Pemphicidae); pereiopods 2-3 chelate or pseudochelate; pereiopods 4 and 5 generally achelate, 4 may be pseudochelate.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (CE TRAVAIL).
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre développé ; plaque intercalaire étroite, fusiforme, entièrement délimitée ; suture dorsale présente ; sillon cervical profond, délimitant entièrement la région céphalique, joint à la suture dorsale et au sillon antennaire ; sillon

antennaire incurvé vers l'avant ; sillon postcervical développé ; sillon hépatique joint au sillon cervical ; sillon inférieur incurvé, joint au sillon hépatique.
Pléon et uropodes. — Pléon composé de 6 somites rectangulaires, d'un telson allongé et arrondi, d'uropodes (une paire d'endopodes, une paire d'exopodes) larges et arrondis, aussi longs que le telson ; somites prolongés ventralement par des pleurites triangulaires ; présence d'un bourrelet à la base des pleurites ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.
Appendices céphaliques. — Yeux ovoïdes, pédonculés, constitués de nombreuses facettes ; pédoncules antennulaires articulés avec deux flagelles composés de courts articles cylindriques ; pédoncules antennaires articulés avec un flagelle composé de courts articles cylindriques ; épistome large, avec un contact linéaire avec la carapace ; mandibules lisses, sub-rectangulaires.
Appendices thoraciques. — Mxp 3 allongés, composés de 5 articles cylindriques ; P1-P3 terminés par des pinces ; P1 massif ; P2-P5 minces.

Famille Enoploclytidae n. fam.

GENRE TYPE. — *Enoploclytia* M'Coy, 1849.

GENRES INCLUS. — *Enoploclytia* M'Coy, 1849 ; *Pustulina* Quenstedt, 1857.

Distribution. — Jurassique moyen (France, Suisse), Jurassique supérieur (Allemagne, France, Royaume-Uni), Crétacé inférieur (Allemagne, Antarctique, Argentine, Belgique, Espagne, États-Unis, France, Madagascar, Niger, Royaume-Uni), Crétacé supérieur (Allemagne, Belgique, Canada, États-Unis, France, Liban, Madagascar, Mexique, Pologne, République Tchèque, Royaume-Uni), Paléocène (États-Unis, Mexique).

DIAGNOSE. — Régions cardiaque et branchiale légèrement enflées ; sillon gastro-orbitaire allongé, avec deux branches divergentes ; sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque subparallèle au sillon postcervical, interrompu dans la région branchiale, non joint au sillon postcervical.

DISCUSSION. — Cette nouvelle famille est supportée par la topologie de l'arbre de consensus strict résultant de l'analyse phylogénétique (Fig. 22). On y voit un clade distinct contenant *Enoploclytia* M'Coy, 1849 et *Pustulina* Quenstedt, 1857 (Fig. 22 nœud 8). Ces genres ont la particularité d'avoir un sillon gastro-orbitaire allongé, divisé en deux branches, et un sillon branchio-cardiaque réduit et isolé.

Genre *Enoploclytia* M'Coy, 1849

Enoploclytia M'Coy, 1849 : 330 ; 1854 : 137. — Zittel 1885 : 694. — Fritsch & Kafka 1887 : 27. — Van Straelen 1925 : 278. — Beurlen 1928 : 164. — Rathbun 1926b : 128. — Secrétan 1964 : 81. — Förster 1966 : 146. — Taylor 1979 : 25. — Aguirre-Urreta 1989 : 514. — Feldmann *et al.* 2015 : 3. — Devillez *et al.* 2016 : 530, fig. 1I-J ; 2017 : 786, fig. 4A-B ; 2018 : 144, fig. 2A-B.

Enoploclytia Enoploclytia — Mertin 1941 : 160. — Glaessner 1969 : 455.

ESPÈCE-TYPE. — *Astacus leachii* Mantell, 1822 par désignation originale.

ESPÈCES INCLUSES. — *E. augustobonae* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 ; *E. collignoni* Secrétan, 1964 ; *E. gardnerae* (Rathbun, 1935) ; *E. gigantea* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 ; *E. leachii* (Mantell, 1822) ; *E. minor* Woodward, 1900 ; *E. seitzi* Glaessner, 1932 ; *E. tepeyacensis* Vega, Garassino & Jaime, 2013 ; *E. tumimana* Rathbun, 1935 ; *E. wintoni* Stenzel, 1945.

DISTRIBUTION (Fig. 27). — Oxfordien (France) ; Barrémien (Argentine, France) ; Aptien (Antarctique, Espagne) ; Albien (Allemagne, États-Unis) ; Crétacé inférieur (Niger) ; Cénomanien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Turonien (Allemagne, France, Pologne, République Tchèque, Royaume-Uni) ; Coniacien (Allemagne, France, République Tchèque, Royaume-Uni) ; Santonien (Allemagne, États-Unis, France, Madagascar, Royaume-Uni) ; Campanien (Allemagne, Belgique, États-Unis, France, Madagascar, Mexique, Royaume-Uni) ; Maastrichtien (Canada, États-Unis, Mexique) ; Sélandien (États-Unis, Mexique).

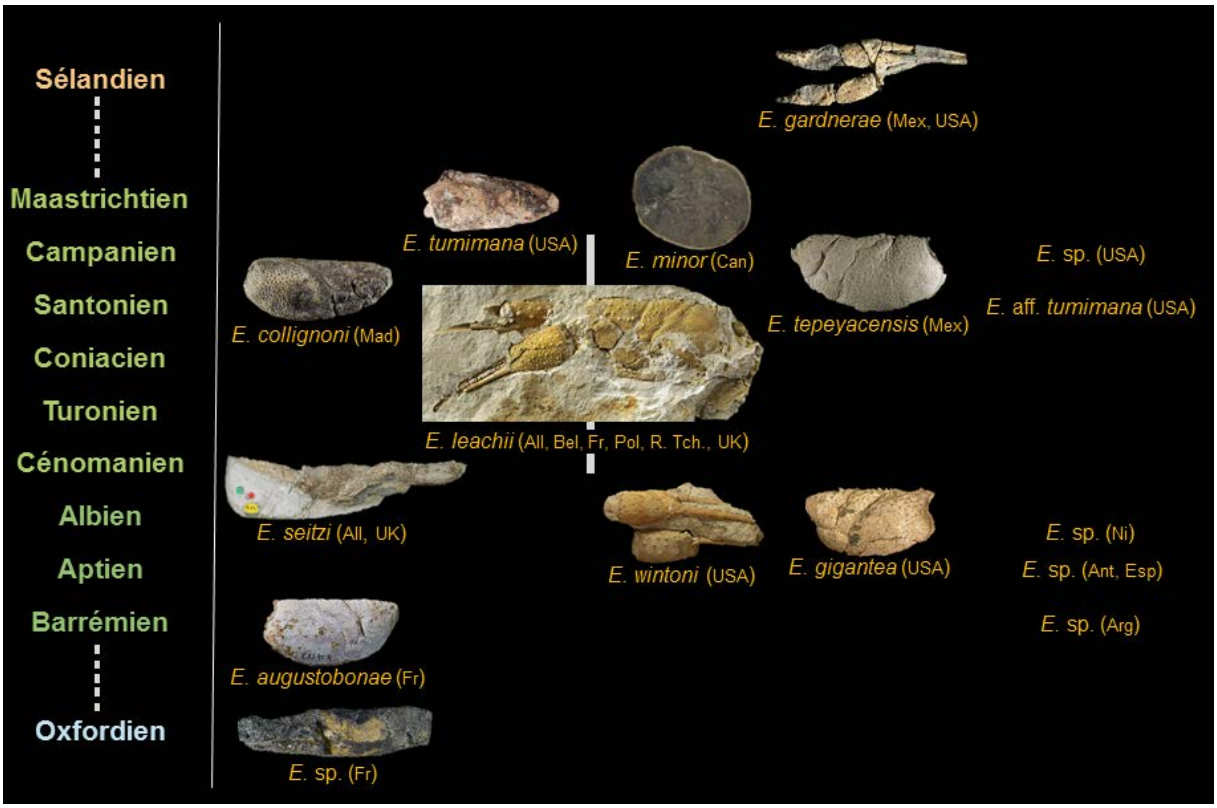


Fig. 27 : Distribution stratigraphique des occurrences d'*Enoploclytia*. All : Allemagne ; Ant : Antarctique ; Arg : Argentine ; Bel : Belgique ; Can : Canada ; Esp : Espagne ; Fr : France ; Mad : Madagascar ; Ni : Niger ; Pol : Pologne ; R. Tch. : République Tchèque ; UK : Royaume-Uni ; USA : États-Unis.
Fig. 27: Stratigraphic distribution of occurrences of *Enoploclytia*. All: Germany; Ant: Antarctica; Arg: Argentina; Bel: Belgium; Can: Canada; Esp: Spain; Fr: France; Mad: Madagascar; Ni: Niger; Pol: Poland; R. Tch.: Czech Republic; UK: United Kingdom; USA: United States.

DIAGNOSE ORIGINALE PAR M'COY (1849, REPRISE SANS MODIFICATION EN 1854). — Carapace fusiform, back rounded, sides convex, gently compressed, posterior end slightly narrowed and deeply notched for the insertion of the abdomen, much contracted anteriorly, the front extended into a long, sharp-pointed depressed rostrum, the sides of which are armed with three or four strong spines; one strong spine over the upper external angle of the orbit; eyes on short, thick

peduncles; nuchal furrow strong, slightly arched backwards, the ends reaching each side margin at a point deeply notched by the abrupt narrowing of the margin from thence to the front; branchial furrows double, inclosing between them a narrow, pointed ridge on each side, which meets its opposite fellow at less than a right angle (each meets the midline of the back at an angle of about 40°) on a point of the back about halfway between the nuchal furrow and the posterior margin; abdomen (including the tailfins) shorter than the carapace, segments very weak, slightly arched, their ends triangularly pointed (ends of the second one not dilated), sixth longer than the preceding ones, giving origin to the two broad, rotundato-trigonal pair of side-flaps of the tail, which are very large, thin and undivided by transverse sutures; seventh segment (or middle tail-flap) subtrigonal, thicker than the others and tuberculated; surface of carapace, legs and chelae covered with large spinose tubercles and intervening granules of very irregular size; first pair of feet or chelae very large, subcompressed, fingers slender, with a row of large teeth on the inner edge, carpus very short, tumid, trigonal; three next pair of legs slender, compressed (? Apparently terminated by a blunt, trigonal, simple claw); fifth pair not seen.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR ZITTEL (1885, REPRISE SANS MODIFICATION PAR FRITSCH & KAFKA EN 1887). — Körper gross, langgestreckt mit rauher, stacheliger und gekörnelter Schale. Cephalothorax gewölbt, nach spitztem Rostrum; neben dem Augenausschnitt aussen ein Stachel. Nackenfurche tief, dahinter eine oder zwei fast parallele Querfurchen, deren Seitenäste sich stark nach vorn richten und mit der Nackenfurche vereinigen. Abdomen etwas kürzer als der Cephalothorax. Erstes Fusspaar sehr kräftig, etwas zusammengedrückt, mit grossen, stark verlängerten Scheeren, deren Finger auf der Innenseite mit Zacken besetzt sind. Die zwei folgenden Scheerenfüsse sind dünn und schlank. Telson subtrigonal, gross, ungetheilt.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR VAN STRAELEN (1925). — Le genre *Enoploclytia* est caractérisé par :

- un céphalothorax fortement rostré et à régions branchiales dilatées ;
- un sillon cervical très profond et très large ;
- un sillon gastro-orbitaire constant ;
- des sillons postcervicaux plus importants que le sillon cervical, mais se rétrécissant fortement vers le bas ;
- des sillons branchio-cardiaques, extrêmement réduits ;
- les antennules biflagellées ;
- les pédoncules antennaires portant un scaphocérite ; les trois premières paires de péréiopodes terminées par des pinces massives, surtout la première, les deux dernières paires à dactylopodites terminaux ;
- l'exopodite des uropodes pourvu d'une diérèse ;
- le céphalothorax et les péréiopodes couverts de gros tubercules.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR BEURLEN (1928). — Die Gattung *Enoploclytia* ist charakterisiert einerseits durch die grobe Skulptur, die sich von der Gruppe der *Er. Perroni* keineswegs unterscheidet. Ebenfalls haben sich die steile Nackenfurche und die der Nackenfurche parallelen Rückenfurchen ziemlich unverändert erhalten. Dagegen ist der Cephalothorax bedeutend im die Länge gezogen und schmäler und schlanker geworden. Das Rostrum ist lang, ziemlich schlank und schmal. Es ist deutlich und kräftig gesägt.

Die Scheren sind einerseits durch den kurzen gerundeten Scherenballen mit der rechteckig abgestutzten Artikulationsstelle für den Scherenfinger noch im Prinzip ziemlich änhlich den Scheren der *Eryma*. Doch zeigt sich auch hier die gleiche Entwicklungstendenz wie bei dem Cephalothorax, indem die Scheren etwas schlanker und länger ist, was sich besonders in den Scherenfingern stark ausprägt.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR RATHBUN (1926b). — Carapace strongly rostrate; branchial regions dilated; cervical suture very deep and wide; gastro-orbital furrow constant; postcervical sutures more important than the cervical suture but diminishing greatly downward; branchio-cardiac sutures extremely reduced; first three pairs of pereiopods terminate in massive chelae, especially the first, the two last pairs with terminal dactyls; carapace and pereiopods covered with large tubercles.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR SECRÉTAN (1964). — Céphalothorax fortement rostré, à régions branchiales dilatées, sillon cervical profond et large ; sillon gastro-orbitaire constant ; sillon postcervical plus important que le sillon cervical mais rétréci dans le bas ; sillon branchio-cardiaque réduit. Antennules biflagellées ; pédoncules antennaires à scaphocérites. Trois premiers péréiopodes à pinces. P1 à pinces massives. Diérèse à l'exopodite des uropodes. Céphalothorax et péréiopodes couverts de gros tubercules. Aire fusiforme en arrière du rostre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR FÖRSTER (1966). — Breite tiefe Gastroorbitalfurche ; tiefe, bis zu Hepaticalfurche durchgehende Postcervicalfurche ; kurze auf der Cephalothoraxflanke ausklingende Branchiocardiacalfurche. Stark abgesetzter Hepaticalhöcker und buckelartig hervorspringende hintere Hepaticalregion. Skulptur auf Gastrical- und Cardiacalregion aus unregelmässig weit auseinanderstehenden groben Dornen, dazwischen kleinere Warzen mit Grübchen, die auf der Branchialregion überwiegen. Scherenballen schlank; Index und Dactylus doppelt so lang wie der Ballen; Balleninnenkante mit 4-5 kräftigen Dornen; im übrigen auf Ober- und Unterseite zwischen unregelmässig verteilten gröberen Dornen kleinen Warzen und Grübchen.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Carapace and 1st pereiopods more coarsely ornamented than in *Eryma*; rostrum strongly dentate.
E. (Enoploclytia). Chelae long and slender, fingers long, without spines.
E. (Palaeastacus). Chelae stout, spinose; fingers equal in length to palm.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR AGUIRRE-URRETA (1989). — Erymid with long, denticulated rostrum; gastro-orbital groove broad, deep and short; postcervical groove joining inferior one, more developed than branchio-cardiac; cephalothorax and chelipeds strongly sculptured, dactylus and pollex long, slender and denticulate.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Subcylindrical carapace with a deep cervical groove, deep postcervical groove, and branchio-cardiac grooves; short rostrum with subrostral teeth; pereiopod 1 with long and strong chelae; chi and omega swellings strong; surface of carapace and pereiopods strongly tuberculate.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ *ET AL.* (2016). — Fusiform intercalated plate; wide, deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; long, wide gastro-orbital groove originating as median inflexion of cervical groove, delimiting two gastro-orbital lobes; sinuous postcervical groove, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with ventral extension at carapace mid-height; short branchio-cardiac groove, interrupted in upper part of carapace, joined to dorsal margin, not joined to postcervical groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; prominent ω and χ bulges; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; carapace with heterogeneous coarse ornamentation; massive globose P1 propodus, rounded in transversal section; long and thin P1 fingers (straight in dorsal view); occlusal margins armed with sharp and slender tooth.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ *ET AL.* (2017, REPRISE SANS MODIFICATION EN 2018). — Fusiform intercalated plate; wide, deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; long, wide gastro-orbital groove originating as median inflexion of cervical groove, delimiting two gastro-orbital lobes; sinuous postcervical groove, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with ventral extension at carapace mid-height; short branchiocardiac groove, interrupted in upper part of carapace, joined to dorsal margin, not joined to postcervical groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; prominent ω and χ bulges; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; carapace with heterogeneous coarse ornamentation; massive globose P1 propodus, rounded in transversal section; long and thin P1 fingers (straight in dorsal view); occlusal margins armed with sharp and slender tooth; P1 merus with strong, prominent distal process at extern side of its ventral extremity.
Traduction littérale : Plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire long et large, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, délimitant deux lobes gastro-orbitaires ; sillon postcervical sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique, avec une extension ventrale à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque court, interrompu dans la partie supérieure de la carapace, joint à la marge dorsale, non joint au sillon postcervical ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées; sillon inférieur convexe postérieurement, joint au sillon hépatique ; carapace avec une ornementation hétérogène et grossière ; propode des P1 massif et globuleux, arrondi en coupe transversale ; doigts des P1 longs et minces (rectilignes en vue dorsale) ; marges occlusales armées de fines dents aiguisées ; mérus des P1 avec un fort processus distal sur la face externe de son extrémité ventrale (Fig. 28).

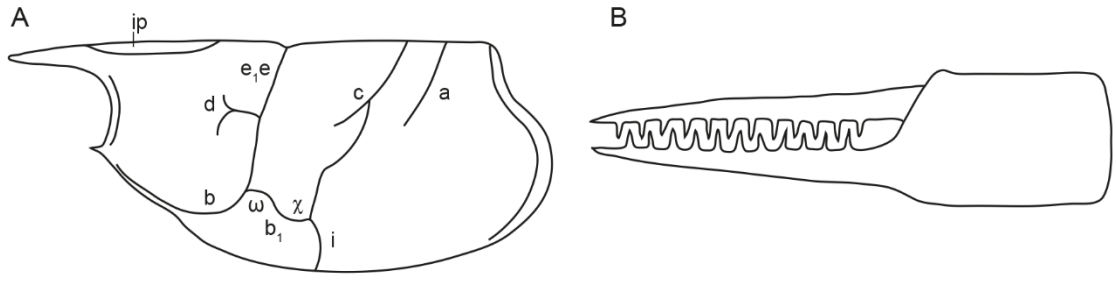


Fig. 28 : Schémas des sillons de la carapace (A) et d'une pince de P1 (B) typiques d'*Enoploclytia*. Schémas : J. Devillez.
Fig. 28: Line drawings of typical carapace grooves (A) and P1 chela (B) of *Enoploclytia*. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — La présence d'une plaque intercalaire entièrement délimitée justifie l'assignation d'*Enoploclytia* au sein des Erymoidea. La présence d'un sillon gastro-orbitaire allongé, terminé par deux branches divergentes, d'un sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, et d'un sillon branchio-cardiaque non joint au sillon postcervical et interrompu dans la région branchiale soutiennent le placement du genre dans la nouvelle famille des Enoploclytidae.

Enoploclytia est connu à l'origine par des fragments de carapaces et de P1 issus des formations crayeuses crétacées du Royaume-Uni et assignés par Mantell (1822) à *Astacus* J. C. Fabricius, 1775. Plusieurs autres fossiles découverts plus tard dans ces mêmes formations furent attribués au même genre (Mantell 1824, 1833, 1844). Des fossiles similaires furent aussi découverts dans le Crétacé du Bassin de la Bohême (République Tchèque). Si Geinitz (1839) attribua ces fossiles à *Astacus*, Reuss (1845) les attribua au genre *Klytia* Meyer, 1840. M'Coy (1849) a ensuite érigé le genre *Enoploclytia* en se fondant sur les sillons de la carapace, la longueur du rostre mais aussi sur l'ornementation de la carapace et des pinces. L'*Astacus leachii* de Mantell (1822) fut explicitement désigné comme espèce-type de ce nouveau genre et les fossiles décris par Geinitz et Reuss y furent intégrés à juste titre. Bien que M'Coy désigna clairement *A. leachii* comme espèce-type, il accompagna la description d'*Enoploclytia* d'une illustration correspondant à l'*Astacus sussexiensis*, décrit lui aussi par Mantell (1824). Cette espèce devint par la suite l'espèce-type du genre *Palaeastacus* Bell, 1850. Cette illustration associée à la description d'*Enoploclytia* est sans doute à l'origine des confusions entre ces deux genres, qui persistèrent jusque dans la seconde moitié du XX^{e} siècle (voir la discussion à propos de *Palaeastacus* pour plus de détails). *Enoploclytia* regroupa ensuite de nombreux autres fossiles découverts un peu partout dans le monde : en Europe (Reuss 1854 ; Quenstedt 1852 ; Schlüter 1862, 1879 ; Sclüter & von der Marck 1868 ; Fritsch & Kafka 1887 ; Wanderer 1908 ; Woods 1930 ; Glaessner 1932 ; Van Straelen 1936 ; Mertin 1941 ; Förster 1966 ; Morris 1987 ; Jagt & Fraaije 2002 ; Garassino *et al.* 2009 ; Devillez *et al.* 2016), en Amérique (Woodward 1900 ; Rathbun 1935 ; Stenzel 1945 ; Roberts 1962 ; Feldmann & McPherson 1980 ; Aguirre-Urreta 1982 ; Vega *et al.* 2007, 2013), en Afrique (Joleaud & Hsu 1935 ; Secrétan 1964 ; Charbonnier *et al.* 2012a) et en Antarctique (Taylor 1979 ; Feldmann 1984).

Le travail de révision présenté ici a permis de montrer que certains fossiles ont aussi été assignés à tort à *Enoploclytia*. Parmi ceux-ci, certains se sont révélés être tout de même des érymides. Ainsi, *Enoploclytia glaessneri* Van Straelen, 1936 montre clairement une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque. Ceci est caractéristique du genre *Eryma* Meyer, 1840 au sein duquel cette espèce a été déplacée (voir la discussion à propos d'*E. glaessneri* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016). *Enoploclytia tenuidigitata* Woods, 1957 affiche des sillons typiques de *Palaeastacus*, genre vers lequel cette espèce a donc logiquement été assignée (voir la discussion à propos de *P. tenuidigitatus* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016). De même, *E. triglypta* Stenzel, 1945 a été transférée dans le genre *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (voir la discussion à propos de *S. triglypta* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016, 2017). A partir de la morphologie des pinces des P1, *E. armata* Secrétan, 1964 a été transférée dans le genre *Stenodactylina* (voir la discussion à propos de *S. armata* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016, 2017).

Certains fossiles d'érymides, s'ils n'appartiennent pas au genre *Enoploclytia*, se sont avérés être synonymes d'autres espèces. Ainsi, sur la base de l'architecture des sillons de la carapace et/ou de la forme des pinces des P1 et/ou de leur ornementation, *E. brevimana* M'Coy, 1849 et *E. imagei* M'Coy, 1849 sont ici considéré comme des représentants de *P. sussexiensis* (voir la

discussion à propos de *P. sussexiensis* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016). D'autres fossiles attribués à *Enoploclytia* par le passé n'appartiennent vraisemblablement pas à un quelconque érymide. De fait, *E. salviensis* (Robineau-Desvoidy, 1849), qui n'est connu que par des fragments de doigts des P1 et d'une carapace aujourd'hui perdus, a des doigts incurvés en vue dorsale et portant des dents courtes, alors que les doigts d'*Enoploclytia* sont rectilignes en vue dorsale et que les dents sont longues. De plus, l'illustration de la carapace n'est pas suffisamment claire pour l'attribuer à un genre de décapode. *Enoploclytia wenoensis* Rathbun, 1935 n'est connue que par un pléon dont les tergites sont dépourvus de relief, couvert de petites dépressions et avec des pleurites arrondis. Habituellement, le pléon d'*Enoploclytia* présente un bourrelet à la base des pleurites, est orné de tubercules et les pleurites sont triangulaires et étroits. Je suis donc en accord avec les opinions de Stenzel (1945) et de Förster (1966) qui ne voyaient pas en *E. wenoensis* un *Enoploclytia* mais plutôt un *Astacodes* Bell, 1863, un *Hoploparia* M'Coy, 1849 ou un *Homarus* Weber, 1795. *Enoploclytia sculpta* Rathbun, 1926 est elle aussi connue par un fragment de pléon dont les tergites sont dépourvus de relief et couvert de fines dépressions, ainsi que d'un P1 mal préservé. Pour les même raisons que celles invoquées pour *E. wenoensis*, et en accord une nouvelle fois avec Stenzel (1945) et Förster (1966), *E. sculpta* n'est pas considérée comme un représentant du genre *Enoploclytia*. *Enoploclytia paucispina* Schlüter, 1868 est connue par un fragment de carapace couvert de fins tubercules et de la pince d'un P1 ayant un propode comprimé dorso-ventralement portant des doigts larges et incurvés, armés de petites dents aplaties. Sachant qu'*Enoploclytia* possède un propode globuleux et des doigts fins et rectilignes, armés de longues et fines dents, j'en conclus qu'il ne s'agit pas d'un représentant de ce genre mais probablement, en accord avec Mertin (1941) et Förster (1966), d'un *Oncopareia* Bosquet, 1854.

Enoploclytia passait pour être apparue tard dans l'histoire des érymides. Jusqu'à récemment le genre n'était connu qu'à partir de la seconde moitié du Crétacé inférieur (Barrémien ; Aguirre-Urreta 1982 ; Devillez *et al.* 2016) alors que le plus vieil érymide provient du Permien (Changhsingien ; Birshtein 1958 ; Glaessner 1969 ; Feldmann *et al.* 2015 ; Devillez *et al.* 2017) et que ces crustacés sont communs au Jurassique (Oppel 1862 ; Van Straelen 1925 ; Förster 1966 ; Charbonnier *et al.* 2012b). Cependant, un fossile récemment découvert dans l'Oxfordien de Normandie décrit par Devillez *et al.* (2018) suggère une apparition plus ancienne d'*Enoploclytia*. De fait, son absence avant le Crétacé inférieur est vraisemblablement due à des biais de collecte et/ou de signalement. En revanche, quand on se penche sur les distributions géographiques et stratigraphiques il apparaît clairement qu'*Enoploclytia* est déjà mondialement présent à la fin du Crétacé inférieur et qu'il atteint son apogée en terme de diversité spécifique au Crétacé supérieur (6 espèces sur les 10 recensées). Les fossiles d'érymides les plus récents découverts jusqu'à présent appartiennent à *Enoploclytia*. Ainsi, par l'existence de ces fossiles au Sélandien, attribués à *E. gardnerae* (Rathbun, 1935), nous avons la preuve que les érymides ont franchi l'extinction massive marquant la limite entre le Mésozoïque et le Cénozoïque et qu'ils ont persisté au moins jusqu'au Paléocène en Amérique du Nord.

Enoploclytia augustobonae Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016

Fig. 29

Enoploclytia augustobonae Devillez *et al.* 2016 : 530, 536, fig. 8A-D. — Devillez *et al.* 2017 : 786. — Devillez *et al.* 2018 : 144, 145, 146.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.B14557.

LOCALITÉ TYPE. — Amance, département de l'Aube, Champagne-Ardenne, France.

AGE TYPE. — Barrémien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire non préservée mais sa présence est soulignée par une légère déviation de la marge dorsale dans la région céphalique ; sillon cervical profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire, fortement incliné au-dessus du sillon gastro-orbitaire et sub-vertical en dessous ; sillon antennaire profond et étroit, fortement incurvé ; sillon gastro-orbitaire large et peu profond, démarrant au niveau de la forte inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur légèrement bombé) ; sillon postcervical sinueux, profond dorsalement et peu profond ventralement, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique, avec une extension ventrale à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque court et peu profond, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée; zone χ légèrement bombée ; sillon inférieur peu profond.

Ornementation. — Carapace couverte de petits tubercules largement espacés ; région cardiaque avec une rangée dorsale de tubercules grossiers ; région gastrique avec une rangée de tubercules grossiers parallèle à la plaque intercalaire et une seconde rangée oblique de tubercules grossiers.

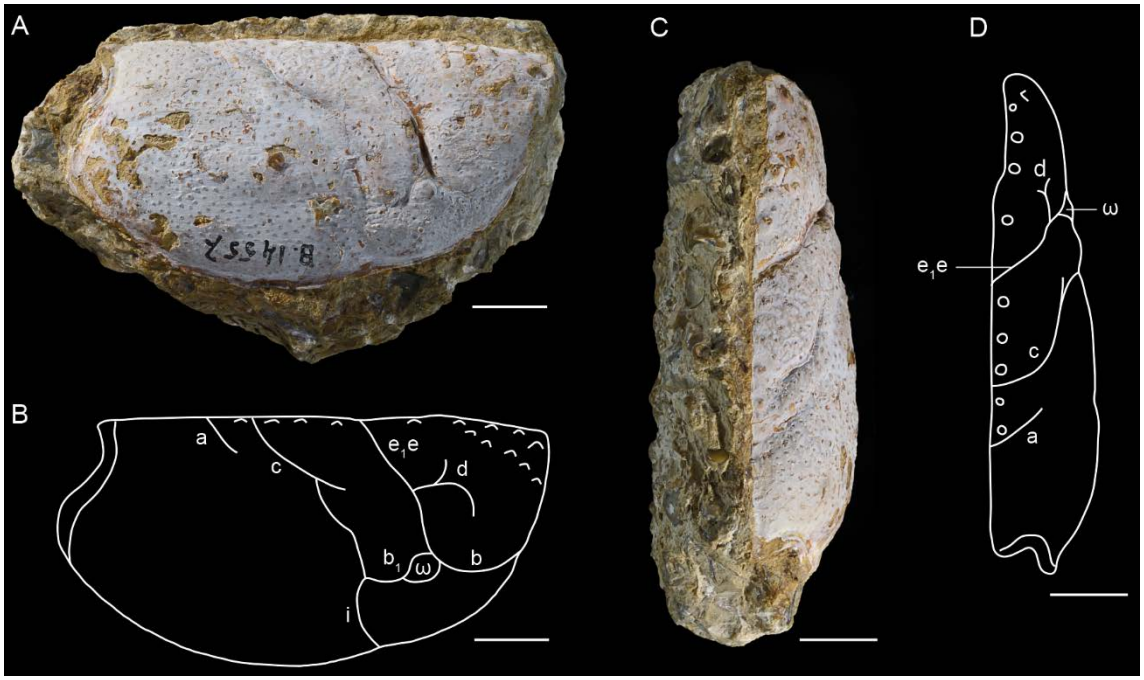


Fig. 29 : *Enoploclytia augustobonae* Devillez *et al.*, 2016 du Barrémien d'Amance (France). **A-D**, holotype MNHN.F.B14557 : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C), schéma (D). Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes. Schémas : J. Devillez.

Fig. 29: *Enoploclytia augustobonae* Devillez *et al.*, 2016 from the Barremien of Amance (France). **A-D**, holotype MNHN.F.B14557: lateral view (A), line drawing (B), dorsal view (C), line drawing (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large sillon gastro-orbitaire, sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque court interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical.

Parmi les autres espèces d'*Enoploclytia* du Crétacé inférieur, *E. augustobonae*, connue par un unique céphalothorax, ne peut être comparée à *E. wintoni* qui n'est connue que par une paire de pinces des P1. *Enoploclytia augustobonae* diffère d'*E. gigantea* par son sillon cervical non sinueux, son sillon antennaire moins fortement incurvé, son sillon gastro-orbitaire moins profond et allongé et par son ornementation : les tubercules sont fins sur l'ensemble de la carapace et les tubercules grossiers se situent le long de la marge dorsale de la région céphalique (chez *E. gigantea* les tubercules sont fins dans la moitié inférieure de la carapace et deviennent grossiers dans la moitié supérieure et il y a une rangée d'épines le long de la ligne médio-dorsale). *Enoploclytia augustobonae* se distingue également d'*E. seitzi* par certains éléments de l'architecture des sillons de la carapace et par son ornementation : le sillon cervical ne présente pas de sinuosité, la zone χ est nettement moins bombée et l'ornementation est plus fines et composée uniquement de tubercules (les tubercules sont associés à des dépressions chez *E. seitzi*).

Enoploclytia collignoni Secrétan, 1964

Figs 30-32

Enoploclytia collignoni Secrétan, 1964 : 82, pl. 3, figs 10-11, pl. 4, figs 2, 5-6, pl. 5 ; figs 1-8. — Förster 1966 : 151. — Taylor 1979 : 25, 35. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22. — Charbonnier *et al.* 2012a : 321, figs 7-8 ; 2015 : tab. 1, tab. 2, figs 3-4, fig. 5c-d. — Devillez *et al.* 2017 : 786, 791, 792, 793, tab. 1, tab. 2, fig. 8. ; 2018 : 144, 145.

Enoploclytia sp. — Secrétan 1964 : 93, pl. 7, figs 3-4, pl. 8, fig. 5.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.R03925 ; 43 paratypes MNHN.F.A31655, A31656, A33046, A33053, A33062, A33074, A33077, A33081, A33083, A33098, A33112, A33115, A33116, A33118, A33119, A33124, A33130, A33131, A33132, A33133, A33149, A33153, A33155, A33161, A33163, A33165, A33169, A33170, A33173, A33174, A33177, A33183, A33191, A33194, A33195, A33198, A33200, A33203, A33337, A33471, MNHN.F.R03914, R03923, R03924.

LOCALITÉ TYPE. — Belo-sur-Tsiribihina, province de Tuléar, Madagascar.

AGE TYPE. — Campanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Santonien (Madagascar), Campanien (Madagascar).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 14 spécimens : MNHN.F.A33041, A33058, A33079, A33137, A33164, A33167, A33178, A33186, A33187, A33193, A33229, A33332, A33362, A33469, MNHN.F.R03919.

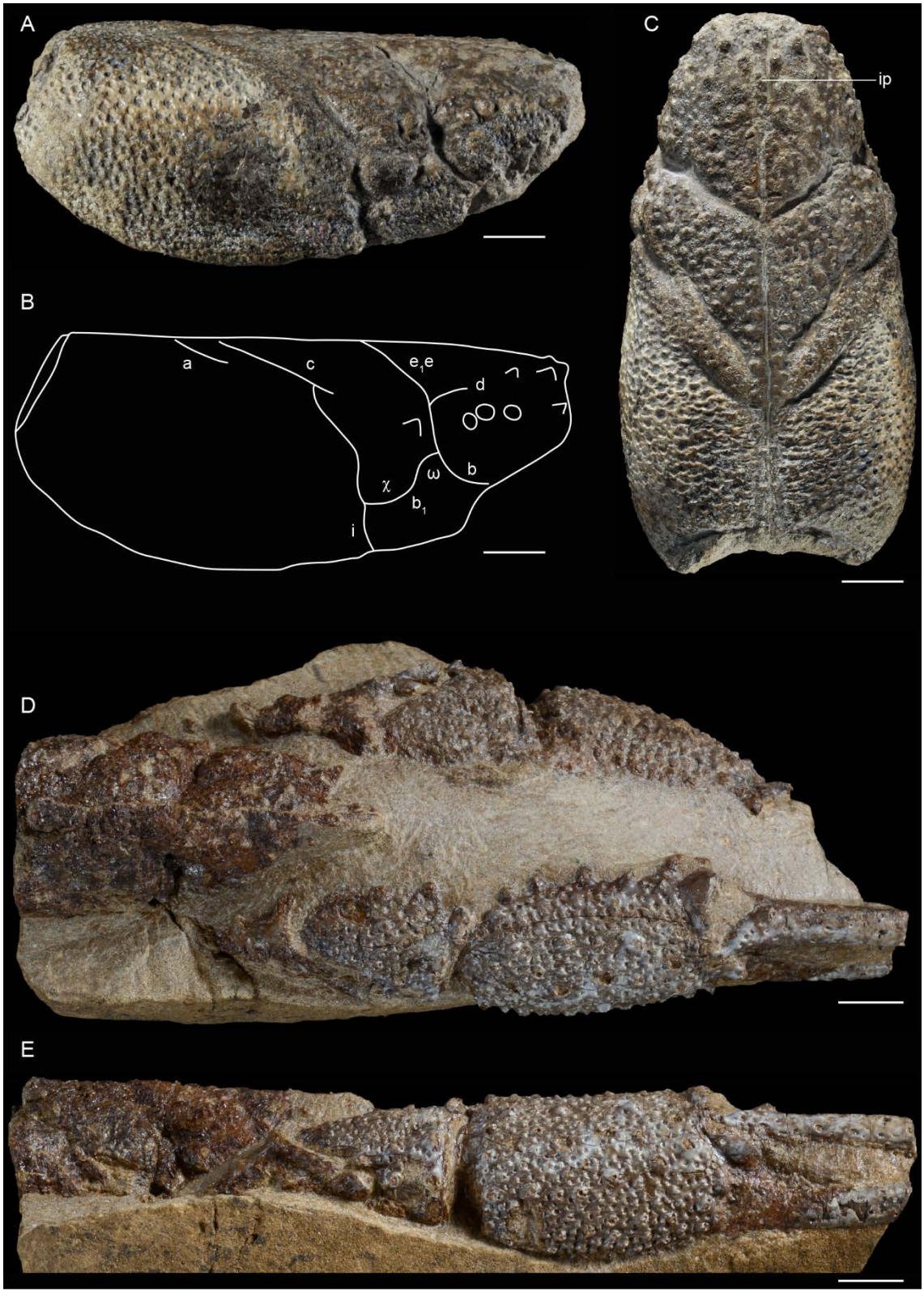


Fig. 30 : *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 du Campanien de Berere et de Bevaho (Madagascar). **A-C**, holotype MNHN.F.R03925 de Bevaho : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C) ; **D-E**, paratype MNHN.F.A33131 de Berere : vue dorsale (D), latérale (E). Échelles : 1 cm. Préparation : Y. Despres (D, E). Photographies : C. Lemzaouda (A, C), P. Loubry (D, E). Schéma : J. Devillez.

Fig. 30: *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 from the Campanian of Berere and Bevaho (Madagascar). **A-C**, holotype MNHN.F.R03925 from Bevaho: lateral view (A), line drawing (B), dorsal view (C); **D-E**, paratype MNHN.F.A33131 from Berere: dorsal view (D), lateral view (E). Scale bars: 1 cm. Preparation: Y. Despres (D, E). Photographs: C. Lemzaouda (A, C), P. Loubry (D, E). Line drawing: J. Devillez.

Fig. 31 : *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 du Campanien de Bevaho (Madagascar). **A**, paratype MNHN.F.A33130 ; **B-D**, paratype MNHN.F.A33132 : vue dorsale (B), latérale (C), ventrale (D). Échelles : 1 cm. Préparation : Y. Despres (A), C. Bouillet (B-D). Photographies : P. Loubry (A), L. Cazes (B-D).

Fig. 31: *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 from the Campanian of Bevaho (Madagascar). **A**, paratype MNHN.F.A33130; **B-D**, paratype MNHN.F.A33132: dorsal view (B), lateral view (C), ventral view (D). Scale bars: 1 cm. Preparation: Y. Despres (A), C. Bouillet (B-D). Photographs: P. Loubry (A), L. Cazes (B-D).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches courtes divergentes, délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur bombé) ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique, avec une extension ventrale à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque profond, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique concavo-convexe, peu profond, joint au sillon cervical ; zone ω bombée, zone χ fortement bombée ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites étroits, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; telson arrondi ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.

Appendices thoraciques. — P1-P3 munis de pinces ; propode des P1 massif et globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé ; doigts des P1 minces et allongés, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas, de longueurs identiques ; marge occlusale avec des dents allongées, étroites, acérées, disposées régulièrement ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus allongé à l'extrémité ventrale externe distale ; P2-P3 munis de petites pinces.

Ornementation. — Carapace avec une ornementation hétérogène ; région céphalique couverte de tubercules grossiers ; région gastrique avec une rangée orbitaire de fortes épines ; région antennaire avec une rangée de tubercules grossiers terminée par une épine antennaire ; région hépatique ornée de tubercules arrondis, présence d'un tubercule très grossier en arrière de la partie inférieure du sillon cervical ; régions branchiale, cardiaque et ptérygostomiale densément couvertes de dépressions aux contours irréguliers ; tergites des somites du pléon couvert de dépressions ; présence d'un tubercule au milieux des pleurites ; propode des P1 densément couvert de petites dépressions et de tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales sur les surfaces dorsale et ventrale, les tubercules des rangées de la face ventrale sont plus gros et plus espacés que ceux de la face dorsale, marge interne avec de courtes épines dirigées vers l'avant ; carpus des P1 densément couvert de petites dépressions accompagné de courtes rangées longitudinales de tubercules grossiers, extrémité distale de la marge supérieure munie d'une épine dirigée vers l'avant ; mérus des P1 couvert de petites dépressions, marges supérieures et inférieures ornées chacune d'une rangée d'épines ; P2-P5 ornés de petites dépressions.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : sillon gastro-orbitaire allongé, sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque court interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical.

Enoploclytia collignoni se distingue des autres espèces du Crétacé supérieur par certains détails des sillons de la carapace : le sillon cervical est moins incliné que chez *E. seitzi*, la partie dorsale du sillon postcervical est moins inclinée que chez *E. tepeyacensis* et le sillon branchio-cardiaque est plus profond que celui d'*E. leachii*. L'ornementation d'*E. collignoni* se démarque assez clairement de celle des autres espèces. Ainsi, les larges dépressions ornant la région branchiale donnent un aspect écailleux à cette partie de la carapace. Cela évoque

l'ornementation d'*E. seitzi*, sauf que cette espèce présente une ornementation plus dense, avec des dépressions moins étendues accompagnées de forts tubercules sur l'ensemble de la carapace. *Enoploclytia leachii*, *E. minor* et *E. tepeyacensis* ne sont ornés que de tubercules sur l'ensemble de leurs carapaces et l'ornementation d'*E. tumimana* n'est pas aussi grossière. Enfin, *E. collignoni* montre aussi une zone χ fortement bombée sans équivalent chez les autres espèces.

La très bonne préservation de la cuticule de certains fossiles d'*E. collignoni* permet d'observer des pores circulaires à la surface du propode des pinces des P1. Ces pores sont toujours placés à la base des tubercules, sur leur face antérieure (Fig. 32). Ils ont été observés sur les spécimens MNHN.F.A31655, A33074, A33098, A33124, A33132, A33131, A33170, A33177, A33183, A33362, R03914 et R03924. Trois types de perforations peuvent être distingués. Le premier est un pore unique et large, occupant pratiquement toute la base du tubercule (Fig. 32A-B). Le second type, est en fait un ensemble de pores de petite taille situés côte à côte (Fig. 32C). Enfin, le troisième type correspond à un pore large encadré par deux autres pores plus petits (Fig. 32C). Ces pores faisaient peut-être office d'insertion pour des soies similaires à celles, par exemple, des espèces d'*Enoplometopus*. D'une manière générale, de nombreux crustacés décapodes arborent des soies sur leur cuticule externe. Ces soies peuvent avoir un rôle mécano-sensoriel, en détectant par exemple les vibrations de l'eau (Tautz & Sandeman 1980 ; Breithaupt & Tautz 1990), ou chimiosensoriel (Breithaupt & Tautz 1990), ou alors les deux (Derby 1982).
De plus, chez *Enoplometopus*, au mode de vie majoritairement nocturne, les soies jouent un rôle sensoriel permettant notamment la reconnaissance d'individus de la même espèce et la détermination de leur sexe lorsqu'ils entrent en contact (Cushing & Reese 1998). Quoi qu'il en soit, les structures observées sur les propodes d'*E. collignoni* ressemblent beaucoup à celles que l'on peut observer sur des espèces actuelles, comme *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 (Fig. 32D-E).

Enoploclytia gardnerae (Rathbun, 1935)

Fig. 33

Archaeocarabus (?) *gardnerae* Rathbun, 1935 : 75, pl. 16, figs 19-21. — Schweitzer *et al.* 2010 : 45.

Enoploclytia gardnerae — Vega *et al.* 2007 : 1432, fig. 4 1-4 ; 2013 : 211 ; 2018 : tab. 1, fig. 2. — Martínez-Díaz *et al.* 2017 : 68, tab. 1., fig. 2A-C, fig. 2F-I. — Devillez & Charbonnier 2017 : 8.— Devillez *et al.* 2018 : 145.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype USNM MO 317515.

LOCALITÉ TYPE. — Black Bluff, Alabama, États-Unis.

AGE TYPE. — Sélandien, Paléocène.

DISTRIBUTION. — Sélandien (États-Unis, Mexique).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 6 spécimens : CPC 1981, 1982, 1989, 1990 ; IGM-9095, 9096.

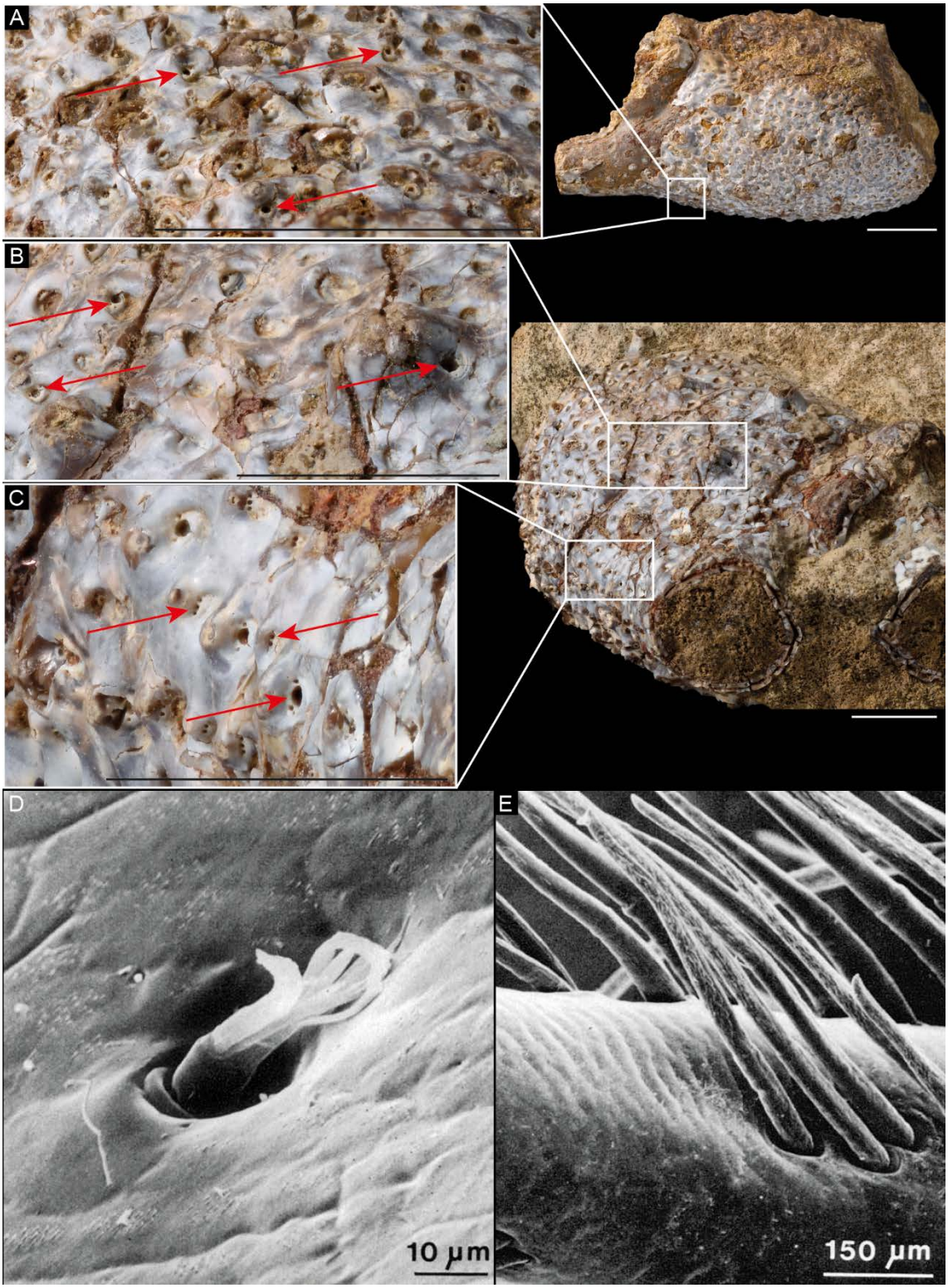


Fig. 32 : Détails de la surface des pinces de P1 d'*Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 montrant des pores cuticulaires. **A**, paratype MNHN.F.A33098 ; **B-C**, paratype MNHN.F.A31655 ; **D-E**, figures originales de Derby (1982 : figs 5A et 2D) de soies sensorielles sur le propode de P1 (D) et le dactyle du P4 (E) d'*Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837. Les flèches rouges indiquent les pores. Échelles : 1 cm (A), 0.5 cm (B, C). Photographies : P. Loubry.

Fig. 32: Details of P1 cheale surface of *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 showing cuticular perforations. **A**, paratype MNHN.F.A33098; **B-C**, paratype MNHN.F.A31655; **D-E**, original figures of Derby (1982: figs 5A and 2D) of sensory hairs on P1 propodus (D) and P4 dactylus (E) of d'*Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837. Red arrows indicate the perforations. Scale Bars: 1 cm (A), 0.5 cm (B, C). Photographs: P. Loubry.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; région branchiale enflée ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale ; sillon gastro-orbitaire profond ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et sinueux, joint à la marge dorsale, avec une extension ventrale à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque profond, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale.

Appendices thoraciques. — Propode des P1 massif ; bourrelet articulaire du dactyle enflé, délimité postérieurement par un sillon ; doigts des P1 minces et allongés, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas ; carpus des P1 court et triangulaire.

Ornementation. — Carapace densément couverte de petits tubercules dont la taille diminue de la partie dorsale vers la partie ventrale ; région céphalique ornée de tubercules grossiers espacés, avec une rangée orbitaire ; région hépatique ornée de très gros tubercules, organisés en rangées obliques ; région branchiale avec une rangée oblique de tubercules très grossiers, dans le prolongement du sillon branchio-cardiaque et sub-parallèle au sillon postcervical ; propode des P1 couvert de tubercules fins irrégulièrement disposés et de tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales sur la face dorsale ; carpus des P1 couvert de petits tubercules accompagnés de quelques tubercules grossiers irrégulièrement disposés ; mérus des P1 densément couvert de petits tubercules, marge supérieure avec deux rangées d'épines.

DISCUSSION. — D'abord décrite par Rathbun (1935) en tant qu'*Archaeocarabus gardnerae* sur la base de fragments de péréiopode et de carapace découverts dans le Paléocène de l'Alabama, l'espèce a été assignée à *Enoploclytia* par Vega *et al.* (2007) après la découverte au Mexique de fossiles présentant la même ornementation. Parmi ces fossiles se trouvent un fragment de mérus et de carapace, et surtout une paire de pince des P1 presque complète. Les caractéristiques de ces pinces sont typiques d'*Enoploclytia* : propode rectangulaire et globuleux portant des doigts très longs, fins et dorsalement rectilignes. La publication récente de carapaces relativement complètes provenant elles aussi du Mexique (Martínez-Díaz *et al.* 2017) permet de confirmer l'assignation à *Enoploclytia* sur la base de l'architecture des sillons de la carapace. On observe ainsi un sillon gastro-orbitaire profond, un sillon postcervical présentant une extension ventrale et non joint au sillon branchio-cardiaque, et un sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale.

Enoploclytia gardnerae est l'Erymoidea le plus récent connu à ce jour, et démontre que ce groupe a franchi la limite Crétacé/Paléogène à travers le genre *Enoploclytia*. Si l'architecture des sillons de la carapace de cette espèce ne présente pas de caractéristiques exceptionnelles pour le genre, son ornementation est unique. En effet, *E. gardnerae* est la seule espèce à posséder des rangées de tubercules grossiers dans la région hépatique et dans la partie antérieure de la région branchiale. De plus, la diminution de la taille des tubercules selon un axe dorso-ventral ne se retrouve que chez une seule autre espèce, elle aussi nord-américaine, *E. gigantea*.

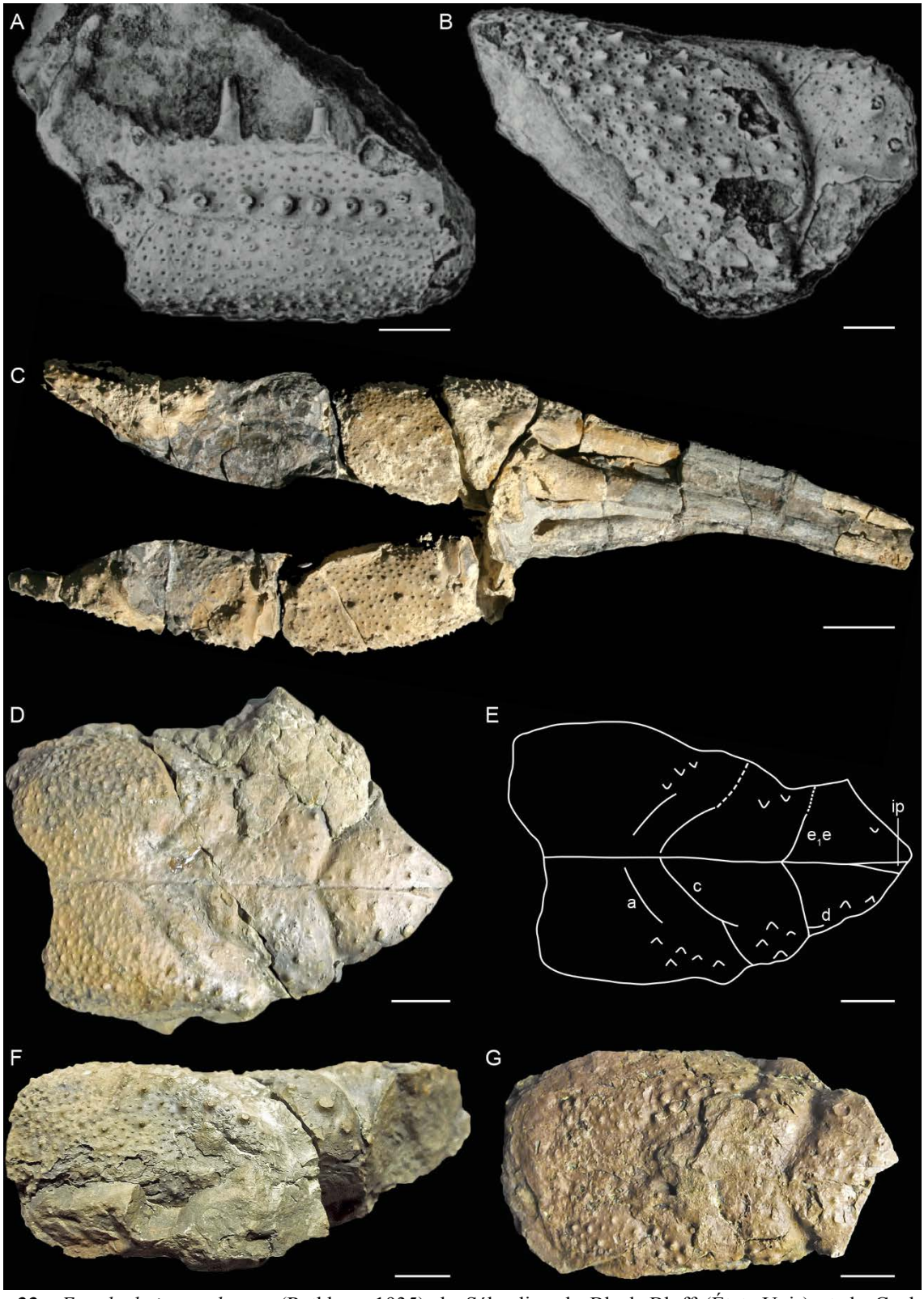


Fig. 33 : *Enoploclytia gardnerae* (Rathbun, 1935) du Sélandien de Black Bluff (États-Unis) et de Coahuila (Mexique). **A-B**, holotype USNM MO 317515 d'*Archaeocarabus gardnerae* de Black Bluff : figures originales de Rathbun (1935 : pl. 16, fig. 19-20) ; **C**, spécimen IGM-9095 de Coahuila : vue dorsale des chélipèdes ; **D-F**, spécimen CPC 1982 de Coahuila : vue dorsale (D), schéma (E), vue latérale (F) ; **G**, spécimen CPC 1981. Échelles : 1 cm. Photographies : F. Vega (C, D, F, G). Schéma : J. Devillez.

Fig. 33 : *Enoploclytia gardnerae* (Rathbun, 1935) from the Selandian of Black Bluff (USA) and Coahuila (Mexico). **A-B**, holotype USNM MO 317515 of *Archaeocarabus gardnerae* from Black Bluff: originale figures of Rathbun (1935: pl. 16, fig. 19-20); **C**, specimen IGM-9095 from Coahuila: dorsal view of chelipeds; **D-F**, specimen CPC 1982 from Coahuila: dorsal view (D), line drawing (E), lateral view (F); **G**, specimen CPC 1981. Scale bars: 1 cm. Photographs: F. Vega (C, D, F, G). Line drawing: J. Devillez.

Fig.34

Palaeastacus walkeri pars. — Rathbun 1935 : 21, pl. 4, figs 1-2.

Enoploclytia walkeri pars. — Stenzel 1945 : 416, pl. 93.

Enoploclytia gigantea Devillez *et al.* 2016 : 531, 536, fig. 8E-H. — Devillez *et al.* 2017 : 786, 792, tab. 2, fig. 8. — Devillez *et al.* 2018 : 144, 145.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype TMM-BEG 21126.

LOCALITÉ TYPE. — Fort Worth, Texas, États-Unis.

AGE TYPE. — Albien, Crétacé inférieur.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical profond et sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond, fortement incurvé et délimitant un lobe antennaire légèrement bombé ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur légèrement bombé) ; sillon postcervical profond et sinueux (forte sinuosité dans la moitié ventrale), joint au sillon hépatique, avec une extension ventrale courte ; sillon branchio-cardiaque court et peu profond, fortement incliné, interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique sinueux, joint au sillon cervical ; zone ω fortement bombée; zone χ plate ; sillon inférieur profond.
Ornementation. — Carapace couverte de tubercules largement espacés ; les tubercules de la moitié supérieure de la carapace sont grossiers et ceux de la moitié inférieure sont plus petits ; région gastrique avec une rangée de tubercules grossiers parallèle à la plaque intercalaire ; rangée d'épines dirigées vers l'avant le long de la marge dorsale.

DISCUSSION. — La carapace a d'abord été attribuée à *Palaeastacus walkeri* (Whitfield, 1883) par Rathbun (1935) puis par Stenzel (1945). Cependant, Devillez *et al.* (2016) ont assigné cette carapace à *Enoploclytia* en se basant sur l'architecture des sillons typique du genre : long sillon gastro-orbitaire, sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque court interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical.

Parmi les autres espèces d'*Enoploclytia* du Crétacé inférieur, *E. gigantea*, connue par un unique céphalothorax, ne peut être comparée à *E. wintoni* qui n'est connue que par une paire de pince des P1. *Enoploclytia gigantea* se distingue d'*E. augustobonae* par son sillon cervical sinueux, son sillon antennaire plus fortement incurvé, son sillon gastro-orbitaire plus profond ainsi que par son ornementation : la carapace est couverte de tubercules fins dans sa moitié inférieure et de tubercules grossiers dans sa partie supérieure (tubercules fins sur la quasi-toatlité de la carapace chez *E. augustobonae*), une rangée d'épines est présente le long de la marge dorsale (absente chez *E. augustobonae*). *Enoploclytia gigantea* se distingue d'*E. seitzi* par son sillon postcervical plus profond, une zone χ plate et une ornementation hétérogène faite de tubercules fins dans la moitié inférieure de la carapace et de tubercules grossiers dans la

moitié supérieure de la carapace ainsi que d'une rangée d'épine le long de la ligne médio-dorsale (l'ornementation d'*E. seitzi* est homogène et associe tubercules et dépressions).

Avec 17.5 cm de longueur, la carapace d'*E. gigantea* est la plus grande carapace d'érymide recensée à ce jour.

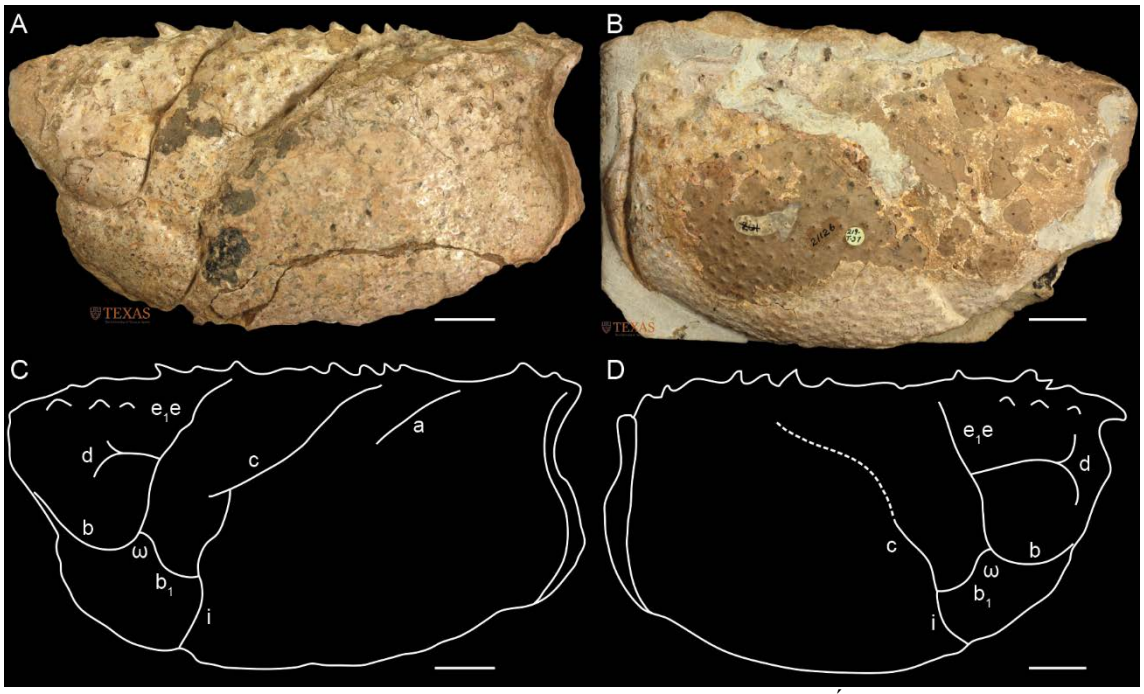


Fig. 34 : *Enoploclytia gigantea* Devillez *et al.*, 2016 de l'Albien de Fort Worth (États-Unis). **A-D**, holotype NPL TMM-BEG 21126 : vue latérale gauche (A), droite (B), schémas (C-D). Échelles : 1 cm. Photographies : Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin. Schémas : J. Devillez.

Fig. 34: *Enoploclytia gigantea* Devillez *et al.*, 2016 from the Albien of Fort Worth (USA). **A-D**, holotype NPL TMM-BEG 21126: left lateral view (A), right lateral view (B), line drawing (C-D). Scale bars: 1 cm. Photographs: Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin. Line drawings: J. Devillez.

Enoploclytia leachii (Mantell, 1822)

Figs 35-39

Astacus leachii Mantell, 1822 : 221, pl. 29, fig. 1, 2, 5, pl. 30, figs. 1-2 (non 3), pl. 31, figs. 1-4 ; 1824 : 11, pl. 29, fig. 15 ; 1833 : 122, fig. 1 ; 1844 : 536, pl. 116, figs 1-3. — Geinitz 1839 : 14, pl. 7, fig. 4, 39, pl. 9, fig. 1. — Quenstedt 1852 : 269, pl. 20, fig. 11 ; 1867 : 321, pl. 25, fig. 11 ; 1885 : 411, pl. 32, fig. 11. — Etheridge Jr. 1914 : 272, pl. 24, fig. 2.

Palaeastacus dixoni Bell, 1850 (pars.) : 344, pl. 38, fig. 5.

Palaeastacus macrodactylus Bell, 1850 : 345, pl. 38, fig. 6.

Enoploclytia heterodon Schlüter, 1862 : 724, pl. 11, figs. 2-4 ; 1879: 600. — Glaessner 1929 : 146. — Secrétan 1964 : 87.

Enoploclytia granulicauda Schlüter, 1879 : 599, pl. 14, fig. 1-4. n. syn. — Glaessner 1929 : 146. — Van Straelen 1936 : 11. — Förster 1966 : 150, pl. 19, fig. 6. — Taylor 1979 : 25, 29. — Jagt & Fraaije 2002 : 92. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22

Glyphea leachii — Roemer 1841 : 105. — Schlüter 1862 : 703.

Klytia leachii — Reuss 1845 : 14, 103, pl. 6, figs. 1-6, pl. 42, fig. 3. — Geinitz 1849 : 96. — Bronn 1852 : 352. — Gümbel 1868 : 752, 762. — Gosselet 1881 : 267.

Clytia leachii — Bronn 1849 : 578. — Reuss 1854 : 1, pl. 1-5.

Enoploclytia leachii — M'Coy 1849 : 331 ; 1854 : 136. — Morris 1854 : 108. — Schlüter 1862 : 725. — Schlüter & von der Marck 1868 : 295. — Willet 1871 : 43. — Geinitz 1875 : 292. — Woodward 1877 : 10; 1878 : 378, pl. 38, figs. 5-6. — Schlüter 1879 : 602. — Zittel 1885 : 694. — Fritsch 1878 : 145 ; 1889 : 91 ; 1893 : 107. — Fritsch & Kafka 1887 : 27, figs. 48-52. — Leonhard 1897 : 63. — Wanderer 1908 : 23. — Rathbun 1926a : 188. — Glaessner 1929 : 146. — Woods 1930 : 85, pl. 24, fig. 4, pl. 25, fig. 1. — Glaessner 1932 : 577. — Joleaud & Hsu 1935 : 100. — Rathbun 1935 : 19. — Van Straelen 1936 : 11. — Secrétan 1964 : 87. — Förster 1966 : 148, pl. 19, figs. 4-5, 7-8 (non 3). — Taylor 1979 : 24. — Morris 1980 : 6 ; 1987 : 196, pl. 42, fig. 3. — Aguirre-Urreta 1989 : 516. — Wittler 1998 : 17, figs. 3-4, 6. — Jagt & Fraaije 2002 : 91, pl. 1, figs. a-c. — Vega *et al.* 2007 : 1434. — Veselská 2010 : 174, fig. 3. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22. — Karasawa *et al.* 2013 : tab. 1. — Jagt *et al.* 2015 : 102, figs 3-6. — Devillez *et al.* 2017 : 780, 786, 793, tab. 1, tab. 2, figs 4C-J, 5-6. — Devillez *et al.* 2018 : 144, 145.

Hoploparia sp. — Hallez 1869 : 297, figs. 1-4.

Xanthopsis leachii — Gosselet 1883 : pl. 22, fig. 3.

Enoploclytia (*Enoploclytia*) *leachii* var. *granulicauda* — Mertin 1941 : 20, 242, figs. 5f-h, pl. 1, fig. 8.

Enoploclytia (*Enoploclytia*) *leachii* — Mertin 1941 : 162, 242, figs. 4c, 5a-e, pl. 1, figs. 1, 5-7 (non 2-4, 8).

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype NHMUK 5636 (coll. Mantell), désigné par Förster (1966) ; 2 paralectotypes NHMUK 5623, In.61020.

LOCALITÉ TYPE. — Sussex, Royaume-Uni (la localité précise n'est pas indiquée sur l'étiquette originale).

AGE TYPE. — Turonien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Cénomanien (Allemagne, France), Turonien (Allemagne, France, Pologne, République Tchèque, Royaume-Uni), Coniacien (Allemagne, France, République Tchèque, Royaume-Uni), Santonien (Allemagne, France, Royaume-Uni), Campanien (Allemagne, Belgique, France, Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 112 spécimens : BM 007759, 007760, 007762, 007763, 007764, 007765, 007766, 016987, 016989 ; IRSNB IST AIE 210 IG 4089, IST AIE 210 IG 4285 ; MFN 2236 P1383/6 MB.A.2967, 2968, 2969, 2970, 2971, 2972, 2974, 2975, 2976, 2977, 2978, 2979, 2980, 2981, 3557 ; MNHN.F.A60030, A66890, A66894, B16580, B16612, R03372, 2 spécimens non numérotés ; NHMUK 5600, 5606, 5609, 5610, 5611, 5615, 5616, 5634, 34404, 59825, I.193, I.1977, I.1980, I.2190, In.27682, 4 spécimens non numérotés ; NM O1261, O3500, O4002, O4042, O4043, O4062, O4063, O4915, O6084, O6085, O6086, O7123, O7124, O7125, MV 1, MV 2, MV 3, MV 4, MV 5, MV 6, MV 7, MV 8, MV 9, MV 10, MV 11, MV 17, MV 18, MV 19, MV 20, MV 21, MV 22, MV 23, MV 24, MV 26, MV 27, MV 28, MV 29, MV 30, MV 31, MV 39, MV 40, MV 41, MV 42, MV 43, MV 44, MV 45, MV 53, MV 54, MV 55, MV 56, MV 62, MV 63, MV 64, MV 65, MV 66, MV 67, MV 68 ; STIPB-Schlüter-124 (holotype d'*E. granulicauda*).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches courtes divergentes, délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur légèrement bombé) ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique, avec une extension ventrale à mi-hauteur de la carapace, s'approfondit vers sa jonction avec le sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque étroit et profond, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites étroits, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; s2 avec pleurites antérieurement allongés et sub-rectangulaires et postérieurement sub-triangulaires ; s3-s6 avec pleurites sub-triangulaires ayant une marge ventrale pointue ; telson avec quatre crêtes longitudinales ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.

Appendices céphaliques. — Forts pédoncules antennulaires, avec trois segments, le dernier (basipodite) est articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; fort scaphocérite.

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés, portant une forte épine sur l'extrémité distale inférieure des articles, excepté le dernier ; P1-P3 chelate ; propode des P1 massif et globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé ; doigts des P1 minces et allongés, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas, de longueurs identiques ; marge occlusale avec des dents allongées, étroites, acérées, disposées régulièrement ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus allongé à l'extrémité ventrale externe distale ; P2-P3 munis de petites pinces.

Ornementation. — Carapace densément couverte de petits tubercules ; région gastrique avec une rangée de tubercules grossiers parallèle à la plaque intercalaire ; région antennaire avec une rangée de tubercules grossiers terminée par une épine antennaire ; région cardiaque avec deux rangées obliques de tubercules grossiers ; tergites des somites du pléon couverts de tubercules espacés ; crêtes longitudinales du telson portant chacune une rangée de tubercules ; un tubercule grossier se situe sur l'extrémité proximale des deux carènes centrales ; endopode de l'uropode irrégulièrement couvert de petits tubercules ; propode des P1 densément couvert de petits tubercules et de tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales sur les surfaces dorsales et ventrales, marge interne avec de courtes épines ; carpus des P1 densément couvert de petits tubercules accompagnés de quelques tubercules grossiers irrégulièrement disposés, marge supérieure avec de courtes épines ; mérus des P1 couvert de petits tubercules, marge supérieure avec de petites épines ; P2-P5 ornés de petits tubercules irrégulièrement disposés.

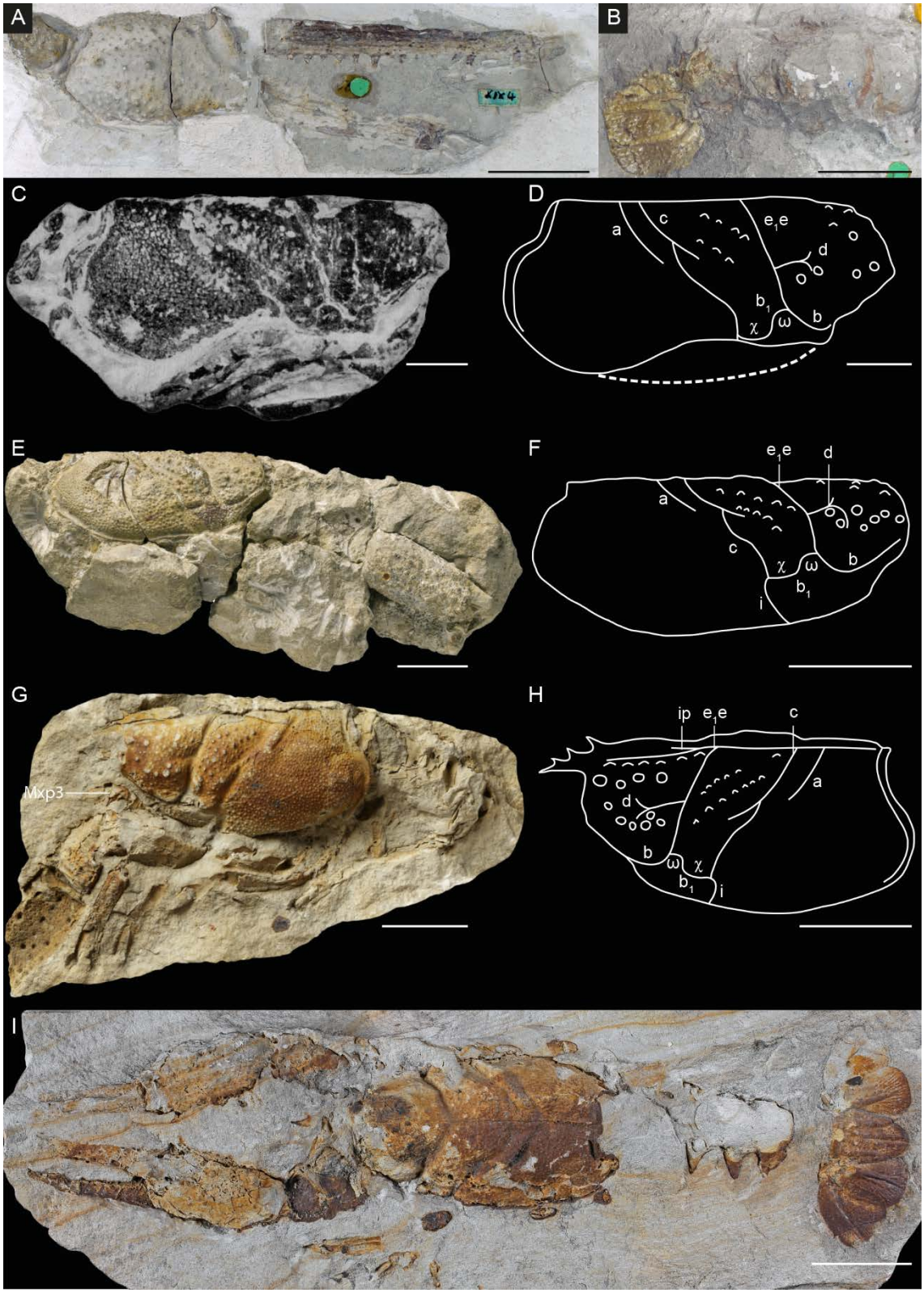


Fig. 35 : *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822). **A**, lectotype NHMUK 5636 du Turonien du Sussex (Royaume-Uni) ; **B**, paralectotype NHMUK In.61020 du Crétacé supérieur du Sussex (Royaume-Uni) ; **C-D**, syntype d'*Enoploclytia heterodon* Schlüter, 1862 du Santonien de Dülmen (Allemagne) : figure originale de Mertin (1941 : pl. 5, fig. 1) (D), schéma (E) ; **E-F**, holotype STIPG-Schlüter-124 d'*Enoploclytia granulicauda* Schlüter, 1879 du Campanien de Coesfeld (Allemagne) : vue latérale (E), schéma (F) ; **G-H**, spécimen NM O7125 du Turonien de Prague (République Tchèque) : vue latérale (G), schéma (H) ; **I**, spécimen NM O4042 du Turonien de Bilá Hora (République Tchèque). Échelles : 2 cm. Photographies : J. Devillez (A, B), G. Oleschinski (E), M. Kocová-Veselská (G, I). Line drawings: J. Devillez

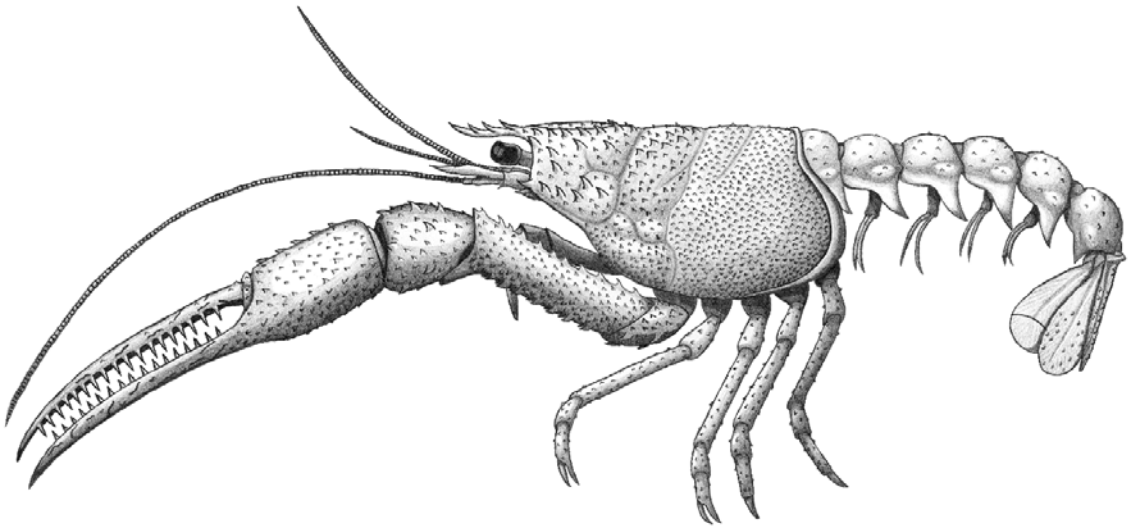


Fig. 36 : Reconstitution d'*Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822). Dessin : J. Devillez.
Fig. 36: Reconstruction of *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822). Drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Les formations du Crétacé supérieur du Royaume-Uni et d'Allemagne ont livrées des fossiles considérés comme synonymes d'*E. leachii*. Ainsi, un spécimen presque complet a été assigné à *Palaeastacus dixoni* par Bell (1850 : pl. 38, fig. 5). Ce fossile a un large sillon cervical, des sillons postcervical et branchio-cardiaque qui ne sont pas joint, un sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale et une ornementation faite de petits tubercules rapprochés dans la région branchiale et de deux rangées obliques de tubercules dans la région cardiaque, de pleurites étroits sub-triangulaires et de pinces des P1 portant de longs et fins doigts. Toutes ces caractéristiques sont typiques d'*E. leachii* et justifie l'intégration du fossile de Bell au sein de la synonymie de cette espèce. Bell (1850 : pl. 38, fig. 6) a aussi décrit *Palaeastacus macrodactylus* sur la base d'une paire de pinces des P1 ayant des propodes globuleux ornés de rangées longitudinales de tubercules épineux sur la marge interne et les faces dorsales et ventrales, des doigts longs et fins avec de nombreuses dents sur leurs marges occlusales. Ces pinces sont similaires à celles d'*E. leachii*. En accord avec Förster (1966), *P. macrodactylus* est ici maintenu au sein de la synonymie d'*E. leachii*. Plus tard Schlüter (1862) a décrit deux espèces de Westphalie (Allemagne). Le matériel-type d'*Enoploclytia heterodon* Schlüter, 1862 (Coniacien), composé d'une carapace et d'une pince des P1, est perdu depuis la Seconde Guerre Mondiale (Förster, 1966). La carapace, figurée par Mertin (1941 : pl. 1, fig. 5), a l'architecture des sillons et l'ornementation typiques d'*E. leachi* (sillons postcervical et branchio-cardiaque non-joint, sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale, carapace couverte de tubercules, tubercules grossiers disposés en rangées dans les régions céphalique et cardiaque, pince de P1 avec un propode sub-rectangulaire portant des doigts longs et fins, avec de nombreuses dents sur leurs marges occlusales).

Fig. 35: *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822). **A**, lectotype NHMUK 5636 from the Turonian of Sussex (United Kingdom); **B**, paralectotype NHMUK In.61020 from the Late Cretaceous of Sussex (United Kingdom); **C-D**, syntype of *Enoploclytia heterodon* Schlüter, 1862 from the Santonian of Dülmen (Germany): original figure of Mertin (1941: pl. 5, fig. 1) (D), line drawing (E); **E-F**, holotype STIPG-Schlüter-124 of *Enoploclytia granulicauda* Schüter, 1879 from the Campanian of Coesfeld (Germany): lateral view (E), line drawing (F); **G-H**, specimen NM O7125 from the Turonian of Pragu (Czech Republic): lateral view (G), line drawing (H); **I**, specimen NM O4042 from the Turonian of Bilá Hora (Czech Republic). Scale bars: 2 cm. Photographs: J. Devillez (A, B), G. Oleschinski (E), M. Kocová-Veselská (G, I). Line drawings: J. Devillez.

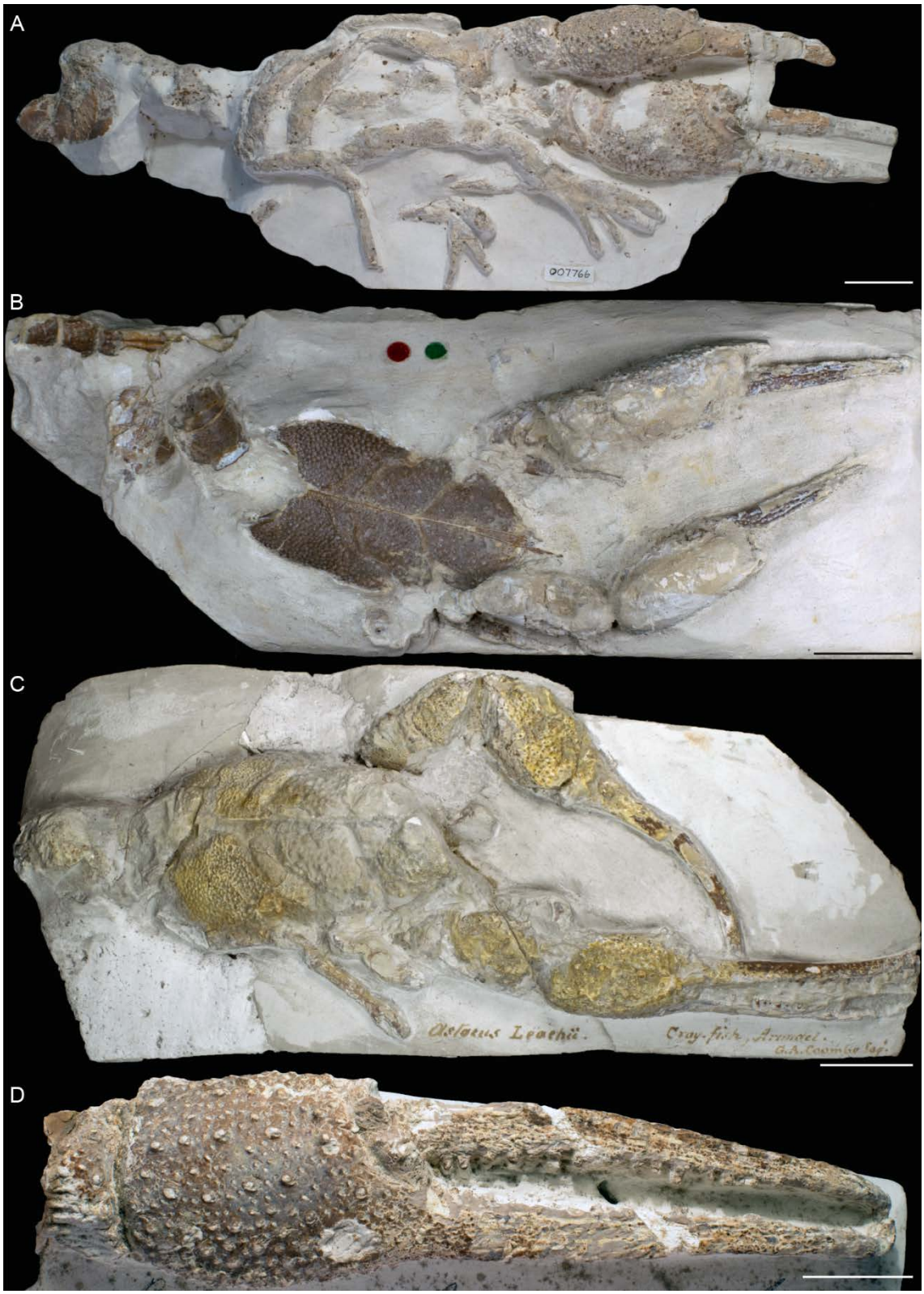


Fig. 37 : *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) du Royaume-Uni. **A**, spécimen BM 007766 de Brighton ; **B**, spécimen NHMUK I.1977 du Turonien de Burham ; **C**, spécimen NHMUK 34404 d'Arundel ; **D**, spécimen BM 016987. Échelles : 2 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 37: *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) from United Kingdom. **A**, specimen BM 007766 from Brighton; **B**, specimen NHMUK I.1977 from the Turonian of Burham; **C**, specimen NHMUK 34404 from Arundel; **D**, specimen BM 016987. Scale bars: 2 cm. Photographs: J. Devillez.

Fig. 38 : *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) du Turonien de Bílá Hora (République Tchèque). **A**, spécimen NM O7123 ; **B**, spécimen NM O4062 ; **C**, spécimen NM MV 30. Échelles : 2 cm. Photographies : M. Kocová-Veselská.

Fig. 38: *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) from the Turonian of Bílá Hora (Czech Republic). **A**, specimen NM O7123; **B**, specimen NM O4062; **C**, specimen NM MV 30. Scale bars: 2 cm. Photographs: M. Kocová-Veselská.

Ces similarités justifient, en accord avec Mertin (1941), Förster (1966), Jagt *et al.* (2015) et Devillez *et al.* (2017), l'intégration d'*E. heterodon* dans la synonymie d'*E. leachii*. *Enoploclytia granulicauda* Schlüter, 1879 (Campanien) a été décrit sur la base d'un spécimen ayant sa carapace presque entièrement préservée, ses pinces des P1 et les deux premiers segments du pléon partiellement préservés. Pour les mêmes raisons qu'*E. heterodon*, liées à l'architecture des sillons, à l'ornementation et aux caractéristiques des pinces des P1, cette espèce est considérée comme synonyme d'*E. leachii* (Devillez *et al.* 2017).

Enoploclytia leachii est une espèce typique du Crétacé supérieur ouest européen, avec de nombreux spécimens découverts au Royaume-Uni (Fig. 37) et en République Tchèque (Fig. 38), mais aussi, de manière plus ponctuelle, en Allemagne, en Belgique, en France (Fig. 39) et en Pologne.

Fig. 39 : *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) du Cénomanien de France. **A-B**, spécimen MNHN.F.A66890 de Villers-sur-Mer : vue générale (A), schéma (B) ; **C-E**, spécimen MNHN.F.16580 de la Ferté-Bernard. Échelles : 2 cm. Photographies : P. Loubry. Schéma: J. Devillez.

Fig. 39: *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) from the Cenomanian of France. **A-B**, specimen MNHN.F.A66890 from Villers-sur-Mer: general view (A), line drawing (B); **C-E**, specimen MNHN.F.16580 from la Ferté-Bernard. Scale bars: 2 cm. Photographs: P. Loubry. Line drawing: J. Devillez.

Enoploclytia leachii se distingue des autres espèces du Crétacé supérieur par son ornementation : nombreux petits tubercules et rangées de tubercules grossiers dans les régions céphalique et cardiaque. *Enoploclytia collignoni* et *E. seitzi* ont une ornementation dense et grossière faite de tubercules et de dépressions jointives qui donnent un aspect écailleux à leurs carapaces ; *E. tumimana* a une ornementation hétérogène composée de tubercules grossiers et de nombreuses petites dépressions ; *E. tepeyacensis* porte des tubercules plus grossiers dans sa région branchiale qu'*E. leachii* et un très gros tubercule situé dans la région hépatique, en arrière du sillon cervical (présent aussi chez *E. collignoni*) ; *E. minor* ne présente qu'une rangée antennaire de tubercules grossiers. D'autres caractéristiques permettent également de distinguer *E. leachii* : la zone χ n'est pas aussi fortement enflée que chez *E. collignoni* ; la partie dorsale du sillon postcervical n'est pas aussi fortement inclinée que chez *E. tepeyacensis* ; le sillon branchio-cardiaque est plus profond et large et le propode des P1 n'est pas aussi allongé que chez *E. seitzi*.

Enoploclytia minor Woodward, 1900

Fig. 40

Enoploclytia minor Woodward, 1900 : 11. — Whiteaves 1903 : 321. — Rathbun 1926a : 188. — Rathbun 1926b : 128. — Glaessner 1929 : 148. — Förster 1966 : 151. — Feldmann 1981 : tab. 1. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22. — Devillez *et al.* 2017 : 786, 791, 793, tab. 2. — Devillez *et al.* 2018 : 144.

Eryma dawsoni Woodward, 1900 : 8, pl. 16, fig. 2. — Whiteaves 1903 : 321, pl. 41, fig. 2. — Rathbun 1926b : 128. — Glaessner 1929 : 153. — Roger 1946 : 42. — Secrétan 1964 : 70. — Feldmann 1979 : 4.

Enoploclytia (Enoploclytia) minor. — Mertin 1941 : 162.

Phlyctisoma dawsoni. — Förster 1966 : 145. — Feldmann & McPherson 1980 : 4, fig. 2, pl. 1, figs 4-5.

Pustulina dawsoni. — Garassino & Schweigert 2006 : 12. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Devillez *et al.* 2017 : 792, 793, tab. 2.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype GSC 5971.

LOCALITÉ TYPE. — Île Hornby, Colombie-Britannique, Canada.

AGE TYPE. — Maastrichtien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : GSC 5969 (holotype d'*Eryma dawsoni* Woodward, 1900).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes, délimitant deux lobes gastro-orbitaires ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et faiblement sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique, avec une extension ventrale à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque peu profond, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique concavo-convexe, profond, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires et orientés vers l'arrière.

Appendices céphaliques. — Forts pédoncules antennulaires, basipodite articulé avec deux flagelles, flagelles composés de courts articles cylindriques.

Appendices thoraciques. — P1-P3 minis de pinces ; propode des P1 massif, sub-rectangulaire, faiblement comprimé dorso-ventralement ; doigts des P1 minces et allongés, de longueurs identiques ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Carapace couverte de tubercules arrondis et peu espacés ; région antennaire avec une rangée de tubercules grossiers ; propode des P1 densément couvert de petits tubercules ; carpus des P1 couvert de tubercules grossiers espacés et disposés irrégulièrement ; mérus des P1-P3 avec de petites épines alignées sur la marge supérieure ; P2-P5 ornés de petits tubercules.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace et des pinces typiques du genre : sillon gastro-orbitaire large et allongé, sillon postcervical sinueux joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sans jonction avec le sillon branchio-cardiaque, P1 avec un propode rectangulaire portant des doigts fins et allongés.

Woodward a décrit deux espèces d'érymides trouvées dans les nodules maastrichtiens de l'Île Hornby : *E. minor* et *Eryma dawsoni*. L'examen du type d'*E. dawsoni* montre que cette forme a une architecture des sillons typique d'*Enoploclytia* : sillon gastro-orbitaire allongé avec une division terminale en deux branches, sillon hépatique sinueux, sillon postcervical sinueux et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque court et interrompu dans la région branchiale. *Enoploclytia minor* et *E. dawsoni* appartiennent donc au même genre et, le fait que ces formes ne présentent pas de différences notables et que leurs fossiles soient contemporains laisse penser qu'il s'agit de deux représentants d'une même espèce. *Enoploclytia dawsoni* est donc considérée ici comme synonyme d'*E. minor*.

L'ornementation d'*E. minor* permet de distinguer cette espèce parmi celles du Crétacé supérieur. *Enoploclytia minor* est uniquement couverte de tubercules sur sa carapace et ses pinces. Elle se distingue donc d'*E. collignoni*, *E. seitzi* et *E. tumimana*, qui sont des formes ornées, au moins partiellement, de dépressions. L'ornementation d'*E. minor* est assez uniforme, ce qui la distingue aussi d'*E. leachii* qui possède des tubercules grossiers dans les régions céphalique, cardiaque et hépatique mais aussi sur ses propodes. Enfin, *E. minor* se distingue d'*E. tepeyacensis* par son sillon postcervical nettement moins incliné dorsalement et par son sillon gastro-orbitaire divisé distalement en deux branches.

Fig. 40 : *Enoploclytia minor* Woodward, 1900 du Maastrichtien de l'Île Hornby (Canada). **A-B**, holotype GSC 5971 : vue générale du spécimen (A), contre-empreinte (B) ; **C-D**, holotype d'*Eryma dawsoni* GSC 5969 : vue générale du spécimen (C), contre-empreinte (D) ; **E**, schéma de l'holotype d'*Enoploclytia minor* ; **F**, schéma de l'holotype d'*Eryma dawsoni*. Échelles : 1 cm. Photographies : M. Coyne. Schémas : J. Devillez.

Fig. 40: *Enoploclytia minor* Woodward, 1900 from the Maastrichtian of Hornby Island (Canada). **A-B**, holotype GSC 5971: general view of the specimen (A), counterpart (B); **C-D**, holotype of *Eryma dawsoni* GSC 5969: general view of the specimen (C), counterpart (D); **E**, line drawing of the holotype of *Enoploclytia minor*; **F**, line drawing of the holotype *Eryma dawsoni*. Scale bars: 1 cm. Photographs: M. Coyne. Line drawings: J. Devillez.

Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932

Fig. 41

Enoploclytia scabrosa Woodward, 1873 : 524 ; 1877 : 10 — Glaessner 1929 : 148. (nomina nuda).

Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932 : 578, fig. 1. — Secrétan 1964 : 94. — Förster 1966 : 147, pl. 19, fig. 1-2. — Taylor 1979 : 25. — Morris 1980 : 6. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22. — Devillez *et al.* 2017 : 786, 791, 793, tab. 1, tab. 2, fig. 7. — Devillez *et al.* 2018 : 144.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype BGR X 00266 désigné par Förster (1966) (non retrouvé) ; 1 paralectotype BGR X 00267.

LOCALITÉ TYPE. — Wettensen, Basse Saxe, Allemagne.

AGE TYPE. — Albien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Albien (Allemagne), Cénomanien (Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : NHMUK 5918 (spécimen-type d'*Enoploclytia scabrosa* Woodward, 1873 *nomen nudum*).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical profond et sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, fortement incliné, faiblement sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique, avec une courte extension ventrale à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque étroit, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale à mi-hauteur de la carapace ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites étroits, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; s2 avec pleurites antérieurement allongés et sub-rectangulaires et postérieurement sub-triangulaires ; s3-s6 avec pleurites sub-triangulaires ayant une marge ventrale pointue et dirigée vers l'arrière.
Appendices thoraciques. — P1 chelate ; propode des P1 allongé et globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle enflé ; doigts non préservés ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus allongé à l'extrémité ventrale externe distale.
Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules grossiers et séparés par de profondes dépressions, donnant un aspect écailleux à l'ensemble de la carapace ; tergites des somites du pléon couverts de tubercules arrondis et de dépressions profondes et irrégulières ; pleurites couverts de profondes dépressions ; propode des P1 couvert densément de tubercules grossiers ; carpus et mérus des P1 densément couverts de tubercules gossiers.

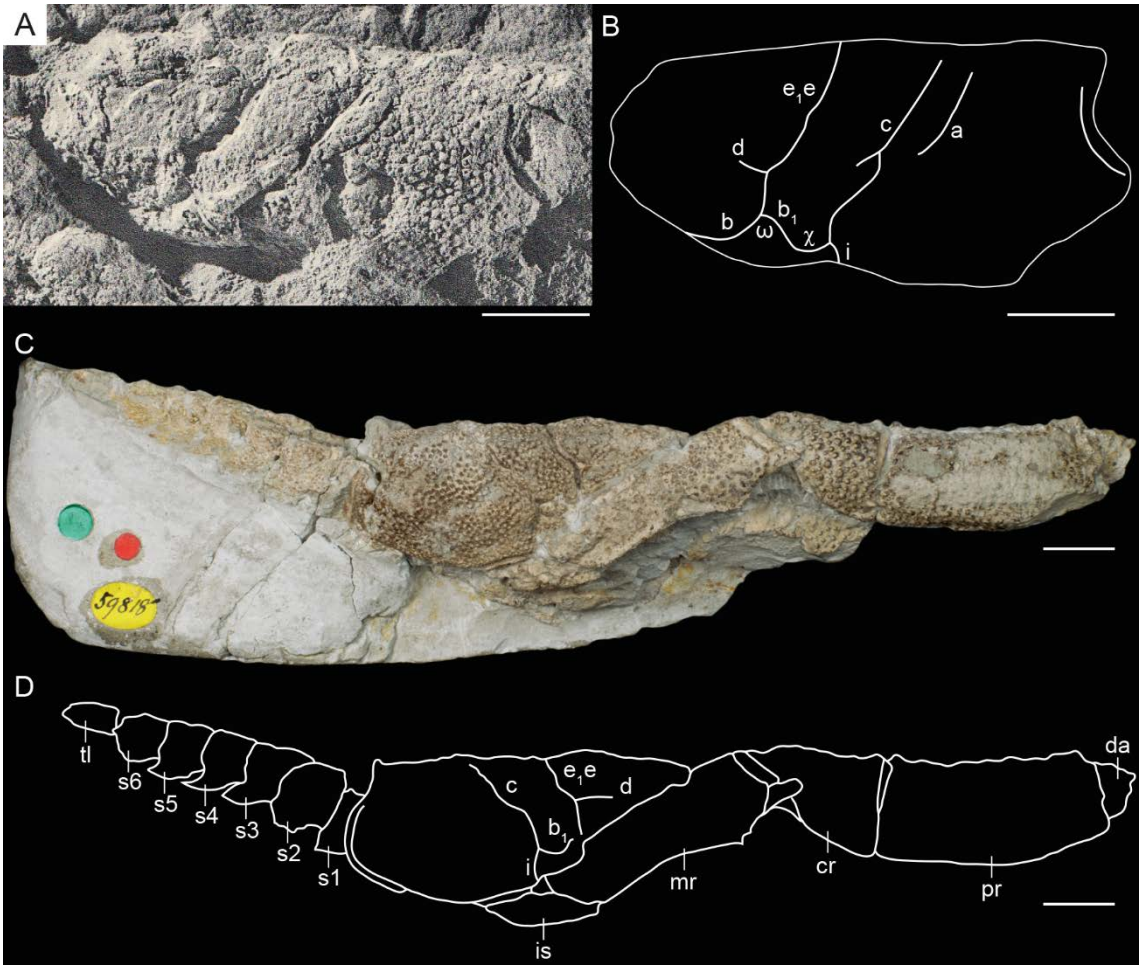


Fig. 41 : *Enoploclytia seitzi* Glaessner, 1932 de l'Albien de Wettensen (Allemagne) et du Cénomanien de Dover (Royaume-Uni). **A-B**, holotype BGR X 00266 de Wettensen : figure originale de Förster (1966 : pl. 19, fig. 1) (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen NHMUK 5918 de Douvres : vue latérale (C), schéma (D). Échelles : 1 cm. Photographie : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Fig. 41: *Enoploclytia seitzi* Glaessner, 1932 from the Albian of Wettensen (Germany) and from Cenomanian of Dover (United Kingdom). **A-B**, holotype BGR X 00266 from Wettensen: original figure of Förster (1966: pl. 19, fig. 1) (A), line drawing (B); **C-D**, specimen NHMUK 5918 from Dover: lateral view (C), line drawing (D). Scale bars: 1 cm. Photograph: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : sillon gastro-orbitaire allongé, sillon postcervical sinueux joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical.

Woodward (1873) a nommé *Enoploclytia scabrosa* un fossile découvert dans les dépôts de craie du Cénomanien de Douvres (Royaume-Uni). Il n'a cependant pas figuré ni apporté de description de cette espèce, *E. scabrosa* est donc considéré comme un *nomen nudum* (identifié en tant que tel pour la première fois par Glaessner (1929)). Glaessner (1932) a décrit *E. seitzi* sur la base de fossiles trouvés dans l'Albien de Westphalie (Allemagne). Après examen, et en accord avec Förster (1966), le spécimen NHMUK 59818 mentionné par Woodward (1873) est identifié en tant qu'*E. seitzi* sur la base de la forte inclinaison du sillon postcervical, de la faible profondeur et largeur du sillon branchio-cardiaque, et la dense ornementation composée de tubercules séparés par des dépressions qui donnent un aspect écailleux à la carapace.

Enoploclytia seitzi étant présente à la fois au Crétacé inférieur et au Crétacé supérieur, elle peut être comparée aux espèces présentes tout au long du Crétacé. La présence d'un sillon cervical sinueux dans sa partie dorsale distingue *E. seitzi* d'*E. augustobonae*, *E. collignoni*,

E. leachii, *E. minor*, *E. tepeyacensis* et *E. tumimana*. L'ornementation particulière d'*E. seitzi* n'a pratiquement pas d'équivalent au sein du genre. Seule *E. collignoni* a une ornementation faite de tubercules et de larges dépressions qui donne un aspect écailleux à la carapace. Elle est cependant plus dense avec des dépressions moins larges dans le cas d'*E. seitzi* et chez *E. collignoni* ce type d'ornementation se borne à la région branchiale. *Enoploclytia seitzi* est aussi la seule espèce du genre à avoir un propode des P1 autant allongé par rapport à sa largeur.

Enoploclytia tepeyacensis Vega, Garassino & Jaime, 2013

Fig. 42

Enoploclytia tepeyacensis Vega *et al.* 2013 : 209, fig. 2. — Martínez-Díaz *et al.* 2017 : fig. 2D-E. — Devillez *et al.* 2017 : 786, 792, 793, tab. 1, tab. 2. — Devillez *et al.* 2018 : 144, 145.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MUZ-824 ; 1 paratype MUZ-825.

LOCALITÉ TYPE. — Jiménez, Coahuila, Mexique.

AGE TYPE. — Campanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire peu profond ; sillon gastro-orbitaire allongé, peu profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, très fortement incliné dorsalement, fortement sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale dans le tiers supérieur de la carapace ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.
Ornementation. — Carapace couverte de tubercules ; tubercules plus grossiers dans la partie dorsale que dans la partie ventrale ; région céphalique couverte de tubercules fins et espacés et de quelques tubercules grossiers ; présence d'un tubercule très grossier dans la région hépatique, juste derrière le sillon cervical au niveau de la base du sillon gastro-orbitaire ; tubercules précédés de dépressions en forme de croissant dans la région branchiale.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large sillon gastro-orbitaire, sillon postcervical sinueux joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical.

Parmi les autres formes du Crétacé supérieur, *E. tepeyacensis* se distingue par la très forte inclinaison de la partie dorsale du sillon postcervical. C'est aussi la seule espèce avec *E. collignoni* à avoir un tubercule très grossier dans la région hépatique. De plus, l'ornementation d'*E. tepeyacensis* se compose exclusivement de tubercules, contrairement à *E. collignoni*, *E. seitzi* et *E. tumimana*.

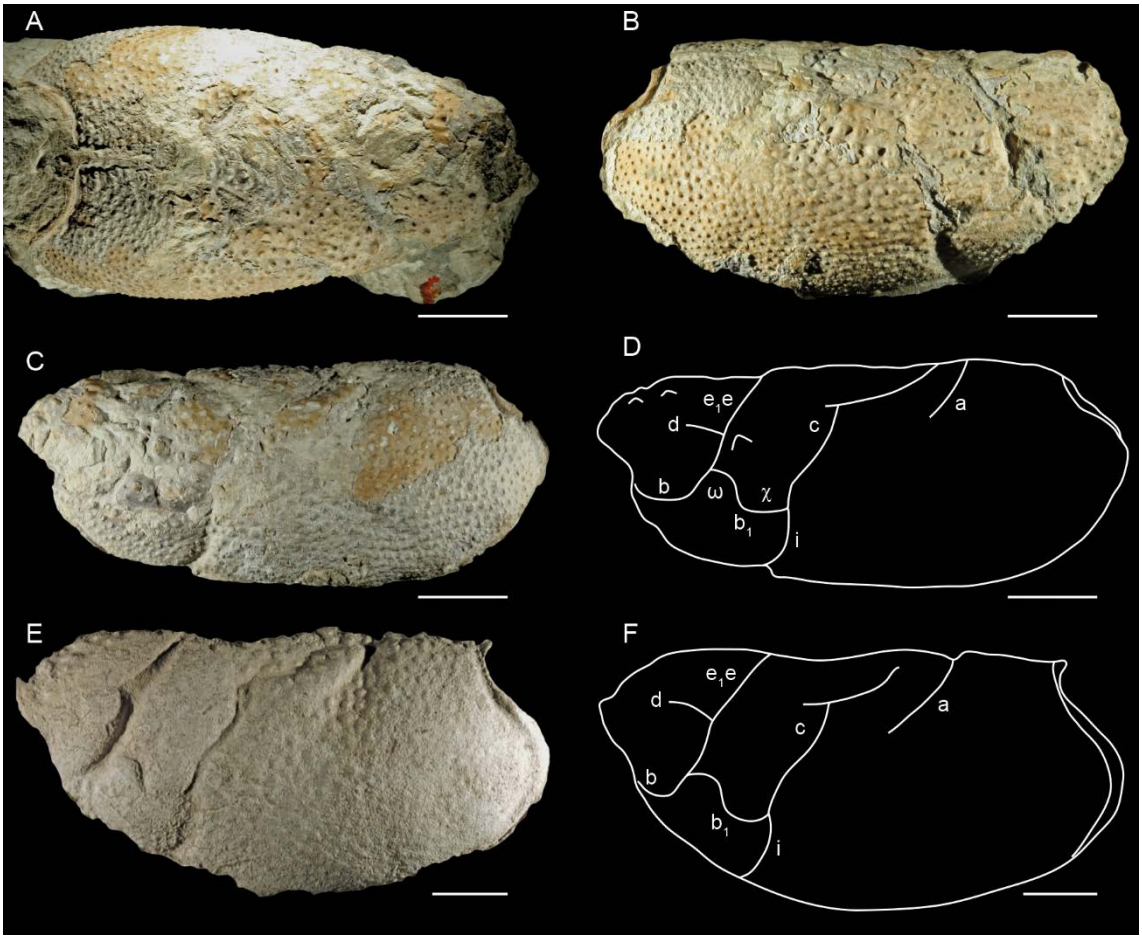


Fig. 42 : *Enoploclytia tepeyacensis* Vega *et al.*, 2013 du Campanien de Jiménez (Mexique). **A-D**, holotype MUZ-824 : vue dorsale (A), vue latérale droite (B), vue latérale gauche (C) schéma (D) ; **E-F**, paratype MUZ-825 : vue latérale (D), schéma (E). Échelles : 1 cm. Photographies : F. Vega. Schémas : J. Devillez.
Fig. 42: *Enoploclytia tepeyacensis* Vega *et al.*, 2013 from the Campanian of Jiménez (Mexico). **A-D**, holotype MUZ-824: dorsal view (A), right lateral view (B), left (C) line drawing (D); **E-F**, paratype MUZ-825: lateral view (D), line drawing (E). Scale bars: 1 cm. Photographs: F. Vega. Line drawings: J. Devillez.

Enoploclytia tumimana Rathbun, 1935

Fig. 43

Enoploclytia tumimanus Rathbun, 1935 : 18, pl. 1, figs 1-12, pl. 2 figs 1-5. — Stenzel 1945 : 414, 423. — Secrétan 1964 : 87, 94, 95. — Förster 1966 : 151. — Taylor 1979 : 25. — Feldmann 1981 : tab. 1. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Vega *et al.* 2013 : 209, 211.

Enoploclytia (Enoploclytia) tumimanus. — Mertin 1941 : 162. — Roberts 1962 : 163.

Enoploclytia tumimana. — Devillez *et al.* 2017 : 786, 791, 792, 793, tab. 1, tab. 2. — Devillez *et al.* 2018 : 144.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype USNM PAL 73799 ; 8 paratypes USNM PAL 336029 A, B, C, D, E, F, G, H.

LOCALITÉ TYPE. — Allenton, Alabama, États-Unis.

AGE TYPE. — Maastrichtien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Maastrichtien (États-Unis, Mexique).

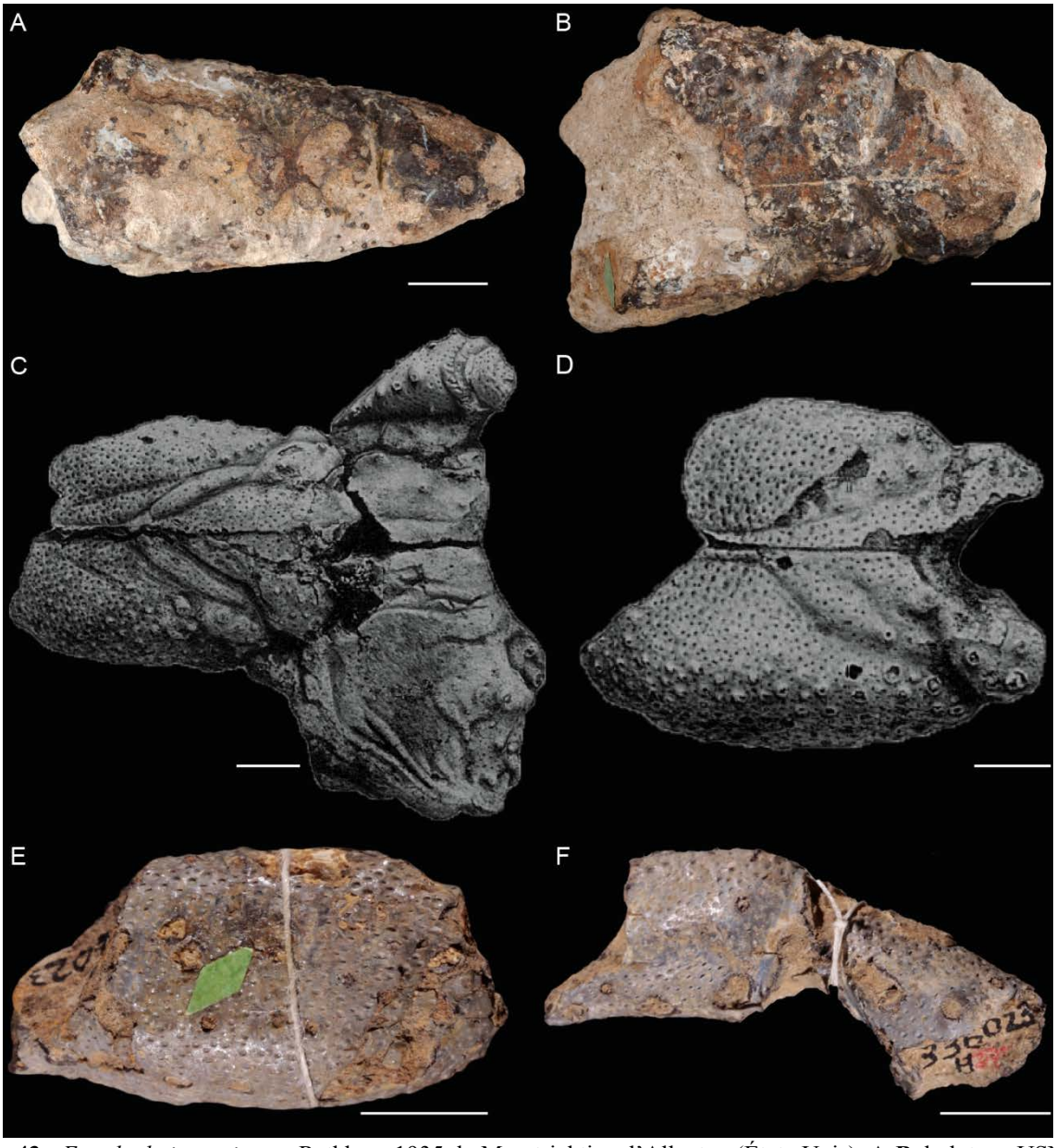


Fig. 43 : *Enoploclytia tumimana* Rathbun, 1935 du Maastrichtien d'Allenton (États-Unis). **A-B**, holotype USNM PAL 73799 : vue latérale droite (A), dorsale (B) ; **C-F**, paratypes USNM PAL 336029 : figures originales de carapaces de Rathbun (1935 : pl. 1, figs 8, 12 ; C-D), fragments de P1 (E-F). Échelles : 1 cm. Photographies : T. Jorstad.

Fig. 43: *Enoploclytia tumimana* Rathbun, 1935 from the Maastrichtian of Allenton (USA). **A-B**, holotype USNM PAL 73799: right lateral view (A), dorsal view (B); **C-F**, paratypes USNM PAL 336029: original figures of carapaces of Rathbun (1935: pl. 1, figs 8, 12 ; C-D), fragments of P1 (E-F). Scale bars: 1 cm. Photographs : T. Jorstad.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches courtes divergentes, délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur légèrement bombé) ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et légèrement sinueux à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et avec une courte extension ventrale; sillon branchio-cardiaque étroit et peu profond, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω non préservée, zone χ bombée.

Appendices thoraciques. — P1-P3 munis de pince ; propode des P1 massif et globuleux ; doigts des P1 minces et allongés, rectilignes, distalement incurvés vers le bas ; marge occlusale avec des dents allongées, étroites, acérées, disposées régulièrement ; mérus des P1 allongé.
Ornementation. — Partie dorsale de la carapace densément couverte de petits tubercules séparés par des dépressions, le reste de la carapace est couvert de tubercules grossiers espacés ; région antennaire avec une rangée de tubercules grossiers ; propode des P1 densément couvert de petites dépressions et de tubercules grossiers irrégulièrement disposés ; doigts des P1 recouverts de dépressions alignés dans des stries irrégulières ; carpus des P1 densément couvert de petites dépressions et de tubercules grossiers irrégulièrement disposés ; mérus des P1 densément couvert de petites dépressions, marges supérieure et inférieure ornées chacune d'une rangée d'épines.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace et de la forme des P1 typiques du genre : sillon gastro-orbitaire allongé, sillon branchio-cardiaque court interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical, propode des P1 rectangulaire et globuleux, doigts fins et rectilignes dorsalement.

La présence de fines dépressions sur la carapace et les P1 distingue *E. tumimana* d'*E. augustobonae*, *E. leachii*, *E. minor*, et *E. tepeyacensis*. De plus, l'ornementation d'*E. tumimana* est moins dense que celle d'*E. seitzi* et les dépressions d'*E. collignoni* sont plus larges et seulement présentes dans la région branchiale. *Enoploclytia tumimana* se distingue aussi d'*E. leachii*, *E. minor*, *E. seitzi* et *E. tepeyacensis* par la présence d'une rangée antennaire de tubercules grossiers bien marquée.

Enoploclytia aff. *tumimana* Rathbun, 1935

Fig. 44

Enoploclytia sp. — Stenzel 1945 : 414, pl.37, figs 4-6.

MATÉRIEL. — NPL TMM-BEG 21128.

LOCALITÉ. — Roxton, Arkansas, États-Unis.

AGE. — Santonien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Santonien (États-Unis).

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et légèrement sinueux à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et avec une courte extension ventrale; sillon branchio-cardiaque étroit, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; moitié inférieure de la carapace non préservée.
Appendices thoraciques. — Propode des P1 globuleux ; carpus des P1 court ; mérus des P1 avec un processus allongé à l'extrémité ventrale externe distale.

Ornementation. — Carapace couverte de tubercules grossiers espacés et de petits tubercules dans les régions cardiaque et céphalique, la région branchiale est couverte de petites dépressions ; propode des P1 densément couvert de petites dépressions et de petits tubercules ; carpus des P1 densément couvert de petites dépressions ; mérus des P1 densément couvert de petites dépressions, marge supérieure ornée chacune d'une rangée d'épines.

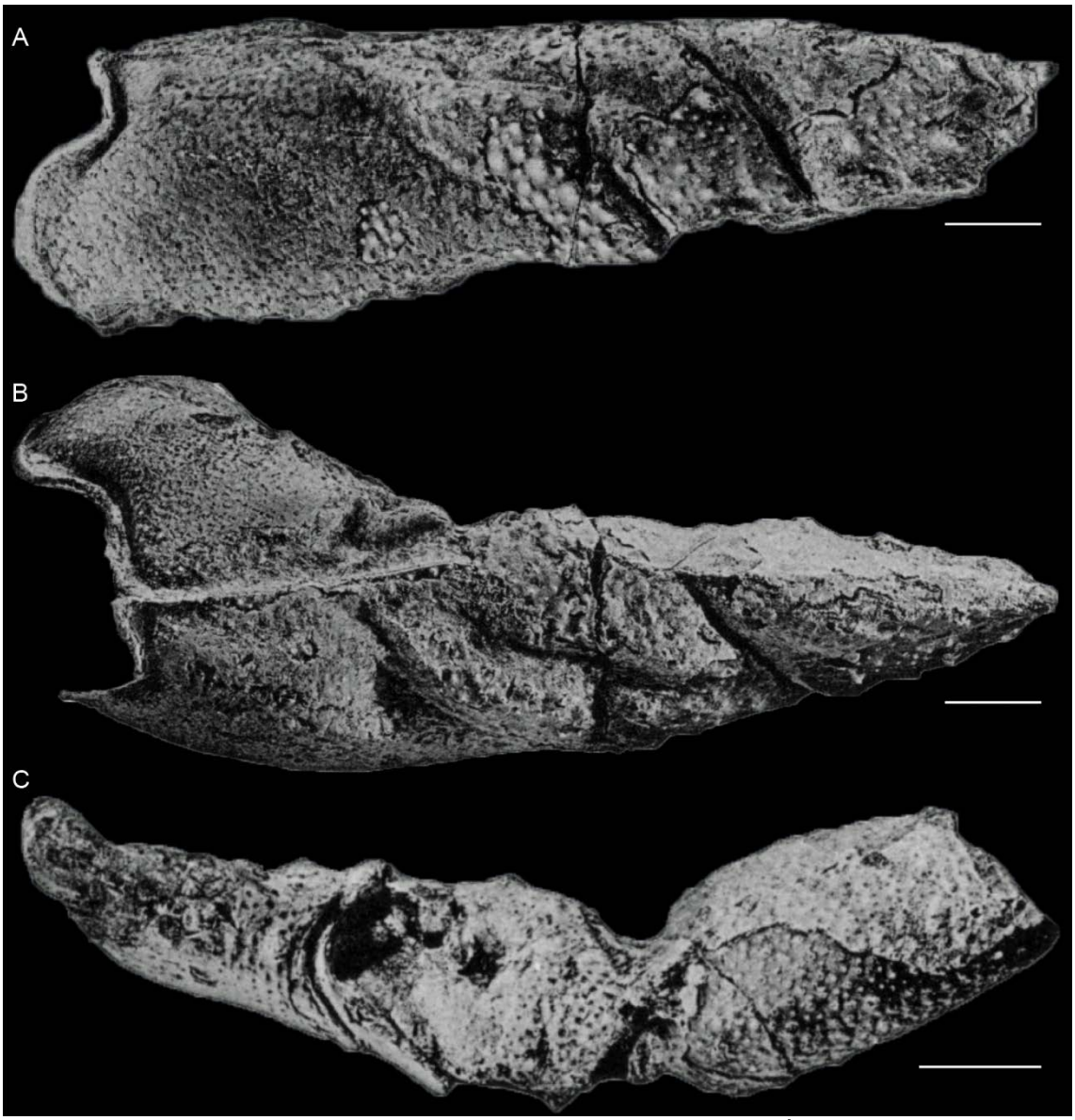


Fig. 44 : *Enoploclytia* aff. *tumimana* Rathbun, 1935 du Santonien de Roxton (États-Unis). **A**, carapace en vue latérale : figure originale de Stenzel (1945 : pl. 37, fig. 4) ; **B**, carapace en vue dorsale : figure originale de Stenzel (1945 : pl. 37, fig. 5) ; **C**, P1 : figure originale de Stenzel (1945 : pl. 37, fig. 6).
Fig. 44: *Enoploclytia* aff. *tumimana* Rathbun, 1935 from the Santonaen of Roxton (USA). **A**, lateral view of carapace: original figure of Stenzel (1945: pl. 37, fig. 4); **B**, dorsal view of carapace: original figure of Stenzel (1945: pl. 37, fig. 5); **C**, P1: original figure of Stenzel (1945: pl. 37, fig. 6).

DISCUSSION. — Cette forme est assignée à *Enoploclytia* en raison de l'architecture des sillons de la carapace et de la forme des P1 typiques du genre : sillon gastro-orbitaire allongé, sillon branchio-cardiaque court interrompu dans la région branchiale, sans jonction avec le sillon postcervical, propode des P1 rectangulaire et globuleux.

Identifiée en tant qu'*Enoploclytia* sp. par Stenzel (1945), l'ornementation de la carapace et du P1 faite de tubercules grossiers et plus fins ainsi que de dépressions rapproche cette forme d'*E. tumimana*, décrite précédemment.

Enoploclytia wintoni Stenzel, 1945

Fig. 45

Enoploclytia wintoni Stenzel, 1945 : 414, 421, pl. 43, figs 1-2. — Secrétan 1964 : 87, 94, 95. — Förster 1966 : 151. — Taylor 1979 : 25. — Feldmann 1981 : tab. 1. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Vega *et al.* 2013 : 209. — Devillez *et al.* 2016 : 530, 536. — Devillez *et al.* 2017 : 792. — Devillez *et al.* 2018 : 145.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype NPL TMM-BEG 21099.

LOCALITÉ TYPE. — Crowley, Texas, États-Unis.

AGE TYPE. — Albien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Appendices thoraciques. — Propode des P1 massif et globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle enflé, délimité postérieurement par un sillon large et profond ; doigts des P1 minces et allongés, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas ; marge occlusale avec des dents coniques, étroites, disposées régulièrement.

Ornementation. — Propode des P1 couvert de tubercules de taille irrégulière et espacés sur la face dorsale, tubercules fins irrégulièrement disposés et tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales sur la face ventrale ; base des doigts ornée de tubercules peu nombreux et irrégulièrement disposés.

Fig. 45 : Holotype NPL TMM-BEG 21099 d'*Enoploclytia wintoni* Stenzel, 1945 de l'Albien de Crowley (États-Unis). Échelle : 1 cm. Photographie : Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin.

Fig. 45: Holotype NPL TMM-BEG 21099 of *Enoploclytia wintoni* Stenzel, 1945 from the Albian of Crowley (USA). Scale bar: 1 cm. Photograph: Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin.

DISCUSSION. — La forme du propode et des doigts des pinces des P1 (propode globuleux, doigts allongés et fins, de largeur égale et constante, rectilignes en vue dorsale) est caractéristique d'*Enoploclytia* et justifie l'assignation de l'espèce au genre.

Enoploclytia augustobonae et *E. gigantea* n'étant connues que par leur carapace, la seule autre espèce du Crétacé inférieur pouvant être comparée à celle-ci est *E. seitzi*. *Enoploclytia wintoni* se différencie de cette dernière par un propode plus court avec une ornementation moins dense incluant des tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales.

Fig. 46

Plusieurs fossiles attribués au genre *Enoploclytia* sans identification au niveau spécifique du fait de leur trop mauvaise ou trop fragmentaire préservation ont été trouvés en Afrique, en Antarctique, en Argentine, en Europe occidentale et en Amérique du Nord.

Ainsi, un fossile provenant de terrains oxfordiens de Normandie (France) présentant en connexion une bonne partie du P1 droit, la carapace et un somite du pléon a pu être rattaché au genre sur la base des sillons de la carapace encore visibles (Devillez *et al.* 2018 ; Annexe 5) : sillon cervical profond prolongé par le sillon antennaire, sillon gastro-orbitaire allongé avec deux branches divergentes, sillon hépatique sinueux, sillon postcervical sinueux et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon branchio-cardiaque court et interrompu dans la région branchiale. L'identification spécifique de ce fossile est rendue impossible du fait de son usure ayant effacée l'ornementation à l'exception des fortes épines et tubercules de la rangée antennaire. Ce fossile est la plus ancienne occurrence d'*Enoploclytia*, et la seule dans le Jurassique (Fig. 46A-C).

Des pinces incomplètes possédant le propode globuleux et les doigts fins, rectilignes et allongés typiques d'*Enoploclytia* ont été signalées dans des dépôts barrémiens d'Argentine (Aguirre-Urreta 1982 ; Fig. 46D) et dans l'Aptien de l'Antarctique (Taylor, 1979 ; Fig. 46 F-H) et de l'Espagne (Garassino *et al.* 2009 ; Fig. 46 E). La présence du genre dans le Crétacé inférieur de l'Antarctique est également soutenue par un fragment de céphalothorax, sur lequel on constate l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque et la jonction du postcervical à la terminaison postérieure du sillon hépatique (Fig. 46F), et par un telson en connexion avec les uropodes très semblable à celui d'*E. leachii* (Fig. 46G). Taylor (1979) a également attribué un second céphalothorax au genre, mais celui-ci montre la jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque caractéristique d'*Eryma* Meyer, 1840.

Joleaud & Hsu (1935) ont signalé un fragment de pléon aux pleurites triangulaires avec un bombement à leur base, et un fragment de propode orné de gros tubercules. Ces caractéristiques concordent avec ce que l'on observe généralement chez les représentants d'*Enoploclytia*. Ces fragments découverts au Niger, ne sont pas localisés de manière précise du point de vue stratigraphique. En effet, ils sont issus de terrains situés en dessous de niveaux rattachés au Crétacé supérieur dont la base serait du Cénomanien. Ces fragments proviennent donc peut-être du Crétacé inférieur.

Fig. 46 : *Enoploclytia* sp. **A-C**, spécimen MNHN.F.A66892 de l'Oxfordien de Cricqueboeuf (France) : vue latérale (A), détail de la carapace blanchie au chlorure d'ammonium (B), schéma (C) ; **D**, spécimen CPBA 11134 du Barrémien de Chorillo del Medio (Argentine) : figure originale d'Aguirre-Urreta (1982 : pl. 1, fig. c) ; **E**, spécimen MGSB 74525 de l'Aptien de Torrelles de Foix (Espagne) : figure originale de Garassino *et al.* (2009 : pl. 1, fig. 3) ; **F-H**, spécimens de l'Aptien de l'île Alexandre-Ier (Antarctique) : carapace BAS KG-2-164 (F), telson et uropodes BAS KG-2-167 (G), pince de P1 BAS KG-2-38 (H) ; **I**, spécimen USNM PAL 73842 du Crétacé supérieur de Corinth (États-Unis): figure originale de Rathbun (1935 : pl. 2, fig. 6). Échelles : 1 cm. Photographies : P. Loubry (A), L. Cazes (B), H. Blagbrough (E-G). Schéma : J. Devillez.

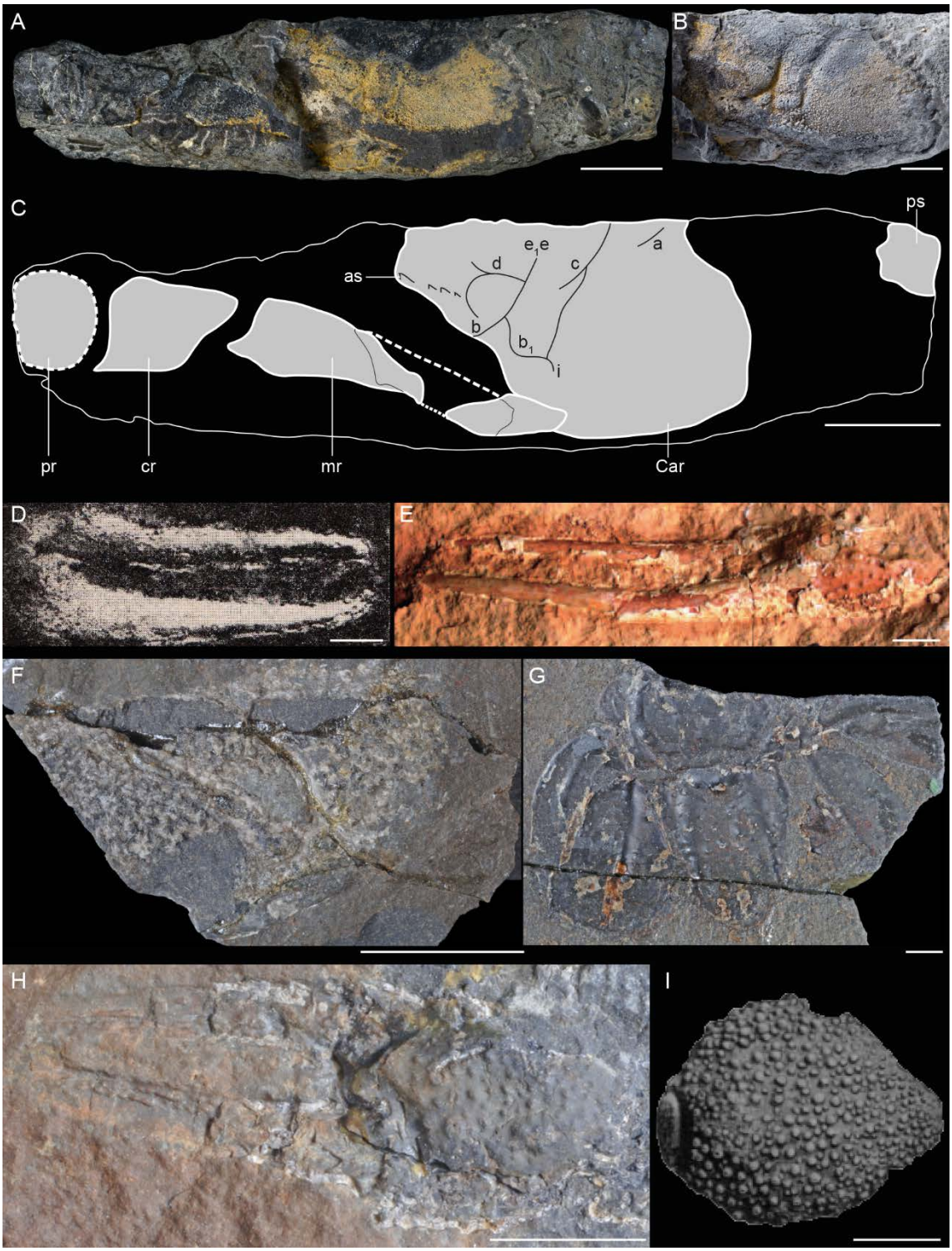


Fig. 46: *Enoploclytia* sp. **A-C**, specimen MNHN.F.A66892 from the Oxfordian of Cricqueboeuf (France): lateral view (A), detail of the carapace whitened with ammonium chloride (B), line drawing (C); **D**, specimen CPBA 11134 from the Barremian of Chorillo del Medio (Argentina): original figure of Aguirre-Urreta (1982: pl. 1, fig. c); **E**, specimen MGSB 74525 from the Aptian of Torrelles de Foix (Spain): original figure of Garassino *et al.* (2009: pl. 1, fig. 3); **F-H**, specimens from the Aptian of Alexander Island (Antarctica): carapace BAS KG-2-164 (F), telson and uropods BAS KG-2-167 (G), P1 chela BAS KG-2-38 (H); **I**, specimen USNM PAL 73842 from the Late Cretaceous of Corinth (USA): original figure of Rathbun (1935: pl. 2, fig. 6). Scale bars: 1 cm. Photographs: P. Loubry (A), L. Cazes (B), H. Blagbrough (E-G). Line drawing: J. Devillez.

Vega *et al.* (2007) ont attribué à *Enoploclytia* sp. une carapace préservée en connexion avec une partie du pléon trouvée dans le Paléocène du Mexique. Cependant, les sillons de cette carapace et son ornementation ne correspondent pas à *Enoploclytia* : le sillon cervical ne se prolonge pas au-dessus du sillon gastro-orbitaire, le sillon hépatique est concave, le sillon inférieur est absent, le sillon branchio-cardiaque est joint au sillon postcervical, la carapace est presque entièrement lisse, une carène longitudinale accompagnée de quelques tubercules est présente dans la partie supérieure de la région branchiale et la suture dorsale est rehaussée d'une fine carène dans la région branchiale. Ces caractéristiques ne correspondent pas à *Enoploclytia* mais plutôt à *Palaeonephrops* Mertin, 1941 (Nephropidae Dana, 1852).

Genre *Pustulina* Quenstedt, 1857

Pustulina Quenstedt, 1857 : 807. — Feldmann *et al.* 2015 : 3. — Devillez *et al.* 2016 : 531, fig. 1K-L. — Devillez *et al.* 2017 : 792.

Phlyctisoma Bell, 1863 : 34. — Zittel 1885 : 695. — Secrétan 1964 : 74. — Förster 1966 : 135.

ESPÈCE-TYPE. — *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857 par monotypie.

ESPÈCES INCLUSES. — *P. calloviensis* (Förster, 1966) ; *P. colossea* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 ; *P. cretacea* (Roger, 1946) ; *P. elegans* (Méchin, 1901) ; *P. minuta* (Schlotheim, 1822) ; *P. occitana* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 ; *P. spinulata* (Secrétan, 1964) ; *P. suevica* Quenstedt, 1857 ; *P. trisulcata* (Schweitzer & Feldmann, 2001) ; *P. tuberculata* (Bell, 1863) ; *P. victori* (Van Straelen, 1936).

DISTRIBUTION (Fig. 47). — Bajocien (France) ; Callovien (Suisse) ; Oxfordien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Kimméridgien (Allemagne, France) ; Tithonien (Allemagne) ; Berriasien (France) ; Valanginien (Madagascar) ; Hauterivien (France, Madagascar) ; Albien (Royaume-Uni) ; Cénomanien (États-Unis, Liban).

DIAGNOSE ORIGINALE PAR QUENSTEDT (1857). — Andererseits möchte man wieder aus einzelnen Scheren besondere Geschlechter mache, wie die schöne *Pustulina suevica* tab. 99. Fig. 30 beweist. Wegen der hohen Luberfeln habe ich das Ding lange für einen kleinen Ichthnororulithen gehalten. Nach mübfamer Ausarbeitung, welche besonders die Bededung mit Eisoenordhndrat erschwert, zeigte sich bann an der Epige der freie stark angepasste Daumen, was für die Bestimmung entscheidet. Zu allen biesen kommt noch der bedeutungsvolle.

DIAGNOSE ORIGINALE DE *PHLYCTISOMA* PAR BELL (1863). — *Testa* tuberculata, lobo mesogastrico distincto, separao, lineari. *Abdomen* semicylindricum, epimeris elongates, angustis. *Pedes* antici robusti, tumidi, tuberculate; reliqui laevis, compressi.

DIAGNOSE DE *PHLYCTISOMA* ÉMENDÉE PAR ZITTEL (1885). — Schale höckerig, vor der Nackenfurche noch eine zweite Furche. Hinterleib mit langen, schmalen Epimeren. Scheerenbeine gross, aufgetrieben, höckerig; hintere Gehfüsse glatt.

DIAGNOSE ORIGINALE DE *PHLYCTISOMA* REPRISE EN FRANÇAIS PAR SECRÉTAN (1964) : Test portant des tubercules, lobe mésogastrique distinct, séparé. Présence de sillons. Abdomen semi-

cylindrique, épimères allongés et étroits. Péréiopodes antérieurs robustes, « gonflés », ornés de tubercules ; les autres lisses et comprimés. »

DIAGNOSE DE *PHLYCTISOMA* ÉMENDÉE PAR FÖRSTER (1966). — Ein Erymide mit stark gewölbtem Cephalothorax, buckelartig hervorspringender hintere Antennal- und Hepaticalregion. Tiefe Gastroorbitalfurche. Tiefe, bis zur Hepaticalfurche reichende Postcervicalfurche. Nur angedeutete Branchiocardiacalfurche. Grobe, wenig differenzierte Skulptur. Schmale spitze Epimeren. Gedrungener massiver und dicker Scherenballen; auf der Unterseite stark eingedellt, mit zwei Warzenreihen; oben gleichmässig skulpturiert. Index und Dactylus massiv, nur wenig länger als der Ballen. Dacylus starker und länger als der Index. Carpus gedrungen mit hakenförmig gekrümmter Grube auf der Oberseite.

DIAGNOSE DE *PHLYCTISOMA* ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Carapace inflated, gastro-orbital groove deep; postcervical groove joins *i*; branchiocardiac groove weak and short; sculpture coarse; chelae massive.

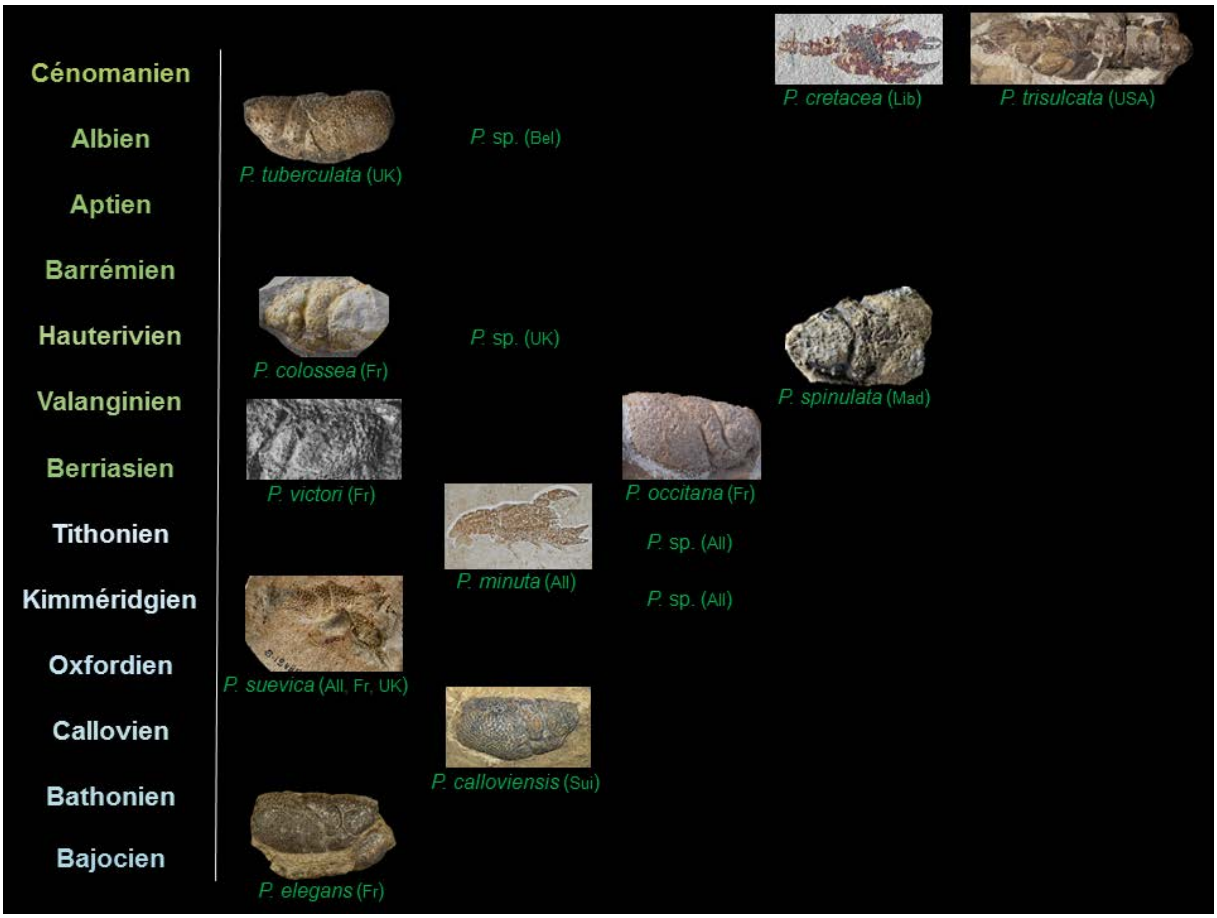


Fig. 47 : Distribution stratigraphique des occurrences de *Pustulina*. All : Allemagne ; Bel : Belgique ; Fr : France ; Lib : Liban ; Mad : Madagascar ; Sui : Suisse ; UK : Royaume-Uni ; USA : États-Unis.
Fig. 47: Stratigraphic distribution of occurrences of *Pustulina*. All: Germany; Bel: Belgium; Fr: France; Lib: Lebanon; Mad: Madagascar; Sui: Switzerland; UK: United Kingdom; USA: United States.

DIAGNOSE DE *PUSTULINA* ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Arcuate subcylindrical carapace; deep gastro-orbital and cervical grooves; strongly developed postcervical groove reaching the hepatic groove; extremely short branchiocardiac groove; pereiopode 1 with strongly elongate chelae, rough and slightly differentiated ornamentation of carapace and pleon.

DIAGNOSE DE *PUSTULINA* ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ *ET AL.* (2016). — Fusiform intercalated plate; inflated hepatic, cardiac and branchial regions; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep, long gastro-orbital groove, originating as a slight median inflexion of cervical groove, with two divergent incurved branches, delimiting two gastro-orbital lobes; strongly inclined postcervical groove, inflected before joining hepatic groove, not joined to dorsal margin; short and shallow branchiocardiac groove, joined to dorsal margin and not joined to postcervical groove; concave hepatic groove, joined to cervical groove; shallow cardiac groove, straight, inclined forward, rising from postcervical groove, joined to dorsal margin; cephalic region with strongly tuberculate antennal row and distal antennal spine; carapace with tuberculate ornamentation; chelate P1-P3; P1 with strongly tuberculate ornamentation; short P1 propodus with fingers barely longer; P1 dactylus longer than P1 index.
Traduction littérale : Plaque intercalaire fusiforme ; régions hépatique, cardiaque et branchiale enflées ; sillon cervical profond ; joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire long et profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes incurvées, délimitant deux lobes gastro-orbitaires ; sillon postcervical fortement incliné, infléchi avant de rejoindre le sillon hépatique, non joint à la marge dorsale ; sillon branchio-cardiaque court et peu profond, joint à la marge dorsale et non joint au sillon postcervical ; sillon hépatique concave, joint au sillon cervical ; sillon cardiaque peu profond, rectiligne, s'élevant du sillon postcervical, joint à la marge dorsale ; région céphalique avec une rangée antennaire de fort tubercules terminée par une épine antennaire ; carapace ornée de tubercules ; P1-3 munis de pinces ; P1 orné de tubercules grossiers ; propode des P1 court avec des doigts de même longueur ; dactyle des P1 un peu plus long que l'index (Fig. 48).

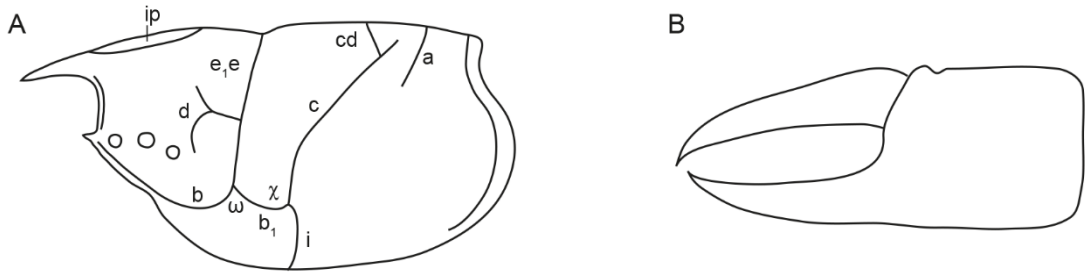


Fig. 48 : Schémas des sillons de la carapace (A) et d'une pince de P1 (B) typiques de *Pustulina*. Schémas: J. Devillez.
Fig. 48: Line drawings of typical carapace grooves (A) and P1 chela (B) of *Pustulina*. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — La présence d'une plaque intercalaire entièrement délimitée justifie l'assignation de *Pustulina* au sein des Erymoidea. La présence d'un sillon gastro-orbitaire allongé, terminé par deux branches divergentes, d'un sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, et d'un sillon branchio-cardiaque non joint au sillon postcervical et interrompu dans la région branchiale soutiennent le placement du genre dans les Enoploclytidae. Avant les travaux de phylogénie présentés ici et la réunion des genres *Enoploclytia* et *Pustulina* au sein des Enoploclytidae, Devillez *et al.* (2016) avaient déjà constaté la proximité de l'architecture des sillons de la carapace des espèces de ces deux genres ainsi que l'aspect massif de la carapace que certaines espèces de *Pustulina*, en particulier *P. colossea*, partagent avec les *Enoploclytia*.

Initialement, le genre *Pustulina* a été établi sur la base d'une unique pince du Kimméridgien d'Allemagne décrite par Quenstedt (1857) sous le nom *P. suevica*. La carapace n'étant pas connue, les affinités de ce genre sont longtemps restées obscures : parfois considéré comme un Brachyura Linnaeus, 1758 (Beurlen 1928) ou rattaché au Paguroidea Latreille, 1802 (Glaessner 1969). En parallèle, Bell (1863) a décrit un ensemble de fossiles de l'Albien de Cambridge (Royaume-Uni) incluant plusieurs carapaces présentant une plaque intercalaire, une ornementation composée de tubercules grossiers et une architecture des sillons inconnue jusqu'alors. Sur la base de ces éléments, Bell a érigé le genre *Phlyctisoma*. Ce genre a par la suite été placé dans la synonymie du sous genre *Enoploclytia* (*Palaeastacus*) par Glaessner (1969) avant d'être considéré comme valide dans l'addendum du même ouvrage, suite aux travaux de révision menés par Förster (1966). *Phlyctisoma* est resté valide jusqu'aux travaux de Schweigert *et al.* (2000) sur les Erymidae des calcaires lithographiques de Nusplingen. Ces auteurs ont souligné les similitudes entre la pince de *P. suevica* et celles d'*Eryma fraasi* Oppel, 1861, dont la carapace avec ses sillons sont préservés. L'architecture des sillons d'*E. fraasi* et de la *Phlyctisoma* de Bell étant identiques, *Phlyctisoma* a dès lors été considérée comme synonyme plus récent de *Pustulina*.

Le travail de révision présenté ici a permis de montrer que certains fossiles ont aussi été assignés à tort à *Pustulina* ou à son synonyme, *Phlyctisoma*. *Phlyctisoma granulata* Bell, 1863, qui provient de l'Albien de Cambridge (Royaume-Uni), tout comme *Pustulina tuberculata* (Bell, 1863), est en réalité un *Palaeastacus* comme l'atteste l'architecture des sillons de sa carapace (sillons postcervical et branchio-cardiaque non joints mais reliés au sillon hépatique). *Phlyctisoma granulata* est, par ailleurs, considérée dans ce travail comme un synonyme de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) du fait de la trajectoire de ces mêmes sillons et de son ornementation. *Hoploparia scabra* Bell, 1863 de l'Albien de Folkestone (Royaume-Uni) a été assignée à *Pustulina* par Schweitzer *et al.* (2010). Cependant, l'architecture des sillons de la carapace et l'ornementation sont elles aussi identiques à celles de *P. sussexiensis* dont *H. scabra* est un synonyme (voir la discussion à propos de *P. sussexiensis* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016, 2017). Toujours sur la base de l'architecture des sillons de la carapace (jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque), mais aussi de la morphologie des pinces des P1 (doigts fins et allongés), *Pustulina sinemurianum* Garassino, 1996 du Sinémurien d'Osteno (Italie) a été récemment transférée au genre *Eryma* (Devillez & Charbonnier 2017). Enfin, *Eryma dawsoni* Woodward, 1900 du Maastrichtien de l'Île Hornby (Canada) a été rattachée à *Phlyctisoma*, puis à *Pustulina*, par de nombreux auteurs (Förster 1966 ; Feldmann & McPherson 1980 ; Garassino & Schweigert 2006 ; Schweitzer *et al.* 2010 ; Devillez *et al.* 2017). L'examen de l'holotype révèle la présence d'une extension ventrale du sillon postcervical, que le sillon hépatique est sinueux, que le sillon cardiaque est absent et que les doigts des P1 sont minces et allongés. Ces éléments sont caractéristiques d'*Enoploclytia* et correspondent à *Enoploclytia minor* Woodward, 1900 issue de la même formation. Considérant ces éléments, *E. dawsoni* est ici considéré comme un synonyme d'*E. minor* (voir la discussion à propos d'*E. minor* pour plus de détails).

Parmi les Erymoidea, *Pustulina* est un genre dont assez peu de fossiles sont connus et assez rare dans le registre fossile, contrairement à certains représentants d'*Eryma*, d'*Enoploclytia* ou de *Palaeastacus* très abondants dans certaines régions et formations.

Fig. 49

Phlyctisoma calloviensis Förster, 1966 : 139, pl. 18, fig. 2.

Pustulina calloviensis — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype NMB F 252.

LOCALITÉ TYPE. — Kornberg, canton d'Argovie, Suisse.

AGE TYPE. — Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; marge dorsale de la région céphalique légèrement incurvée vers le bas ; régions cardiaque, hépatique et branchiale enflées ; partie dorsale des régions cardiaque et branchiale écrasée ; sillon cervical large et profond, incliné vers l'arrière et légèrement sinueux au-dessus du sillon gastro-orbitaire, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire, incurvé vers l'avant, peu profond ; sillon gastro-orbitaire oblique, étroit et profond, allongé, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur bombé) ; sillon postcervical profond, infléchi à mi-hauteur de la carapace, fortement incliné dorsalement, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique large, profond, concave, joint au sillon cervical ; sillons cardiaque et branchio-cardiaque non-préservés; zones ω bombée.

Ornementation. — Ornementation hétérogène ; région céphalique avec une épine antennaire ; régions céphalique, cardiaque et hépatique couvertes de tubercules grossiers assez espacés ; région branchiale densément couverte de tubercules précédés de larges et profondes dépressions, les dépressions sont plus larges et profondes dorsalement ; région ptérygostomiale couverte de petits tubercules peu proéminents, précédés de petites dépressions.

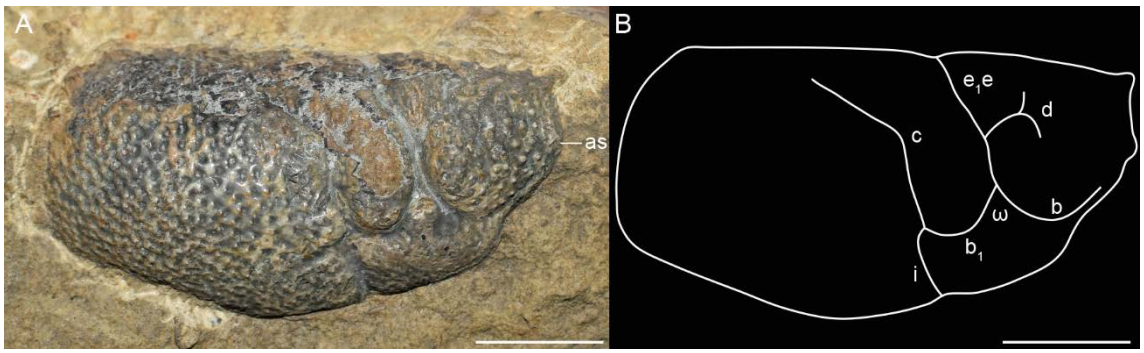


Fig. 49 : *Pustulina calloviensis* (Förster, 1966) du Callovien de Kornberg (Suisse). **A-B**, holotype NMB F 252 : vue latérale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

Fig. 49: *Pustulina calloviensis* (Förster, 1966) from the Callovian of Kornberg (Switzerland). **A-B**, lectotype MAN 2016.0.620: general view (A), line drawing (B).. Scale bars: 1 cm. Photograph: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par un unique fossile, est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical infléchi et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave. Le renflement des régions postérieures au sillon cervical est un autre argument en faveur de l'assignation à *Pustulina*.

Pustulina calloviensis se distingue des autres espèces par son ornementation particulière, notamment dans la région branchiale où les profondes dépressions confèrent à la carapace un aspect écailleux caractéristique. C'est également la seule *Pustulina* possédant une zone ω clairement bombée. La rangée de tubercules antennaires arrondis est absente, contrairement à *P. colossea*, *P. occitana*, *P. spinulata*, *P. suevica* et *P. tuberculata*. La trajectoire fournit aussi des éléments de distinction : la forte obliquité du sillon gastro-orbitaire ne se retrouve pas chez la plupart des autres espèces (*P. colossea*, *P. cretacea*, *P. minuta*, *P. occitana*, *P. suevica*, *P. tuberculata*, *P. tuberculata*) ; la partie dorsale du sillon cervical n'est pas incurvée ou sinueuse comme chez *P. colossea* et *P. elegans*.

Pustulina colossea Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016

Fig. 50

Pustulina colossea Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 : 534, 536, tab. 1, fig. 9G-H. — Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.A57459.

LOCALITÉ TYPE. — Castellane, département des Alpes-de-Haute-Provence, Provence-Alpes-Côte d'Azur, sud-est de la France.

AGE TYPE. — Hauterivien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; marge dorsale de la région céphalique fortement incurvée vers le bas ; régions cardiaque, hépatique et branchiale fortement enflées ; sillon cervical très large et profond, sub-vertical, légèrement sinueux au niveau du sillon gastro-orbitaire, devenant plus étroit au-dessus de sa jonction avec le sillon antennaire, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et peu profond, fortement incurvé vers l'avant ; sillon gastro-orbitaire large et profond, allongé, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires bombés ; sillon postcervical large, fortement incliné dorsalement et arqué jusqu'à sa jonction avec le sillon hépatique, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, faisant une incision dans la partie supérieure de la région hépatique ; sillon hépatique profond, concave, joint au sillon cervical ; sillon inférieur joint au sillon hépatique ; sillon cardiaque peu profond, sub-rectiligne, légèrement incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical et joint à la marge dorsale.

Ornementation. — Carapace entièrement couverte de tubercules arrondis, plus grossiers et plus espacés en avant du sillon postcervical, plus fins et rapprochés dans les régions branchiale et ptérygostomiale ; rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; région céphalique avec une rangée antennaire de tubercules, convexe, terminée par une épine antennaire.

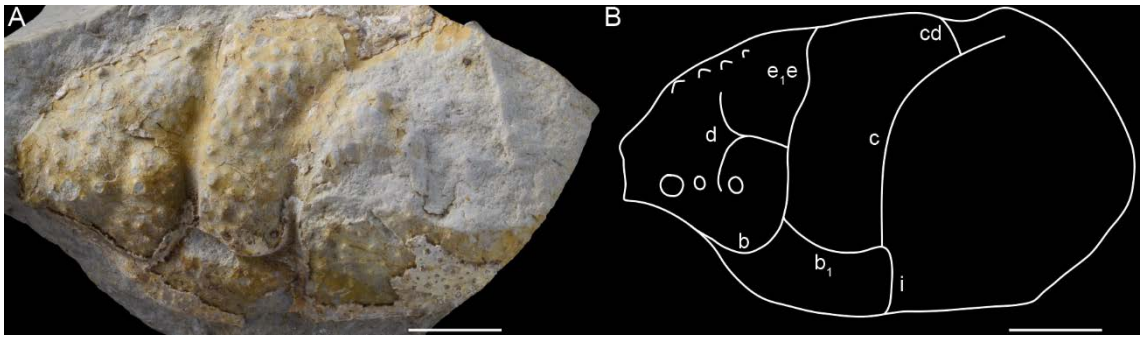


Fig. 50 : *Pustulina colossea* Devillez *et al.*, 2016 de l'Hauterivien de Castellane (France). **A-B**, holotype MNHN.F.A57459 : vue latérale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : L. Cazes. Schéma : J. Devillez.
Fig. 50: *Pustulina colossea* Devillez *et al.*, 2016 from the Hauterivian of Castellane (France). **A-B**, holotype MNHN.F.A57459: lateral view (A), line drawing (B). Scale bars: 1 cm. Photograph: L. Cazes. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par un unique fossile, est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave, sillon cardiaque présent. Le renflement des régions cardiaque et hépatique est un autre argument en faveur de l'assignation à *Pustulina*.

La carapace à l'aspect massif de *P. colossea* présente des caractéristiques la distinguant des autres espèces du genre. Il s'agit en effet de la seule espèce à avoir un sillon cervical franchement sinueux, un sillon gastro-orbitaire avec une branche supérieure allongée, un sillon postcervical incurvé, et non pas infléchi, et un lobe gastro-orbitaire supérieur enflé. Cette dernière caractéristique est d'ailleurs unique au sein des Erymoidea. *Pustulina colossea* diffère aussi de *P. tuberculata* et *P. spinulata* par une région céphalique ayant une marge dorsale fortement plongeante. L'ornementation de *P. colossea* se démarque aussi de celle de *P. calloviensis*, qui comporte des dépressions en région branchiale, et de celles de *P. cretacea* et *P. tuberculata*, dont la taille des tubercules ne se réduit pas postérieurement et ventralement en région branchiale. Enfin, *P. colossea* possède une rangée antennaire de tubercules grossiers arrondis, contrairement à *P. calloviensis*, *P. cretacea*, *P. elegans*, *P. minuta*, et *P. victori*.

Pustulina cretacea (Roger, 1946)

Figs 51-52

Eryma cretacea Roger, 1946 : 42, fig. 31, pl. 9, fig. 7. — Garassino & Ferrari 1992 : 43. ; Garassino 1994 : 19, figs 25-28, pl. 9, figs 1-4, pl. 10, figs 1-3, tab. 1. — Gayet *et al.* 2003 : 46. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Karasawa *et al.* 2008 : 102.

Eryma cretaceum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Klompmaker 2013 : annexe A. — Devillez *et al.* 2016 : 520.

Pustulina cretacea — Charbonnier *et al.* 2017 : 9-11, 122, 125, 126, 182, 237, figs 260-276. — Devillez & Charbonnier 2017 : 6. —Devillez *et al.* 2017 : 780, 792, 793, tabs 1-2.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype MNHN.F.B18903, désigné par Charbonnier *et al.* (2017) ; paralectotype MNHN.F.B18904.

LOCALITÉ TYPE. — Hakel, Liban.

AGE TYPE. — Cénomanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 26 spécimens : MNHN.F.A30681, A30682, A30683, A30684, A30685, A30686, A30687, A38526, A38527, A38528, A53801 ; MSNM i12269, i12281, i12288, i12292, i12295, i12296, i12305, i12308, i12309, i12310, i12317, i12368, i12376, i12581.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-rectangulaire à ovoïde ; rostre court, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical profond, joint à la marge dorsale ; sillon gastro-orbitaire allongé, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires ; sillon postcervical profond, fortement incliné dorsalement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon cardiaque court, étroit et peu profond, subrectiligne, incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical, non joint à la marge dorsale.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites étroits, sub-triangulaires, plus court sur le s6, avec un bourrelet allongé, légèrement enflé à leur base ; telson avec un sillon longitudinal médian, deux crêtes longitudinales bombées le long des bords externes; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.
Appendices céphaliques. — Dernier segment des pédoncules antennulaires (basipodite) articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; antennes composées de nombreux courts articles cylindriques ; scaphocérite allongé, lancéolé.
Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés, les trois segments distaux sont cylindriques ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, aussi long que large, sub-rectangulaire ; bourrelet articulaire du dactyle absent ; doigts des P1 larges et courts, dorsalement rectilignes, de longueurs identiques, terminés par un crochet ; marge occlusale avec des dents coniques, courtes, peu espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé ; P2-P3 munis de petites pinces.
Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules grossiers ; plaque intercalaire ornée d'une rangée de tubercules ; tergites des somites du pléon couverts de petites dépressions ; propode des P1 densément couvert de tubercules grossiers disposés irrégulièrement ; carpus des P1 densément couvert de tubercules grossiers ; mérus des P1 orné d'une rangée de tubercules grossiers le long de la marge supérieure ; P2-P5 dépourvus d'ornementation.

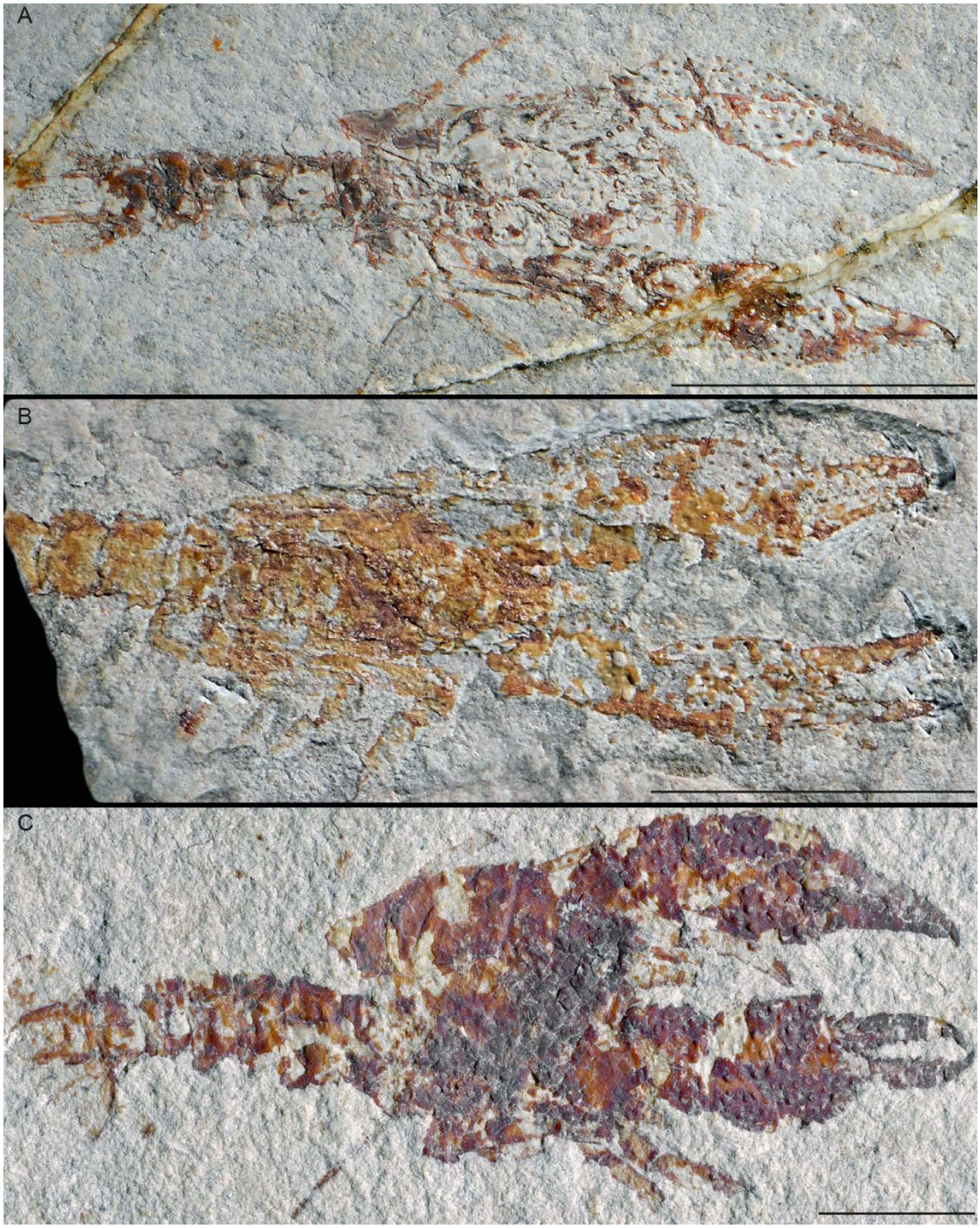


Fig. 51 : *Pustulina cretacea* (Roger, 1946) du Cénomanien d'Hakel (Liban). **A**, lectotype MNHN.F.B18903 ; **B**, paralectotype MNHN.F.B18904 ; **C**, spécimen MSNM i12292. Échelles : 1 cm. Photographies : P. Loubry (A, B), G. Teruzzi (C).

Fig. 51: *Pustulina cretacea* (Roger, 1946) from the Cenomanian of Hakel (Lebanon). **A**, lectotype MNHN.F.B18903; **B**, paralectotype MNHN.F.B18904; **C**, specimen MSNM i12292. Scale bars: 1 cm. Photographs: P. Loubry (A, B), G. Teruzzi (C).

DISCUSSION. — À l'origine assignée au genre *Eryma* d'après son aspect général, cette espèce a récemment été révisée et réassignée à *Pustulina* par Charbonnier *et al.* (2017), suivis par Devillez *et al.* (2017). Ainsi, cette espèce est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical sub-rectiligne dorsalement, sillon hépatique concave, sillon cardiaque présent.

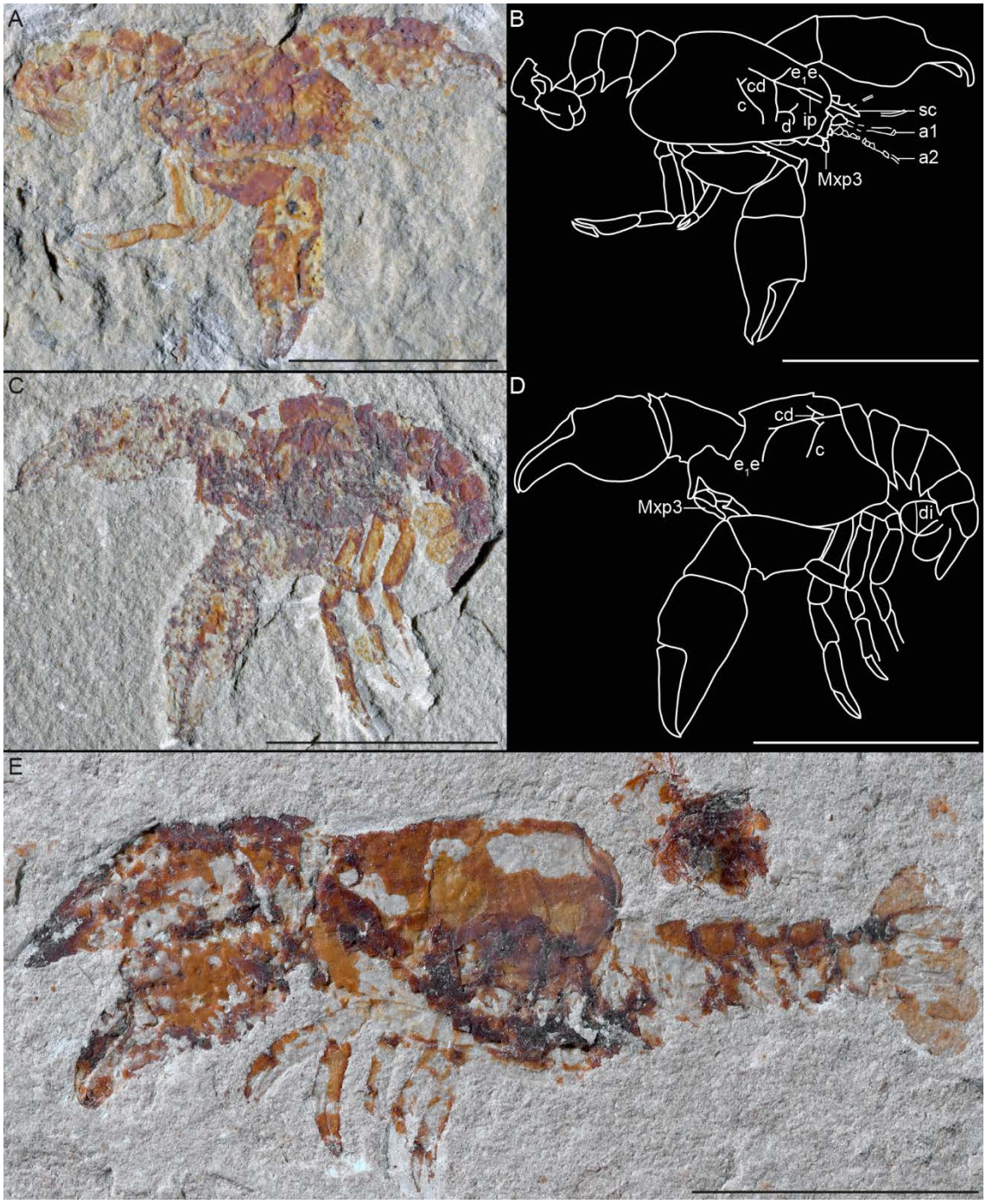


Fig. 52 : *Pustulina cretacea* (Roger, 1946) du Cénomanien d'Hakel (Liban). **A-B**, spécimen MSNM i12295 : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen MSNM i12376 : vue générale (C), schéma (D) ; **E**, spécimen MSNM i12288. Échelles : 1 cm. Photographies : G. Teruzzi. Schémas : J. Devillez.

Fig. 52: *Pustulina cretacea* (Roger, 1946) from the Cenomanien of Hakel (Lebanon). **A-B**, specimen MSNM i12295: general view (A), line drawing (B); **C-D**, specimen MSNM i12376: general view (C), line drawing (D); **E**, specimen MSNM i12288. Scale bars: 1 cm. Photographs: G. Teruzzi. Line drawings: J. Devillez.

La préservation en compression des spécimens rapportés à *P. cretacea* rend difficile l'observation de l'ensemble des sillons de la carapace et de l'ornementation. Ainsi, les descriptions concernant les sillons branchio-cardiaque et hépatique fournies par Charbonnier *et al.* (2017) ne sont pas reprises ici car, après examen des spécimens, les structures rapportées à ces sillons, reportées sur les schémas interprétatifs, paraissent douteuses. Cette préservation particulière limite aussi les comparaisons avec les autres formes. L'élément le plus marquant chez *E. cretacea* est la taille des pinces des P1. Le propode de celles-ci est en effet très large et

massif en comparaison de celui des espèces dont les pinces sont connues, *P. minuta*, *P. spinulata*, *P. suevica* et *P. tuberculata*. Les doigts de *P. cretacea* sont aussi crochus contrairement à *P. minuta* et *P. tuberculata*. L'ornementation de *P. cretacea*, visiblement composée uniquement de tubercules grossiers diffère de celle de *P. calloviensis* et de *P. elegans*. Enfin, le sillon cardiaque est très court, ce qui contraste avec *P. colossea* et *P. victori*.

Pustulina elegans (Förster, 1966)

Fig. 53

Phlyctisoma elegans Förster, 1966 : 138, pl. 18, fig. 1.

Eryma elegans — Méchin, 1901 : 82, pl. 1, figs 8-9.

Pustulina elegans — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MAN 2016.0.620.

LOCALITÉ TYPE. — Marbache, département de Meurthe-et-Moselle, Lorraine, France.

AGE TYPE. — Bajocien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; marge dorsale de la région céphalique légèrement incurvée vers le bas ; région cardiaque étendue ; échancrure orbitaire subrectiligne ; sillon cervical large et profond, incurvé dorsalement, infléchi à mi-hauteur de la carapace, ventralement sub-vertical et aminci, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire profond, allongé, oblique, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur légèrement bombé), branche supérieure plus courte que la branche inférieure ; sillons postcervical et branchio-cardiaque très proches ; sillon postcervical profond, infléchi à mi-hauteur de la carapace, fortement incliné dorsalement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon branchio-cardiaque très étroit et très peu profond, fortement incliné, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique concave, joint au sillon cervical ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique ; sillon cardiaque court, peu profond, subrectiligne, incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical, joint à la marge dorsale.
Appendices thoraciques. — Mérus des P1 massif.
Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules précédés de dépressions, ornementation plus dense dans la région branchiale, dépressions plus profondes et larges dans la région branchiale ; région gastrique avec une rangée oblique de tubercules ; région antennaire munie d'une épine antennaire ; mérus des P1 orné de petites dépressions.

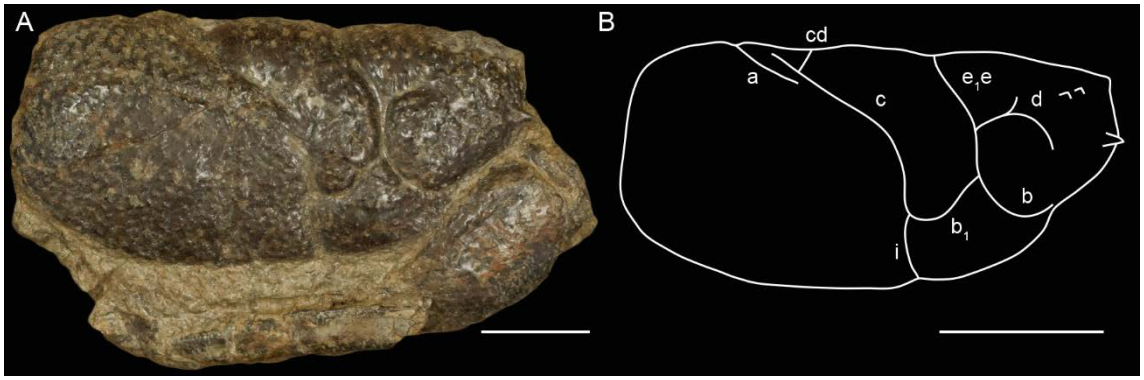


Fig. 53 : *Pustulina elegans* (Förster, 1966) du Bajocien de Marbache (France). **A-B**, lectotype MAN 2016.0.620 : vue générale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie et schéma : J. Devillez.
Fig. 53: *Pustulina elegans* (Förster, 1966) from the Bajocian of Marbache (France). **A-B**, lectotype MAN 2016.0.620: general view (A), line drawing (B). Scale bars: 1 cm. Photograph and line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par deux carapaces (dont une est perdue), a été rapportée à *Eryma elegans* Oppel, 1861 par Méchin (1901). Au cours de sa révision des Erymidae, Förster (1966) a vue en ces fossiles une nouvelle espèce qu'il a décrite et rattachée au genre *Phlyctisoma*, désormais synonyme de *Pustulina*. L'architecture des sillons de la carapace permet de confirmer l'assignation à *Pustulina* : long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical infléchi et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave, sillon cardiaque présent, sillon branchio-cardiaque peu marqué et interrompu dans la région branchiale.

Issue de dépôts du Bajocien, *P. elegans* est la plus ancienne *Pustulina* connue. La forte inclinaison et la très forte proximité du sillon branchio-cardiaque et de la partie dorsale du sillon postcervical est unique au sein des *Pustulina*. De même, la trajectoire presque sinueuse du sillon hépatique évoquant les autres genres d'Erymoidea (à l'exception de *Tethysastacus*) est propre à *P. elegans*. Cette espèce possède également la particularité de n'avoir aucune des régions de la carapace enflée, ce que l'on retrouve chez les autres espèces à l'exception de *P. cretacea* et *P. minuta*, qui sont préservées en compression. La nette inflexion du sillon cervical distingue aussi *P. elegans* de *P. colossea*, *P. cretacea*, *P. minuta*, *P. occitana*, *P. spinulata*, *P. suevica*, *P. tuberculata* et *P. victori*. Du point de vue de l'ornementation, *P. elegans* est la seule espèce avec *P. suevica* à avoir une rangée orbitaire clairement identifiée. Cette rangée orbitaire est ici courte et composée de petits tubercules évoquant ce que l'on retrouve habituellement chez *Eryma*. *Pustulina elegans* est en revanche dépourvue de rangée antennaire contrairement à *P. colossea*, *P. occitana*, *P. spinulata*, *P. suevica* et *P. tuberculata*.

Pustulina minuta (Schlotheim, 1822)

Fig. 54

Macrourites minutus Schlotheim, 1822 : 28, pl. 3, fig. 3.

Glyphea verrucosa Münster, 1839 : 21, pl. 9, fig. 11 (non 12). — Fraas 1855 : 94.

Astacus minutus — Germar 1827 : 102.

Glyphea minuta — Münster 1839 : 20, pl. 9, figs 8-10.

Eryma minuta — Bronn 1849 : 579. — Oppel 1861 : 356 ; 1862 : 39, pl. 8, figs 6-8. — Beurlen 1928 : 164. — Vialle 1948 : 61. — Secrétan 1964 : 68.

Enoploclytia minuta — Van Straelen 1925 : 284. — Glaessner 1929 : 154 (pars.).

Enoploclytia fuciformis — Van Straelen 1925 : 285 (pars.). — Glaessner 1929 : 156 (pars.).

Phlyctisoma minuta — Förster 1965 : 140 ; 1966 : 142, pl. 18, fig. 9. — Frickhinger 1994 : 126, fig. 224.
Pustulina minuta — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Garassino & Schweigert 2006 : 11, 36, fig. 8, pl. 2, fig. 1, pl. 11, fig. 6, pl. 12, figs 1-2. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Charbonnier & Garassino 2012 : 864, 865, fig. 3E.

Eryma verrucosa — Oppel 1861 : 359 ; 1862 : 38, pl. 8, fig. 5. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MFN 2236 P1383/5 MB.A.0254.

LOCALITÉ TYPE. — Eischtätt, Bavière, Allemagne.

AGE TYPE. — Tithonien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Tithonien (Allemagne).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 23 spécimens : BSPG AS I 619, AS VII 180, AS VII 181, AS VII 182 (holotype de *Glyphea verrucosa*), AS VIII 78 ; GPIT non numéroté ; MFN 2236 P1383/5 MB.A.1119, 2236 P1383/5 MB.A.2863, 2236 P1383/5 MB.A.2864, 2236 P1383/5 MB.A.2866, 2236 P1383/5 MB.A.2867, 2236 P1383/5 MB.A.2868, 2236 P1383/5 MB.A.2869, 2236 P1383/5 MB.A.2870, 2236 P1383/5 MB.A.2871, 2236 P1383/5 MB.A.2872, 2236 P1383/5 MB.A.2873, 2236 P1383/5 MB.A.2874, 2236 P1383/5 MB.A.2875, 2236 P1383/5 MB.A.2876, 2236 P1383/5 MB.A.2877, 2236 P1383/5 MB.A.2878 ; MNHN.F.B13444.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire légèrement arrondie ; sillon cervical profond, sub-rectiligne et sub-vertical, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire allongé, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires ; sillon postcervical profond, infléchi à mi-hauteur de la carapace, incliné dorsalement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon branchio-cardiaque peu profond, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon cardiaque étroit et peu profond, subrectiligne, fortement incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical, joint à la marge dorsale.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires, au bord postérieur légèrement arrondi, de plus en plus court du s4 au s6, avec un bourrelet arrondi fortement enflé à leur base ; telson avec deux crêtes longitudinales de part et d'autre d'un sillon médian ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.
Appendices céphaliques. — Dernier segment des pédoncules antennulaires (basipodite) articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; antennes composées de nombreux courts articles cylindriques ; scaphocérite court, triangulaire.

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés, les deux segments distaux sont cylindriques et dépourvus d'épines ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, aussi long que large ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et peu enflé ; doigts des P1 larges et courts, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas, de longueurs identiques ; marge occlusale dépourvue de dents ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé ; P2-P3 munis de petites pinces.
Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules arrondis, plus fins et rapprochés dans la région branchiale ; plaque intercalaire couverte de tubercules irrégulièrement disposés ; tergites et pleurites des somites du pléon couverts petites dépressions ; crêtes longitudinales du telson portant chacune une rangée de tubercules ; telson couvert de fins tubercules et portant deux petites épines sur la marge externe ; endopode de l'uropode irrégulièrement couvert de petits tubercules ; propode des P1 densément couvert de tubercules grossiers disposés irrégulièrement ; doigts ornés de carènes irrégulières et de dépressions arrondies ; carpus des P1 densément couvert de tubercules grossiers ; mérus des P1 orné de tubercules grossiers dans sa partie distale ; P2-P3 et P5 dépourvus d'ornementation ; propodes des P4 ornés d'épines le long de leur marge postérieure.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical infléchi et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave, sillon cardiaque présent.

Après la description originale de *Macrourites minutus* par Schlotheim (1822), entre autres formes issues des calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne, Münster (1839) a décrit *Glyphea verrucosa* sur la base d'une pince des P1 issue des mêmes formations calcaires. Dans son catalogue, Glaessner (1929) fut le premier à considérer *G. verrucosa* comme un synonyme de l'espèce précédemment décrite par Schlotheim. Puis, dans la liste de Schweitzer *et al.* (2010), *Eryma verrucosa* apparaît à nouveau en dehors de la synonymie de *Pustulina minuta* et est placée dans la partie Incertae sedis de la section dévolue aux Erymidae. L'examen du lectotype de *G. verrucosa* confirme la synonymie avec *P. minuta* : le fait qu'il s'agisse d'une pince véritable exclut l'assignation de cette forme au genre *Glyphea*, dont les représentants présentent des P1-P3 terminés par des pseudo-pinces ; le propode rectangulaire armé de doigts courts et larges est typique de *Pustulina* ; l'ornementation du propode, dense avec tubercules disposés de manière irrégulière, et des doigts, couverts de dépressions arrondies et de carènes irrégulières, correspond à celle de *P. minuta*.

Comme pour *P. cretacea*, la préservation exclusivement en compression des spécimens attribués à *P. minuta* rend difficile les comparaisons avec les autres formes.
Concernant les sillons de la carapace, le sillon cervical de *P. minuta* ne présente pas de nette incurvation ni d'inflexion contrairement à *P. calloviensis*, *P. colossea* et *P. elegans*. Du point de vue de l'ornementation, *P. minuta* fait partie des espèces n'affichant pas de rangée antennaire marquée, contrairement à *P. colossea*, *P. occitana*, *P. spinulata*, *P. suevica* et *P. tuberculata*. L'absence de rangée de tubercules dans la région gastrique permet de distinguer *P. minuta* et *P. trisulcata*. De plus l'absence de dépressions sur la carapace la distingue aussi de *P. calloviensis*, et *P. elegans*. Enfin, les doigts des P1 de *P. minuta* ne sont pas terminés par des crochets contrairement à *P. cretacea* et certains spécimens de *P. suevica*.

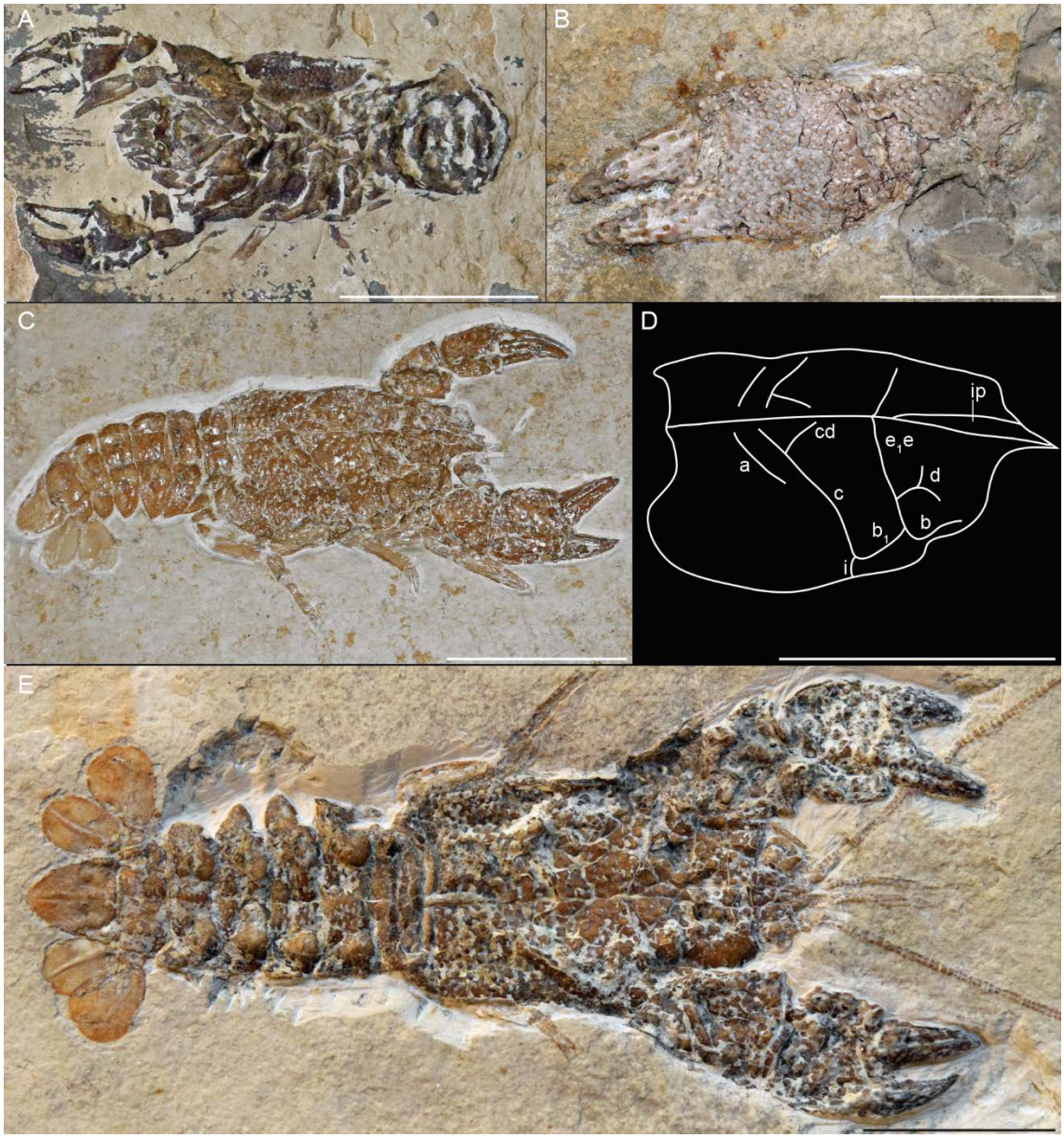


Fig. 54 : *Pustulina minuta* (Schlotheim, 1822) du Tithonien d'Allemagne. **A**, holotype MFN 2236 P1383/5 MB.A.0254 d'Eichstätt ; **B**, lectotype BSPG AS VII 182 de *Glyphea verrucosa* Münster, 1839 d'Eichstätt ; **C-D**, spécimen MFN 2236 P1383/5 MB.A.1119 de Solnhofen : vue générale (C), schéma (D) ; **E**, spécimen BSPG AS VIII 78 de Solnhofen. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.
Fig. 54: *Pustulina minuta* (Schlotheim, 1822) from the Tithonian of Germany. **A**, holotype MFN 2236 P1383/5 MB.A.0254 from Eichstätt; **B**, lectotype BSPG AS VII 182 of *Glyphea verrucosa* Münster, 1839 from Eichstätt; **C-D**, specimen MFN 2236 P1383/5 MB.A.1119 from Solnhofen: general view (C), schema (D); **E**, specimen BSPG AS VIII 78 from Solnhofen. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

Pustulina occitana Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016

Fig. 55

Pustulina occitana Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 : 532, 536, tab. 1, fig. 9A-D. — Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.A57460.

LOCALITÉ TYPE. — Laciterne-Boisset près de Moulès-et-Baucels, département de l'Hérault, Languedoc-Roussillon, sud de la France.

AGE TYPE. — Berriasien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; marge dorsale de la région céphalique incurvée vers le bas ; régions cardiaque, hépatique et branchiale enflées ; sillon cervical profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond, deux fois plus étroit que le sillon cervical ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur bombé) ; sillon postcervical profond, plus large que le sillon cervical, , infléchi à mi-hauteur de la carapace, fortement incliné dorsalement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, faisant une légère incision dans la partie supérieure de la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque peu profond, joint à la marge dorsale et interrompu dans le tiers supérieur de la carapace ; sillon hépatique concave, joint au sillon cervical ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique ; sillon cardiaque court, incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical et joint à la marge dorsale.

Ornementation. — Carapace ayant une surface rugueuse, entièrement couverte de tubercules arrondis, grossiers et largement espacés dans la région céphalique et devenant progressivement plus petits et rapprochés vers les parties ventrale et postérieure de la région branchiale ; région céphalique avec une rangée antennaire de tubercules grossiers.

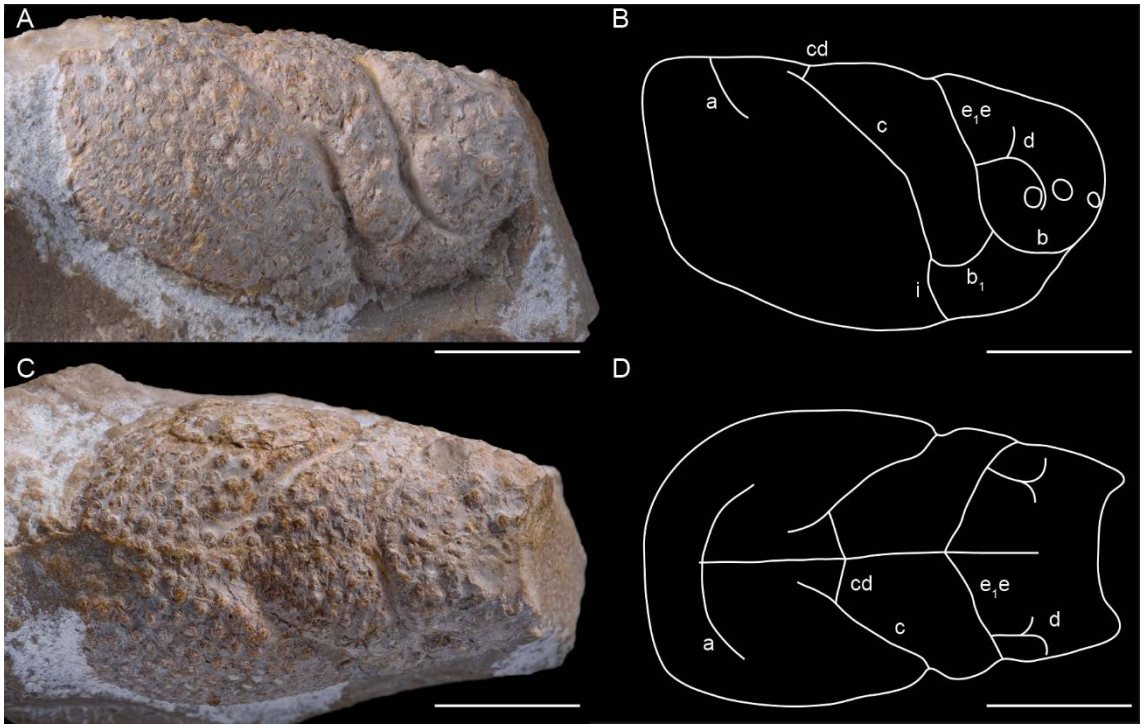


Fig. 55 : *Pustulina occitana* Devillez *et al.*, 2016 du Berriasien de Laciterne-Boisset (France). **A-D**, holotype MNHN.F.A57460 : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C), schéma (D). Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes. Schémas : J. Devillez.

Fig. 55: *Pustulina occitana* Devillez *et al.*, 2016 from the Berriasian of Laciterne-Boisset (France). **A-D**, holotype MNHN.F.A57460: lateral view (A), line drawing (B), dorsal view (C), line drawing (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par un unique fossile, est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical infléchi et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave, sillon cardiaque présent, sillon branchio-cardiaque peu marqué et interrompu dans la région branchiale. Le renflement des régions branchiale, cardiaque et hépatique est un autre argument en faveur de l'assignation à *Pustulina*.

Pustulina occitana se distingue de *P. tuberculata* et *P. spinulata* par le plongement de la marge dorsale de sa région céphalique et par la réduction de la taille des tubercules dans la région branchiale. La région hépatique de *P. occitana* est aussi moins enflée que celle de *P. spinulata*. Comparé à *P. victori*, le sillon cardiaque de *P. occitana* est plus court, plus étroit, moins profond et moins incliné, le sillon gastro-orbitaire est plus allongé et l'ornementation est plus dense. Les différences avec *P. colossea* sont assez marquées également : le sillon cervical de *P. occitana* n'est pas sinueux, le sillon gastro-orbitaire est plus étroit, avec une branche supérieure plus courte, le sillon postcervical est infléchi, la courbure du sillon inférieur est plus marquée, le lobe gastro-orbitaire supérieur est plat et l'ornementation est plus dense. Enfin, l'ornementation de *P. occitana* se démarque aussi de celle de *P. calloviensis*, qui comporte des dépressions en région branchiale, et de celles de *P. cretacea* et *P. minuta* dont la taille des tubercules ne se réduit pas postérieurement et ventralement en région branchiale.

Pustulina spinulata (Secrétan, 1964)

Fig. 56

Phlyctisoma spinulatum Secrétan, 1964 : 75-81, pl. 2, figs 6-12, pl. 3, figs 4-9, pl. 4, figs 1-3. — Förster 1966 : 145. — Garassino 1996 : 341.

Pustulina spinulata — Garassino & Schweigert 2006 : 12. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Charbonnier *et al.* 2012a : 328, fig. 12 ; 2015 : 235, 237, 239, 240, 241, tabs 1-2, fig. 3, fig. 4, fig.5. — Devillez *et al.* 2016 : 532, 534, 536, tab. 1. — Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.R03961 ; 46 paratypes dont MNHN.F.A33176, A33185, A33189, A33190, R03939, R03949, R03956, R03957, R03958, R03959, R03960, R03962, R03963, R03964, R03965, R03966.

LOCALITÉ TYPE. — Soromaraina, région de Sitampiky, province du Mahajanga, Madagascar.

AGE TYPE. — Valanginien - Hauterivien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 2 spécimens : MNHN.F.A33459, A33470.

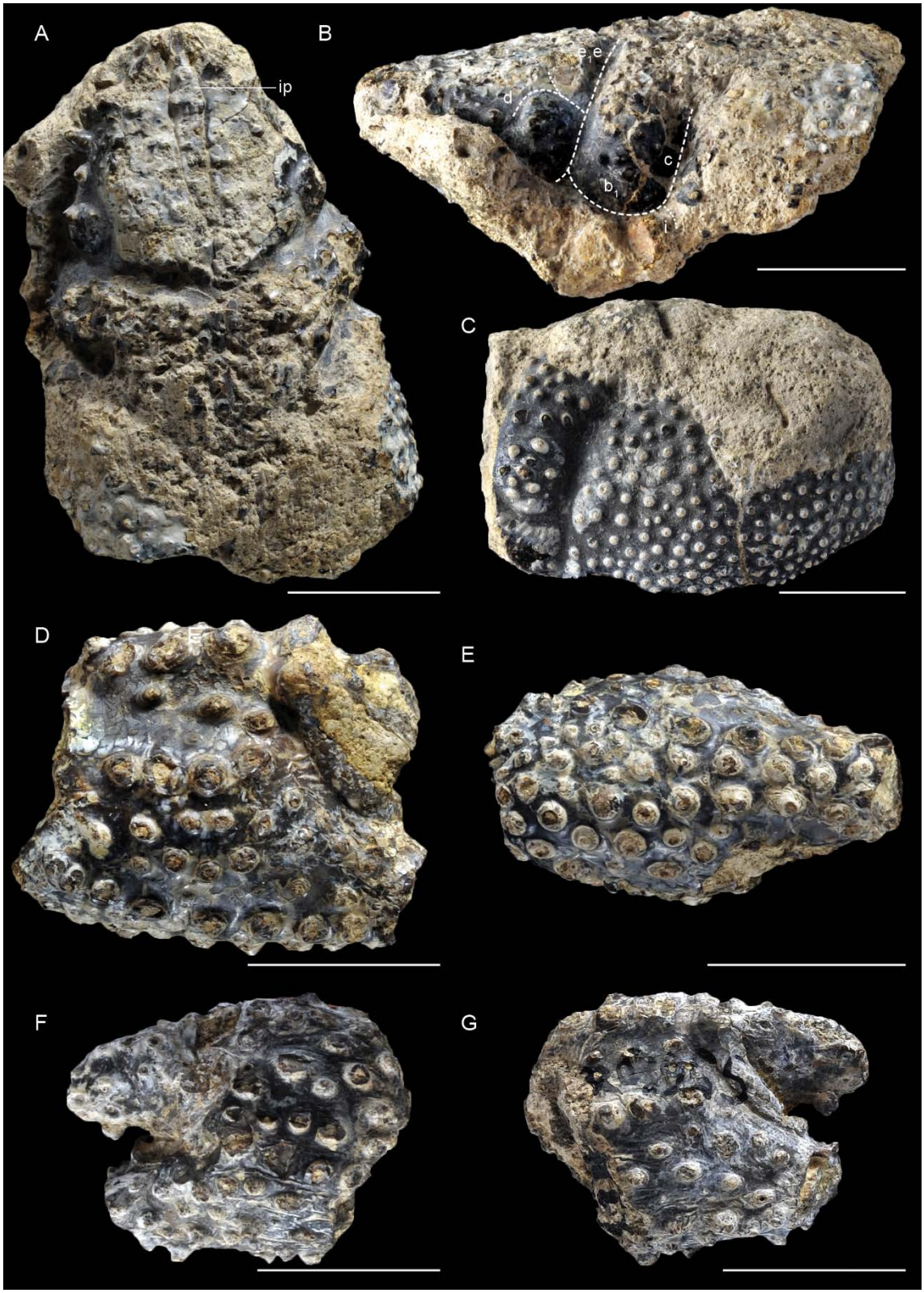


Fig. 56 : *Pustulina spinulata* (Secrétan, 1964) du Valanginien-Hauterivien de Soromaraina (Madagascar). **A-B**, holotype MNHN.F.R03961 : vue dorsale (A), vue latérale avec tracé des sillons (B) ; **C**, paratype MNHN.F.R03962 ; **D-E**, paratype MNHN.F.A33189 : face ventrale (D), marge externe (E) ; **F-G**, paratype MNHN.F.R03965 : face dorsale (F), face ventrale (G). Échelles : 1 cm. Photographies : C. Lemzaouda.

Fig. 56: *Pustulina spinulata* (Secrétan, 1964) from the Valanginian-Hauterivian of Soromaraina (Madagascar). **A-B**, holotype MNHN.F.R03961: dorsal view (A), lateral view with drawing of the grooves (B); **C**, paratype MNHN.F.R03962; **D-E**, paratype MNHN.F.A33189: ventral side (D), external margin (E); **F-G**, paratype MNHN.F.R03965: dorsal view (F), ventral view (G). Scale bars: 1 cm. Photographs: C. Lemzaouda.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; marge dorsale de la région céphalique légèrement incurvée vers le bas ; régions hépatique et branchiale légèrement enflées ; sillon cervical large et profond, sub-vertical, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire oblique, profond, allongé, démarrant à mi-parcours du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur bombé) ; sillon postcervical large et profond, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique profond, concave, joint au sillon cervical ; sillon inférieur profond ; sillons cardiaque et branchio-cardiaque non-préservés.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, trapézoïdal, presque aussi long que large, légèrement globuleux, présentant une dépression longitudinale le long de la marge interne sur la face ventrale ; contour de la marge externe légèrement arrondi ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé ; marge occlusale du dactyle ornée de petites dents arrondies ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 avec un processus court à l'extrémité ventrale externe distale.

Ornementation. — Carapace entièrement couverte de tubercules arrondis, grossiers et espacés dans les régions céphalique, cardiaque, hépatique et la partie supérieure de la région branchiale, tubercules devenant plus petits et rapprochés dans la partie ventrale de la région branchiale ; région céphalique avec une rangée antennaire de tubercules sub-épineux grossiers ; carpus des P1 orné de tubercules grossiers.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par de nombreux fragments, est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave. Le renflement des régions cardiaque et hépatique est un autre argument en faveur de l'assignation à *Pustulina*. Il s'agit de la seule espèce de *Pustulina* extra-européenne connue dans le Crétacé inférieur.

Certaines caractéristiques de l'architecture des sillons de la carapace de *P. spinulata* ne se retrouvent pas chez toutes les *Pustulina* : le sillon cervical est dépourvu de sinuosité et/ou d'inflexion contrairement à *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans* et *P. occitana*, le sillon gastro-orbitaire présente une forte obliquité contrairement à *P. colossea*, *P. cretacea*, *P. minuta*, *P. occitana*, *P. suevica*, *P. tuberculata* et *P. victori*. Au niveau de l'ornementation, la présence d'une rangée antennaire distingue *P. spinulata* de *P. calloviensis*, *P. cretacea*, *P. elegans*, *P. minuta* et *P. victori*. L'uniformité de l'ornementation de la carapace, composée uniquement de tubercules grossiers de taille identique, diffère aussi de *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans*, *P. minuta*, *P. occitana*, *P. suevica*, *P. trisulcata* et *P. tuberculata*.

Pustulina suevica Quenstedt, 1857

Fig. 57-59

Pustulina suevica Quenstedt, 1857 : 807, pl. 99, fig. 30. — Van Straelen 1925 : 289. — Beurlen 1928 : 200, fig. 24a (non 24b). — Schweigert *et al.* 2000 : 9, pl. 5, figs 1-3. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

Eryma fraasi Oppel, 1861 : 359 ; 1862 : 39, pl. 9, fig. 1.

Enoploclytia perroni Étallon, 1861 : 161, pl. 9, fig. 1. — Van Straelen 1925 : 279. — Glaessner 1929 : 148. — Secrétan 1964 : 70.

Palaeastacus solitarius Oppel, 1862 : 46, pl. 11, fig. 1. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma pseudobabeaui Dollfus, 1863 : 36, pl. 1, figs 1-2. — Sauvage 1891 : 94, pl. 4, fig. 5 (non 4). — Glaessner 1929 : 158. — Carriol 1991 : 225.

Enoploclytia edwardsi Sauvage, 1891 : 87, pl. 3, figs 1-4. — Van Straelen 1925 : 282. — Glaessner 1929 : 146. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22.

Enoploclytia dorsetensis Woods, 1930 : 81, pl. 23, figs 1-3.

Eryma perroni — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 33. — Woodward 1900 : 9. — Whiteaves 1903 : 322. — Beurlen 1928 : 157, 164, 278. — Mertin 1941 : 160. — Charbonnier *et al.* 2012b : 558, fig. 18E-F.

Eryma suevica — Oppel 1861 : 359 ; 1862 : 38, pl. 8, fig. 9.

Enoploclytia pseudo-babeaui — Van Straelen 1925 : 280.

Phlyctisoma perroni — Förster 1965 : 140. — Förster 1966 : 141, pl. 18, fig. 6. — Taylor 1979 : 24.

Phlyctisoma pseudobabeaui — Förster 1966 : 141, pl. 18, fig. 6.

Phlyctisoma sp. — Förster 1966 : 142, pl. 18, fig. 7.

Pustulina edwardsi — Carriol 1991 : 224.

Pustulina perroni — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

Pustulina pseudobabeaui — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype GPIT non numéroté.

LOCALITÉ TYPE. — Nusplingen, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Oxfordien (Allemagne, France, Royaume-Uni), Kimméridgien (Allemagne, France).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 15 spécimens : IRSNB IST AIE 235 IG 9227 ; MAN 144.A.6 ; MFN 2236 P1383/5 MB.A.1538 ; NHMUK 25976, 33414 (paratype d'*Enoploclytia dorsetensis*), In.27137 (holotype d'*E. dorsetensis*), In.27138 (paratype d'*E. dorsetensis*), In.61550 ; MNHN.F.B12485 (syntype of *Enoploclytia perroni* Étallon, 1861) ; SMNS 3682-1 (holotype d'*Eryma fraasi*), 3682-4 (holotype de *Palaeastacus solitarius*), 60159, 64369, 70032, un spécimen non numéroté.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, pourvu d'épines ; marge dorsale de la région céphalique incurvée vers le bas ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire légèrement arrondie ; régions cardiaque, hépatique et branchiale enflées ; sillon cervical profond, sub-rectiligne et sub-vertical, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon postcervical large et profond, plus large dans sa moitié ventrale, infléchi à mi-hauteur de la

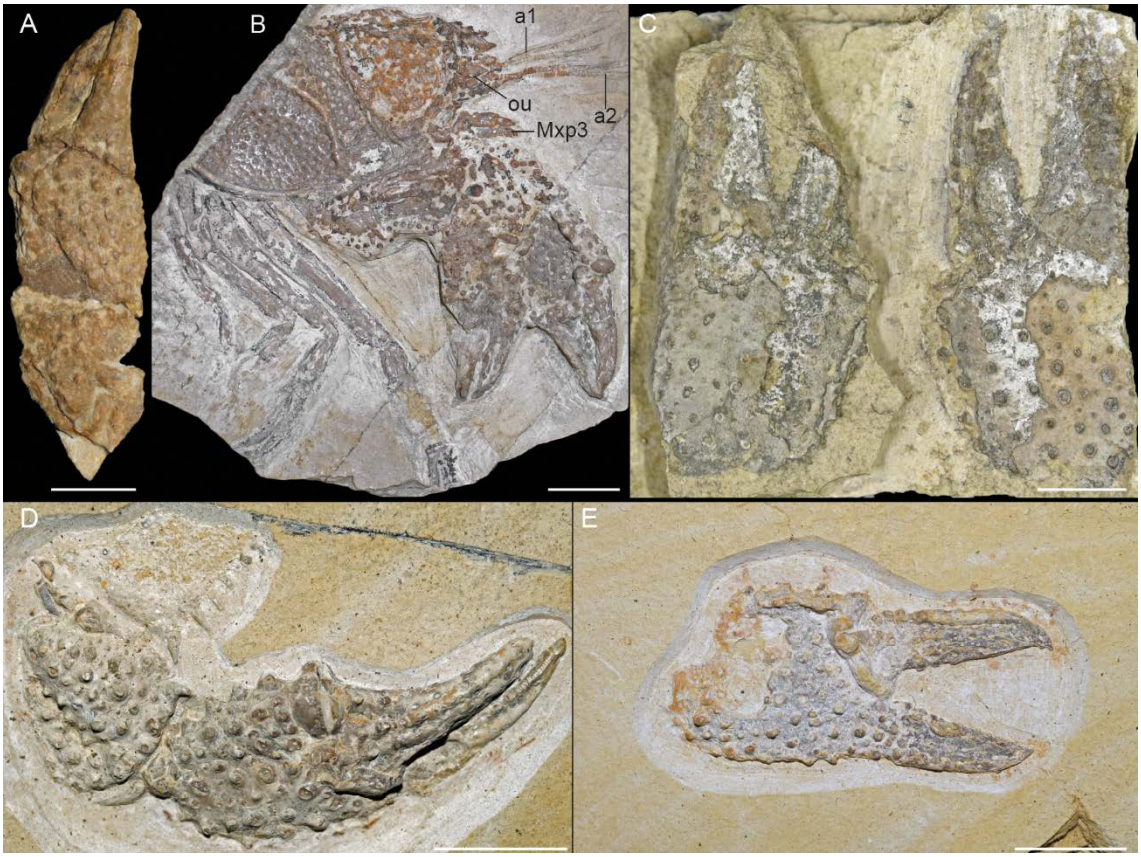


Fig. 57 : *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857 du Kimméridgien de Nusplingen (Allemagne). **A**, holotype GPIT non numéroté ; **B**, holotype SMNS 3682-1 d'*Eryma fraasi* Oppel, 1862 ; **C**, holotype SMNS 3682-4 de *Palaeastacus solitarius* Oppel, 1862 ; **D**, spécimen SMNS non numéroté ; **E**, spécimen SMNS 70032. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 57: *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857 from the Kimmeridgian of Nusplingen (Germany). **A**, holotype GPIT without number; **B**, holotype SMNS 3682-1 of *Eryma fraasi* Oppel, 1862; **C**, holotype SMNS 3682-4 of *Palaeastacus solitarius* Oppel, 1862; **D**, specimen SMNS without number; **E**, specimen SMNS 70032. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

carapace, fortement incliné dorsalement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon branchio-cardiaque peu profond, sub-rectiligne, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon cardiaque peu profond, subrectiligne, légèrement incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical, joint à la marge dorsale.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites étroits, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal arrondi à leur base.

Appendices céphaliques. — Dernier segment des pédoncules antennulaires (basipodite) articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; antennes composées de nombreux courts articles cylindriques.

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés, composés de segments cylindriques dépourvus d'épines ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, aussi long que large ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé ; doigts des P1 larges et courts, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas, de longueurs identiques ; marge occlusale dépourvue de dents ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus court à l'extrémité ventrale externe distale ; P2-P3 munis de petites pinces.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules arrondis, plus fins dans la partie ventrale de la région branchiale et dans la région ptérygostomiale ; plaque intercalaire couverte de tubercules ; rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; rangée oblique de

tubercules terminée par une épine orbitaire dans la région gastrique ; rangée antennaire de tubercules grossiers ; tergites des somites du pléon couverts postérieurement de petites dépressions arrondies ; bourrelet à la base des pleurites et pleurites couverts de petites dépressions ; propode des P1 couvert de tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales sur les surfaces dorsales et ventrales ; doigts couverts de dépressions arrondies ; carpus des P1 couvert de tubercules grossiers ; mérus des P1 couvert de petits tubercules sur la marge supérieure, avec une rangée d'épines le long de la marge ventrale externe ; P2-P4 dépourvus d'ornementation ; carpus et mérus des P5 ornés d'épines le long de leur marge postérieure.

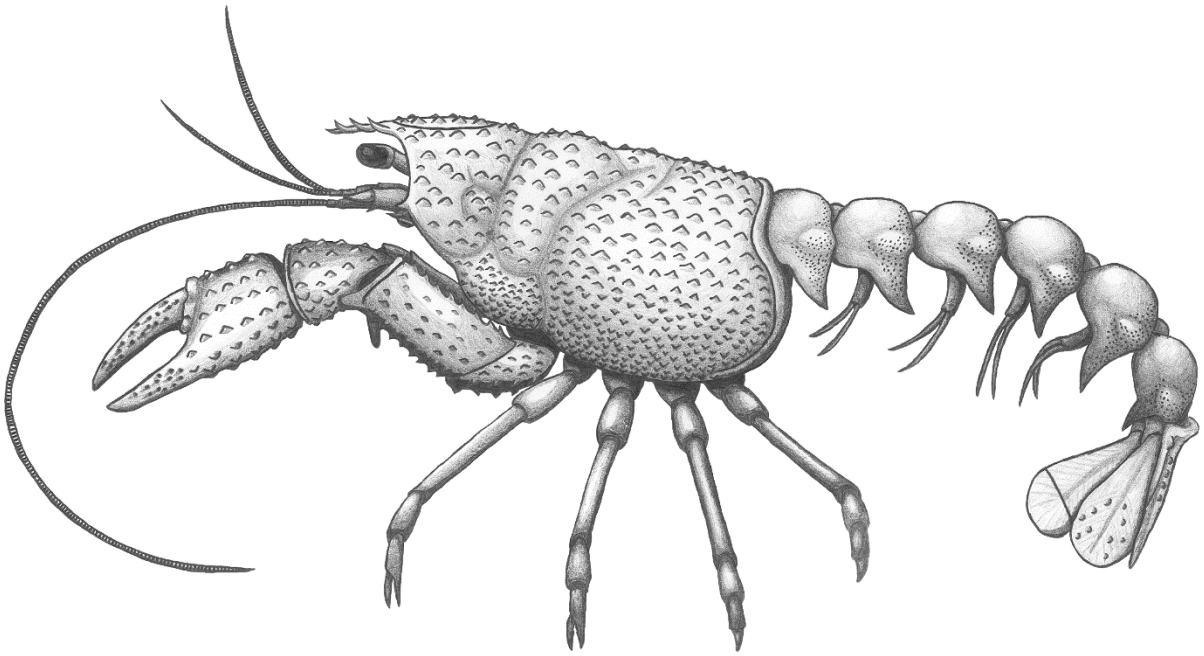


Fig. 58 : Reconstitution de *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857. Dessin: J. Devillez.
Fig. 58: Reconstruction of *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857. Drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Initialement décrite sur la base d'une unique pince de P1 issue des dépôts kimméridgiens de Nusplingen (Allemagne), *P. suevica* n'a réellement été considérée comme un érymide qu'à partir des travaux de Schweigert *et al.* (2000) qui remarquèrent les similitudes entre l'holotype de *P. suevica* et les pinces de l'holotype d'*Eryma fraasi* Oppel, 1861 (Fig. 57B) et de celui de *Palaeastacus solitarius* Oppel, 1862 (Fig. 57C). En effet, tous ces spécimens du Kimméridgien de Nusplingen ont un propode sub-rectangulaire, armés de doigts courts et larges, et orné de rangées longitudinales de tubercules grossiers. La carapace d'*E. fraasi* étant en grande partie préservée, Schweigert *et al.* (2000) ont constaté que l'architecture des sillons de *Pustulina* correspond à celle de *Phlyctisoma* Bell, 1863. *Phlyctisoma* est donc devenue synonyme de *Pustulina*. Étallon (1861) a décrit *Enoploclytia perroni* de l'Oxfordien de Frasne (France ; Fig. 59A-B). Cette espèce a ensuite été tour à tour assignée à *Eryma* (Oppel 1861, 1862 ; Woodward 1900 ; Whiteaves 1903 ; Beurlen 1928 ; Mertin 1941 ; Charbonnier *et al.* 2012b), à *Phlyctisoma* (Förster 1965 ; Förster 1966 ; Taylor 1979) et à *Pustulina* (Schweitzer *et al.* 2010). L'examen du syntype d'*E. perroni*, a révélé une architecture des sillons de la carapace et des pinces typiques de *Pustulina* : le sillon gastro-orbitaire est allongé et divisé distalement en deux branches, le sillon hépatique est concave, le sillon postcervical est infléchi à mi-hauteur de la carapace et n'est pas joint au sillon branchio-cardiaque, le sillon cardiaque est présent, les pinces des P1 ont un propode court, sub-rectangulaire avec des doigts courts et

larges. De plus, l'ornementation de la carapace est dense, composée de tubercules grossiers arrondis dont la taille tend à se réduire ventralement. Cette ornementation est identique à celle de *P. suevica*, *E. perroni* est donc ici considéré synonyme de cette espèce. Pour les mêmes raisons qu'*E. perroni*, *Eryma pseudobabeaui* Dollfus, 1863 (Kimméridgien, Le Havre, France ; Fig. 59C-D), *Enoploclytia edwardsi*, Sauvage, 1891 (Kimméridgien, Boulogne-sur-Mer, France ; Fig. 59E-F) et *Enoploclytia dorsetensis* Woods, 1930 (Oxfordien, Weymouth, Royaume-Uni ; Fig. 59G-H) sont considérés comme synonymes de *P. suevica*. Ces dernières espèces avaient déjà été reconnues comme synonymes de *Phlyctisoma pseudobabeaui* (*E. edwardsi*) et *P. perroni* (*E. dorsetensis*) par Förster (1966).

Pustulina suevica est typique de l'Oxfordien-Kimméridgien de l'Ouest européen. Elle se distingue par son ornementation assez homogène. En effet, l'absence de dépressions distingue cette espèce de *P. calloviensis* et *P. elegans*, la grossièreté des tubercules diffère de la finesse de ceux de *P. trisulcata*, l'absence de tubercules plus petits entre les plus gros se démarque de *P. tuberculata*, la présence d'une forte rangée antennaire diffère de *P. calloviensis*, *P. cretacea*, *P. elegans*, *P. minuta* et *P. victori*. *Pustulina suevica* est la seule espèce avec *P. elegans* à avoir une rangée orbitaire oblique. Au niveau des sillons de la carapace, le sillon cervical de *P. suevica* est dépourvu de sinuosité et/ou d'inflexion contrairement à *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans* et *P. occitana*, le sillon gastro-orbitaire est horizontal contrairement à *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans*, *P. occitana*, *P. spinulata* et *P. tuberculata*, le sillon postcervical est infléchi, contrairement à celui de *P. colossea* qui est incurvé. Les doigts des P1 de *P. suevica* sont généralement terminés par un petit crochet, contrairement à ce que l'on peut observer chez *P. minuta* et *P. tuberculata*. Enfin, les pleurites sont aussi plus étroits que ceux de *P. minuta* et *P. trisulcata*.

Pustulina trisulcata (Schweitzer & Feldmann, 2001)

Fig. 60

Palaeastacus trisulcatus Schweitzer & Feldmann, 2001 : 11, figs 1-2. — Garassino & Schweigert 2006 : 12. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype USNM PAL 512150.

LOCALITÉ TYPE. — Sites, Californie, États-Unis.

AGE TYPE. — Cénomanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

Fig. 59: *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857. **A-B**, syntype MNHN.F.B12485 of *Enoploclytia perroni* from the Oxfordian of Frasne (France): general view (A), line drawing (B); **C-D**, holotype of *Eryma pseudobabeaui* Dollfus, 1863 from the Kimmeridgian of le Havre (France): original figures of Dollfus (1863: pl. 1, figs 1-2); **E-F**, syntypes of *Enoploclytia edwardsi* Sauvage, 1891 from the Kimmeridgian of Boulogne-sur-Mer (France): original figures of Sauvage (1891: pl. 3, figs 1-2); **G-H**, type material of *Enoploclytia dorsetensis* Woods, 1930 from the Oxfordian of Weymouth (United Kingdom): holotype NHMUK In.27137 (G), paratype NHMUK 33414 (H); **I**, specimen MFN 2236 P1383/5 MB.A.1538 from the Oxfordian of Dollstein (Germany); **J**, specimen SMNS 60159 from the Kimmeridgian of Ochsenwang. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes (A), J. Devillez (G-J). Line drawing: J. Devillez.

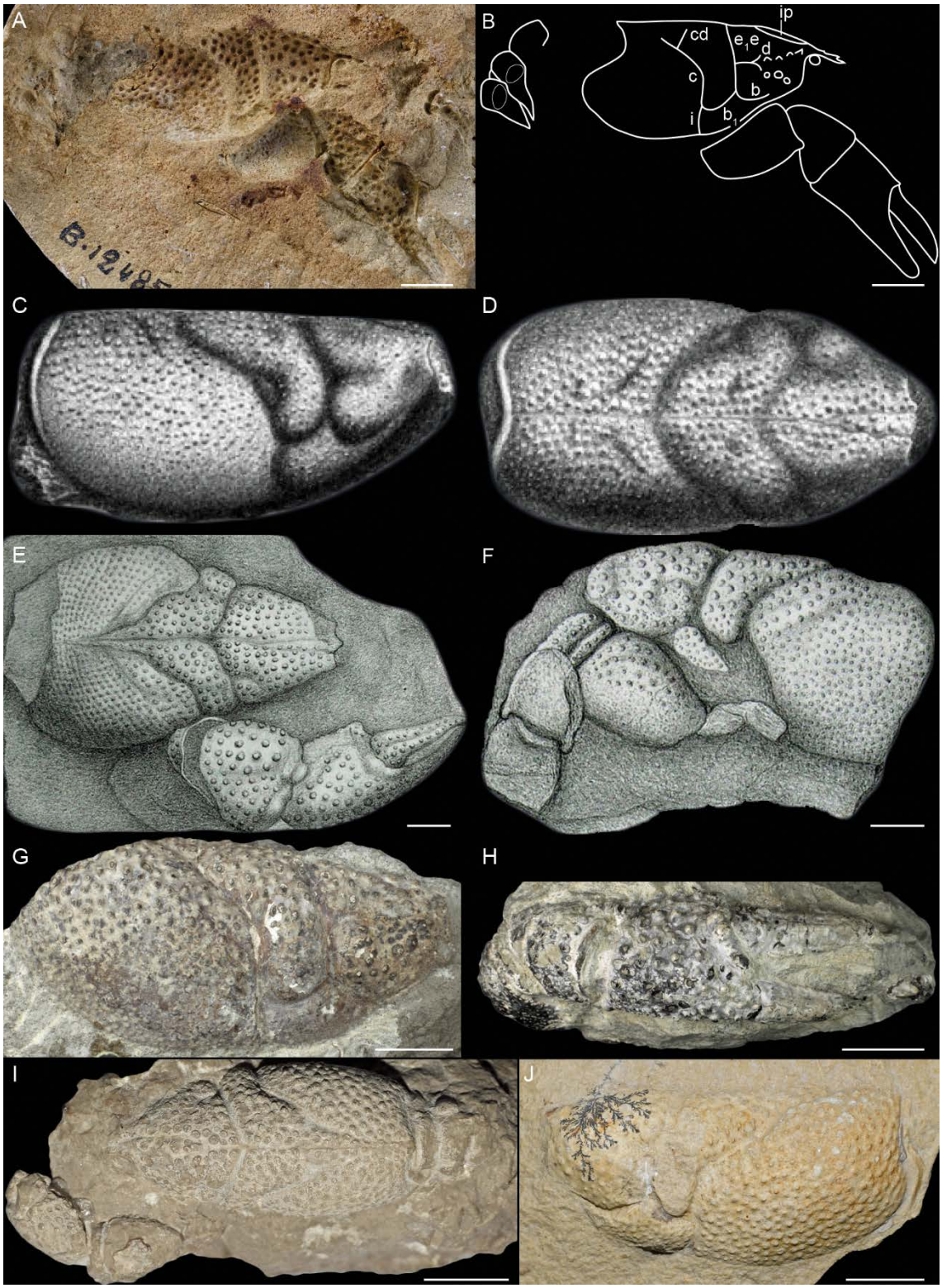


Fig. 59 : *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857. **A-B**, syntype MNHN.F.B12485 d'*Enoploclytia perroni* de l'Oxfordien de Frasne (France) : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, holotype d'*Eryma pseudobabeaui* Dollfus, 1863 du Kimméridgien du Havre (France) : figures originales de Dollfus (1863 : pl. 1, figs 1-2) ; **E-F**, syntypes d'*Enoploclytia edwardsi* Sauvage, 1891 du Kimméridgien de Boulogne-sur-Mer (France) : figures originales de Sauvage (1891 : pl. 3, figs 1-2) ; **G-H**, matériel type d'*Enoploclytia dorsetensis* Woods, 1930 de l'Oxfordien de Weymouth (Royaume-Uni) : holotype NHMUK In.27137 (G), paratype NHMUK 33414 (H) ; **I**, spécimen MFN 2236 P1383/5 MB.A.1538 de l'Oxfordien de Dollstein (Allemagne) ; **J**, spécimen SMNS 60159 du Kimméridgien d'Ochsenwang. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes (A), J. Devillez (G-J). Schéma : J. Devillez.

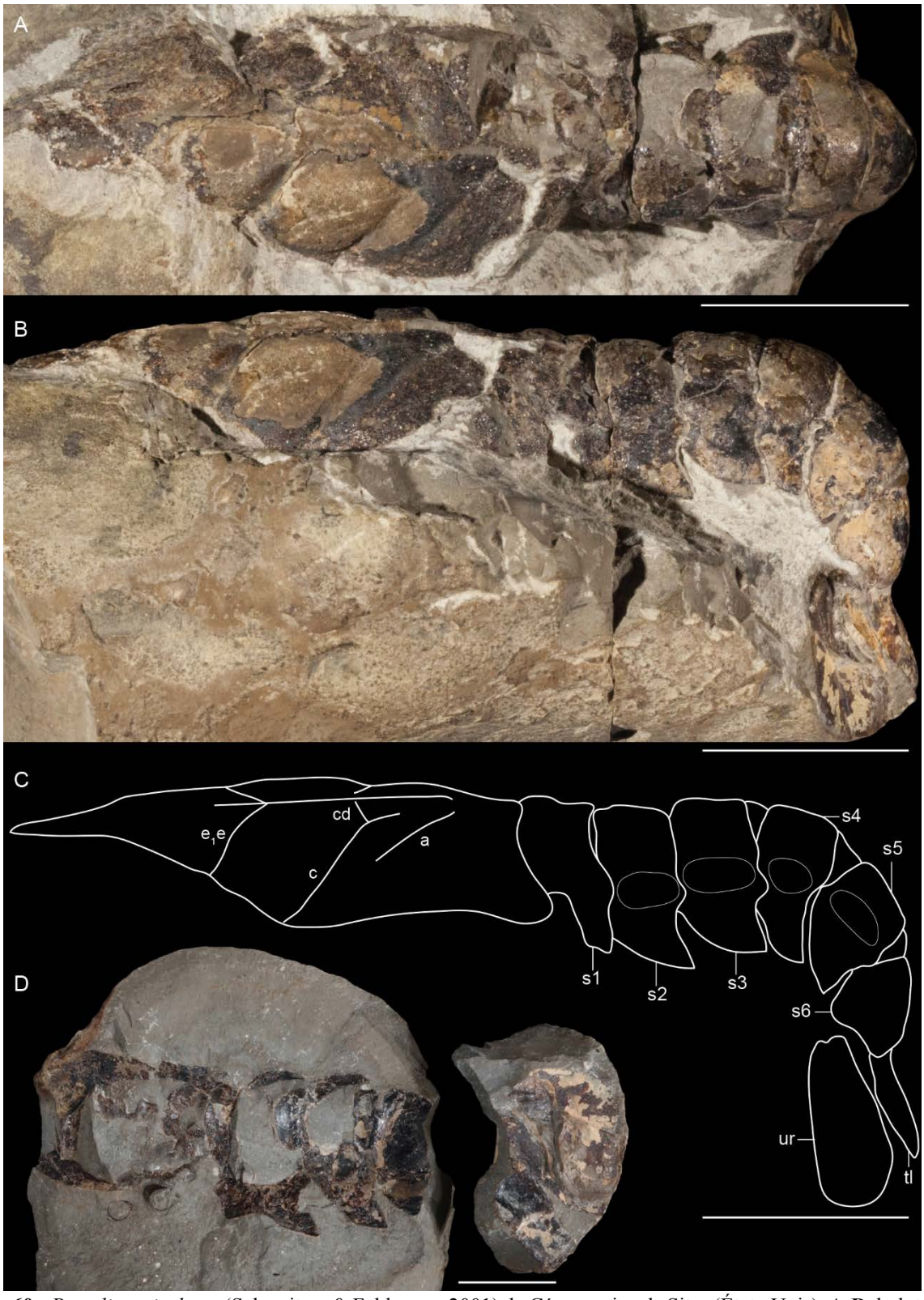


Fig. 60 : *Pustulina trisulcata* (Schweitzer & Feldmann, 2001) du Cénomanien de Sites (États-Unis). **A-D**, holotype USNM PAL 512150 : vue dorsale (A), vue latérale (B), schéma (C), fragment de pléon (D). Échelles : 1 cm. Photographies : L. O'Reilly. Schéma : J. Devillez.

Fig. 60: *Pustulina trisulcata* (Schweitzer & Feldmann, 2001) from the Cenomanian of Sites (USA). **A-D**, holotype USNM PAL 512150: dorsal view (A), lateral view (B), line drawing (C), fragment of pleon (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. O'Reilly. Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; régions cardiaque et branchiale enflées ; sillon cervical profond, incliné, joint à la marge dorsale ; sillon postcervical large et profond, fortement incliné, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon branchio-cardiaque peu profond, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon cardiaque peu profond, subrectiligne, légèrement incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical, non joint à la marge dorsale.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; pleurite de s6 court ; telson avec deux crêtes longitudinales ; uropodes aussi longs que le telson ; exopodes de l'uropode avec une crête longitudinale.

Ornementation. — Carapace uniformément couverte de fins tubercules arrondis ; région céphalique avec deux rangées longitudinales de tubercules grossiers ; tergites des somites du pléon couverts de fins tubercules ; pleurites couverts de fins tubercules et avec un tubercule grossier à proximité de leur marge antérieure.

DISCUSSION. — Cette espèce, en premier lieu assignée à *Palaeastacus*, a été transférée dans le genre *Pustulina* par Devillez *et al.* (2017) en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : sillon postcervical dorsalement sub-rectiligne, sillon cardiaque présent, sillon branchio-cardiaque peu marqué et interrompu dans la région branchiale.

Trouvée dans le Cénomanien, *P. trisulcata* est, avec *P. cretacea*, l'espèce la plus récente de ce genre. Le fait qu'il soit impossible d'accéder à la partie inférieure de la carapace (régions antennaire, hépatique, ptérygostomiale, partie inférieure de la région branchiale) ne permet pas l'observation de l'ensemble des sillons (sillons gastro-orbitaire, antennaire, hépatique, inférieur, parties inférieures des sillons cervical et postcervical) et de l'ornementation limite quelque peu les comparaisons avec les autres espèces. Les principaux éléments permettant de distinguer cette espèce tiennent à l'ornementation. En effet, la présence de deux rangées longitudinales de tubercules est unique parmi les *Pustulina*. De plus la fine et homogène ornementation de la carapace distingue clairement *P. trisulcata* de *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. cretacea*, *P. minuta*, *P. occitana*, *P. spinulata*, *P. suevica*, *P. tuberculata*, *P. victori*.

Pustulina tuberculata (Bell, 1863)

Fig. 61

Phlyctisoma tuberculatum Bell, 1863 : 35, pl. 11, figs 1-8. — Glaessner 1929 : 314. — Secrétan 1964 : 74, 79. — Förster 1966 : 145, pl. 18, figs 11-12. — Monaco & Garassino 2000 : 297.

Enoploclytia tuberculata — Woods 1930 : 82, pl. 23, figs 4-8. — Glaessner 1932 : 578. — Woods 1957 : 156.

Pustulina tuberculata — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Devillez *et al.* 2016 : 534, 536, tab. 1, fig. 9I-L. — Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype SM B22368 désigné par Förster (1966); 7 paralectotypes SM B22364, B22365, B22366, B22367, B22369, B22370, B22371 (coll. Carter).

LOCALITÉ TYPE. — Cambridge, Cambridgeshire, Royaume-Uni.

AGE TYPE. — Albien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Albien (Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 39 spécimens : IRSNB IST AIE 210 IG 8968 ; MNHN.F.A57461 ; NHMUK 34732, In.60148.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; régions cardiaque, hépatique et branchiale enflées ; sillon cervical profond, incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond, fortement incurvé ; sillon gastro-orbitaire allongé, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical, avec deux branches divergentes délimitant deux lobes gastro-orbitaires (lobe supérieur plat, lobe inférieur bombé) ; sillon postcervical large, infléchi à mi-hauteur de la carapace, fortement incliné dorsalement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque peu profond et court, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région branchiale ; sillon hépatique étroit, concave, joint au sillon cervical ; sillon inférieur profond ; sillon cardiaque étroit et peu profond, sub-rectiligne, légèrement incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical, joint à la marge dorsale.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; pleurites de s2 plus larges et courts et pleurites de s3-s6 plus étroits et allongés ; telson et uropodes mal préservés.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, presque aussi long que large ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 mal préservé.

Ornementation. — Carapace uniformément couverte de tubercules arrondis, l'espace entre les tubercules grossiers est occupé par de plus petits tubercules ; rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; région céphalique avec une rangée orbitaire oblique de tubercules et une rangée antennaire de tubercules, convexe, terminée par une épine antennaire ; tergites des somites du pléon portant deux paires de tubercules dorsaux ; pleurites couverts de petits tubercules ; propode, carpus et mérus des P1 couverts de tubercules grossiers arrondis.

DISCUSSION. — Cette espèce est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical infléchi et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave, sillon cardiaque présent, sillon branchio-cardiaque peu marqué et interrompu dans la région branchiale.

Cette espèce typique de l'Albien d'Angleterre présente une ornementation exclusivement composée de tubercules arrondis alternant entre le grossier et le plus fin couvrant de manière homogène l'ensemble de la carapace qui permettent de la distinguer aisément de toutes les autres espèces du genre. La présence d'une rangée antennaire bien marquée est une autre caractéristique permettant de différencier *P. tuberculata* de *P. calloviensis*, *P. cretacea*, *P. elegans*, *P. minuta* et *P. victori*. L'architecture des sillons est très typique du genre et seule l'absence de nette sinuosité et/ou d'inflexion du sillon cervical permet de discriminer *P. tuberculata* de certaines autres espèces (*P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans*, *P. occitana*). Enfin, le plongement de la marge dorsale de la région céphalique est moins marqué que celui de *P. colossea*, *P. occitana* et *P. suevica*.

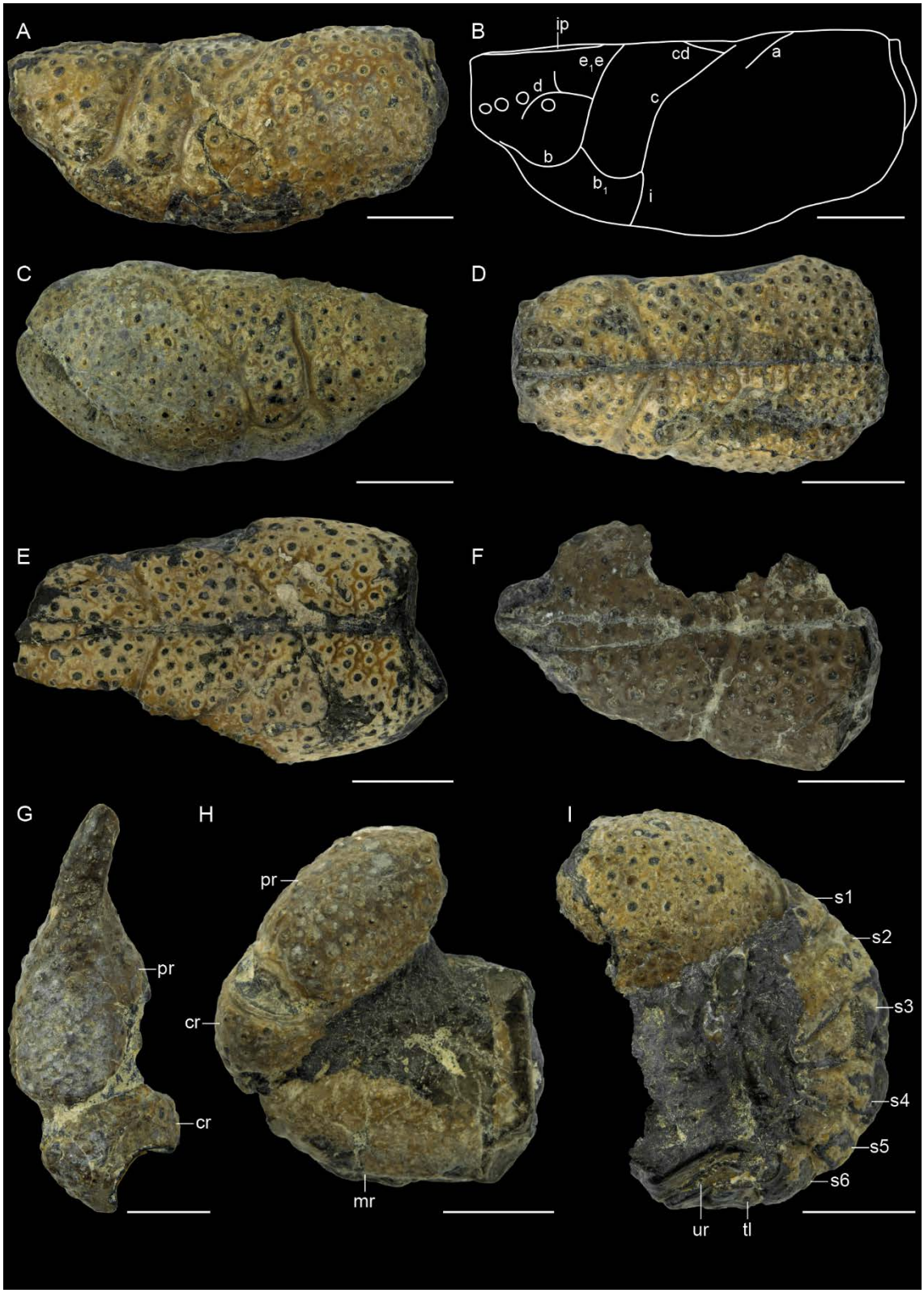


Fig. 61 : *Pustulina tuberculata* (Bell, 1863) de l'Albien de Cambridge (Royaume-Uni). **A-B**, lectotype SM B22368 : vue latérale (A), schéma (B) ; **C**, paralectotype SM B22367 ; **D**, paralectotype SM B22366 ; **E**, paralectotype SM B22364 ; **F**, paralectotype SM B22365 ; **G**, paralectotype SM B22370 ; **H**, paralectotype SM B22371 ; **I**, paralectotype SM B22369. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

Fig. 61: *Pustulina tuberculata* (Bell, 1863) from the Albien of Cambridge (United Kingdom). **A-B**, lectotype SM B22368: lateral view (A), line drawing (B); **C**, paralectotype SM B22367; **D**, paralectotype SM B22366; **E**, paralectotype SM B22364; **F**, paralectotype SM B22365; **G**, paralectotype SM B22370; **H**, paralectotype SM B22371; **I**, paralectotype SM B22369. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

Fig. 62

Eryma tuberculata Van Straelen, 1936 : 9, pl. 2, fig. 3. — Roger 1946 : 42. — Secrétan 1964 : 69.

Pustulina victori Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 : 532, 536, fig. 9E-F. — Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

Phlyctisoma sp. — Förster 1966 : 144.

Eryma tuberculatum — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype non trouvé dans les collections du MHNC.

LOCALITÉ TYPE. — Leysse, département de Savoie, Rhône-Alpes, sud-est de la France.

AGE TYPE. — Berriasien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; régions cardiaque, hépatique et branchiale enflées ; sillon cervical large et profond, sub-rectiligne, devenant plus étroit ventralement, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire large ; sillon postcervical très large et profond, sub-rectiligne, infléchi à mi-hauteur de la carapace, fortement incliné dorsalement, se rétrécissant sous son inflexion, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique large, concave, joint au sillon cervical ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique ; sillon cardiaque large, sub-rectiligne, fortement incliné vers l'avant, s'élevant du sillon postcervical.
Ornementation. — Carapace couverte de tubercules grossiers, arrondis et largement espacés.

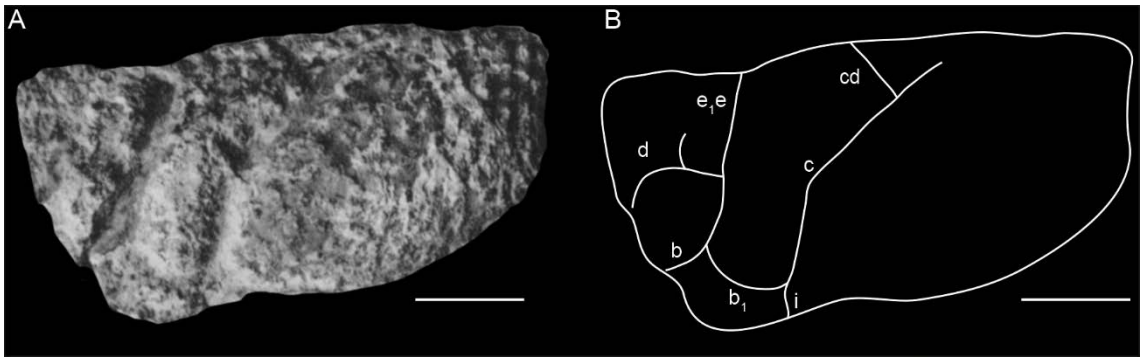


Fig. 62 : *Pustulina victori* (Van Straelen, 1936) du Berriasien de Leysse (France). **A-B**, holotype d'*Eryma tuberculata* : figure originale de Van Straelen (1936 : pl. 2, fig. 3). Échelles : 1 cm. Schéma : J. Devillez.
Fig. 62: *Pustulina victori* (Van Straelen, 1936) from the Berriasian of Leysse (France). **A-B**, holotype of *Eryma tuberculata*: original figure of Van Straelen (1936: pl. 2, fig. 3). Scale bars: 1 cm. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par un unique fossile aujourd'hui perdu, est assignée à *Pustulina* en raison de l'architecture des sillons de la carapace typique du genre : large et long sillon gastro-orbitaire avec deux branches divergentes à son extrémité, sillon postcervical infléchit et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, sillon hépatique concave, sillon

cardiaque présent. Le renflement des régions branchiale, cardiaque et hépatique est un autre argument en faveur de l'assignation à *Pustulina*. Le sillon branchio-cardiaque n'est pas visible sur la photo, peut-être en raison de sa faible résolution. Si ce sillon est présent il est trop peu marqué pour être distingué.

A l'origine assignée à *Eryma* par Van Straelen (1936), l'espèce a été réassignée à *Phlyctisoma* par Förster (1966) sur la base de l'architecture caractéristique des sillons de la carapace. L'étude de Devillez *et al.* (2016) a confirmé l'assignation à *Pustulina* et la validité de l'espèce. La combinaison résultante, *P. tuberculata*, a donné lieu à un cas d'homonymie secondaire avec l'espèce *P. tuberculata* déjà décrite par Bell (1863), qui fut résolu par l'attribution d'un nouveau nom spécifique : *P. victori*, en accord avec l'ICZN (1999 : articles 53.3, 57.3). Cependant, une erreur a été faite dans la publication du nouveau nom. En effet, Devillez *et al.* (2016) ont laissé Van Straelen en tant qu'auteur alors qu'il n'est pas l'auteur du nouveau nom. Cette erreur est ici corrigée, et la paternité de *P. victori* est restituée à Devillez *et al.*

Le caractère fragmentaire du spécimen et la qualité de la photo originale limitent les comparaisons avec les autres espèces du genre. Cependant, *P. victori* semble posséder un sillon cardiaque particulièrement allongé et profond, unique au sein du genre. De plus, le sillon gastro-orbitaire sub-horizontal distingue aussi *P. victori* de nombre d'espèces de *Pustulina* chez lesquelles il est oblique : *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans*, *P. occitana*, *P. spinulata*, *P. suevica* et *P. tuberculata*. Pour conclure, l'absence de sinuosité et/ou d'inflexion marquées du sillon cervical permet de discriminer *P. victori* de *P. calloviensis*, *P. colossea*, *P. elegans* et *P. occitana*.

Fragments rapportés à *Pustulina*

Fig. 63

Quelques fossiles attribués au genre *Pustulina* sans identification au niveau spécifique du fait de leur préservation trop fragmentaire ont été signalés en Europe occidentale (Förster 1965, 1966 ; Monaco & Garassino 2000).

Dans ses deux publications, Förster reporte des pinces des P1, l'une issue du Tithonien d'Unterhausen (Allemagne ; Förster 1965) et l'autre issue de l'Hauterivien de Speeton (Royaume-Uni ; Förster 1966). La première possède une forme du propode et des doigts ainsi qu'une ornementation grossière proche de celle de *P. minuta* et *P. suevica*. La seconde possède des caractéristiques similaires, typiques du genre. Le spécimen de Monaco & Garassino (2000) est plus problématique. Il s'agit en effet d'une exuvie déformée trouvée dans le Pliensbachien du Trentin (Italie). Si la plaque intercalaire semble présente, attestant l'assignation aux Erymoidea, les sillons de la carapace sont très peu visibles, ce qui ne permet pas rattacher le spécimen à un genre en particulier.

Förster (1966) a rapporté au genre deux spécimens de la fin du Jurassique inférieur du Royaume-Uni figurés par Woods (1930) sous la dénomination *Eryma* sp. Le premier est une carapace montrant des sillons postcervical et branchio-cardiaque disjoints, le postcervical étant joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique associé à une ornementation faite de tubercules grossiers dans la région céphalique et de tubercules réduits sur le reste de la carapace. Ces caractéristiques justifient l'assignation de ce spécimen à *Pustulina* sp. Le second spécimen

figuré par Woods (1930) est une pince au propode et doigts courts à la surface pratiquement lisse qui ne correspondent pas à *Pustulina*.

Les collections du BSPG de Munich et du MAN de Nancy renferment chacun un propode, respectivement du Kimméridgien d'Allemagne et de l'Albien de Belgique. Ces deux propodes sont sub-rectangulaires, assez courts avec une ornementation marquée. Ces caractéristiques justifient leur assignation à *Pustulina* sp.

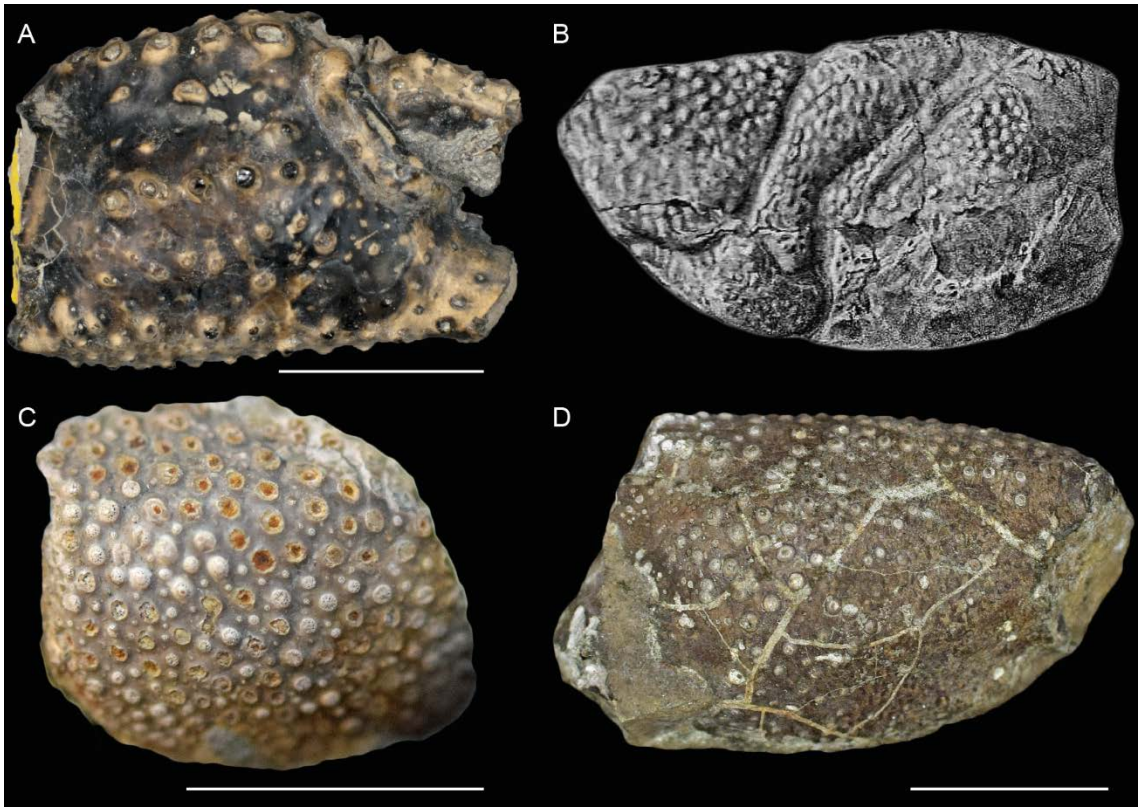


Fig. 63 : *Pustulina* sp. **A**, spécimen NHMUK In.27856 de l'Hauterivien de Speeton (Royaume-Uni) ; **B**, figure originale du spécimen de Woods (1930 : pl. 19, fig. 5) du Jurassique inférieur d'Ilminster (Royaume-Uni) ; **C**, spécimen BSPG 1952 XV 570 du Kimméridgien de Nagelsberg (Allemagne) ; **D**, spécimens MAN 135.A.7 de l'Albien du Gaty (Belgique). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 63: *Pustulina* sp. **A**, specimen NHMUK In.27856 from the Hauterivian of Speeton (United Kingdom); **B**, original figure of the specimen of Woods (1930: pl. 19, fig. 5) from the Early Jurassic of Ilminster (United Kingdom); **C**, specimen BSPG 1952 XV 570 from the Kimmeridgian of Nagelsberg (Germany); **D**, specimens MAN 135.A.7 from the Albian of Gaty (Belgium). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

Famille Erymidae Van Straelen, 1925

Erymidae Van Straelen, 1925 : 232. — Woods 1930 : 73. — Secrétan 1964 : 60. — Glaessner 1969 : 455. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 605. — Karasawa *et al.* 2013 : 102. — Feldmann *et al.* 2015 : 1.

GENRE TYPE. — *Eryma* Van Straelen, 1925.

SOUS-FAMILLES INCLUSES. — Eryminae Van Straelen, 1925 ; Tethysastacinae n. s.-fam.

Distribution. — Lopingien (Russie), Jurassique inférieur (Allemagne, France, Italie, Royaume-Uni), Jurassique moyen (Allemagne, États-Unis, France, Iran, Italie, Maroc, Roumanie, Royaume-Uni, Suisse, Ukraine), Jurassique supérieur (Allemagne, France, Japon, Madagascar, République Tchèque, Royaume-Uni, Russie, Suisse, Tanzanie), Crétacé inférieur (Allemagne, Antarctique, Argentine, Australie, Colombie, États-Unis, France, Japon, Royaume-Uni), Crétacé supérieur (Allemagne, États-Unis, France, Liban, Madagascar, Royaume-Uni).

DIAGNOSE ORIGINALE PAR VAN STRAELEN (1925). — La famille des Erymaidae est caractérisée par :

- un céphalothorax subcylindrique et rostré, présentant toujours un sillon cervical, des sillons post-cervicaux et des sillons branchio-cardiaques bien développés ;
- les antennules biflagellées ;
- les antennes avec long flagelle et un scaphocérite ;
- une diérèse à l'uropode externe.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Carapace with well-developed cervical, postcervical and branchio-cardiac grooves, mostly with median suture and small fusiform intercalated plate.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR KARASAWA *ET AL.* (2013, REPRISE SANS MODIFICATION PAR FELDMANN *ET AL.* 2015). — Subcylindrical carapace with very deep cervical groove, with intercalated plate in anterior axial portion of carapace; gastroorbital, hepatic, and inferior grooves present; branchiocardiac and postcervical grooves almost parallel; moderately spined rostrum; flat pleon with triangular somites, sharp demarcation between tergites and pleurites, exopod of uropods with diaeresis; pereiopod 1 with large chelae, upper margin of fixed finger often concave; carpus short, rectangular; pereiopods 2 and 3 chelate or pseudochelate; pereiopods 4 and 5 with terminal dactyli; carapace and first pereiopod surfaces finely or coarsely granular.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (CE TRAVAIL). — Présence d'une zone post-orbitaire, sillon gastro-orbitaire court ou absent.

DISCUSSION. — Cette famille est supportée par la topologie de l'arbre de consensus strict résultant de l'analyse phylogénétique (Fig. 22). On y voit un clade distinct contenant *Eryma* Meyer, *Palaeastacus* Bell, 1850, *Stenodactylina* Beurlen, 1928 et *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016 (Fig. 22 nœud 3). Cette famille caractérisée par la présence d'une zone post-orbitaire a désormais une définition plus restrictive.

Sous-famille Eryminae Van Straelen, 1925

Eryminae — Beurlen 1928 : 155. — Glaessner 1969 : 455.

GENRE TYPE. — *Eryma* Van Straelen, 1925.

GENRES INCLUS. — *Eryma* Van Straelen, 1925 ; *Palaeastacus* Bell, 1850 ; *Stenodactylina* Beurlen, 1928.

Distribution. — Lopingien (Russie), Jurassique inférieur (Allemagne, France, Italie, Royaume-Uni), Jurassique moyen (Allemagne, États-Unis, France, Iran, Italie, Maroc, Roumanie, Royaume-Uni, Suisse, Ukraine), Jurassique supérieur (Allemagne, France, Japon, Madagascar, République Tchèque, Royaume-Uni, Russie, Suisse, Tanzanie), Crétacé inférieur (Allemagne, Antarctique, Argentine, Australie, Colombie, États-Unis, France, Japon, Royaume-Uni), Crétacé supérieur (Allemagne, États-Unis, France, Liban, Madagascar, Royaume-Uni).

DIAGNOSE PAR BEURLEN (1928). — Die Unterfamillie ist durch einen rund walzenförmigen Cephalothorax charakterisiert, der mit einer meist typischen, doch verhältnismäßig schwachen Skulptur bedeckt ist. Deutlich ist stets die Gliederung durch die Nackenfurche und die beiden Rückenfurchen, in diesem Punkt herrscht Übereinstimmung mi den *Clytiopsinen*. Charakteristisch für den Cephalothorax ist das sog. Schaltstücken, ein schmales, langes, vorn und hinten spitzes isoliertes Stückchen, das unmittelbar hinter dem Rostrum in der Mittellinie liegt. Durch dieses Schaltstückchen unterscheidet sich die Unterfamilie von den *Clytiopsinen*.

Von den Pereiopoden tragen die vordere 3 Paare Scheren, von denen das vordere Scherenpaar besonders wichtig und charakteristisch ist. Es ist grösser als bei den *Clytiopsinen* im Verhaltnis zum Cephalothorax und insofern viel weniger primitiv. Die Schere selber ist in den einzelnen Fällen sehr verschiedenartig aus gebildet.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Carapace with median suture and intercalated plate; chelae of first pereiopods large.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (CE TRAVAIL). — Sillon gastro-orbitaire court ; sillon postcervical s'étendant sur au moins la moitié de la hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque subparallèle au sillon postcervical, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe.

DISCUSSION. — Cette sous-famille est supportée par la topologie de l'arbre de consensus strict résultant de l'analyse phylogénétique (Fig. 22). Elle regroupe *Eryma* Meyer, 1840, *Palaeastacus* Bell, 1850 et *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Fig. 22 nœud 4). Ces genres ont une architecture des sillons de la carapace très proche. Ils ont un sillon gastro-orbitaire court et un sillon branchio-cardiaque développé, connecté au sillon hépatique. Le seul élément permettant de distinguer ces trois genres, est la terminaison et la connexion ventrale du sillon postcervical.

Genre *Eryma* Meyer, 1840

Eryma Meyer, 1840 : 587. — Oppel 1862 : 20. — Zittel 1885 : 693. — Méchin 1901 : 74. — Van Straelen 1925 : 233. — Rathbun 1926b : 127. — Secrétan 1964 : 61. — Förster 1966 : 88. — Glaessner 1969 : 455. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 610. — Secrétan 1984 : 516. — Aguirre-Urreta 1989: 513. — Crônier & Courville 2004 : 1004. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Feldmann & Haggart 2008 : 1792. — Hyžný *et al.* 2015 : 375. — Feldmann *et al.* 2015 : 1. — Devillez *et al.* 2016 : 518. — Devillez & Charbonnier 2017 : 3.

Bolina Münster, 1839 *sensu* Étallon (1859 : 192 ; non Mertens, 1833).

Klytia Meyer, 1840 : 19. — Glaessner 1969 : 456.

Protoclytiopsis Birshtein, 1958 : 477. — Förster 1966 : 86. — Feldmann *et al.* 2015 : 10.

Galicia Garassino & Krobicki, 2002 : 55. — Feldmann *et al.* 2015 : 3.

Clytia — Beurlen 1928 : 165.

ESPÈCE-TYPE. — *Macrourites modestiformis* Schlotheim, 1822 par désignation subséquente de Glaessner (1929).

ESPÈCES INCLUSES. — *E. amalthei* (Quenstedt, 1850) ; *E. antiquum* (Birshtein, 1958) ; *E. birdi* Woods, 1930 ; *E. compressum* (Eudes-Deslongchamps, 1842) ; *E. georgeii* Carter, 1886 ; *E. glaessneri* (Van Straelen, 1936) ; *E. jungostrix* Feldmann & Titus, 2006 ; *E. lerasi* (Étallon, 1861) ; *E. major* Oppel, 1861 ; *E. mandelslohi* (Meyer, 1840) ; *E. modestiforme* (Schlotheim, 1822) ; *E. nippon* Karasawa, Ohara & Kato, 2008 ; *E. ornatum* (Quenstedt, 1857) ; *E. oscari* Charbonnier, Audo, Garassino & Hyžný, 2017 ; *E. osciensis* Garassino, Audo, Charbonnier & Schweigert, 2014 ; *E. quadriverrucatum* Trautschold, 1866 ; *E. sinemurianum* (Garassino, 1996) ; *E. sulcatum* Harbort, 1905 ; *E. veltheimii* (Münster, 1839) ; *E. ventrosum* (Meyer, 1835) ; *E. vocontii* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 ; *E. westphali* Schweigert, Dietl & Röper, 2000.

DISTRIBUTION (Fig. 64). — Changhsingien (Russie) ; Sinémurien (Allemagne, Italie) ; Pliensbachien (Allemagne, France) ; Toarcien (France, Royaume-Uni) ; Jurassique moyen (Roumanie) ; Aalénien (Allemagne, France, Iran, Suisse) ; Bajocien – Bathonien (Italie) ; Bajocien (Allemagne, France, Maroc, Roumanie) ; Bathonien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Callovien (Allemagne, France, Royaume-Uni, Ukraine) ; Oxfordien (Allemagne, États-Unis, France, Royaume-Uni, Suisse) ; Kimméridgien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Tithonien (Allemagne, Royaume-Uni, Russie) ; Hauterivien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Barrémien (Japon) ; Albien (France) ; Cénomanien (Liban).

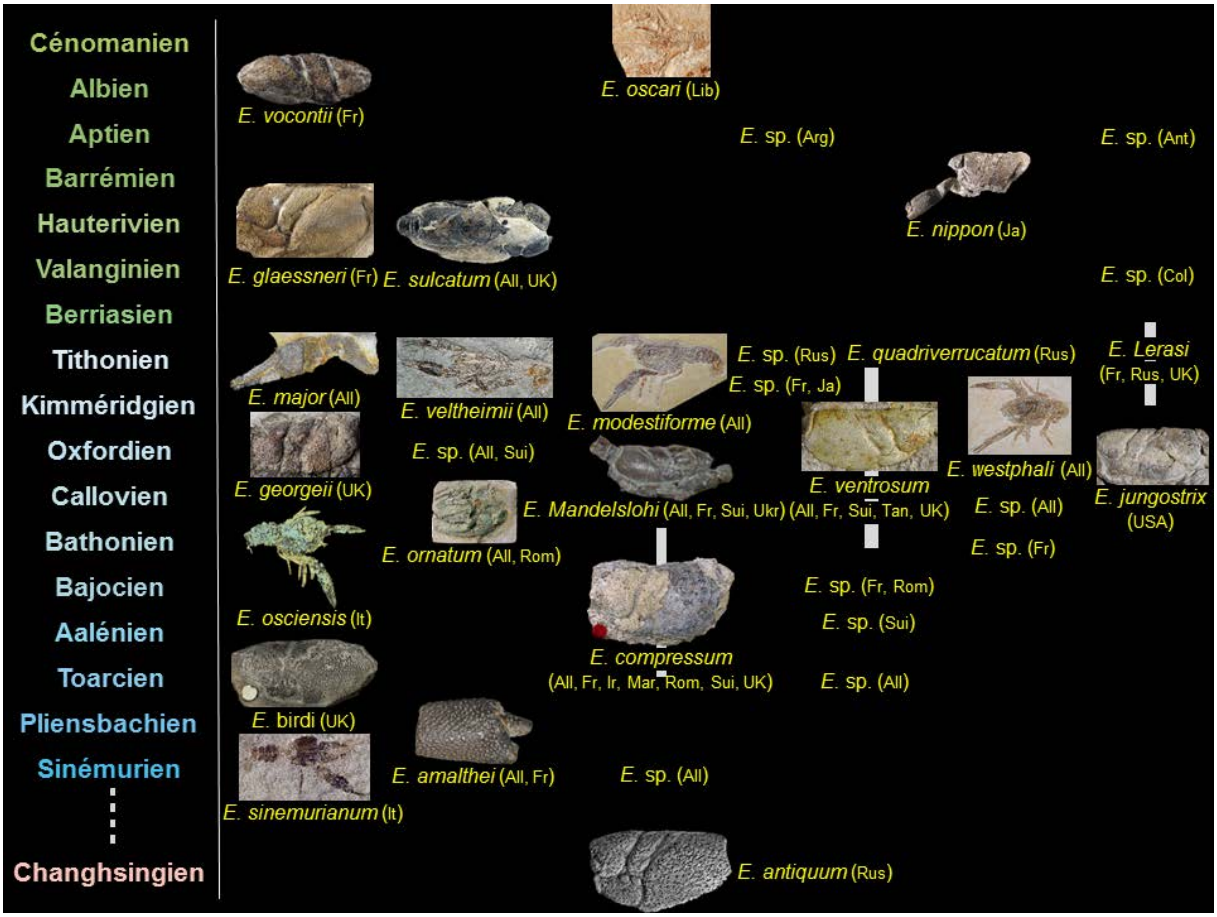


Fig. 64 : Distribution stratigraphique des occurrences d'*Eryma*. All : Allemagne ; Ant : Antarctique ; Arg : Argentine ; Col : Colombie ; Fr : France ; Ir : Iran ; It : Italie ; Ja : Japon ; Lib : Liban ; Mar : Maroc ; Rom : Roumanie ; Rus : Russie ; Sui : Suisse ; Tan : Tanzanie ; UK : Royaume-Uni ; Ukr : Ukraine ; USA : États-Unis.
Fig. 64: Stratigraphic distribution of occurrences of *Eryma*. All: Germany; Ant: Antarctica; Arg: Argentina; Col: Colombia; Fr: France; Ir: Iran; It: Italy; Ja: Japan; Lib: Lebanon; Mar: Morocco; Rom: Roumania; Rus: Russia; Sui: Switzerland; Tan: Tanzania; UK: United Kingdom; Ukr: Ukraine; USA: United States.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES. — *Eryma* regroupe plusieurs genres ayant tous fait l'objet de diagnoses par différents auteurs depuis le XIX^{e} siècle. Bien qu'établi par Meyer (1840a) pour désigner des fossiles des calcaires lithographiques de Solnhofen assignés à *Glyphea* Meyer, 1835 par Münster (1839), le genre *Eryma* n'a pas eu de diagnose claire avant Oppel (1862). Le genre *Bolina* est dans le même cas. Il fut établi par Münster (1839) mais décrit formellement par Étallon 20 ans plus tard. Les différentes diagnoses sont fournies ci-après en commençant par (1) *Eryma*, puis (2) *Bolina*, (3) *Klytia*, (4) *Protoclytiopsis* et (5) *Galicia*.

(1A) DIAGNOSE D'*ERYMA* PAR OPPEL (1862). — Zwei unter sich beinahe gleiche Paare innerer Antennen auf kurzen gegliederten Stielen sitzend, erreichen nicht die Länge des Cephalothorax. Die äussern Antennen gewöhnlich etwas länger als der ganze Körper. Ihre gegliederten Stiele werden dicker und länger als die der innern Antennen. Deckende Schuppe klein und spitz, etwas kürzer als bei *Astacus fluviatilis*. Häufig sind noch Reste der Augen erhalten, seltener die Kieferfüsse, welche in ausgestreckter Lage, ungefähr bis zur Spitze der Stirn reichten. Sie haben eine fingerförmige Gestalt und bestehen aus mehreren länglichen Gliedern. Das erste Fusspaar trägt grosse Scheeren, indem der rechte Fuss annähernd dieselben Dimensionen besitzt wie der linke, bei manchen Arten etwas kleiner war als letzterer. Die folgenden zwei weit kleineren Fusspaare endigen ebenfalls mit Scheeren, deren beweglicher Finger, wie bei dem ersten

Fusspaar auf der Innenseite angebracht ist. Das vierte Fusspaar zeichnet sich durch mehrere 5—7 bewegliche Stacheln aus welche auf der Aussenseite des Mittelfusses in kurzen Zwischenräumen in einer Reihe auf einander folgen. Statt der Scheeren bildet bei den zwei letzten Fusspaaren ein einfacher etwas gekrümmter
spitzer Nagel das Endglied.

Cephalothorax vorn zugespitzt und von ähnlicher Form wie bei *Astacus*, jedoch ausgezeichnet durch eine Rücknaht, welche sich in der Stirngegend in 2 Aeste spaltet und hier ein längliches isolirtes Schalenstück umgibt. Zu beiden Seiten des zugespitzten Stirnfortsatzes folgen die gerundeten Einschnitte, aus welchen die Augen hervortraten. 3 von dem Rücken herabkommende, schräg gegen vorn gerichtete Furchen characterisiren den Cephalothorax der Gattung *Eryma*; die vordere ziemlich tiefe Nackenfurche und 2 weiter rückwärts gelegene seichtere Einschnitte, welch letztere sich in ihrem Verlaufe treffen. Von diesem Vereinigungspunkte aus erstreckten sich dann noch Furchen nach 2 verschiedenen Richtungen d. h. zum Rande und gegen vorn.

Der Hinterleib besteht aus 7 Abtheilungen, deren letzte durch die mittlere Schwanzklappe gebildet wird, welche sich an das vorletzte Segment clirect anhängt, während die beiden äussern Klappenpaare auf jeder Seite erst durch ein besonderes kleines Schalenstück in Verbindung mit dem vorletzten Hinterleibssegment gebracht werden. Die äussere Klappe ist in die Quere getheilt, während die 3 übrigen Klappen je aus einem einzigen Stücke bestehen. Die Bänder der Schwanzklappen waren ursprünglich von einem breiten Saum feiner Franzen umgeben, welche aber selten erhalten sind.

Nur wenige Theile der Bedeckung sind glatt, indem die Schale an manchen Stellen granulirt, an andern punktirt sein kann, bisweilen auch grössere Vertiefungen trägt, oder mit derben Warzen und sogar mit spitzen Stacheln bedeckt ist. Bisweilen setzen sich in oder an den Eand kleiner Gruben noch kleinere Wärzchen. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass die meisten, vielleicht sämmtliche Arten von *Eryma* an ihren Extremitäten Borsten trugen, welche aus besonderen Gruben hervortraten, ähnlich wie bei verschiedenen noch lebenden Gattungen, bei welchen ganze Bündel kurzer Borsten nicht allein aus den Oeffnungen, welche sich in der Schale der Füsse befinden, sondern auch aus der Decke anderer Theile des Körpers austreten. Diese Oeffnungen lassen sich von den feineren Punkten der Schale wohl unterscheiden, sie finden sich bei zahlreichen Exemplaren der Gattung *Eryma*, während von der Substanz oder den Eindrücken der Borsten nichts mehr vorhanden ist.

(1B) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR ZITTEL (1885). — Schale granuliert. Cephalothorax mit spitzem Rostrum, tiefer Nackenfurche und einer medianen Rückemiaht, welche sich in der Stirngegend hi 2 Aeste spaltet; hinter der Nackenfurche vorlaufen noch 2 weitere fast parallele Furchen, die sich auf den Seiten vereinigen. Deckschuppe der hinteren langen Antennen klein und spitz. Erstes Beinpaar mit grosser Scheerc, die zwei folgenden klein und dünn, die zwei hintersten Füsse mit Krallen; das vierte am Propoditen mit Stacheln besetzt. Telson ungetheilt.

(1C) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR MÉCHIN (1901). — *Céphalothorax*. - De même forme que celui d'*Astacus fluviatilis*, le céphalothorax des formes du genre *Eryma* présente une suture dorsale qui, dans la région frontale, se partage en deux branches entourant une armature rostrale en forme de fuseau.

Plusieurs sillons, pour lesquels Boas emploie une dénomination alphabétique, se remarquent sur le céphalothorax.

En suivant la région dorsale, on distingue d'abord 3 sillons : le premier, celui de la nuque, sillon e_1 de Boas, est profond et rejoint toujours la suture médiane; plus en arrière, deux autres sillons c et a courent à peu près parallèlement entre eux et n'atteignent généralement pas la suture médiane. Le sillon e_1 semble continué par un autre sillon e qui, à partir d'une éminence appelée ω par Boas, se bifurque en deux branches : l'une b se dirige vers le rostre; l'autre b_1 vient rejoindre généralement le sillon a, plus rarement le sillon c. Du sillon b_1, au-dessous de ω, part un sillon qui se dirige vers la face ventrale; je lui conserve la désignation i que M. Coutière emploie comme étant une dénomination de Boas; enfin, dans la partie antérieure, au point de jonction des sillons e_1 et e s'amorce un petit sillon d, sinus d'Oppel, dont les dimensions sont variables. Je n'ai pas observé la dépression signalée par Boas entre les sillons a et c. Les formes dans lesquelles le sillon c est bien net par rapport au sillon a et rejoint b_1 avaient été rangées par Meyer dans le genre *Clytia* ; Oppel les place dans le genre *Eryma* ; elles paraissent se rapprocher beaucoup des *Enoploclytia* de M. Coy.

La partie antérieure du céphalothorax étant rarement bien conservée, il est impossible de mentionner les dépressions et les saillies du bord frontal.

Le bord postérieur, comme celui de tous les Décapodes, est marqué par un bourrelet saillant dont le double contour est formé par deux lignes parallèles.

Appendices céphalothoraciques. - Des renseignements précis sur les premiers somites font défaut: on ne peut que mentionner les échancrures orbitaires assez fréquemment conservées et quelquefois les épines supra-orbitales et antennaires.

Les antennules sont constituées par un pédoncule formé de trois articles : un proximal (sympodite), un médian (exopodite) et un distal (enclopodite) ; ces trois articles sont cylindriques et 1eur ensemble est peu développé ; chacun de ces courts pédoncules antennulaires porte deux fouets, un externe et un interne, tous deux cylindriques et difficiles à différencier. La longueur de ces fouets n'atteint pas celle du céphalothorax.

C'est l'ensemble de ces 4 fouets antennulaires qu'Oppel considérait comme les deux paires d'antennes internes.

Les pédoncules antennaires, de même forme que les précédents, sont plus gros et plus longs et portent chacun un fouet cylindrique dont la longueur dépasse celle du corps de l'animal. Les écailles antennaires, petites et pointues, sont un peu plus courtes que celles d'*Astacus fluviatilis*.

Les appendices buccaux sont rarement conservés ; on ne connaît ni les mandibules, ni les maxilles.

Les maxillipèdes (probablement la 3^e paire) se composent de cinq articles cylindriques dont l'ensemble atteint la hauteur du front.

Les pattes thoraciques (péréiopodes) peuvent être décrites en partie. La première paire, très forte, porte des pinces dont le doigt mobile (dactylopodite) est interne et s'oppose nettement à l'énorme saillie du propodite qui forme le doigt immobile.

Les deux paires de pattes suivantes, beaucoup plus faibles, sont encore terminées par des pinces, dont le doigt mobile est aussi interne. La quatrième paire de pattes porte sur son propodite 5 à 7 aiguillons mobiles, disposés du côté interne sur une seule rangée. Les deux dernières paires de pattes sont terminées par un dactylopodite formant une griffe pointue, simple et un peu courbe.

Appendices abdominaux. - Les renseignements sur les pattes abdominales (pléopodes) font défaut, excepté pour ce qui touche aux uropodes du sixième segment. L'abdomen se compose de 7 pléosomites dont les terga ont la même forme que ceux des Astacomorphes actuels.

Le telson (septième pléosomite) a la forme d'une palette ovalaire dont le bord distal porte une rangée de fines soies. Les pléopodes du sixième pléosomite ont un sympodite robuste et court.

Les rames externe et interne de ces uropodes sont en forme de palettes un peu plus arrondies que le telson et portent aussi des soies distales. La rame externe de chaque uropode est divisée vers son tiers distal par une articulation transversale qui semble manquer dans certains genres voisins du genre *Eryma*. Les quatre rames sont pourvues d'une forte crête médiane qui les renforce comme la nervure renforce le limbe d'une feuille.

Ornements. - Quelques parties seulement de la carapace sont lisses ; le test peut être creusé de fossettes ou couvert de verrues et même d'aiguillons ; quelquefois encore de petites verrues accompagnent de petites fossettes.

II est hors de doute que les espèces du genre *Eryma* portaient des soies sur différentes parties du corps, comme cela existe pour certaines formes de Décapodes actuels.

(1D) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR VAN STRAELEN (1925). — Le genre *Eryma* est caractérisé par :

- un céphalothorax subcylindrique pourvu d'un rostre médiocre; un sillon cervical profond ;
- des sillons branchio-cardiaques et postcervicaux à peu près parallèles ;
- les sillons hépatiques encerclant souvent un tubercule compris entre ces sillons, le sillon cervical et le sillon antennaire ;
- une aire fusiforme située sur la ligne médiane en avant du sillon cervical et limitée par deux sillons ;
- les antennules biflagellées insérées sur un pédoncule court; des antennes avec un flagelle e_l un scaphocérite aigu; la troisième paire de maxillipèdes très développée ;
- les trois premières paires de péréiopodes pourvues de pinces et les deux dernières à dactylopodite terminal ;
- les uropodes, larges et arrondis en forme de rames, l'exopodite pourvu d'une diérèse.

(1E) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR RATHBUN (1926b). — Rostrum medium; cervical suture deep; branchio-cardiac and postcervical sutures nearly parallel; hepatic sutures almost encircling a
tubercle formed between these sutures, the cervical and the antennal sutures; on median line in front of cervical suture a fusiform area limited by two furrows; the antennular flagella inserted on a short peduncle; scaphocerite sharp; third pair of maxillipeds well developed; first three pairs of pereiopods provided with a chela, last two pairs with a terminal dactyl; uropods wide and bladelike.

(1F) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR SECRÉTAN (1964). — Céphalothorax subcylindrique, à rostre peu développé. Sillon cervical profond ; sillons postcervical et branchio-cardiaque inclinés sensiblement de la même manière. Présence d'un tubercule entre le sillon hépatique, la base du sillon cervical et le sillon antennaire. Aire fusiforme sur la ligne médiane, en arrière du rostre. Antennules biflagellées, insérés sur un court pédoncule. Antennes à flagelles et scaphocérites. Troisième maxillipède massif. Pince aux trois premiers péréiopodes ; dactyle aigu aux deux derniers. Uropodes larges et lamelleux. Diérèse à l'exopodite.

(1G) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR FÖRSTER (1966). — Cephalothorax zylindrisch, mit gezähntem mässig langen Rostrum, kräftige Cervicalfurche, schwache Gastroorbitalfurche; wechselnd stark entwickelte, jedoch immer schwächere Rückenfurchen, einander mehr oder minder parallel verlaufend oder sich vereinigend; mediane Rückennaht, scharf abgegrenztes Schaltstückchen. Skulptur relativ schwach, Abdomen glatt, mit dreieckigen Epimeren. Gedrungener bis schlanker Scherenballen mit mässiger Skulptur, Index und Dactylus länger als der Ballen.

(1H) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Carapace granulate or punctate; cervical groove deep and moderately inclined, not strongly sinuous; postcervical and branchiocardiac grooves nearly parallel, joined near their lower ends; tubercle ω usually distinct, rostrum short, 1st chelae stout, fingers not much longer than palm; surface of shell granulate to punctate.

(1I) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR AGUIRRE-URRETA & RAMOS (1981). — Rostro moderadamente largo, denticulado; surco cervical profundo y gastroorbital débil. Los surcos postcervical y branquiocárdico se desarrollan en forma variable, pudiendo unirse o correr subparalelos. La escultura es débil, el abdomen es liso; los quelipedos robustos o débiles, con dedo fijo y dáctilo más largos que la parte palmar del própodo.

(1J) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR AGUIRRE-URRETA (1989). — Erymid with subcylindrical cephalothorax, rostrum moderately long, gastroorbital groove weak, cervical groove deep, postcervical and branchiocardiac grooves variably developed, joined or separate, protuberance w distinct, sculpture weak, chelipeds with fingers longer than palm.

(1K) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR CRÔNIER & COURVILLE (2004). — Subcylindrical cephalothorax with a weakly developed rostrum. Cervical groove deep. Postcervical and branchiocardiac grooves subparallel, joined or separate. Gastro-orbital groove weak. Prominence ω distinct. Fusiform area, an intercalated plate, on the median line, behind the rostrum. First antennae biramous, inserted on a short peduncule. Second antennae with flagellum and scaphocerite. Third maxilliped developed. First three pereiopods chelate; last two pereiopods achelate. Uropods wide and lamellar with diaeresis. Sculpture weak.

(1L) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR FELDMANN & TITUS (2006). — Cephalothorax cylindrical, with moderately long, dentate rostrum, strong cervical groove, weak gastroorbital groove; dorsal [branchiocardiac?] groove variably strongly developed; however, always weaker, more or less parallel preceeding one [postcervical groove] or joined to each other; median dorsal suture with strongly defined intercalated plate. Sculpture relatively weak, abdomen smooth, with triangular epimeres [pleura]. Compact to slender claws with strong sculpture, propodus and dactylus longer than the hand.

(1M) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR HYŽNÝ *ET AL.* (2015). — Median dorsal suture of the carapace with strongly defined intercalated plate; sculpture relatively weak; deep cervical groove, ventrally joined to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflection of the cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel and both joined to the dorsal margin; postcervical groove joined medially to branchiocardiac groove (with a very short ventral extension); branchiocardiac groove strongly inclined, joined ventrally to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove. Cephalic region without longitudinal carinae, with two divergent rows of tubercles, orbital row with strong distal spine and antennal row with strong distal antennal spine. P1 chelipeds without prominent spines and with fingers usually not exceeding 1.5 times the length of manus.

(1N) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Subcylindrical carapace; moderately toothed short rostrum; dorsal carapace with imercalated plate; deep cervical groove moderarely inclined, not strongly sinuous; postcervical and branchiocardiac grooves nearly parallel, joined near their lower ends by hepatic groove; tubercles omega and chi usually distinct; pereiopod 1 with stout isochelous chelae; pereiopods 2 and 3 chelate, pereiopods 4 and 5 achelate; surface of carapace and pleon strongly tuberculate.

(1O) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ *ET AL.* (2016). — Fusiform intercalated plate; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; postcervical groove joined medially to branchiocardiac groove (with a short ventral extension); branchiocardiac groove strongly inclined, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; marked ω bulge; cephalic region with two divergent rows of tubercles: orbital row with strong distal spine and antennal row with strong distal antennal spine; chelate P1-P3; P1 chelipeds without prominent spines and with homogeneous ornamentation; P1 propodus dorso-ventrally compressed with narrow inner and outer margins; P1 with narrow dactylar bulge; fingers longer than P1 propodus, equal in length, narrowing gradually to distal extremity; index wider than dactylus.

(1P) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ & CHARBONNIER (2017). — Fusiform intercalated plate; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical groove joined medially to branchiocardiac groove; branchiocardiac groove strongly inclined, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove and to ventral margin; inflated ω area; cephalic region with two divergent rows of tubercles: orbital row with strong distal spine and antennal row with strong distal antennal spine; chelate P1-P3; P1 chelipeds without prominent spines and with homogeneous ornamentation; P1 propodus dorso-ventrally compressed with narrow inner and outer margins; P1 with narrow dactylar bulge; fingers longer than P1 propodus, equal in length, narrowing gradually to distal extremity; index wider than dactylus.

(1Q) DIAGNOSE D'*ERYMA* ÉMENDÉE (CE TRAVAIL). — Plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical profond, fortement incliné dorsalement, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ;

sillon gastro-orbitaire court démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical joint médialement au sillon branchio-cardiaque ; sillon branchio-cardiaque habituellement fortement incliné, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; sillon inférieur convexe postérieurement, joint au sillon hépatique et à la marge ventrale ; zone ω généralement enflée ; région céphalique généralement avec une rangée orbitaire avec une forte épine orbitaire et une forte épine antennaire ; P1-P3 munis de pinces ; chélipèdes des P1 sans épines proéminentes et avec une ornementation homogène ; propode des P1 comprimé dorso-ventralement avec des marges interne et externe étroites ; P1 avec un bourrelet articulaire du dactyle étroit ; doigts des P1 habituellement plus longs que le propode, de longueurs égales, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale ; index plus large que le dactyle ; pinces de P1 (forme I ; Fig. 65B) avec un propode court et rectangulaire, des doigts rectilignes, légèrement plus long que le propode ; pinces de P1 (forme II ; Fig. 65C) avec un propode allongé, sub-rectangulaire ou trapézoïdal, portant des doigts nettements plus longs que le propode, généralement incurvés vers l'intérieur.

(2) DIAGNOSE ORIGINALE DE *BOLINA* PAR ÉTALLON (1859). — Antennes de forme et de grandeur ordinaire, composées de petites pièces conico-cylindriques, emboîtées, la partie la plus large en haut, et protégées par une lame triangulaire très courte. Carapace rostrée etacuminée en avant, plus renflée au tiers postérieur, assez étroite à l'extrémité, comprimée latéralement, faiblement rebordée, à bord en ligne courbe uniforme, partagée en quatre régions par trois sillons transverses, obliques, larges et assez profonds. Le premier coudé en avant près du bord ; les deux derniers rapprochés l'un de l'autre, confluents au milieu des flancs, bien séparés seulement vers le dos, mais ne touchant pas la careen dorsale ; une bifurcation près du bord, limitant avec l'antérieur une partie renflée plus ou moins longue. Ligne dorsale portant une très faible carène, comme dans les Glyphea, effacée vers 1 insertion de l'abdomen. Ornements simples, consistant en très petits tubercules, peu serrés ; quelques pointes seulement en avant. Abdomen n'atteignant pas un très grand développement, compose de sept segments présentant des expansions plus ou moins grandes, simplement renflées. Dernier segment plus grand que dans les Glyphées. Nageoire terminale large et forte ; les lames externs divisées par une charnière très oblique et voisine du bord.

Membres antérieurs bien développés, et donnant attache, vis-àvis de l'extrémité du rostre, à une pince didactyle plus ou moins longue et forte, à doigts recourbés, variable même suivant les sexes ; les quatre paires suivantes très grêles, assez courtes, à pinces didactyles aussi, excepté la dernière et peut-être l'avant-dernière.

Les autres caractères inconnus.

(3A) DIAGNOSE ORIGINALE DE *KLYTIA* PAR MEYER (1840b). — Auch bei Klytia wird der Cephalothorax durch zwei Hauptquerfurchen in drei hintereinander liegende Haupttheile zerfällt, die indess, etwa mit Ausnahme der randlichen Gegend des mittleren Haupttheils, keine scharf ausgedrückte Erhabenheiten oder Vertiefungen, welche denen in Glyphea ähnlich wären, darbieten ; auch führt der mittlere Haupttheil in der Rückenniitte nicht so weit zurück, zwischen dem mittleren und hinteren Hanpttheil liegt eine gabel - oder sichelförmige Rückenregion, und unter dem vordem Haupttheil biegt sich der Seitenrand nicht ein; übrigens ist der Rücken auch vollkommen geradlinig.

(3B) DIAGNOSE DE *CLYTIA* ÉMENDÉE PAR BEURLEN (1928). — Die Nackenfurche ist stets ziemlich tief, jedoch stets in ihrem Grunde gerundet. Sie ist viel stärker gegen vorn gerichtet als bei *Eryma* s. str. Sie ist jederseits nach vorn ausgebuchtet. Vor dieser Ausbuchtung liegt jederseits auf dem Kopfteil eine schwache und flache Eindällung. Das Rostrum ist spitz und nicht sehr breit. Die beiden Rückenfurchen sind wie die Nackenfurche im Gegensatz zu *Eryma* s. str. stark nach vorn gerichtet, und zwar stets bedeutend stärker als di Nackenfurche. Sie laufen somit mit der letzteren nie parallel. Auch unter sich sind sie nie parallel. Die vordere, stets etwas seichtere, verschmilzt schon ziemlich weit oben mit der hinteren, die dann allein bis zum kahnförmigen seitenstück hinabzieht. Sie ist stets schwach S-förmig geschwungen. Das Kahnförmige Seitenstück selber ist nie so breit wie bei der Gattung *Eryma* s. str. Von der Rückenfurche, als ihrem hinteren Ende, zieht es ziemlich gleich breit bleibend bis zu der Nackenfurche. Unmittelbar hinter derselben zieht ein ganz kleiner rundlicher Lappen, der stets dick aufgewulstet ist, nach oben. Zum Unterschied von *Eryma* s. str. reicht das kahnförmige Seitenstück noch weit über die Nackenfurche nach vorn. Es verschmälert sich ganz langsam und läuft spitz erst am Winkel von Seitenrand und Stirnrand vorn aus. Der Hinterrand ist nur einfach eingebuchtet. Der Cephalothorax als Ganzes ist gegenüber *Eryma* s. str. etwas länger und schlanker.

Die Skulptur ist stets durch Wärzchen gebildet. Vertiefungen fehlen villkommen. Zwischen den Wärzchen tritt dagegen häufig eine schwache, doch stets charakteristische Streifung auf.

Die Scheren sind ziemlich lang. Der Ballen ist gleichmässig gerundet, im Umriss von rechteckiger Form, stets bedeutend länger als breit. Die Ansatzstelle für den Dactylopoditen ist schief abgestutzt und nie von einem Wulst, dagegen häufig von einer flachen Furche umgeben. Die Scherenfinger sind ebenfalls ziemlich lang, meist etwas länger als der Ballen. Sie sind ungefähr halb so dick als der Ballen, ganz schwach, aber gleichsinnig nach innen gebogen und nicht, wie es bei den *Nephropsiden* die Regel ist, gegeneinander. Wie der Ballen sind auch sie schwach skulpturiert. Auf der Innenseite stehen gewöhnlich einige grrössere Warzen. Die Finger enden stets etwas abgerundet.

Die Abdominalsegmente sind anders ausgebildet als bei *Eryma* s. str., wo dieselben durch *Er. Mandelslohi* und die Solnhofer Formen bekannt sind. Das Abdomen liegt mir aus dieser gattung vor von *Cl. radiata*, sowie von der Solnhofer Formen. Die Segmente sind breit rechteckig. Der Hinterrand ist schwach einwärts gebogen und von einer breiten Furche umgeben. Die Epimeren sind von den Terga kaum abgegrenzt. Sie sind nicht wie bei *Eryma* s. str. dreieckig, sondern gerundet rechteckig, so dass der Aussenrand nicht wie sonst eine Zickzacklinie bildet, sondern ziemlich gerade verläuft. Die Skulptur auf dem Abdomen ist durch kleine Wärzchen gebildet.

(3C) DIAGNOSE DE *KLYTIA* ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Carapace with cervical groove deep, sinuous, inclined, but less sloping than postcervical and branchiocardiac grooves, which are fused near middle of flank; 1st chelae long, fingers longer than palm.

(4A) DIAGNOSE DE *PROTOCLYTIOPSIS* ÉMENDÉE PAR FÖRSTER (1966). — Der Cephalothorax des einzigen bekannten Stückes ist lateral stark zusammengedrückt und wirkt dadurch relativ hoch, dürfte jedoch unsprünglich zylindrisch gewesen sein. Die Ausbildung und der Verlauf der Furchen stimmt weitgehend mit den Verhältnissen bei *Eryma* überein: tiefe Cervicalfurche, mit schwächer, nur angedeuter Gastroorbital furche, Postcervicalfurche stärker als

Branchiocardiacalfurche, dorsal am ausgeprägsteten, in Höhe der Gastroorbitalfurche endend. Beide Furchen nähern sich einander und sind durch eine Depression miteinander verbunden. Scharf abgesetztes Schaltstückchen auf der Gastricalregion; mediane Rückennaht mit einem kammartigen Wulst auf der Branchialregion. Gut abgesetzter Hepaticalhöcker. Grobe Skulptur aus flachen Warzen und weiten Grübchen. Abdomen und Extremitäten unbekannt.

(4B) DIAGNOSE DE *PROTOCLYTIOPSIS* ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Cervical groove, postcervical groove, and branchiocardiac grooves all deep, crossing midline, nearly parallel to one another; postcervical and branchiocardiac grooves closely spaced, postcervical groove does not reach cervical or hepatic groove; inferior groove deep, inscribing a very large area; chi and omega swelling well defined; hepatic and atennar grooves moderately deep; carapace surface appearing to be coarsely granular overall; no evidence of axial anterior intercalated plate.

(5A) DIAGNOSE ORIGINALE DE *GALICIA* PAR GARASSINO & KROBICKI (2002). — Subcylindrical carapace; short rostrum without supra- and subrostral teeth; well developed cervical groove from which gastro-orbital groove arises; postcervical groove joins branchiocardiac groove lower on flank; hepatic groove well developed; well developed inferior groove arises from postcervical groove.

(5B) DIAGNOSE DE *GALICIA* ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Carapace subcylindrical, rostrum short, without supra- and subrostral spines; cervical groove well defined, gastroorbital groove present at about midheight of cervical groove; postcervical groove and branchiocardiac grooves very closely positioned, merging close to hepatic groove; inferior and antennar grooves well developed; carapace surface regularly and coarsely granular.

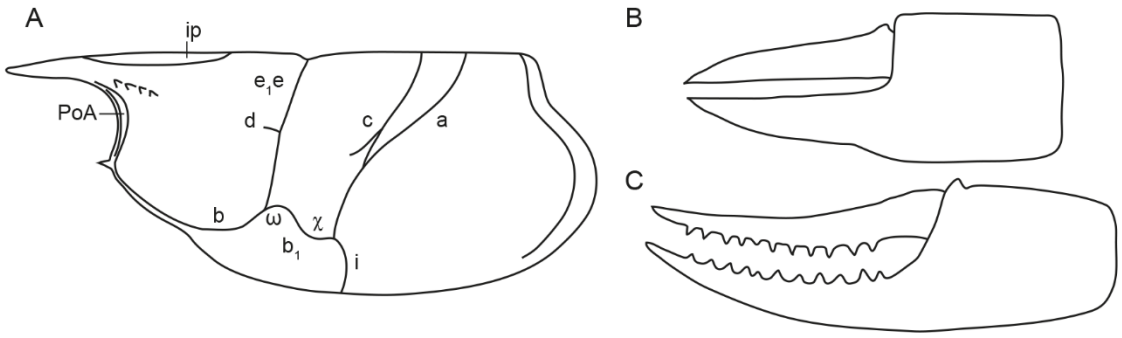


Fig. 65 : Schémas des sillons de la carapace (A) et d'une pince de P1 de la forme I (B) et de la forme II (C) typiques d'*Eryma*. Schémas : J. Devillez.
Fig. 65: Line drawings of typical carapace grooves (A) and P1 chelae of form I (B) and form II (C) of *Eryma*. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — La présence d'une plaque intercalaire entièrement délimitée justifie l'assignation d'*Eryma* au sein des Erymoidea. En tant que genre-type des Erymidae et des Eryminae, *Eryma* en possède toutes les caractéristiques : présence d'une zone post-orbitaire, la présence d'un sillon gastro-orbitaire court, d'un sillon postcervical allongé et sub-parallèle au sillon branchio-cardiaque, jonction du branchio-cardiaque à l'extrémité postérieure du sillon hépatique sinueux.

Dans la litérature, plusieurs genres présentant une architecture des sillons de la carapace comparable à celle d'*Eryma* ont été décrit. A l'origine, Meyer (1840a, b) avait établi deux genres : (1) *Eryma* pour les petits crustacés des calcaires lithographiques de Solnhofen qui étaient assignés à *Glyphea* Meyer, 1835 suite aux travaux de Münster (1839), et (2) *Klytia* avec *Klytia ventrosa* (Meyer, 1835) et *Klytia mandelslohi* Meyer, 1840 provenant respectivement de l'Oxfordien de Haute-Saône (France) et du Bade-Wurtemberg (Allemagne). Selon Étallon (1859), les différents états de préservation entre les fossiles fortement compressés de Solnhofen et ceux préservés en trois dimensions de Haute-Saône et du Bade-Wurtemberg est certainement à l'origine de la séparation des faunes effectuée par Meyer (1840b) en deux genres selon leur préservation. Cependant, *Klytia* a clairement été établi sur la base de la jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque (Meyer 1840b : 20). Cet élément soutient la synonymie entre *Eryma* et *Klytia*. Cette synonymie a été maintenue par de nombreux auteurs successifs (e.g. Oppel 1862 ; Van Straelen 1925 ; Förster 1966) tandis que quelques autres auteurs maintinrent la distinction entre les deux genres (e.g. Beurlen 1928 ; Glaessner 1929). Finalement, Glaessner (1969 : 626) ré-établit la synonymie d'*Eryma* et *Klytia*, qui n'a pas été remise en question depuis lors.

Münster (1839) a établi *Bolina*, un genre intégrant deux nouvelles formes provenant des calcaires lithographiques de Solnhofen : *B. pustulosa* et *B. angusta*. Plus tard, Étallon (1859) proposa une description émendée de ce genre. Il décrit l'architecture des sillons de la carapace de la façon suivante : « trois sillons transverses, obliques, larges et assez profonds. Le premier coudé en avant près du bord ; les deux derniers rapprochés l'un de l'autre, confluents au milieu des flancs, bien séparés seulement vers le dos ». Les « sillons transverses » correspondant aux sillons cervical, postcervical et branchio-cardiaque, on constate que la mention de la jonction entre les deux derniers sillons montre que l'architecture des sillons de *Bolina sensu* Étallon (1859) correspond clairement à celle, diagnostique, d'*Eryma*. En revanche, cette description ne correspond pas à *B. pustulosa* et *B. angusta* qui ne sont pas des érymides. Ces dernières formes sont respectivement les espèces-type des genres *Stenochirus* Oppel, 1861 et *Pseudastacus* Oppel, 1861, Oppel (1861) ayant constaté que le nom *Bolina* avait déjà été attribué à des Cnidaria par Mertens (1833).

Beurlen (1928) a établi le genre *Erymastacus* pour les érymides uniquement connus par des pinces des P1 aux doigts particulièrement allongés, précédemment assignés au genre *Eryma*. Plus tard Glaessner (1929) a désigné, de manière subséquente, *Glyphea ornati* Quenstedt, 1857 en tant qu'espèce-type d'*Erymastacus*. Dans la litérature, ce genre fut considéré comme un synonyme plus récent d'*Eryma* (Förster 1966 ; Glaessner 1969 ; Schweitzer *et al.* 2010 ; Feldmann *et al.* 2015 ; Devillez *et al.* 2016, 2017 ; Devillez & Charbonnier 2017) ou comme un genre distinct (Secrétan 1964 ; Schweigert *et al.* 2000 ; Schweigert & Garassino 2003 ; Hyžný *et al.* 2015). L'examen attentif du lectotype de *G. ornati* a conduit Devillez & Charbonnier (2017) à le considérer comme le fragment d'un P1 d'*Eryma* de forme II du fait du propode trapézoïdal, de l'incurvation des doigts vers l'intérieur et de l'index plus large que le dactyle. Pour les mêmes raisons, la synonymie entre *Eryma* et *Erymastacus* est ici maintenue.

Birshtein (1956) a érigé *Protoclytiopsis* à partir d'une carapace isolée du Permien de Sibérie. Dans sa révision des Erymidae, Förster (1966) a souligné la proximité entre l'architecture des sillons de ce genre et d'*Eryma*. Si Förster (1966), suivi par Glaessner (1969), a intégré *Protoclytiopsis* au sein des Eryminae Beurlen, 1928, contrairement à Karasawa *et al.* (2013), Feldmann *et al.* (2012) et Feldmann *et al.* (2015) ont placé *Protoclytiopsis* au sein des

Clytiopsidae Beurlen, 1927. L'examen de la photographie de *Protoclytiopsis antiqua* Birshtein, 1958 par Devillez & Charbonnier (2017) a clairement mis en évidence une architecture des sillons typique d'*Eryma* : sillon cervical profond, sillon gastro-orbitaire présent, sillons postcervical et branchio-cardiaque pratiquement parallèles, joints a mi-hauteur de la carapace. Pour ces raisons, *Protoclytiopsis* est ici considéré comme un synonyme plus récent d'*Eryma*.

Garassino & Krobicki (2002) ont décrit le genre *Galicia* pour des fossiles de d'Oxfordien de Pologne. La plupart des auteurs ont placé le genre dans les Erymidae (Garassino & Krobicki 2002, Schweitzer *et al.* 2010, Karasawa *et al.* 2013 ; Feldmann *et al.* 2015) tandis que d'autres l'ont intégré dans les Clytopsidae (Feldmann *et al.* 2012). La révision de Devillez & Charbonnier (2017) a mis en évidence une architecture des sillons de la carapace de *Galicia* identique à celui d'*Eryma*. En effet, la présence d'un sillon cervical profond, d'un court sillon gastro-orbitaire et d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace supportent la mise en synonymie de *Galicia* avec *Eryma*.

Cette accumulation de genres redondants, propice à l'installation de confusions, est sans doute en partie responsable des problèmes d'assignation générique de nombre d'espèces. *Eryma* est ainsi devenu un genre quelque peu « fourre-tout ».

Le travail de révision présenté ici a en effet permis de montrer que certains fossiles ont été assignés à tort à *Eryma*. Parmi ceux-ci, certains se sont révélés être tout de même des érymides. *Eryma anisodactylum* Krause, 1891, *Eryma australe* (Secrétan, 1964) et *Eryma strambergensis* (Bachmayer, 1959) sont connues par des pinces de P1 parfois assignées à *Erymastacus* mais dont les caractéristiques permettent de les rattacher à *Stenodactylina*. *Eryma burgundiacum* Crônier & Courville, 2004, *Eryma delphinensis* Moret, 1946, *Eryma deslongchampsi* Van Straelen, 1925, *Eryma granuliferum* Secrétan, 1964, *Eryma guisei* Wright, 1881, *Eryma madagascariensis* Secrétan, 1964 et *Eryma walkerae* Feldmann & Haggart, 2008 sont également assignés à *Stenodactylina*,en raison de l'architecture des sillons de leur carapace qui ne comporte pas de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque et dont le sillon postcervical est interrompu dans la région hépatique (voir les discussions à propos de *S. insignis*, *S. australe*, *S. strambergensis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granuliferum*, *S. guisei* et *S. walkerae* pour plus de détails). Toujours d'après l'architecture des sillons, *Eryma foersteri* Feldmann, 1979, *Eryma loryi* Van Straelen, 1923, *Eryma meyeri* Garassino, 1996 et *Eryma punctatum* Oppel, 1861 ont été transférés dans le genre *Palaeastacus* car les sillons postcervical et branchio-cardiaque ne sont pas joints et que le postcervical descend jusqu'au sillon hépatique (voir les discussions à propos de *P. foersteri*, *P. loryi*, *P. meyeri* et *P. punctatum* pour plus de détails). L'architecture particulière des sillons d'*Eryma tithonium* Van Straelen, 1936 a servi de support à la description du genre *Tethysastacus* (voir la discussion à propos de *T. tithonius* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016) tandis que les caractéristiques, respectivement des P1 et des sillons, d'*Eryma cretaceum* Roger, 1946 et *Eryma tuberculatum* Van Straelen, 1936 supportent leur assignation au genre *Pustulina* (voir la discussion à propos de *P. cretacea* et *P. victori* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016, 2017). De nombreuses autres espèces décrites au sein du genre peuvent être considérées comme synonymes d'autres espèces du genre *Eryma*. D'autres fossiles attribués à *Eryma* n'appartiennent vraisemblablement pas à un Erymoidea. Ainsi, *Eryma americanum* Rathbun, 1923 (Crétacé, États-Unis), *Eryma flectum* Rathbun, 1926 (Crétacé, États-Unis) et *Eryma stantoni* Rathbun 1935 (Crétacé, États-Unis), sont fondés sur des fragments de P1 n'ayant pas les caractéristiques des pinces d'Erymoidea (Förster 1966 ; Devillez *et al.* 2016, 2017). En,

effet, l'absence de bourrelet articulaire du dactyle, le dactyle en forme d'entonnoire d'*E. americanum*, le propode trapézoïdal allongé muni d'un index court et large dirigé vers l'extérieur d'*E. flectum* et les doigts munis de carènes et d'incurvations opposées d'*E. stantoni* permettent d'exclure ces forme des Erymoidea. *Eryma hoerstegenensis* Bachmayer & Malzahn, 1983 (Permien, Allemagne), *Eryma* ? *leucodernum* (Pusch, 1838) (Crétacé, Pologne), *Eryma pulchellum* Carter, 1886 (Jurassique, Royaume-Uni), *Eryma squalidum* Étallon, 1861 (Jurassique, France) et *Eryma stricklandi* (Phillips, 1871) (Jurassique, Royaume-Uni) sont d'autres formes uniquement connues par des pinces des P1. Le propode caréné, de section trianguaire, portant un dactyle très large d'*E. hoerstegenensis* montre qu'il ne s'agit pas d'un Erymoidea (Karasawa *et al.* 2013 ; Devillez & Charbonnier 2017). Le propode allongé aux contours arrondis et portant des doigts larges indique, en accord avec Förster (1966), qu'*E.* ? *leucodernum* est probablement un *Hoploparia* M'Coy, 1849. Le propode court, portant des doigts courts et légèrement incurvés vers l'extérieur indique qu'*E. pulchellum* n'est pas un Erymoidea. Aussi Förster (1966) suggéra d'assigner cette espèce au genre *Magila* Münster, 1839. La pince des P1 d'*E. stricklandi* a un propode allongé, des doigts allongés eux aussi, fins et d'incurvation opposée, ce qui rend leurs extrémités distales convergentes, et un dactyle plus long que l'index. Une telle morphologie de pinces de P1 ne correspond pas à celle des Erymoidea. *Eryma bordenensis* (Copeland, 1960) (Jurassique, Canada) est connu par une carapace dont l'architecture des sillons (sillon gastro-orbitaire avec deux longues branches divergentes, sillons postcervical et branchio-cardiaque très proches, sillon postcervical infléchi vers sa terminaison ventrale, convergente vers le sillon branchio-cardiaque, sillon hépatique biconcave) correspond à celle de *Pseudoglyphea* Oppel, 1861, comme l'a suggéré Förster (1966). *Glyphea macromuscula* Feldmann & Schweitzer, 2013 (Jurassique, Royaume-Uni) a été transférée dans le genre *Eryma* par Charbonnier *et al.* (2013) du fait de la présence de pinces véritables à l'extrémité des P1. De plus, la présence de carènes céphaliques, le sillon antennaire sinueux et le sillon hépatique biconcave ne sont pas présents chez les Erymoidea. *Eryma romani* Oppel, 1861 (Jurassique, Allemagne), connu par un spécimen pour lequel la carapace est préservée en connexion avec le pléon et un P1. Le propode du P1 est très massif, aussi large que la carapace, mais très court. Les sillons sont presque absents sur la carapace et les pleurites du pléon sont larges et arrondis. Ces caractéristiques correspondent plutôt aux représentants du genre *Magila*, une assignation que Förster (1966) avait déjà suggérée. Enfin, Feldmann & Copeland (1988) ont décrit *Eryma ollerenshawi* sur la base d'un fossile dont la carapace n'est pas préservée (Jurassique, Canada). La morphologie des pinces des P1 (doigts très larges, aux contours arrondis, aussi long que le propode sub-rectangulaire et allongé) ne correspond pas à ce que l'on observe chez les Erymoidea, mais plutôt chez *Uncina* Quenstedt, 1851.

En dépit de tous les retraits de la liste d'espèces, *Eryma* reste le genre le plus diversifié des Erymoidea. Avec *Eryma antiquum* (Birshtein, 1956) du Permien comme plus ancien représentant, *Eryma* aurait franchi la limite Permien-Trias, marquée par la plus importante crise de biodiversité connue. Aucun *Eryma* n'est pour l'heure mentionné au Trias, le plus ancien du Mésozoïque vient du Sinémurien qui marque une reprise de l'enregistrement d'Erymidae dans le registre fossile. Au cours du Jurassique, *Eryma* est un genre relativement courant et abondant qui devient plus rare au Crétacé inférieur et dont la dernière occurrence est au Cénomanien au Liban.

Fig. 66

Glyphea amalthei Quenstedt, 1850 : 196. — Oppel 1854 : 63, pl. 1, fig. 3. — Étallon 1861 : 170, pl. 8, fig. 3.

Eryma laedonensis Étallon, 1861 : 169. — Oppel 1861 : 356 ; 1862 : 25. — Morière 1888 : 143. — Van Straelen 1925 : 235. — Glaessner 1929 : 162. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma propinqua Oppel, 1862 : 24, pl. 4, fig. 6. — Carter 1886 : 549. — Méchin 1901 : 79, fig. 1. — Van Straelen 1925 : 234, fig. 110. — Secrétan 1964 : 69. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma amalthea — Oppel 1862 : 24. — Förster 1966 : 91, fig. 13, pl. 13, figs 4-6. — Feldmann 1979 : 4. — Crônier & Courville 2004 : 1006, 1007. — Etter 2004 : 384.

Eryma amalthei — Van Straelen 1925 : 236. — Secrétan 1964 : 69. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Clytia propinqua — Beurlen 1928 : 165, 166, 167. — Glaessner 1929 : 117.

Clytia amalthea — Beurlen 1928 : 167, 168, pl. 7, figs 15-17.

Clytia amalthei — Glaessner 1929 : 114.

Eryma cf. *amalthea* (pars.) — Förster 1966 : 94, pl. 13, fig. 3.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype et paralectotype GPIT non numérotés (lot de deux spécimens), désigné par Förster (1996).

LOCALITÉ TYPE. — Holzmaden, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Pliensbachien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Sinémurien (Allemagne), Pliensbachien (Allemagne, France).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 4 spécimens : MAN non numéroté ; MNHN.F.A29732 ; FSL 170753 ; UR spécimen non numéroté.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; région branchiale courte dorsalement ; sillon cervical large et profond, incurvé dans sa partie dorsale, avec une nette inflexion à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire court et profond, oblique, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical étroit et peu profond,

Fig. 66: *Eryma amalthei* (Quenstedt, 1850). **A-D**, lectotype GPIT without number from the Pliensbachian of Holzmaden (Germany): dorsal view (A), ventral view (B), internal margin view (C), external margin view (D); **E-F**, paralectotype GPIT without number from the Pliensbachian of Holzmaden (Germany): dorsal view (E), ventral view (F); **G**, original figure of Oppel (1862: pl. 4, fig. 6) of the holotype of *Eryma propinqua*; **H-I**, specimen MAN without number from the Pliensbachian of Nancy (France): general view (H), line drawing (I); **J-L**, specimen FSL 170753 from the Pliensbachian of Auxon (France): lateral view (J), line drawing (K), dorsal view (L); **M-N**, original figure of Förster (1966: pl. 13, fig. 4b): lateral view (M), line drawing (N) . Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez (A-F), P. Loubry (H, J, L). Line drawings: J. Devillez.

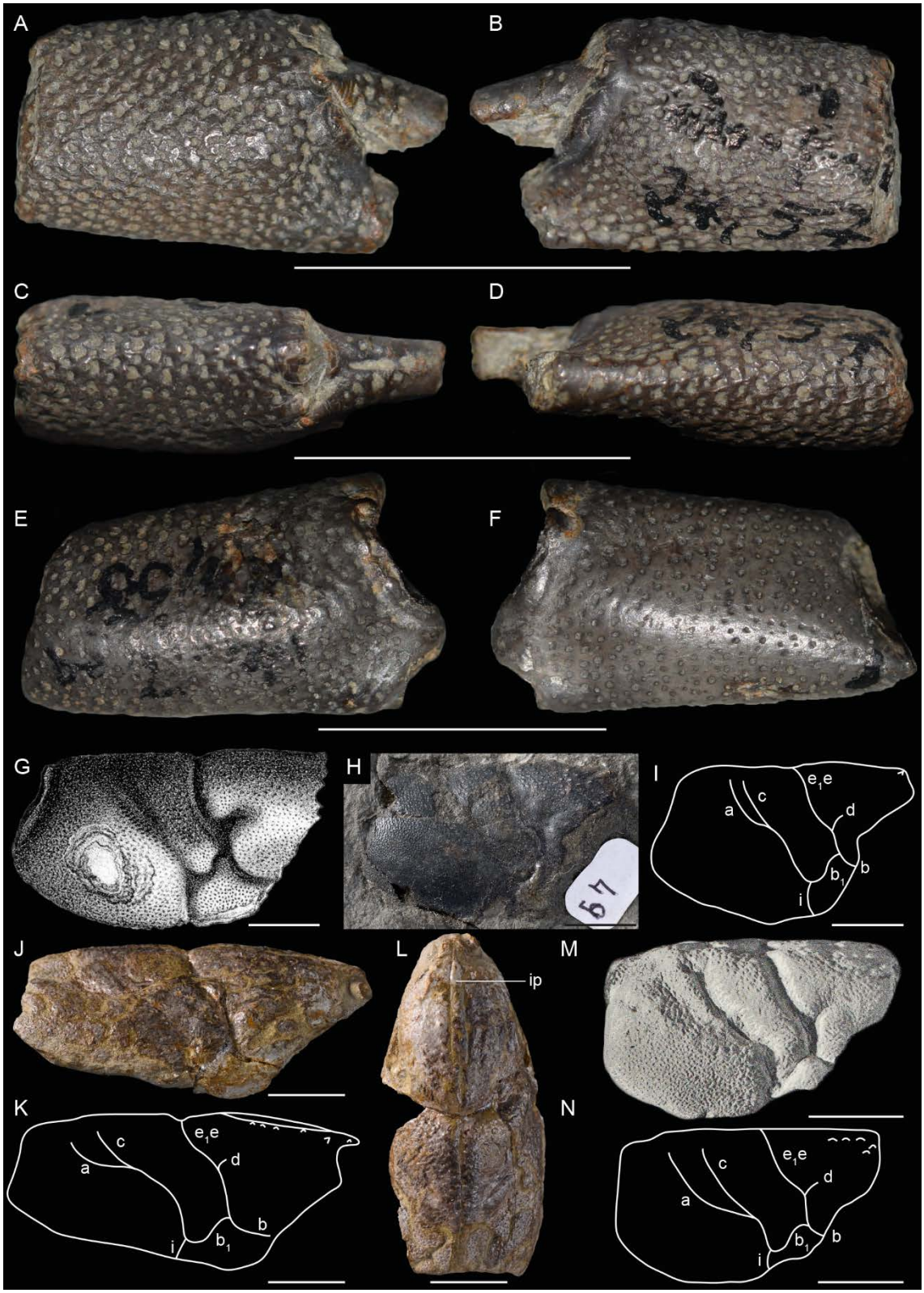


Fig. 66 : *Eryma amalthei* (Quenstedt, 1850). **A-D**, lectotype GPIT non numéroté du Pliensbachien d'Holzmaden (Allemagne) : vue dorsale (A), vue ventrale (B), vue interne (C), vue externe (D) ; **E-F**, paralectotype GPIT non numéroté du Pliensbachien d'Holzmaden (Allemagne) : vue dorsale (E), vue ventrale (F) ; **G**, figure originale d'Oppel (1862 : pl. 4 ; fig. 6) de l'holotype d'*Eryma propinqua* ; **H-I**, spécimen MAN non numéroté du Pliensbachien de Nancy (France) : vue générale (H), schéma (I) ; **J-L**, spécimen FSL 170753 du Pliensbachien d'Auxon (France) : vue latérale (J), schéma (K), vue dorsale (L) ; **M-N**, figure originale de Förster (1966 : pl. 13, fig. 4b) : vue latérale (M), schéma (N) . Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez (A-F), P. Loubry (H, J, L). Schémas : J. Devillez.

légèrement incurvé, non joint à la marge dorsale et joint au sillon branchio-cardiaque sous le niveau du sillon gastro-orbitaire ; sillon branchio-cardiaque peu profond, devenant plus profond vers sa jonction avec le sillon hépatique, subparallèle au sillon postcervical, fortement infléchi à mi-hauteur de la carapace, non joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et peu profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ plates ; sillon inférieur large et profond.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, faiblement bombé et délimité postérieurement par un sillon étroit ; les doigts sont fins.

Ornementation. — Carapace densément couverte de très fines dépressions ; plaque intercalaire avec une rangée de petits tubercules ; région gastrique avec une rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; présence d'une rangée orbitaire oblique terminée par une épine orbitaire ; propode et doigts des P1 densément couverts de dépressions plus larges que celles de la carapace.

DISCUSSION. — L'espèce à d'abord été établie sur des fragments de P1 et assignée au genre *Glyphea* par Quenstedt (1850). Le fait que les P1 soient munis de pinces, que le propode est sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement, qu'il y a un bourrelet articulaire du dactyle étroit et que les doigts sont fins justifie l'assignation au genre *Eryma*, en accord avec Oppel (1862), Van Straelen (1925) et Förster (1966).

Eryma laedonensis Étallon, 1861 du Lias moyen de Lons-le-Saunier (France) a été décrit sur la base d'un spécimen dont la carapace est préservée en connexion avec un P1 et aujourd'hui perdu (Förster 1966). Si Étallon avait constaté la proximité de la pince d'*E. laedonensis* avec celle d'*Eryma amalthei* (propode sub-rectangulaire, couvert de dépressions), c'est Förster qui plaça l'espèce d'Étallon en synonymie d'*E. amalthei*. *Eryma propinqua* Oppel, 1862, décrite sur la base d'une carapace du Lias moyen de Metz (France), possède une carapace et une ornementation identique à celle d'*E. laedonensis*. En effet, l'examen attentif de la figure originale du spécimen, fournie par Étallon (1861 ; Fig. 66G), permet de relever plusieurs éléments communs aux deux formes : les trajectoires convergentes des sillons postcervical et branchio-cardiaque, leur forte incurvation, l'absence d'extension ventrale du sillon postcervical, la ponctuation fine couvrant l'ensemble de la carapace. Ces élements jusitifient le regroupement d'*E. amalthei*, *E. laedonensis* et *E. propinqua*, se traduisant par la mise en synonymie des deux derniers avec le premier.

La sinuosité marquée du sillon cervical et l'ornemenation du propode des P1 d'*E. amalthei* faite uniquement de dépressions marquées sont uniques au sein du genre. De plus la présence d'une rangée de tubercules le long de la plaque intercalaire alors que le reste de la carapace est ornée de dépressions distingue *E. amalthei* des autres espèces d'*Eryma*. La nette convergence des sillons postcervical et branchio-cardiaque d'*E. amalthei* ne se retrouve pas chez *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. westphali*. A la différence d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ventrosum*, *E. vocontii*, *E. westphali*, le sillon postcervical d'*E. amalthei* n'a pas d'extension ventrale. Enfin, les très fortes incurvations des sillons postcervical et branchio-cardiaque permettent aussi de distinguer *E. amalthei* d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*,

E. lerasi, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii*, *E. westphali*.

Eryma antiquum (Birshtein, 1958)

Fig. 67

Protoclytiopsis antiqua Birshtein, 1958 : 478, fig. 1. — Förster 1966 : 87, fig. 11 ; 1967 : 143, fig. 3, pl. 9, fig. 1. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

Eryma antiquum — Devillez & Charbonnier 2017 : 6, tab. 1, fig. 2e-f. — Devillez *et al.* 2018 : 146.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype PIN 1453.

LOCALITÉ TYPE. — Ust-Jenisseisk, Kraï de Krasnoïarsk, Russie.

AGE TYPE. — Changhsingien, Lopingien, Permien.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

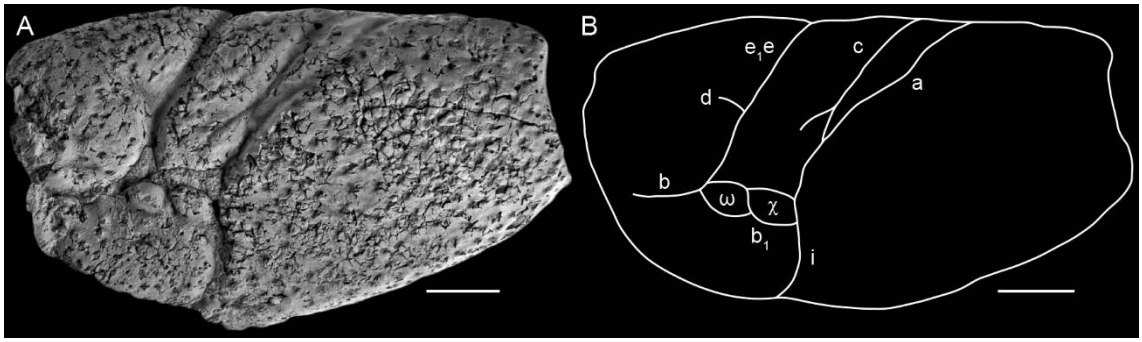


Fig. 67 : *Eryma antiquum* (Birshtein, 1958) du Changhsingien d'Ust-Jenisseisk (Russie). **A-B**, holotype PIN 1453 : vue générale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : F. Schram. Schéma : J. Devillez.
Fig. 67: *Eryma antiquum* (Birshtein, 1958) from the Changhsingian of Ust-Jenisseisk (Russia). **A-B**, holotype PIN 1453: general view (A), line drawing (B). Scale bars: 1 cm. Photograph: F. Schram. Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; marge dorsale de la région céphalique légèrement incurvée vers le bas ; région ptérygostomiale large et haute ; région branchiale allongée ; sillon cervical profond, sub-rectiligne et fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire court, large et profond, oblique, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical large et dorsalement profond, légèrement incurvé, fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une extension ventrale allongée, étroite et peu profonde ; sillon branchio-cardiaque peu profond dorsalement, devenant plus profond ventralement, subparallèle au sillon postcervical, fortement incliné, joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et peu profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω fortement bombée, délimitée ventralement par une dépression étroite et peu profonde s'étendant entre les sillons antennaire et hépatique; zone χ fortement bombée, délimitée dorsalement par une dépression s'étendant entre les sillons branchio-cardiaque et hépatique ; sillon inférieur large et profond.

Ornementation. — Carapace uniformément couverte de tubercules espacés précédés de larges dépressions.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par un unique spécimen dont seule la carapace est préservée. Elle a servi de support à la description de *Protoclytiopsis* Birshtein, 1956. Néanmoins, Devillez & Charbonnier (2017) ont récemment mis en évidence des caractéristiques de l'architecture des sillons de la carapace qui justifient l'assignation de l'espèce au genre *Eryma* : sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints à mi-hauteur de la carapace, sillon hépatique sinueux. Förster (1966) a aussi raporté la présence d'une bifurcation de la ligne dorsale dessinant une plaque intercalaire fusiforme bien délimitée, mais ceci est contesté par Feldmann *et al.* (2012, 2015).

Eryma antiquum est le plus ancien représentant des Erymoidea, et le seul pour le Paléozoïque. La forte extension de la région ptérygostomiale est unique au sein du genre. De plus, l'absence de rangée orbitaire et le fait d'avoir les zones ω et χ enflées toutes les deux est inhabituel chez *Eryma*. En effet, *E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum* et *E. vocontii* ont une rangée orbitaire et *E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum* et *E. vocontii*, n'ont qu'une des zones ω ou χ enflées, ou aucune des deux.

Eryma birdi Woods, 1930

Fig. 68

Astacus birdii Bean, 1839 : 58 (nomen nudum). — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma birdi Woods, 1930 : 74, pl. 20, figs 1-2, pl. 21, fig.1.

Glyphea birdii — Wright 1860 : 4 (nomen nudum). — Glaessner 1929 : 184 (nomen nudum).

Eryma birdii — Phillips 1875 : 241 (nomen nudum). — Fox-Strangeways 1892 : 147 (nomen nudum).

MATÉRIEL TYPE. — Holotype NHMUK In.27125 ; 2 paratypes NHMUK In.27123, In.27124.

LOCALITÉ TYPE. — Peak, Yorkshire, Royaume-Uni.

AGE TYPE. — Toarcien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, dépourvu d'épines ; marge dorsale de la région céphalique incurvée vers le bas ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire étroite ; région cardiaque large ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond et étroit ; sillon gastro-orbitaire court et profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, subrectiligne, fortement incliné, non joint à la marge dorsale et joint au

sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque profond, subparallèle au sillon postcervical, subrectiligne dorsalement, faiblement incurvé vers sa jonction avec le sillon hépatique, fortement incliné, non joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique large et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées, de forme très arrondie ; sillon inférieur large et profond.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal arrondi à leur base ; pleurites de s2 plus larges.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, assez large, comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, faiblement bombé et délimité postérieurement par un large sillon ; les doigts sont fins, allongés, incurvés vers l'intérieur ; marges occlusales armées de dents fines, espacées et acérées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé et de section sub-triangulaire.

Ornementation. — Ornementation de la carapace hétérogène ; régions céphalique, cardiaque, hépatique et ptérygostomiale couvertes de tubercules précédés de dépressions peu profondes ; présence d'une rangée orbitaire oblique ; région branchiale densément couverte de dépressions profondes et arrondies ; tergites et pleurites du pléon ornés de petits tubercules espacés ; propode et doigts des P1 densément couverts de petits tubercules.

DISCUSSION. — L'épithète spécifique « *birdii* » a été produite en premier par Bean (1839) pour une nouvelle espèce de crustacé qu'il rattacha au genre *Astacus* J. C. Fabricius, 1775. Néanmoins, l'absence de description, de représentation d'un spécimen ou même de renvoi à un spécimen dans une collection font d'*Astacus birdi* un nomen nudum. Cette situation perdura pendant près de 90 ans au cours desquels l'espèce de Bean sera mentionnée sans indications ou figures par Wright (1860), Phillips (1875), Fox-Strangeways (1892) et Glaessner (1929). C'est Woods (1930) qui le premier décrivit et figura l'*Astacus birdi* de Bean. Il conserva l'épithète spécifique, qui de ce fait devint valide, et rattacha cette espèce au genre *Eryma*. Cette assignation est supportée par la présence d'un court sillon gastro-orbitaire, d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace et d'un sillon hépatique sinueux.

Eryma birdi se démarque des autres espèces d'*Eryma*, à l'exception d'*E. sulcatum*, par l'ornementation de sa région branchiale qui est faite de large dépressions qui lui confèrent un aspect écailleux. De même, *E. birdi* possède un plongement de la marge dorsale de sa région céphalique qu'il ne partage qu'avec *E. antiquum* et *E. sulcatum*. Le fait que les zones ω et χ soient enflées toutes les deux permet aussi de distinguer *E. birdi* d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. nippon*, *E. veltheimii* et *E. vocontii*.

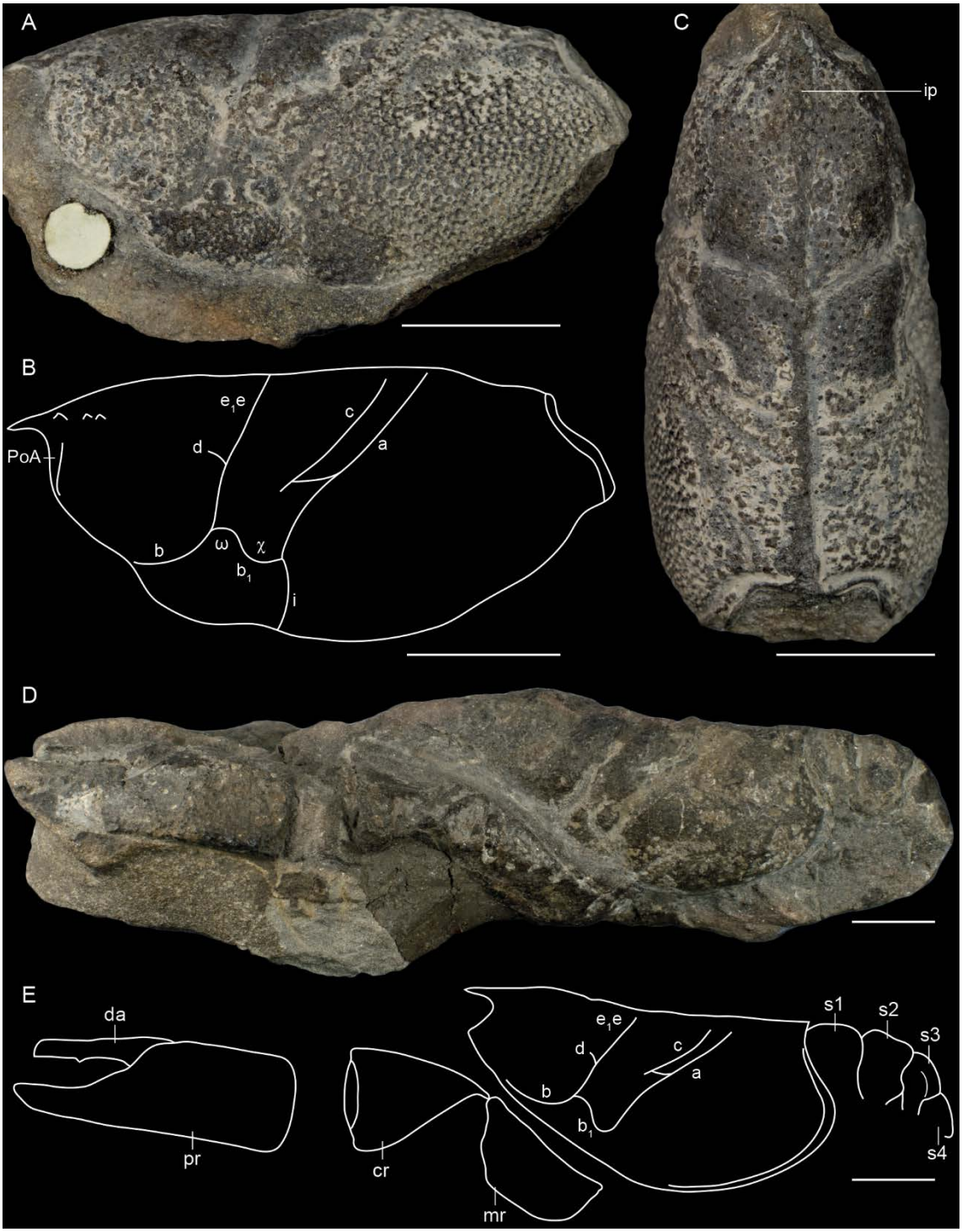


Fig. 68 : *Eryma birdi* Woods, 1930 du Toarcien de Peak (Royaume-Uni). **A-C**, holotype NHMUK In.27125 : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C) ; **D-E**, paratype NHMUK In.27123 : vue latérale (D), schéma (E). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Fig. 68: *Eryma birdi* Woods, 1930 from the Toarcian of Peak (United Kingdom). **A-C**, holotype NHMUK In.27125: lateral view (A), schema (B), dorsal view (C); **D-E**, paratype NHMUK In.27123: lateral view (D), schema (E). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

Eryma compressum (Eudes-Deslongchamps, 1842)

Figs 69-70

Palinurus compressus Eudes-Deslongchamps, 1842 : 60, pl. 4, figs 8-9.

Glyphea aalensis Quenstedt, 1857 : 349 ; 1885 : 410, fig. 128.

Glyphea bedelta Quenstedt, 1857 : 391, pl. 53, figs 5-6.

Eryma württembergica Oppel, 1861 : 357 ; 1862 : 25. — Van Straelen 1925 : 240. — Beurlen 1928 : 160, 168.

Eryma aspera Oppel, 1861 : 357 ; 1862 : 26. — Beurlen 1928 : 160.

Eryma elegans Oppel, 1861 : 357 ; 1862 : 264, pl. 4, fig. 7. — Trautschold 1866 : 20. — Woodward 1877 : 10. — Wright 1881 : 58, 59. – Carter 1886 : 549. — Krause 1891 : 200. — Harbort 1905 : 17. — Van Straelen 1925 : 243, fig. 113, pl. 7, fig. 3. — Beurlen 1928 : 159, 160. — Woods 1930 : 76.

Bolina etalloni Ferry, 1861 : 31-32 ; 1865 : 368, pl. 7, figs 1-2. — Van Straelen 1925 : 242. — Glaessner 1929 : 153.

Eryma bizeti Morière, 1888 : 140, pl. 4, fig. 2. — Hée 1924 : 130. — Secrétan 1964 : 69. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 43.

Eryma elegans gracilis Krause, 1891 : 198, pl. 13, fig. 3. — Van Straelen 1925 : 245. — Beurlen 1928 : 160.

Eryma ventrosa sunhercynica Krause, 1891 : 198. — Beurlen 1928 : 160.

Eryma elegans major Lahusen, 1894 : 318. — Van Straelen 1925 : 244. — Beurlen 1928 : 160.

Eryma gaiffei Méchin, 1901 : 80, fig. 2. — Van Straelen 1925 : 239. — Glaessner 1929 : 154.

Eryma authelini Méchin, 1901 : 80, fig. 7. — Van Straelen 1925 : 241. — Glaessner 1929 : 151.

Eryma nicklesi Méchin, 1901 : 81, fig. 5-6. — Van Straelen 1925 : 239. — Glaessner 1929 : 157. — Förster 1966 : 95. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma oppeli Beurlen, 1928 : 158, 162, 163. — Glaessner 1929 : 157.

Erymastacus quenstedti Beurlen, 1928 : 173. — Hyžný *et al.* 2015 : 375, 376.

Eryma aalensis — Oppel 1861 : 356 ; 1862 : 25. — Hée 1924 : 131. — Van Straelen 1925 : 238. — Glaessner 1929 : 151. — Devillez *et al.* 2016 : 524.

Eryma compressa — Oppel 1861 : 357 ; 1862 : 27. — Hée 1924 : 132. — Van Straelen 1925 : 251. — Glaessner 1929 : 152. — Förster 1966 : 102. — Feldmann & Titus 2006 : 63.

Astacus bedelta — Quenstedt 1867 : 320 ; 1885 : 410, pl. 32, fig. 12.

Eryma sp. — Morière 1888 : 140, pl. 4, fig. 1.

Glyphea (*Eryma*) *aalensis* — Krause 1891 : 198, pl. 13, fig.2.

Eryma bedelta — Van Straelen 1925 : 241, fig. 112. — Beurlen 1928 : 157, 158, 159, 161, 162, 163, 168, pl. 7, figs 19-20. — Glaessner 1929 : 151. — Woods 1930 : 74 (non pl. 20, figs 3-7). — Beurlen 1933 : 91. — Vialle 1948 : 60. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 95, fig. 14, pl. 13, figs 7-12, pl. 14, figs 2-6. — Feldmann

1979 : 4. — Taylor 1979 : 24, 34. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 43. — Secrétan 1984 : 515, fig. 1. — Crônier & Courville 2004 : 1006, 1007. — Etter 2004 : 384. — Schweitzer *et al.* 2009 : 3, figs 1.1-1.2.

Erymastacus aalensis — Beurlen 1928 : 173, pl. 6, fig. 3. — Hyžný *et al.* 2015 : 375, 376, 379.

Clytia bizeti — Glaessner 1929 : 115.

Eryma bedelta gracilis — Glaessner 1929 : 151. — Secrétan 1964 : 68.

Eryma bedelta major — Glaessner 1929 : 152.

Eryma bedelta rugosa — Glaessner 1929 : 152.

Eryma quenstedti — Glaessner 1929 : 162. — Devillez *et al.* 2016 : 524.

Eryma cf. *bedelta* — Förster 1966 : 100, pl. 14, fig. 3.

Eryma guisei — Förster 1966 : 100, pl. 14, fig. 4 (non 5).

Eryma bedeltum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Karasawa *et al.* 2013 : tab. 1. — Bravi *et al.* 2014 : 94. — Charbonnier *et al.* 2014b : 336, fig. 5. — Hyžný *et al.* 2015 : 379.

Eryma compressum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Bravi *et al.* 2014 : 94.

Glyphea regleyana (pars.) — Whicher *et al.* 2016 : fig. 6.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype NHMUK 22917.

LOCALITÉ TYPE. — Ranville, département du Calvados, Basse Normandie, France.

AGE TYPE. — Bathonien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Toarcien (France) ; Aalénien (Allemagne, France, Iran, Suisse) ; Bajocien (Allemagne, France, Maroc, Roumanie) ; Bathonien (Allemagne, France, Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 32 spécimens : GPIT 43-349, 9 spécimens non numérotés (incl. holotypes de *Glyphea bedeltum* Quenstedt, 1857, *G. aalensis* Quenstedt, 1857, *Erymastacus quenstedti* Beurlen, 1928) ; IRSNB IST AIE 210 IG 9229, IST AIE 211 IG 21735 ; MAN 2015.0.228 (holotype d'*Eryma authelini* Méchin, 1901) ; MFN 2236 P1383/2 MB.A.2857 ; MNHN.F.A29729 (holotype de *Bolina etalloni* Ferry, 1861), A33474, A66895, 3 spécimens non numérotés ; NHMUK In.27131 ; NMB 95, 253, F490, F512, F1086 ; SMNS 70195 ; FSL EM 80059 (holotype d'*Eryma elegans* Oppel, 1862), FSL 170767, FSL 170768 ; UR 2 spécimens non numérotés.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé, dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire lisse et légèrement bombée ; région gastrique légèrement bombée ; sillon cervical large et profond, légèrement incurvé dans sa partie dorsale, subrectiligne et sub-vertical sous son l'inflexion médiane, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, faiblement espacés, non joint à la marge dorsale ; sillon postcervical étroit et profond, incurvé, joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace ; sillon

branchio-cardiaque large et profond, incurvé avec une légère inflexion vers sa jonction avec le sillon hépatique, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Tergites des somites sub-rectangulaires ; pleurites des somites étroits, sub-triangulaires, dirigées vers l'arrière, avec un bourrelet longitudinal et elliptique à leur base ; pleurites du s2 plus larges que les autres ; pleurites du s6 plus courts ; telson arrondi, avec deux crêtes latérales longitudinales, élargies dans leur partie proximale.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 trapézoïdal, large, comprimé dorso-ventralement, avec un bombement longitudinal médian sur la face ventrale ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, bombé et délimité postérieurement par un sillon large et profond ; les doigts sont fins et allongés, de longueur identique, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, incurvés vers l'intérieur ; base de l'index large ; marge occlusale avec de petites dents coniques régulièrement espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé et de section triangulaire, avec un court processus articulaire à l'extrémité distale de la marge externe.

Ornementation. — Carapace avec une ornementation dense composée de petits tubercules précédés de petites dépressions en forme de croissant ; région céphalique avec une rangée de tubercules orbitaire oblique terminée par une épine orbitaire ; région antennaire avec une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon couverts de petites dépressions circulaires et espacées ; telson couvert de petits tubercules espacés ; propode, carpus et mérus des P1 densément couverts de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant ; doigts ornés de petits tubercules à leur base puis de dépressions arrondies sur le reste de leur longueur.

DISCUSSION. — Eudes-Deslongchamps (1842) a décrit *Palinurus compressus* sur la base d'une carapace sur laquelle le sillon gastro-orbitaire est court, les sillons postcervical et branchio-cardiaque sont joints à mi-hauteur de la carapace et le sillon hépatique est sinueux. Ces caractéristiques sont typiques du genre *Eryma* et, en accord avec Oppel (1861 ; 1862), Hée (1924), Van Straelen (1925), Glaessner (1929), Förster (1966), Feldmann & Titus (2006), Schweitzer *et al.* (2010), justifient l'assignation de cette espèce à ce genre.

Considérant l'architecture des sillons de la carapace et l'ornementation d'*Eryma bedeltum* (Quenstedt, 1857) (Bajocien, Allemagne ; Fig. 70B), et en le comparant avec le type d'*E. compressum* (Fig. 69A-B), on constate que leurs caractéristiques sont identiques : sillon cervical incurvé dorsalement, sillon postcervical incurvé, dépourvu d'extension ventrale sous la jonction avec le branchio-cardiaque, ornementation dense, faite de fins tubercules précédés de dépressions en forme de croissant. Ces éléments supportent la mise en synonymie d'*E. bedeltum* et d'*E. compressum*. Le type d'*Eryma aspera* Oppel, 1861 (Bajocien, Allemagne) correspond à celui d'*E. bedelta*. S'agissant du même spécimen, *E. aspera* est donc synonyme d'*E. compressum* au même titre qu'*E. bedeltum*. A la suite de la révision de Förster (1966), *E. bedeltum* incluait une cohorte de synonymes. Parmi les espèces dont le matériel-type a pu être examiné dans le cadre de ce travail, *Glyphea aalensis* Quenstedt, 1857 (Aalénien, Allemagne ; Fig. 70A), *Bolina etalloni* Ferry, 1861 (Bajocien, France ; Fig. 70D) et *Erymastacus quenstedti* Beurlen, 1928 (Bajocien, Allemagne ; Fig. 70G) sont uniquement connues par des pinces des P1. Ces pinces présentent toutes les mêmes caractéristiques : un propode trapézoïdal, présentant un bombement longitudinal médian sur sa face ventrale, un bourrelet articulaire du dactyle étroit, des doigts allongés, fins, s'amincissant progressivement

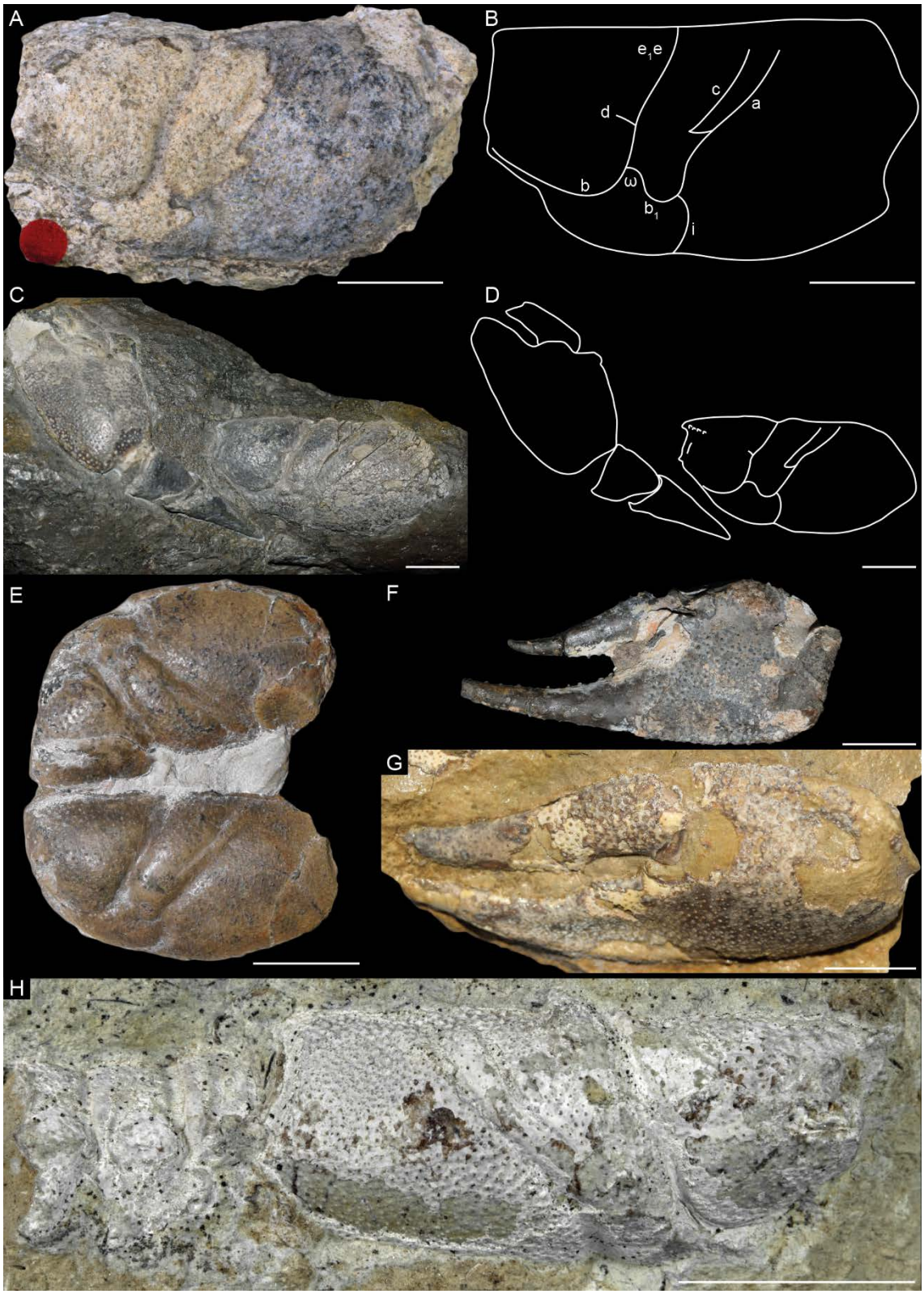


Fig. 69 : *Eryma compressum* (Eudes-Deslongchamps, 1842). **A-B**, holotype NHMUK In.22917 du Bathonien de Ranville (France) : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen SMNS 70195 du Bajocien d'Öschingen (Allemagne) ; **E**, spécimen BSPG 1964 I 340 de l'Aalénien de Geislingen (Allemagne) ; **F**, spécimen GPIT 43-349 de l'Aalénien d'Aalen (Allemagne) ; **G**, spécimen UR non numéroté du Bathonien d'Armançon (France) ; **H**, spécimen NHMUK In.27131du Bathonien de Kingsthorpe (Royaume-Uni). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

vers leur extrémité distale, incurvés vers l'intérieur et un index large à sa base. Ces caractéristiques sont identiques à celles des pinces des P1 rapportées à *E. compressum*. *G. aalensis*, *B. girodi* et *E. quenstedti* sont donc considérés comme des synonymes plus récents d'*E. compressum*.

D'autres formes sont connues par leur carapace : c'est le cas d'*Eryma elegans* Oppel, 1862 (Bajocien, France ; Fig. 70C) et ses variétés, établies par Krause (1891) et Lahusen (1894), et d'*Eryma authelini* Méchin, 1901 (Aalénien, France ; Fig. 70E). L'architecture des sillons (sillon cervical incurvé dorsalement, sillon postcervical incurvé, dépourvu d'extension ventrale sous la jonction avec le branchio-cardiaque) et leur ornementation (dense, faite de tubercules précédés de dépressions en forme de croissant) sont identiques à ce que l'on observe chez *E. compressum* et supportent la synonymie d'*E. elegans* et *E. authelini* avec *E. compressum*. Parmi les espèces dont le matériel-type n'a pu être observé parce qu'il a été détruit ou perdu, *Eryma bizeti* Morière, 1888 (Bathonien, France ; Fig. 70F) et *Eryma lafayi* Lissajous, 1923 (Bathonien, France) sont connus à travers des pinces de P1 dont les caractéristiques sont identiques à celles précédement évoquées. Ces deux espèces sont donc considérées elles aussi comme synonymes d'*E. compressum*. *Eryma württembergica* Oppel, 1861 (Bajocien, Allemagne), issu du même gisement que le lectotype d'*E. bedeltum*, est connu par un céphalothorax figuré par Quenstedt (1858 : pl. 53, fig. 6). On y voit les sillons postcervical et branchio-cardiaque se rejoindre sans qui il y ait d'extension ventrale pour le sillon postcervical. Ceci, ainsi que l'ornementation fine et dense sont des caractéristiques partagées avec *E. compressum*. *Eryma württembergica* est donc considéré comme un synonyme de cette espèce. *Eryma gaiffei* Méchin, 1901 (Toarcien, France) et *Eryma nicklesi* Méchin, 1901 (Toarcien, France) ont un sillon gastro-orbitaire court, des sillons postcervical et branchio-cardiaque incurvés, un sillon hépatique sinueux, une zone ω bombée et une ornementation fine et dense. Ces caractéristiques justifient l'intégration de ces espèces à la synonymie d'*E. compressum*. Notons que sur ses schémas, Méchin n'a pas représenté de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque. Cela pourrait s'expliquer par le fait que cette jonction n'est pas très marquée chez *E. compressum*. Enfin, *Eryma oppeli* Beurlen, 1928 (Bajocien, Allemagne), connue par deux carapaces jamais figurées et non localisées, a une architecture des sillons et une ornementation similaires à celles d'*E. bedeltum*. Dans sa description, Beurlen compare *E. oppeli* uniquement à *E. bedeltum*. Ces deux espèces ayant des trajectoires et connexions des sillons de leurs carapaces identiques, une ornementation identique, les différences pointées paraîssent mineures (sillon cervical un peu plus large, sillons postcervical et branchio-cardiaque plus proches, ornementation un peu moins dense, dépressions plus petites chez *E. oppeli*) et ne justifient pas de distinctions entre ces deux formes qui sont ici considérées comme synonymes d'*E. compressum*.

Eryma compressum est la seule espèce d'*Eryma* avec *E. quadriverrucatum* à posséder un bombement longitudinal médian sur la face ventrale du propode de ses P1. L'absence d'extension ventrale au sillon postcervical affectant *E. compressum* ne se retrouve pas chez

Fig. 69: *Eryma compressum* (Eudes-Deslongchamps, 1842). **A-B**, holotype NHMUK In.22917 from the Bathonian of Ranville (France): general view (A), schema (B) ; **C-D**, specimen SMNS 70195 from the Bajocian of Öschingen (Germany); **E**, specimen BSPG 1964 I 340 from the Aalenian of Geislingen (Germany); **F**, specimen GPIT 43-349 from the Aalenian of Aalen (Germany); **G**, specimen UR without number from the Bathonian of Armançon (France); **H**, specimen NHMUK In.27131 from the Bathonian of Kingsthorpe (United Kingdom). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

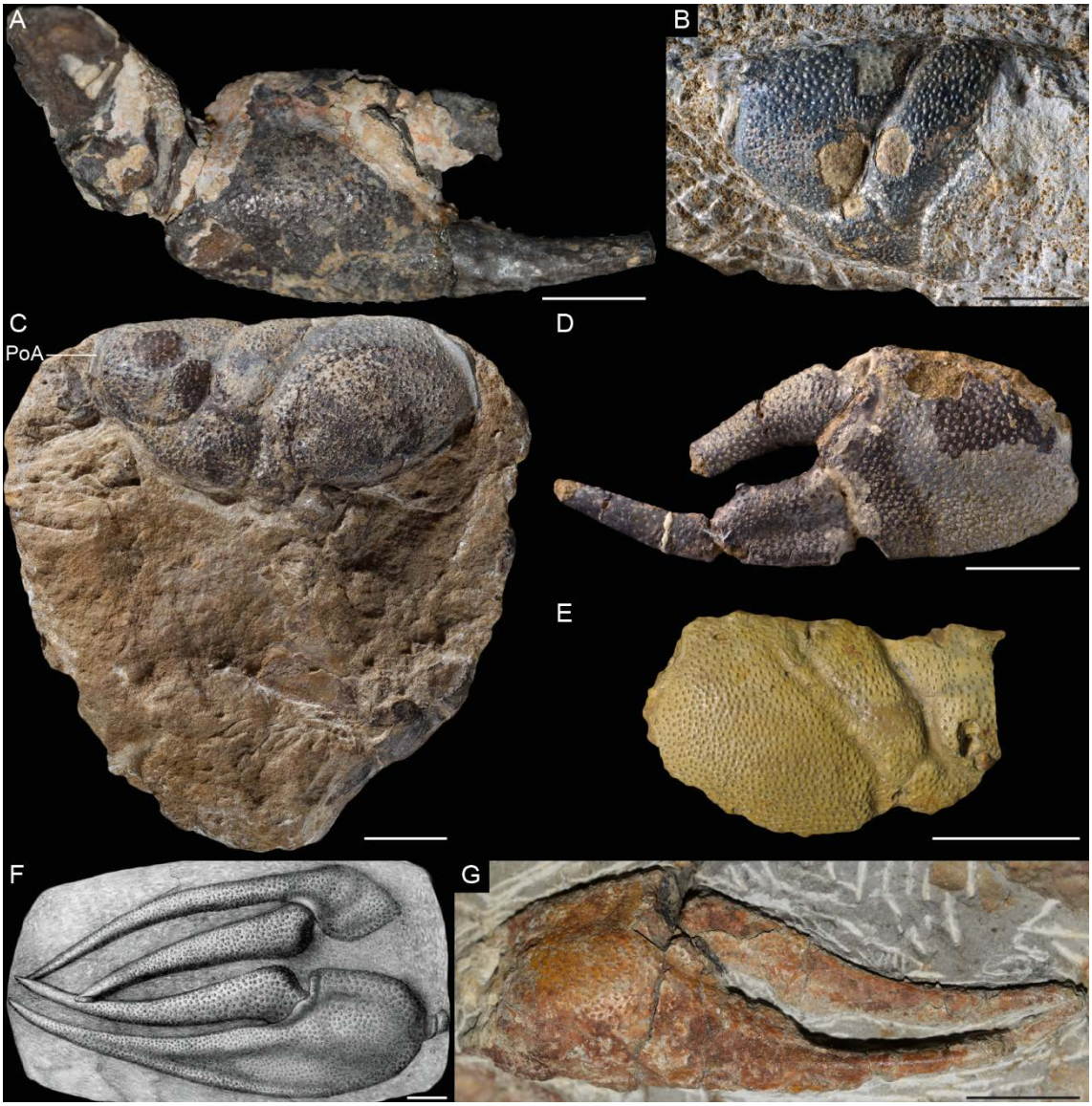


Fig. 70 : *Eryma compressum* (Eudes-Deslongchamps, 1842). **A**, holotype GPIT non numéroté de *Glyphea aalensis* Quenstedt, 1857 de l'Aalénien d'Aalen (Allemagne) ; **B**, lectotype GPIT 43/53-5 de *Glyphea bedeltum* Quenstedt, 1857 du Bajocien de Balingen (Allemagne) ; **C**, holotype FSL EM 80059 d'*Eryma elegans* Oppel, 1862 du Bajocien de Longwy (France) ; **D**, holotype MNHN.F.A29729 de *Bolina etalloni* Ferry, 1861 du Bajocien de Solutré (France) ; **E**, holotype MAN 2015.0.228 d'*Eryma authelini* Méchin, 1901 de l'Aalénien d'Amances (France) ; **F**, figure originale de Morière (1888 : pl. 4, fig. 2) d'*Eryma bizeti* Morière, 1888 du Bathonien d'Ecouché (France) ; **G**, holotype GPIT non numéroté d'*Erymastacus quenstedti* Beurlen, 1928 du Bajocien de Beuren (Allemagne). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez (A, E, G), P. Havlik (B), N. Robin (C), P. Loubry (D).

Fig. 70: *Eryma compressum* (Eudes-Deslongchamps, 1842). **A**, holotype GPIT without number of *Glyphea aalensis* Quenstedt, 1857 from the Aalenian of Aalen (Germany); **B**, lectotype GPIT 43/53-5 of *Glyphea bedeltum* Quenstedt, 1857 from the Bajocian of Balingen (Germany); **C**, holotype FSL EM 80059 of *Eryma elegans* Oppel, 1862 from the Bajocian of Longwy (France); **D**, holotype MNHN.F.A29729 of *Bolina etalloni* Ferry, 1861 from the Bajocian of Solutré (France); **E**, holotype MAN 2015.0.228 of *Eryma authelini* Méchin, 1901 from the Aalenian of Amances (France); **F**, original figure of Morière (1888: pl. 4, fig. 2) of *Eryma bizeti* Morière, 1888 from the Bathonian of Ecouché (France); **G**, holotype GPIT without number of *Erymastacus quenstedti* Beurlen, 1928 from the Bajocian of Beuren (Germany). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez (A, E, G), P. Havlik (B), N. Robin (C), P. Loubry (D).

.

E. antiquum, *E. birdi*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Pour ce qui est des pinces des P1, le propode trapézoïdal d'*E. compressum* se différencie de celui, sub-rectangulaire d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Les doigts incurvés d'*E. compressum* se distinguent de ceux, rectilignes d'*E. major*, *E. modestiforme*, *E. osciensis*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Pour terminer, son ornementation faite de petits tubercules précédés de dépressions permet de différencier *E. compressum* d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. sinemurianum* et *E. veltheimii*.

Assez présente en Europe occidentale, les occurrences d'*E. compressum* en Iran (Förster & Seyed-Emami 1982), au Maroc (Secrétan 1984) et en Roumanie (Schweitzer *et al.* 2009) suggèrent une aire de répartition pour cette espèce dépassant nettement les limites de l'Europe.

Eryma georgeii Carter, 1886

Fig. 71

Eryma georgeii Carter, 1886 : 549, pl. 16, fig. 4. — Van Straelen 1925 : 267. — Woods 1930 : 78, pl. 21, fig. 9. — Secrétan 1964 : 69. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Clytia georgei — Glaessner 1929 : 115.

Eryma stricklandi — Förster 1966 : 111, fig. 18, pl. 15, fig. 1 (non 2-3, 6).

MATÉRIEL TYPE. — Holotype SM J 3247 ; 1 paratype SM J 3248.

LOCALITÉ TYPE. — St. Ives, Cambridgeshire, Royaume-Uni.

AGE TYPE. — Oxfordien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Oxfordien (Royaume-Uni, Suisse).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : NMB F501.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond, fortement incliné dorsalement, devenant sub-vertical sous sa forte inflexion médiane, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et peu profond, incurvé ; sillon gastro-orbitaire court, large et assez profond, démarrant au niveau de la forte inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical sinueux, profond, joint à la marge dorsale et au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une longue extension ventrale sinueuse ; sillon branchio-cardiaque légèrement incurvé, avec une partie dorsale étroite, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, peu profond et étroit ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur large et profond.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 trapézoïdal, aux contours légèrement arrondis et comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, délimité postérieurement par un profond sillon ; doigts longs et fortement incurvés vers l'intérieur, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, marge occlusale du dactyle fortement incurvée à la base, avec des petites dents coniques très peu espacées.
Ornementation. — Carapace uniformément couverte de petits tubercules proéminents séparés de larges dépressions arrondies ; propode des P1 couvert de petits tubercules précédés de profondes dépressions en forme de croissant ; doigts couverts de dépressions.

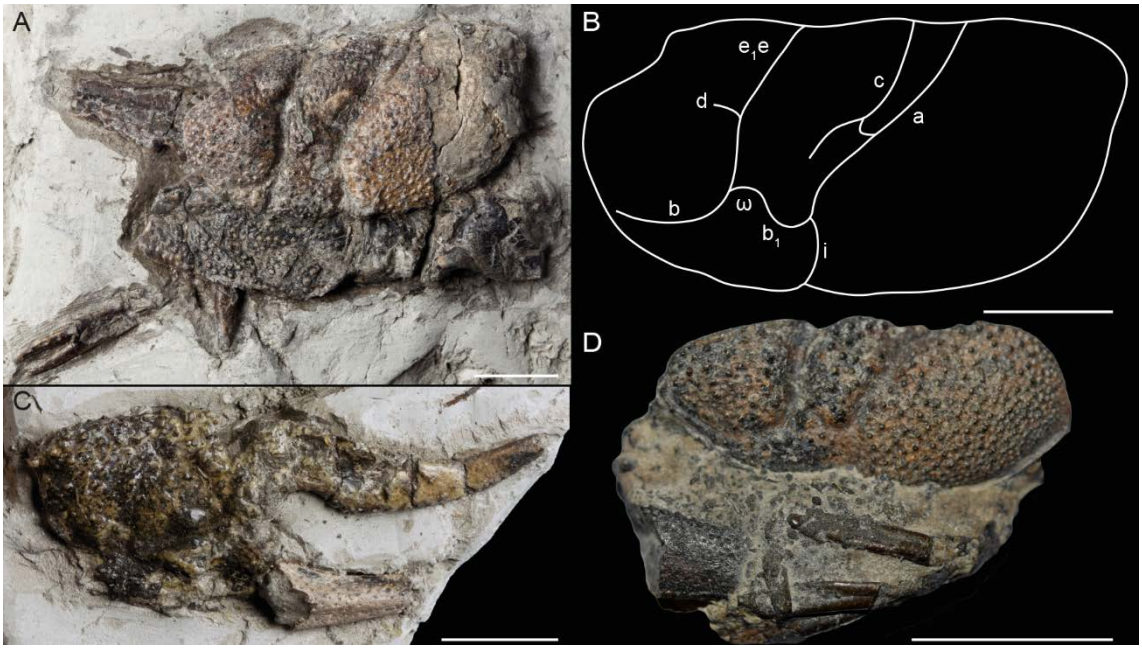


Fig. 71 : *Eryma georgeii* Carter, 1886 de l'Oxfordien. **A-B**, holotype SM J 3247 de St Ives (Royaume-Uni) : vue générale (A), schéma (B) ; **C**, paratype SM J 3248 de St Ives (Royaume-Uni) ; **D**, spécimen NMB F501 de Soyhières (Suisse). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.
Fig. 71: *Eryma georgeii* Carter, 1886 from the Oxfordian. **A-B**, holotype SM J 3247 from St Ives (United Kingdom): general view (A), schema (B); **C**, paratype SM J 3248 from St Ives (United Kingdom); **D**, specimen NMB F501 from Soyhières (Switzerland). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Décrit sur la base d'une carapace et d'une pince de P1 isolée, *Eryma georgeii* est assignée au genre *Eryma* en raison de son sillon gastro-orbitaire court, de la jonction des sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, de son sillon hépatique sinueux et de la morphologie de la pince de P1 dont le propode trapézoïdal et comprimé porte des doigts allongés, incurvés vers l'intérieur et qui s'amincissent progressivement vers leur extrémité distale.

Dans sa révision des Erymidae, Förster (1966) a placé *E. georgeii* en synonymie d'*Eryma stricklandi* (Phillips, 1871). Cette dernière espèce se fondait sur une pince qui ne correspond pas à une pince d'*Eryma*, ni même d'Erymoidea (voir la discussion au sujet d'*Eryma* pour plus de détails). Or, l'espèce de Carter (1886) est bien un érymide du genre *Eryma* et est donc considérée comme valide dans le présent travail.

Eryma georgeii possède une extension ventrale du sillon postcervical extrêmement allongée qui ne se retrouve chez aucune autre espèce d'*Eryma*. De même, l'ornementation de cette espèce est faite de tubercules séparés de dépressions, un patron d'ornementation qui se retrouve chez plusieurs autres espèces du genre, mais dans le cas présent les tubercules, sans être grossiers, sont particulièrement proéminents, ce qui est unique là encore. Enfin, le propode

des P1 franchement trapézoïdal d'*E. georgeii* permet de le distinguer d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii*, *E. westphali*.

Eryma glaessneri (Van Straelen, 1936)

Fig. 72

Enoploclytia glaessneri Van Straelen, 1936 : 10, pl. 3, fig. 1. — Secrétan 1964 : 94. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22.

Eryma glaessneri — Förster 1966 : 123, fig. 22, pl. 17, fig. 3. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Karasawa *et al.* 2013 : 104. — Devillez *et al.* 2016 : 520, 522, 536, tab. 1, fig. 4G-H ; Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHG GEPI 28369 (coll. Van Straelen) ; moulage MNHN.F.R10204.

AGE TYPE. — Hauterivien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : MFN 2236 P1383/2 MB.A.1535.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; région cardiaque large ; région branchiale enflée ; sillon cervical profond, sub-rectiligne et fortement incliné au-dessus du sillon gastro-orbitaire et sub-rectiligne et sub-vertical en dessous du sillon gastro-orbitaire, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond, aussi large que le sillon cervical, fortement incurvé et délimitant un lobe antennaire bombé, moins profond dans sa terminaison antérieure ; sillon gastro-orbitaire long et large, démarrant au niveau de la forte inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical large et dorsalement profond, incurvé vers l'avant, fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une extension ventrale allongée et peu profonde ; sillon branchio-cardiaque peu profond, devenant moins profond à mi-hauteur de la carapace, subparallèle au sillon postcervical, fortement incliné, joint à la marge dorsale dans la partie postérieure de la région branchiale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique profond et étroit, concavo-convexe (faible convexité de la partie antérieure), joint au sillon cervical ; zone ω légèrement bombée, délimitée ventralement par une dépression étroite et peu profonde s'étendant entre les sillons antennaire et hépatique; zone χ plate ; sillon inférieur profond.
Ornementation. — Carapace couverte de dépressions peu profondes s'étendant entre de petits tubercules ; région cardiaque avec une rangée oblique de tubercules grossiers ; région gastrique avec deux rangées de tubercules grossiers parallèles à la plaque intercalaire ; région céphalique avec une rangée de tubercules orbitaire oblique.

DISCUSSION. — Connu par deux céphalothorax provenant de la même localité, cette espèce fut à l'origine assignée au genre *Enoploclytia* M'Coy, 1849 par Van Straelen (1936). Plus tard, à

l'occasion de sa révision des Erymidae, Förster (1966), suivi par Feldmann & Titus (2006), Karasawa *et al.* (2013) et Devillez *et al.* (2016, 2017), a placé l'espèce au sein du genre *Eryma*. La présence d'un sillon gastro-orbitaire simple, d'une jonction entre les sillons postcervical et gastro-orbitaire à mi-hauteur de la carapace et d'un sillon hépatique sinueux supportent cette assignation générique.

Eryma glaessneri, une des rares espèces du genre pour le Crétacé, se distingue de tous les autres représentants du genre par sa région branchiale enflée et par la présence d'une rangée de tubercules grossiers dans la région branchiale. De plus, la longueur de l'extension ventrale du sillon postcervical est plus importante que chez *E. birdi*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. quadriverrucatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali* ou chez *E. amalthei*, *E. compressum*, *E. lerasi*, *E. ornatum* et *E. sulcatum* qui n'en possède pas. Enfin, l'ornemntation d'*E. glaessneri* n'est faite que de tubercules alors que l'ornementation d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali* est composée pour tout ou partie de dépressions.

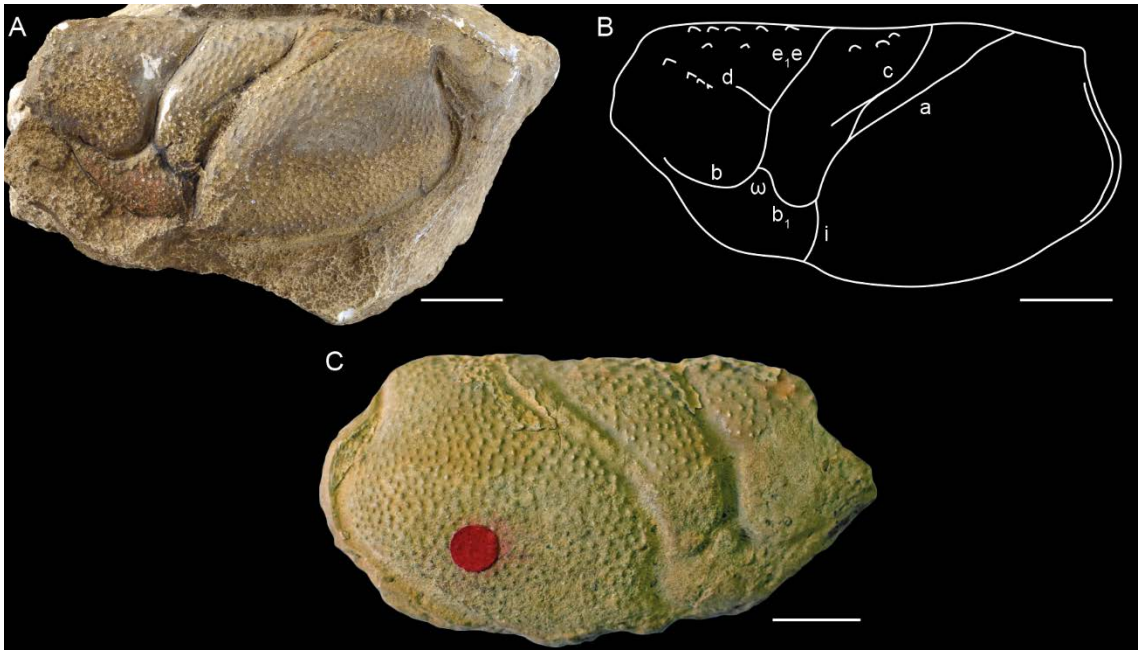


Fig. 72 : *Eryma glaessneri* (Van Straelen, 1936) de l'Hauterivien d'Escragnolles (France). **A-B**, moulage de l'holotype MNHN.F.R10204 : vue générale (A), schéma (B) ; **C**, spécimen MFN 2236 P1383/2 MB.A.1535. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes (A), J. Devillez (C). Schéma : J. Devillez.
Fig. 72: *Eryma glaessneri* (Van Straelen, 1936) from the Hauterivian of Escragnolles (France). **A-B**, cast of the holotype MNHN.F.R10204: general view (A), schema (B); **C**, specimen MFN 2236 P1383/2 MB.A.1535. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes (A), J. Devillez (C). Schema: J. Devillez.

Eryma jungostrix Feldmann & Titus, 2006

Fig. 73

Eryma jungostrix Feldmann & Titus, 2006 : 64, figs 3-4. — Garassino & Schweigert 2006 : 8. — Feldmann & Haggart 2008 : 1792, 1794. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Devillez *et al.* 2017 : 792.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype USNM 530027.

LOCALITÉ TYPE. — NE ¼, SW¼, SW ¼, Sec. 4, T5S, R24E (Salt Lake Meridian), Utah, États-Unis.

AGE TYPE. — Oxfordien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire étroite et bombée ; région ptérygostomiale haute ; sillon cervical large et profond, fortement infléchi à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire peu profond et étroit ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, démarrant au niveau de la forte inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical large et profond, subrectiligne, fortement incliné, joint à la marge dorsale et joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque profond, subparallèle au sillon postcervical, subrectiligne dorsalement, faiblement incurvé vers sa jonction avec le sillon hépatique, fortement incliné, joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique large et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée, de forme très arrondie, délimitée ventralement par une dépression peu profonde s'étendant entre les sillons antennaire et hépatique ; zone χ plate ; sillon inférieur large et profond.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites avec un bourrelet longitudinal à leur base.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement ; carpus des P1 court et triangulaire.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules arrondis ; région gastrique avec une rangée de tubercules plus grossiers parallèle à la plaque intercalaire, présence d'une rangée orbitaire oblique terminée par une forte épine orbitaire ; région ptérygostomiale avec une rangée de tubercules plus grossiers le long du sillon antennaire ; tergites du pléon ornés de petits tubercules espacés ; pleurites du pléon densément couverts de dépressions circulaires ; propode et carpus des P1 densément couverts de petits tubercules.

DISCUSSION. — *Eryma jungostrix* est connu par un unique fossile sur lequel la carapace est préservée en connexion avec une partie du premier chélipède droit et une grande partie du pléon. Une mandibule est également visible sur le côté droit du spécimen. L'assignation de l'espèce au genre *Eryma* est supportée par l'architecture typique des sillons de la carapace : court sillon gastro-orbitaire, jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace et sillon hépatique sinueux.

Eryma jungostrix se distingue de tous les autres représentants du genre par la présence d'une rangée de tubercules démarrant sous la zone ω et longeant le bord ventral du sillon antennaire. Certaines caratéristiques de l'architecture des sillons de la carapace de cette espèce permettent également de la distinguer de certaines autres formes. En effet, la très forte inflexion médiane du sillon cervical différencie *E. jungostrix* d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. osciensis*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Le fait que les sillons postcervical et branchio-cardiaque soient subrectilignes démarque *E. jungostrix* d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*,

E. quadriverrucatum, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Enfin, l'ornementation de la carapace d'*E. jungostrix* est exclusivement faite de tubercules, ce qui n'est pas le cas d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*.

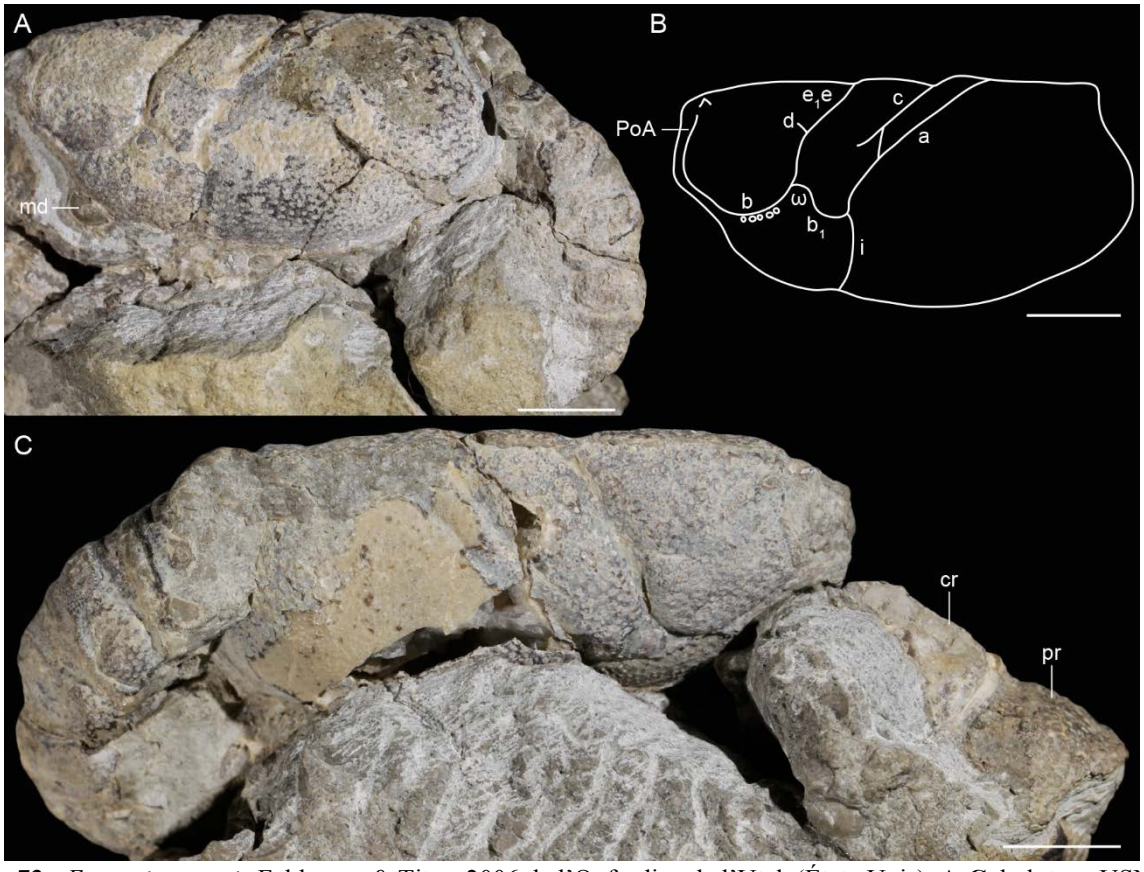


Fig. 73 : *Eryma jungostrix* Feldmann & Titus, 2006 de l'Oxfordien de l'Utah (États-Unis). **A-C**, holotype USNM 530027 : vue latérale gauche (A), schéma de la carapace (B), vue latérale droite (C). Échelles : 1 cm. Photographies : L. O'Reilly. Schéma : J. Devillez.
Fig. 73: *Eryma jungostrix* Feldmann & Titus, 2006 from the Oxfordian of Utah (USA). **A-C**, holotype USNM 530027: left lateral view (A), schema of the carapace (B), right lateral view (C). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. O'Reilly. Line drawing: J. Devillez.

Eryma lerasi (Étallon, 1861)

Fig. 74

Macrourites lerasi Étallon, 1861 : 170, pl. 1, fig. 6.

Eryma dutertrei Sauvage, 1891 : 91, pl. 4, figs 7-12. — Van Straelen 1925 : 270, fig. 126. — Moret 1946 : 51, fig. 2. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 117, fig. 20, pl. 16, figs 6-7. — Carriol 1991 : 223. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma gracilimana Lahusen, 1894 : 320, pl. 1, fig. 9. — Van Straelen 1925 : 272. — Glaessner 1929 : 155. — Gerasimov 1955 : 25, pl. 8, fig. 8. — Birshtein 1956 : 75. — Förster 1966 : 122. — Gerasimov *et al.* 1995 : 10, 30. — Ilyin 2000 : 152, 154, tab. 1. — Feldmann & Titus 2006 : 63.

Eryma portlandica Woods, 1930 : 79, pl. 22, figs 2-4. — Secrétan 1964 : 69.

Eryma lerasi — Van Straelen 1925 : 276. — Glaessner 1929 : 155. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Clytia dutertrei — Glaessner 1929 :115.

Eryma bedelta (pars.) — Förster 1966 : 99.

Eryma gracilimanum — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype perdu (Förster 1966).

LOCALITÉ TYPE. — Département du Haut-Rhin, Alsace-Lorraine, France.

AGE TYPE. — Non précisé.

DISTRIBUTION. — Kimméridgien (France, Royaume-Uni) ; Tithonien (Royaume-Uni, Russie).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 6 spécimens : NHMUK 2045, 2835 (syntype d'*Eryma portlandica* Woods, 1930), I.7494, In.27136 (syntype d'*E. portlandica*), In.27140 (syntype d'*E. portlandica*), In.27141 (syntype d'*E. portlandica*).

DESCRIPTION

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; zone post-orbitaire très étroite ; sillon cervical large et profond, incurvé dans sa moitié dorsale, sub-vertical dans sa moitié inférieure, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, légèrement incurvé, joint à la marge dorsale et joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque étroit et profond, subparallèle au sillon postcervical, infléchi ventralement vers sa jonction avec le sillon hépatique, fortement incliné, joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ plates ; sillon inférieur large et profond.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, assez large, fortement comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, faiblement bombé et délimité postérieurement par un sillon ; les doigts sont fins, allongés, de longueur égale, subrectilignes ou légèrement incurvés vers l'intérieur ; marges occlusales avec de courtes dents coniques et espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Ornementation de la carapace hétérogène ; carapace couverte de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant, dépressions plus larges et profondes dans la région branchiale ; propode, doigts et carpus des P1 densément couverts de petits tubercules précédés de dépressions peu profondes.

DISCUSSION. — Décrit sur la base d'une pince de P1 aujourd'hui perdue, *Macrourites lerasi* Étallon, 1861 est assigné au genre *Eryma* par Van Straelen (1925). L'examen de la figure originale d'Étallon donne raison à Van Straelen. En effet, le propode sub-rectangulaire, visiblement comprimé dorso-ventralement, avec des doigts fins, allongés et incurvés vers l'intérieur et le bourrelet articulaire du dactyle étroit sont des éléments caractéristiques des pinces d'*Eryma*. Si Förster (1966) a pu rattacher cette espèce à *Eryma bedeltum* (Quenstedt, 1857), cette synonymie n'est pas soutenue ici car les doigts et le propode d'*Eryma lerasi* sont plus étroits et le propode est sub-rectangulaire et non trapézoïdal.

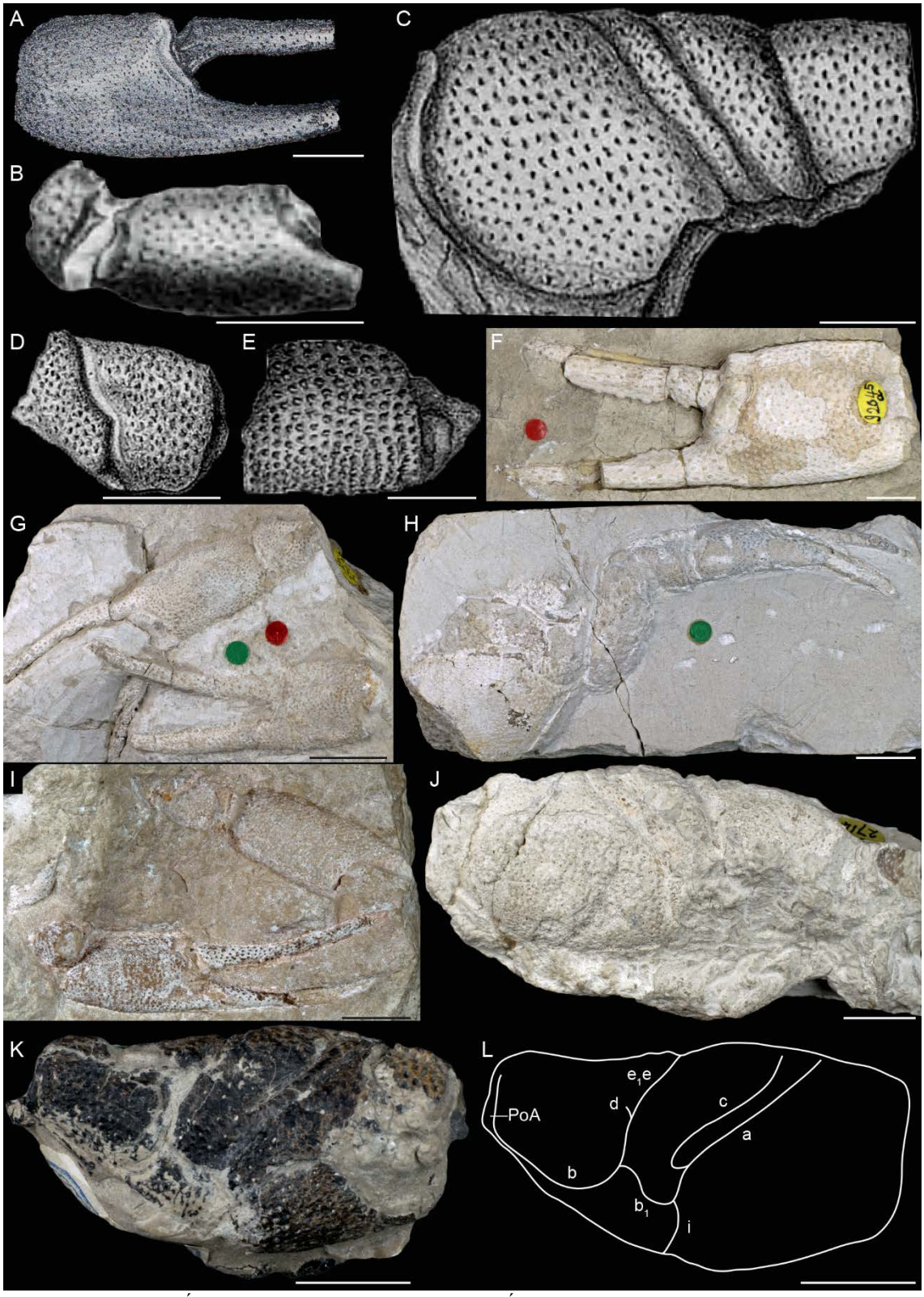


Fig. 74 : *Eryma lerasi* (Étallon, 1861). **A**, figure originale d'Étallon (1861 : pl. 1, fig. 6) de l'holotype du Haut-Rhin (France) ; **B**, figure originale de Lahusen (1894 : pl. 1, fig. 9) de l'holotype d'*Eryma gracilimanum* du Tithonien de Mnevniki (Russie) ; **C-E**, figures originales de Sauvage (1891 : pl. 4, figs 7-8, 10) des syntypes d'*Eryma dutertrei* du Kimméridgien de Boulogne-sur-Mer (France) ; **F**, spécimen NHMUK 2045 du Kimméridgien de Portland (Royaume-Uni) ; **G-J**, syntypes d'*Eryma portlandica* Woods, 1930 du Tithonien du Royaume-Uni : syntype NHMUK In.27136 de Weymouth (G), syntype In.27141 de Portland (H), syntype NHMUK I.2835 de Preston (I), syntype NHMUK In.27140 (J) ; **K-L**, spécimen NHMUK I.7494 du Kimméridgien de Weymouth (Royaume-Uni). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

La forme du propode, son ornementation fine et dense, la finesse des doigts, leur légère incurvation et le bourrelet articulaire du dactyle étroit des pinces des P1 sont des caractéristiques qu'*E. lerasi* partage avec *Eryma portlandica* Woods, 1930 (Tithonien, Royaume-Uni ; Fig. 74G-J). *Eryma portlandica* est donc ici considérée comme synonyme d'*E. lerasi*. L'illustration du type d'*Eryma gracilimanum* Lahusen, 1894 (Tithonien, Russie ; Fig. 74B), une pince de P1 isolée, montre des caractéristiques identiques. Cette espèce est donc elle aussi considérée comme synonyme d'*E. lerasi*. Le matériel-type d'*E. portlandica* inclut des carapaces, contrairement à celui d'*E. lerasi* et *E. gracilimanum*. Avoir accès à la carapace permet de constater qu'*Eryma dutertrei* Sauvage, 1891 (Kimméridgien, France ; Fig. 74C-E) et la carapace attribuée à *Eryma* cf. *boloniensis* Sauvage, 1891 (Kimméridgien, Royaume-Uni ; Fig. 74K-L) par Förster (1966) partagent des caractéristiques similaires. Sur ces deux spécimens le sillon cervical est fortement infléchi à mi-hauteur de la carapace et incurvé dorsalement, les sillons postcervical et branchio-cardiaque se rejoignent très bas sur la carapace, l'ornementation est dense, avec des tubercules séparés par des dépressions marquées. Ainsi, *E. dutertrei* est ajoutée à la synonymie d'*E. lerasi* et le spécimen d'*E.* cf. *boloniensis* de Förster (1966) est lui aussi assigné à cette espèce.

L'architecture des sillons de la carapace donne des éléments permettant de distinguer *E. lerasi* des autres espèces du genre. En effet, la jonction des sillons postcervical et branchio-cardiaque, réalisée nettement sous le niveau du sillon gastro-orbitaire permet de distinguer cette espèce d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. De plus, l'absence d'extension ventrale au sillon postcervical affectant *E. lerasi* ne se retrouve pas chez *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Concernant la morphologie des pinces, les doigts de P1 d'*E. lerasi* sont plus fins que ceux d'*E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. major*, *E. ornatum*, *E. osciensis*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Enfin, l'ornementation d'*E. lerasi*, mêlant tubercules et dépressions, diffère de l'ornementation d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. sinemurianum* et *E. veltheimii* composée uniquement de tubercules ou uniquement de dépressions.

Fig. 74: *Eryma lerasi* (Étallon, 1861). **A**, original figure of Étallon (1861: pl. 1, fig. 6) of the holotype from Haut-Rhin (France); **B**, original figure of Lahusen (1894: pl. 1, fig. 9) of the holotype of *Eryma gracilimanum* from the Tithonian of Mnevniki (Russia); **C-E**, original figures of Sauvage (1891: pl. 4, figs 7-8, 10) of syntypes of *Eryma dutertrei* from the Kimmeridgian of Boulogne-sur-Mer (France); **F**, specimen NHMUK 2045 from the Kimmeridgian of Portland (United Kingdom); **G-J**, syntypes of *Eryma portlandica* Woods, 1930 from the Tithonian of United Kingdom: syntype NHMUK In.27136 from Weymouth (G), syntype In.27141 from Portland (H), syntype NHMUK I.2835 from Preston (I), syntype NHMUK In.27140 (J) ; **K-L**, specimen NHMUK I.7494 from the Kimmeridgian of Weymouth (United Kingdom). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

Eryma major Oppel, 1861

Fig. 75

Eryma major Oppel, 1861 : 358 ; 1862 : 37, pl. 8, fig. 3. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Devillez *et al.* 2016 : 524.

Erymastacus major — Schweigert *et al.* 2000 : 8, pl. 3, figs 4-5 ; Schweigert & Garassino 2003 : 178, fig. 2B. — Hyžný *et al.* 2015 : 375, 376.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype SMNS 3682.

LOCALITÉ TYPE. — Nusplingen, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Kimméridgien (Allemagne).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 4 spécimens : SMNS 62865, 64371, 64403, 67655.

DESCRIPTION.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement, avec un bombement longitudinal sur la face ventrale ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, faiblement bombé et non délimité postérieurement par un sillon ; doigts fins, allongés, subrectilignes ; marges occlusales armées de fortes dents coniques, régulièrement espacées et arrondies ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.
Ornementation. — Propode et doigts des P1 densément couverts de petits tubercules.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par quelques P1 isolés dont la plupart sont issus des calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne. Le propode sub-rectangulaire, comprimé dorsalement et portant de longs doigts s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale justifie l'assignation de l'espèce au genre *Eryma*.

Eryma major n'étant connu que par des fragments de P1, les comparaisons se limitent aux espèces dont ces parties anatomiques sont également connues (*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii*, *E. westphali*). Les doigts subrectilignes d'*E. major* dénotent avec ceux, généralement incurvés, d'*E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum* et *E. westphali*. Les doigts d'*E. osciensis* sont plus larges que ceux d'*E. major* et sont dépourvus de crochets terminaux. Le propode d'*E. major* est plus large que celui d'*E. nippon* mais est plus court que celui d'*E. veltheimii* et *E. westphali*. Le propode d'*E. major* diffère aussi dans sa forme sub-rectangulaire de celui, franchement trapézoïdal, d'*E. compressum*, *E. georgeii* et *E. ornatum*. Enfin, l'ornementation de la pince d'*E. major* faite de tubercules fins la distingue des pinces couvertes de dépressions d'*E. amalthei* et *E. modestiforme*, des pinces couvertes de tubercules grossiers d'*E. nippon* et celles dépourvues d'ornementation d'*E. veltheimii* et d'*E. westphali*.

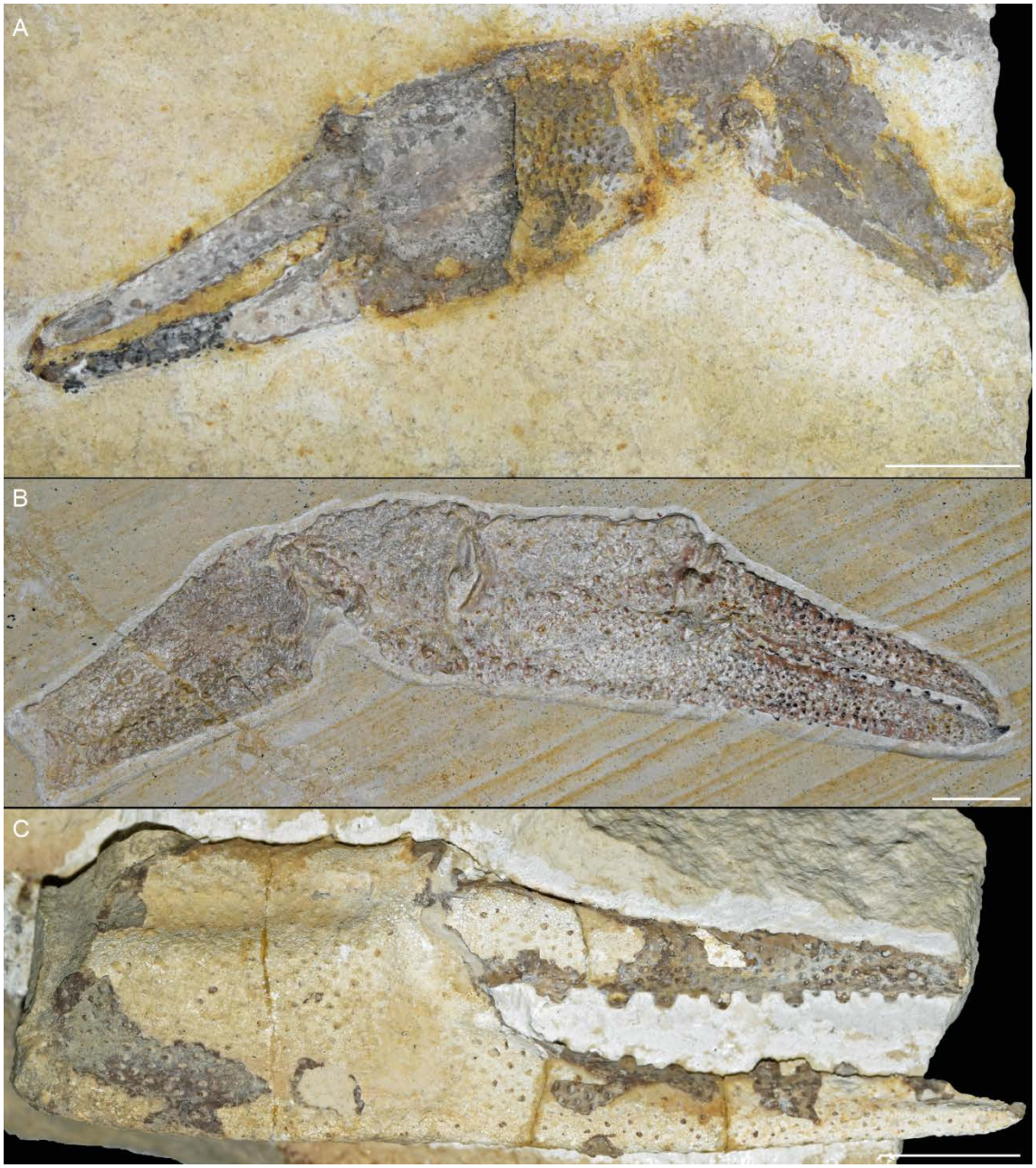


Fig. 75 : *Eryma major* Oppel, 1861 du Kimméridgien d'Allemagne. **A**, holotype SMNS 3682 d'Egesheimer ; **B**, spécimen SMNS 64371 de Nusplingen ; **C**, spécimen SMNS 67655 de Gerhausen. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 75: *Eryma major* Oppel, 1861 from the Kimmeridgian of Germany. **A**, holotype SMNS 3682 from Egesheimer; **B**, specimen SMNS 64371 from Nusplingen; **C**, specimen SMNS 67655 from Gerhausen. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

Eryma mandelslohi (Meyer, 1840)

Fig. 76

Klytia mandelslohi Meyer, 1840 : 21, pl. 4, fig. 30. — Quenstedt 1850 : 186, 195. — Devillez & Charbonnier 2017 : 4.

Eryma karitzkyi Lahusen, 1894 : 314, pl. 1, fig. 1. — Van Straelen 1925 : 252. — Glaessner 1929 : 156. — Birshtein 1956 : 75. — Secrétan 1964 : 70. — Förster 1966 : 103. — Ilyin 2000 : 152. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma orthodactylus Beurlen, 1928 : 157, 161, 162, 163, pl. 7, fig. 8, figs 12-14. — Glaessner 1929 : 158.

Eryma curva Beurlen, 1928 : 162, pl. 7, figs 9-11. — Glaessner 1929 : 153.

Clytia mandelslohi — Bronn 1849 : 578. — Quenstedt 1857 : 520, pl. 69, fig. 7. — Étallon 1859 : 196.

Astacus mandelslohi — Quesntedt 1852 : 269 ; 1867 : 320.

Eryma mandelslohi — Étallon 1861 : 167, pl. 8, fig. 8. — Oppel 1861 : 357 ; 1862 : 28, pl. 5, figs 3-4. — Ferry 1865 : 370. — Carter 1886 : 546, pl. 16, fig. 2. — Lahusen 1894 : 315. — Van Straelen 1925 : 257, fig. 121, pl. 8, figs 5-6. — Beurlen 1928 : 156, 157, 161, 162, 163, 164, 166, pl. 7, fig. 7. — Glaessner 1929 : 156. — Woods 1930 : 77, pl. 21, fig. 8. — Secrétan 1964 : 67, 70. — Förster 1966 : 104, fig. 16, pl. 14, figs 9-10, 12. — Martill 1991 : 180, fig. 7.3b (non j). — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Astacus mandelslohi — Quenstedt 1885 : 410.

Eryma stricklandi — Förster 1966 : pl. 15 figs 2-3, 6.

Eryma curvum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma orthodactylum — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype non localisé, moulage NMB 4881.

LOCALITÉ TYPE. — Metzingen, Bade-Würtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Callovien (Allemagne, Ukraine) ; Oxfordien (France, Suisse).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 20 spécimens : BSPG AS VIII 113 ; GPIT Ar 1294/2, 9 spécimens non numérotés ; MNHN.F.A29726 ; MFN 2236 P1383/2 MB.A.2834 ; NMB 3525 ; SMNS 29680 (syntype d'*Eryma curva* Beurlen, 1928), 29681, 29682 (syntype d'*Eryma orthodactylus* Beurlen, 1928), 29684 (syntype d'*E. orthodactylus* Beurlen, 1928), 29685 (syntype d'*E. orthodactylus* Beurlen, 1928), 29686 (syntype d'*E. orthodactylus* Beurlen, 1928).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé, dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire faiblement arrondie ; zone post-orbitaire bombée ; région cardiaque large ; région branchiale courte dorsalement ; sillon cervical large et profond, faiblement infléchi à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, oblique, démarrant au niveau de la légère inflexion du sillon cervical ; sillon postcervical large et profond légèrement incurvé, convergent avec le sillon branchio-cardiaque, joint au sillon

Fig. 76 : *Eryma mandelslohi* (Meyer, 1840) du Callovien. **A-C**, moulage de l'holotype NMB 4881 de Metzingen (Allemagne) : vue latérale gauche (A), vue latérale droite (B), schéma (C) ; **D**, spécimen GPIT Ar 1294/2 ; **E**, syntype SMNS 29680 d'*Eryma curva* Beurlen, 1928 de Reutlingen (Allemagne) ; **F**, syntype SMNS 29684 d'*Eryma orthodactylus* Beurlen, 1928 d'Ursulaberg-Reutlingen (Allemagne) ; **G**, figure originale de Lahusen (1894 : pl. 1, fig. 1) d'*Eryma karitzkyi* Lahusen, 1894 de Kanev (Ukraine) ; **H-I**, spécimen BSPG AS VIII 113 de Metzingen (Allemagne). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

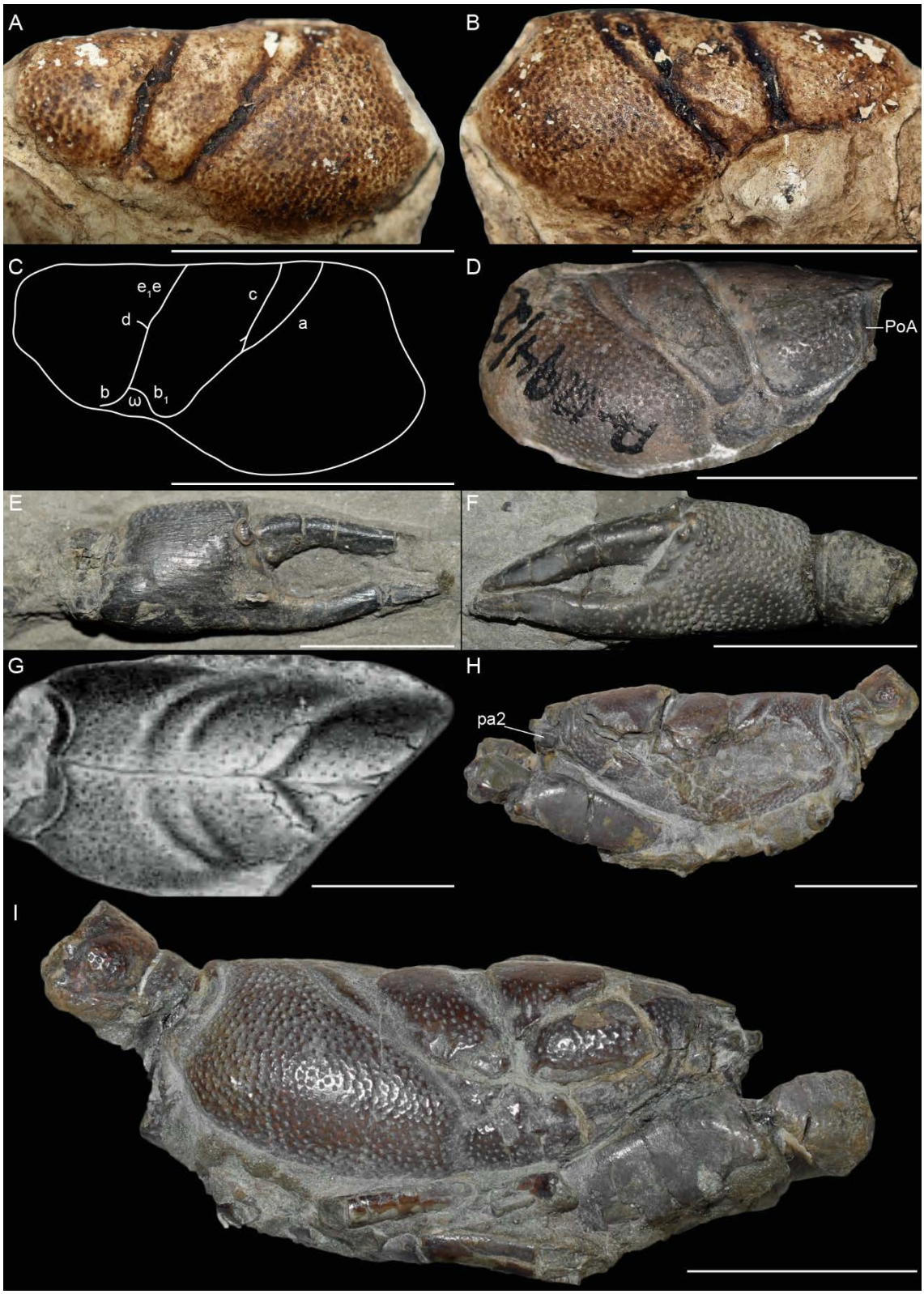


Fig. 76: *Eryma mandelslohi* (Meyer, 1840) from the Callovian. **A-C**, cast of the holotype NMB 4881 from Metzingen (Germany): left lateral view (A), right lateral view (B), schema (C); **D**, specimen GPIT Ar 1294/2; **E**, syntype SMNS 29680 of *Eryma curva* Beurlen, 1928 from Reutlingen (Germany); **F**, syntype SMNS 29684 of *Eryma orthodactylus* Beurlen, 1928 from Ursulaberg-Reutlingen (Germany); **G**, original figure of Lahusen (1894: pl. 1, fig. 1) of *Eryma karitzkyi* Lahusen, 1894 from Kanev (Ukraine); **H-I**, specimen BSPG AS VIII 113 from Metzingen (Germany). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

branchio-cardiaque, avec une très courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque large et profond, faiblement infléchi vers sa jonction avec le sillon hépatique, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires, avec un bourrelet arrondi à leur base.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 trapézoïdal, assez court, comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et bombé, délimité postérieurement par un sillon étroit ; doigts des P1 fins, plus longs que le propode, de longueurs identiques ; index légèrement incurvé vers l'intérieur, avec un bourrelet marqué à sa base ; dactyle subrectiligne ; marge occlusale dépourvue de dents ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus avec un processus court à l'extrémité ventrale externe distale.

Ornementation. — Carapace couverte de dépressions ; dépressions rapprochées et plus profondes et larges dans les régions antennaire, branchiale, hépatique et ptérygostomiale ; dépressions fines et espacées dans les régions cardiaque et gastrique ; région gastrique avec une rangée oblique de tubercules terminée par une épine orbitaire ; région antennaire avec des tubercules entre les dépressions ; tergites des somites du pléon ornés de petites dépressions arrondies et espacées ; pleurites des somites du pléon densément couverts de dépressions arrondies et profondes ; propode des P1 densément couvert de petits tubercules précédés de petites dépressions en forme de croissant ; carpus des P1 orné de petites dépressions arrondies et espacées ; mérus des P1 lisse.

DISCUSSION. — Le type de *Klytia mandelslohi* Meyer, 1840 est aujourd'hui perdu, mais un moulage a pu être retrouvé dans les collections du NMB (Fig. 76A-C). Sur ce spécimen on retrouve clairement une architecture des sillons de la carapace typique d'*Eryma* : le sillon gastro-orbitaire est court, les sillons postcervical et branchio-cardiaque se rejoignent à mi-hauteur de la carapace, le sillon hépatique est sinueux. Cette espèce est donc assignée à ce genre, en accord avec Étallon (1861), Oppel (1861 ; 1862), Ferry (1865), Carter (1886), Lahusen (1894), Van Straelen (1925), Beurlen (1928), Glaessner (1929), Woods (1930), Secrétan (1964), Förster (1966), Martill (1991), Crônier & Courville (2004), Feldmann & Titus (2006) et Schweitzer *et al.* (2010).

Lahusen (1894) a décrit *Eryma karitzkyi* (Callovien, Ukraine ; Fig. 76G) sur la base d'une carapace aux sillons postcervical et branchio-cardiaque légèrement incurvés et convergents et ayant une ornementation faite de dépressions. Ces éléments sont caractéristiques d'*Eryma mandelslohi*, *E. karitzkyi* est donc ici considérée comme un synonyme de cette espèce. Les syntypes d'*Eryma curvum* Beurlen, 1928 (Fig. 76E) et d'*Eryma orthodactylus* Beurlen, 1928 (Fig. 76F) du Callovien d'Allemagne sont tous des pinces de P1 caractéristiques d'*E. mandelslohi* du fait de leur propode trapézoïdal assez court, aux doigts fins, un peu plus longs que le propode et dépourvus de dents et un index avec un bourrelet à sa base. En accord avec Förster (1966), *E. curvum* et *E. orthodactylus* sont donc considérées comme des synonymes d'*E. mandelslohi*.

Le bourrelet situé à la base de l'index des P1 d'*E. mandelslohi* est unique au sein du genre. Au niveau des sillons de la carapace *E. mandelslohi* se distingue d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*,

E. modestiforme, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. westphali* par la faible incurvation du sillon postcervical. La région branchiale d'*E. mandelslohi* est aussi plus courte dorsalement contrairement à *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. vocontii*. Le propode des P1 trapézoïdal d'*E. mandelslohi* est un autre élément distinctif des espèces possédant un propode des P1 plutôt sub-rectangulaire : *E. birdi*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum* et *E. westphali*. Enfin, l'ornementation de la carapace d'*E. mandelslohi*, consituée de dépressions, permet de distinguer cette espèce d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*.

Eryma modestiforme (Schlotheim, 1822)

Figs 77-79

Macrourites modestiformis Schlotheim, 1822 : 29, pl. 2, fig. 3.

Astacus leptodactylus Germar, 1827 : 100, pl. 1, fig. 4.

Glyphea crassula Münster, 1839 : 17, pl. 8, fig. 5.

Glyphea elongata Münster, 1839 : 18, pl. 8, fig. 8, 11-12.

Glyphea laevigata Münster, 1839 : 20, pl. 9, figs 5-7.

Palaeastacus poeschli Schweigert & Röper, 2001 : 5, figs 3-4. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Glyphea modestiformis — Münster 1839 : 17, pl. 8, fig. 9, pl. 9, figs 1-3.

Eryma modestiformis — Bronn 1849 : 579. — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 33, pl. 6, figs 5-8. — Van Straelen 1925 : 271. — Beurlen 1928 : 156, 157, 163, 164. — Glaessner 1929 : 156. — Roger 1946 : 42. — Kuhn 1961 : 22. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1965 : 138, fig. 1, pl. 2, fig. 5. — Förster 1966 : 118, fig. 21, pl. 16, figs 7-8 (non 9), pl. 17, fig. 1. — Schweigert & Garassino 2003 : 178. — De Grave *et al.* 2009 : fig. 1B. — Feldmann & Schweitzer 2017 : fig. 1c.

Astacus modestiformis — Quenstedt 1852 : 268 ; 1867 : 320 ; 1885 : 409. — Fraas 1855 : 94.

Eryma leptodactylina — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 35, pl. 7, figs 1-4. — Zittel 1885 : fig. 873. — Secrétan 1964 : 69. — Garassino & Schweigert 2006 : 8.

Eryma leptodactylus — Van Straelen 1925 : 273.

Clytia leptodactylina — Beurlen 1928 : 170. — Vialle 1948 : 65.

Clytia leptodactylus — Glaessner 1929 : 116. — Kuhn 1961 : 22.

Eryma elongata — Frickhinger 1994 : 118, figs 201-202.

Eryma modestiforme — Schweigert *et al.* 2000 : 4, fig. 1a, pl. 1, figs 1-5. — Schweigert & Röper 2001 : 2, 7. — Garassino & Schweigert 2006 : 6, fig. 8, pl. 1, fig. 1, pl. 11, figs 1-2. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Charbonnier & Garassino 2012 : 864, fig. 3B-C. — Karasawa *et al.* 2013 : tab. 1, fig. 9A. — Hyžný *et al.* 2015 : 375, fig. 3A. — Devillez *et al.* 2016 : 518, 524. — Devillez & Charbonnier 2017 : tab. 1, fig. 2a.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.0252.

LOCALITÉ TYPE. — Eichstätt, Bavière, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien – Tithonien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Kimméridgien (Allemagne), Tithonien (Allemagne).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 116 spécimens : BSPG 1957 VI 1244, 1245, 1246, AS VI 15, 16, 17, AS VII 187, 188 (syntype de *Glyphea elongata* Münster, 1839), 189, 191 (syntype de *G. elongata*), 193 (holotype de *Glyphea crassula* Münster, 1839), 194 (syntype de *Glyphea laevigata* Münster, 1839), 195, 196, 197 (syntype de *G. laevigata*), 198 (syntype de *G. laevigata*), AS VIII 79, 81, 82 ; GPIT 6 spécimens non numérotés ; IRSNB IST AIE 211 IG 9694 ; MAN 142.A.1 ; MFN 2236 P1383/2 MB.A.0405, 2236 P1383/2 MB.A.0406, 2236 P1383/2 MB.A.0408, 2236 P1383/2 MB.A.1121, 2236 P1383/2 MB.A.2859, 2236 P1383/2 MB.A.2860, 2236 P1383/2 MB.A.2861, 2236 P1383/2 MB.A.2862, 2236 P1383/2 MB.A.2879, 2236 P1383/2 MB.A.2880, 2236 P1383/2 MB.A.2881, 2236 P1383/2 MB.A.2882, 2236 P1383/2 MB.A.2884, 2236 P1383/2 MB.A.2885, 2236 P1383/3 MB.A.0810, 2236 P1383/3 MB.A., 1120, 2236 P1383/3 MB.A.2886, 2236 P1383/3 MB.A.2887, 2236 P1383/3 MB.A.2888, 2236 P1383/3 MB.A.2889, 2236 P1383/3 MB.A.2890, 2236 P1383/3 MB.A.2892, 2236 P1383/3 MB.A.2893, 2236 P1383/3 MB.A. 2894, 2236 P1383/3 MB.A.2895, 2236 P1383/3 MB.A.2896, 2236 P1383/3 MB.A.2897, 2236 P1383/3 MB.A.2898, 2236 P1383/3 MB.A.2900, 2236 P1383/3 MB.A.2901, 2236 P1383/3 MB.A.2902, 2236 P1383/3 MB.A.2903, 2236 P1383/3 MB.A.2904, 2236 P1383/3 MB.A.2905, 2236 P1383/3 MB.A.2906, 2236 P1383/3 MB.A.2907, 2236 P1383/3 MB.A.2908, 2236 P1383/3 MB.A.2909, 2236 P1383/3 MB.A.2910, 2236 P1383/3 MB.A.2911, 2236 P1383/3 MB.A.2912, 2236 P1383/3 MB.A.2913, 2236 P1383/3 MB.A.2914, 2236 P1383/3 MB.A.2915, 2236 P1383/3 MB.I.054.24, 2236 P1383/3 MB.I.054.24, 2236 P1383/4 MB.A.2916, 2236 P1383/4 MB.A.2917, 2236 P1383/4 MB.A.2918, 2236 P1383/4 MB.A.2919, 2236 P1383/4 MB.A.2920, 2236 P1383/4 MB.A.2921, 2236 P1383/4 MB.A.2924, 2236 P1383/4 MB.A.2925, 2236 P1383/4 MB.A.2926, 2236 P1383/4 MB.A.2927, 2236 P1383/4 MB.A.2928, 2236 P1383/4 MB.A.2929, 2236 P1383/4 MB.A.2930, 2236 P1383/4 MB.A.2931, 2236 P1383/4 MB.A.2932, 2236 P1383/4 MB.A.2933, 2236 P1383/4 MB.A.2934, 2236 P1383/4 MB.A.2935, 2236 P1383/4 MB.A.2937, 2236 P1383/4 MB.A.2938, 2236 P1383/4 MB.A.2965, 2236 P1383/8 MB.A.2883 ; MNHN.F.A32408, 33507, B13446, B13450, B13452, B13463 ; NHMUK 44777, I.3480 ; NMB F1088, F1094, F1108, R455 ; SMNS 62575, 62932, 63689, 63747, 64260, 64380, 64520 (holotype de *Palaeastacus poeschli* Schweigert & Röper, 2001), un spécimen non numéroté ; FSL 170771.

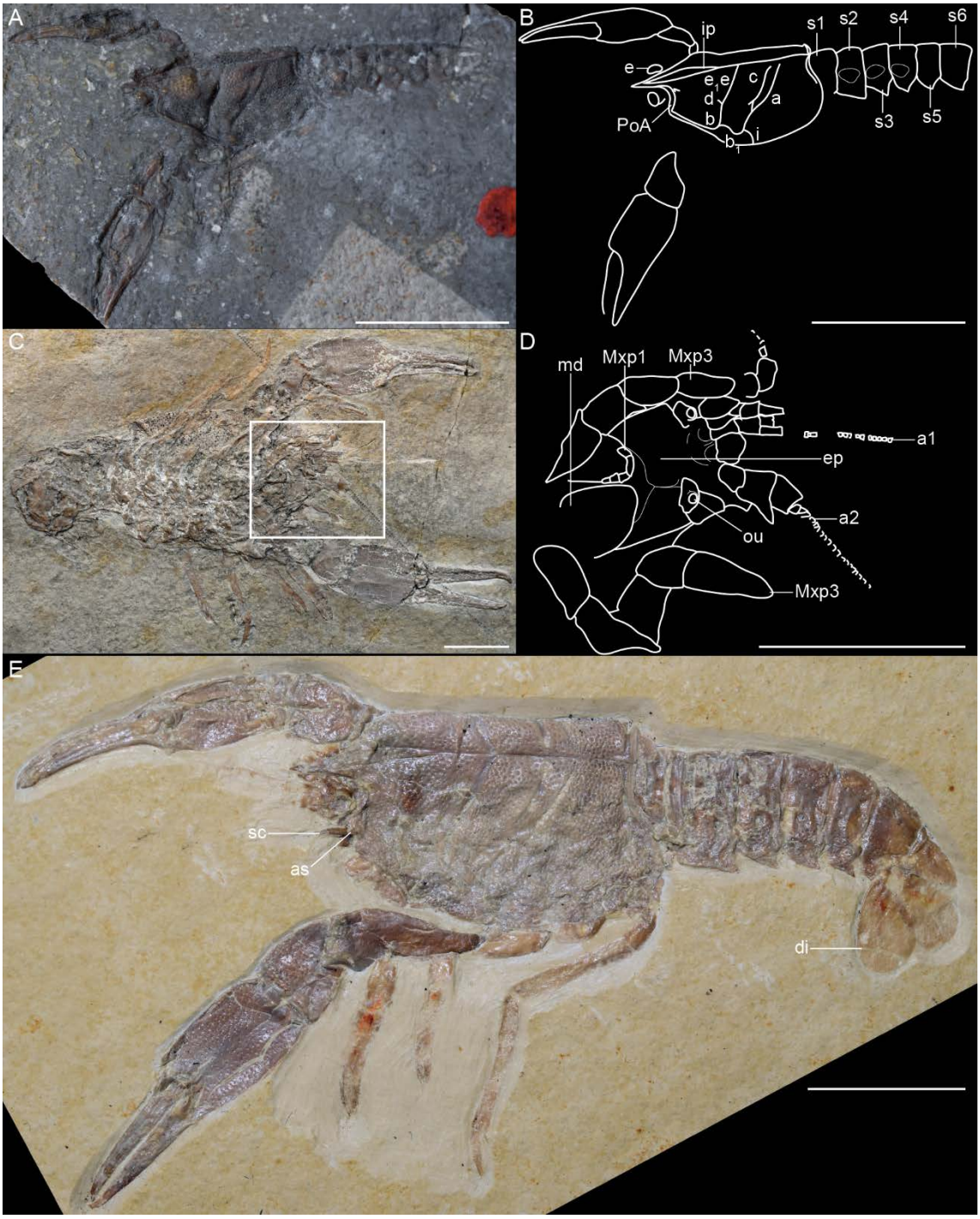


Fig. 77 : *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) du Kimméridgien - Tithonien d'Allemagne. **A-B**, holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.0252 d'Eischtätt : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen BSPG AS VI 15 d'Eischtätt : vue générale (C), schéma de la partie ventrale de la région céphalique (D) ; **E**, spécimen SMNS 64260 de Solnhofen. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Fig. 77: *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) from the Kimmeridgian - Tithonian of Germany. **A-B**, holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.0252 from Eischtätt: general view (A), schema (B); **C-D**, specimen BSPG AS VI 15 from Eischtätt: general view (C), schema of ventral side of céphalic region (D); **E**, specimen SMNS 64260 from Solnhofen. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé, dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire largement arrondie ; zone post-orbitaire étroite ; région céphalique allongée, s'étendant sur presque la moitié de la carapace ; sillon cervical large et profond, subrectiligne dorsalement, nettement infléchi à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, oblique, démarrant au niveau de l'inflexion du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, légèrement incurvés, faiblement inclinés, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical peu profond, joint au sillon branchio-cardiaque, avec une courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque étroit et peu profond, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; sillon inférieur joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites courts et larges, sub-triangulaires, avec un bourrelet à leur base ; pleurites du s2 plus large que les autres ; telson avec un sillon longitudinal médian et deux crêtes longitudinales le long des bords latéraux ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse, une carène longitudinale.

Appendices céphaliques. — Dernier segment des pédoncules antennulaires (basipodite) articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; antennes composés de nombreux courts articles cylindriques ; scaphocérite court et triangulaire ; épistome large, avec un contact linéaire avec la carapace ; mandibules larges et sub-rectangulaires.

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, assez large ; doigts des P1 fins et subrectilignes, plus longs que le propode, de longueurs identiques, parfois terminés par un petit crochet ; marge occlusale dépourvue de dents ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé ; P2-P3 munis de petites pinces.

Ornementation. — Ornementation de la carapace homogène ; carapace densément couverte de petites dépressions ; région gastrique avec une épine orbitaire ; région antennaire avec une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon densément couverts de petites dépressions arrondies ; telson couverts de petites dépressions ; P1 couvert de petites dépressions ; P2-P5 lisses.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par de nombreux fossiles pratiquement complets qui ont bénéficié de la préservation exceptionnelle qui prévaut dans les calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne.

Le matériel type d'*Astacus leptodactylus* Germar, 1827 (Fig. 78A), de *Glyphea crassula* Münster, 1839 (Fig. 78F), de *Glyphea elongata* Münster, 1839 (Fig. 78B), de *Glyphea laevigata* Münster, 1839 (Fig. 78C-E) et de *Palaeastacus poeschli* Schweigert & Röper, 2001 (Fig. 78G), issu des mêmes formations qu'*E. modestiforme*, partage les mêmes caractéristiques que cette dernière espèce : un propode des P1 sub-rectangulaire, portant des doigts plus longs que le propode, fins et sub-rectilignes, dont les marges occlusales sont dépourvues de dents, avec une ornementation dense, faite de petites dépressions. Ces caractéristiques, justifient le placement de ces espèces au sein de la synonymie d'*E. modestiforme*.

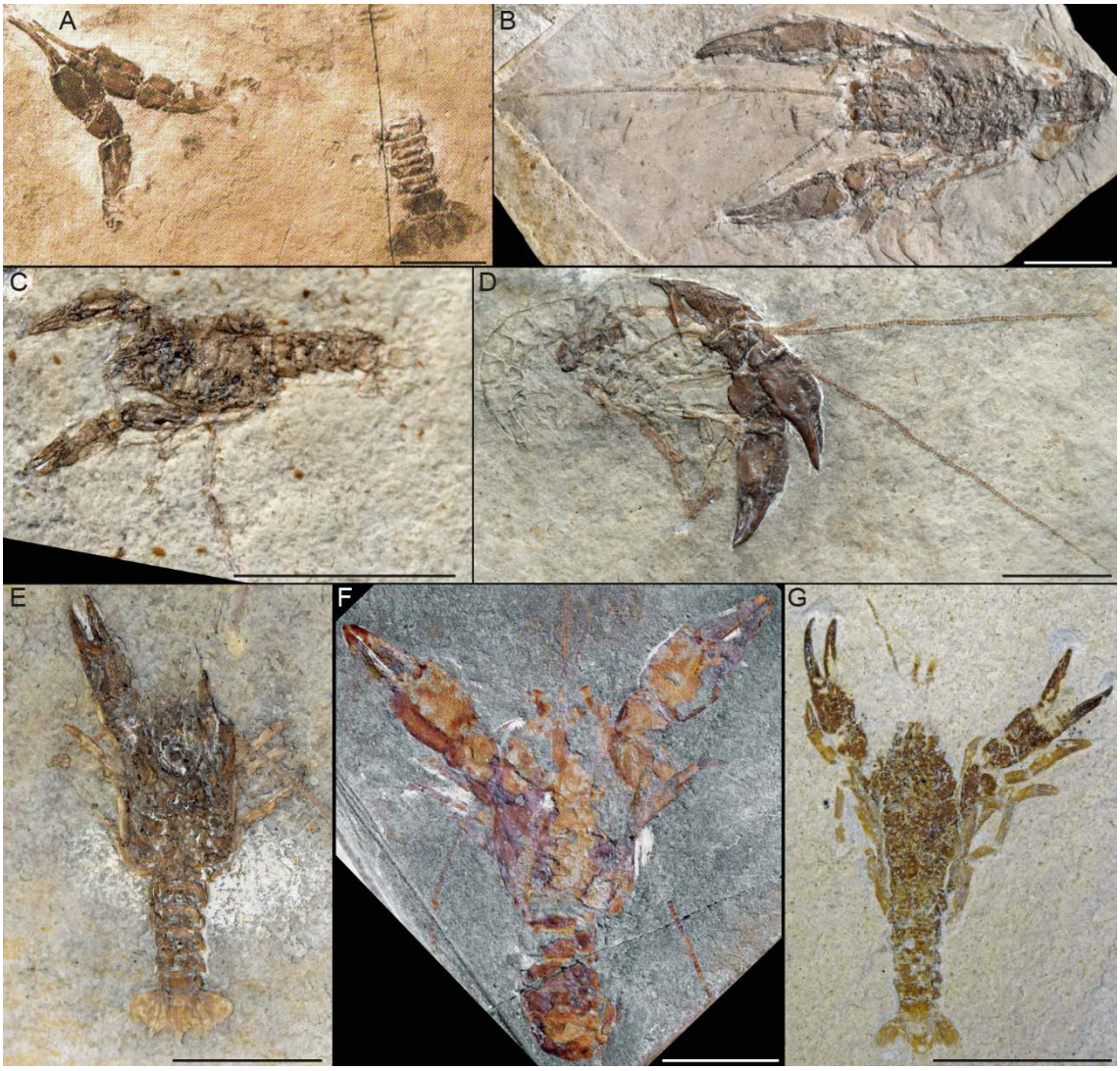


Fig. 78 : Synonymes d'*Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) du Kimméridgien - Tithonien d'Allemagne. **A**, figure originale de Garassino & Schweigert (2006 : pl. 11, fig. 2) de l'holotype d'*Astacus leptodactylus* Germar, 1827 de Solnhofen ; **B**, syntype BSPG AS VI 188 de *Glyphea elongata* Münster, 1839 de Solnhofen ; **C-E**, syntypes de *Glyphea laevigata* Münster, 1839 de Solnhofen : spécimen BSPG AS VII 198 (C), spécimen BSPG AS VII 194 (D), spécimen BSPG AS VII 197 (E) ; **F**, holotype BSPG AS VII 193 de *Glyphea crassula* Münster, 1839 de Solnhofen ; **G**, holotype SMNS 64520 de *Palaeastacus poeschli* Schweigert & Röper, 2001 de Mülheim. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 78: Synonyms of *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) from the Kimmeridgian - Tithonian of Germany. **A**, original figure of Garassino & Schweigert (2006: pl. 11, fig. 2) of the holotype of *Astacus leptodactylus* Germar, 1827 from Solnhofen; **B**, syntype BSPG AS VI 188 of *Glyphea elongata* Münster, 1839 from Solnhofen; **C-E**, syntypes of *Glyphea laevigata* Münster, 1839 from Solnhofen: specimen BSPG AS VII 198 (C), specimen BSPG AS VII 194 (D), specimen BSPG AS VII 197 (E); **F**, holotype BSPG AS VII 193 of *Glyphea crassula* Münster, 1839 from Solnhofen; **G**, holotype SMNS 64520 of *Palaeastacus poeschli* Schweigert & Röper, 2001 from Mülheim. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

La préservation en compression des spécimens d'*E. modestiforme* complique quelque peu les comparaisons avec les autres espèces d'*Eryma*, en particulier au niveau des sillons de la carapace. Néanmoins, la présence d'une extension ventrale au sillon postcervical est l'élément discriminant *E. modestiforme* d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. lerasi*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum* et *E. sulcatum*. La morphologie des P1 d'*E. modestiforme* permet de distinguer cette espèce de certains autres représentants du genre. En effet, le propode sub-rectangulaire diffère de celui, trapézoïdal d'*E. compressum*, *E. georgeii*, *E. mandelslohi*, *E. ornatum* et *E. vocontii*. Il est aussi moins large que le propode

d'*E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. mandelslohi*, *E. ornatum* et *E. quadriverrucatum*. Les doigts subrectilignes des pinces de P1 d'*E. modestiforme* contrastent avec ceux, incurvés vers l'intérieur, d'*E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum* et *E. westphali*. Enfin, l'ornementation d'*E. modestiforme*, qui n'est faite que de fines dépressions, y compris sur les pinces des P1, permet de distinguer aisément cette espèce d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*.

Fig. 79 : Spécimens additionnels d'*Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) du Kimméridgien - Tithonien d'Allemagne. **A**, spécimen BSPG AS VIII 79 d'Eischtätt ; **B-C**, spécimens MFN 2236 P1383/2 MB.A.2859 (B) et MB.A2880 (C) de Solnhofen. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.
Fig. 79: Additionnal specimens of *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) from the Kimmeridgian - Tithonian of Germany. **A**, specimen BSPG AS VIII 79 from Eischtätt; **B-C**, specimens MFN 2236 P1383/2 MB.A.2859 (B) and MB.A2880 (C) from Solnhofen. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

Eryma nippon Karasawa, Ohara & Kato, 2008

Fig. 80

Eryma nippon Karasawa, Ohara & Kato, 2008 : 102, figs 2.6-2.9. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Devillez *et al.* 2016 : 520, 522, 536 ; 2017 : tab. 2, fig. 8. — Devillez & Charbonnier 2017 : 6.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype WMNH-Ge-1140320056.

LOCALITÉ TYPE. — Suhara, Kansai, Japon.

AGE TYPE. — Barrémien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, fortement incurvé à mi-hauteur de la carapace, fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond et étroit ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, légèrement incurvé, joint à la marge dorsale et joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque peu profond, subparallèle au sillon postcervical, subrectiligne, joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et peu profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée, délimitée ventralement par une dépression peu profonde s'étendant entre les sillons antennaire et hépatique ; zone χ plate ; sillon inférieur étroit et peu profond.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, allongé et étroit, comprimé dorso-ventralement ; carpus des P1 court et triangulaire.

Ornementation. — Carapace densément et uniformément couverte de petits tubercules arrondis ; plaque intercalaire ornée d'une rangée de petits tubercules ; présence d'une épine antennaire ; propode et carpus des P1 couverts de petits tubercules arrondis.

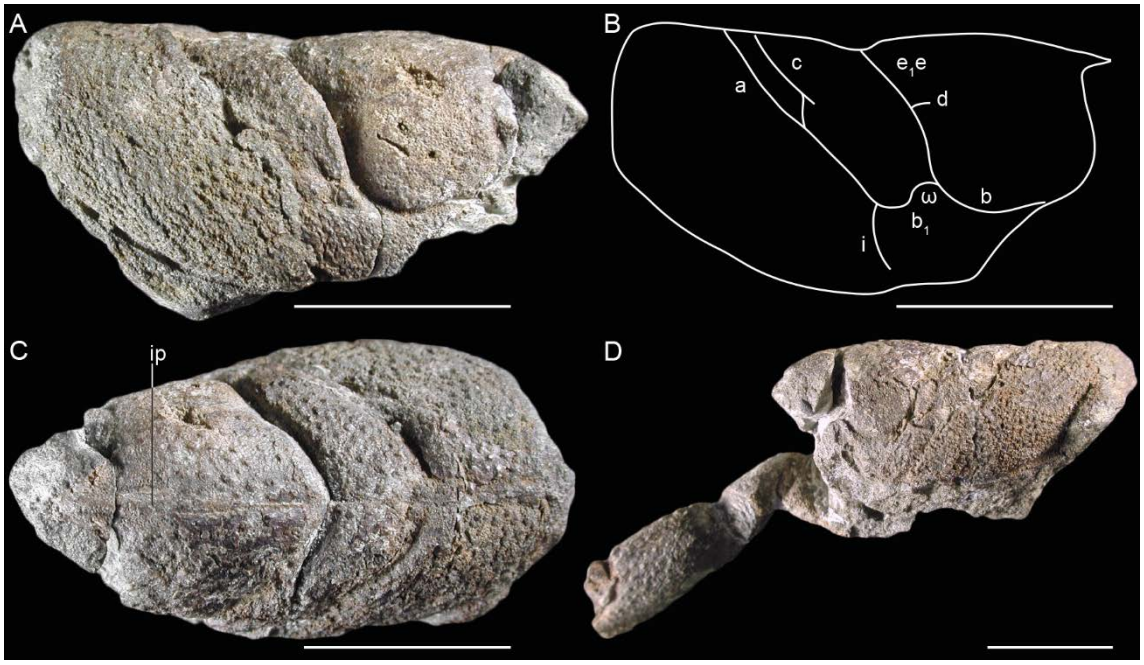


Fig. 80 : *Eryma nippon* Karasawa, Ohara & Kato, 2008 du Barrémien de Suhara (Japon). **A-D**, holotype WMNH-Ge-1140320056 : vue latérale droite de la carapace (A), schéma (B), vue dorsale de la carapace (C), vue latérale gauche (D). Échelles : 1 cm. Photographies : H. Karasawa. Schéma : J. Devillez.

Fig. 80: *Eryma nippon* Karasawa, Ohara & Kato, 2008 from the Barremian of Suhara (Japan). **A-D**, holotype WMNH-Ge-1140320056: right lateral view of the carapace (A), schema (B), dorsal view of the carapace (C), left lateral view (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: H. Karasawa. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par un seul fossile composé d'une carapace préservée en connexion avec le P1 droit. La présence d'un sillon gastro-orbitaire court, d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, d'un

sillon hépatique sinueux, et la forme sub-rectangulaire du propode des P1, qui est aussi comprimé dorso-ventralement sont typiques et supportent l'assignation de l'espèce à *Eryma*.

Le fait que les sillons postcervical, branchio-cardiaque, hépatique et inférieur soient peu marqués chez *E. nippon* est unique au sein du genre. La faible incurvation des sillons postcervical et branchio-cardiaque permet de différencier *E. nippon* d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. lerasi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum* et *E. westphali*. L'ornementation de la carapace d'*E. nippon* est composée exclusivement de tubercules, ce qui n'est pas le cas d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Parmi les autres espèces dont la carapace est uniquement ornée de tubercules, celle d'*E. glaessneri* et *E. jungostrix* ne sont pas homogènes comme celle d'*E. nippon*. Enfin, l'absence de bombement de la zone χ différencie *E. nippon* d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. vocontii*.

Eryma ornatum (Quenstedt, 1858)

Fig. 81

Glyphea ornati Quenstedt, 1858 : 519, pl. 69, figs 1-2.

Eryma calloviensis Oppel, 1861 : 357 ; 1862 : 29, pl. 5, figs 1-2. — Krause 1891 : 205. — Lahusen 1894 : 314, 345. — Van Straelen 1925 : 256, fig. 120. — Beurlen 1928 : 171, 173, pl. 6, figs 1-2 ; 1933 : 89, 91. — Birshtein 1956 : 74. — Förster & Seyed-Emami 1982 :44. — Ilyin 2000 : 152.

Astacus ornati — Étallon 1859 : 193, 196.

Eryma ornata — Étallon 1861 : 166, pl. 8, fig. 2. — Oppel 1861 : 357 ; 1862 : 28. — Morière 1883 : 7 ; 1888 : 139, 140. — Van Straelen 1925 : 239. — Förster 1966 : 106, fig. 17, pl. 14, figs 8, 11. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 44. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Etter 2004 : 384. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Feldmann & Haggart 2008 : 1794.

Astacus mandelslohi — Quenstedt 1885 : 410.

Glyphea ornata — Van Straelen 1922 : 982. — Fisher 2003 : 241.

Erymastacus ornatus — Beurlen 1928 : 173, pl. 6, figs 1-2 ; 1933 : 90. — Hyžný *et al.* 2015 : 375, 379.

Erymastacus cf. *ornatus* — Beurlen 1928 : 174 ; 1933 : 90.

Erymastacus ornati — Glaessner 1929 : 162. — Secrétan 1964 : 74.

Eryma ornatum — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Devillez *et al.* 2016 : 522, 524. — Devillez & Charbonnier 2017 : 6, tab. 1, fig. 2b.

Eryma sp. — Fantescu *et al.* 2018 : 50, fig. 3.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype GPIT/CU/00349.

LOCALITÉ TYPE. — Gammelshausen, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Callovien (Allemagne), Jurassique moyen (Roumanie).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 5 spécimens : GPIT 1 spécimen non numéroté ; NMB F495 ; SMNS 29683, 70284/1, 70284/2.

DESCRIPTION

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond, incliné dans sa moitié dorsale, sub-vertical dans sa moitié inférieure, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, légèrement incurvé, dorsalement large, s'amincit vers son extrémité ventrale, non joint à la marge dorsale et joint au sillon branchio-cardiaque, jonction avec le branchio-cardiaque située en dessous du niveau du sillon gastro-orbitaire ; sillon branchio-cardiaque étroit, subparallèle au sillon postcervical, infléchi ventralement vers sa jonction avec le sillon hépatique, non joint à la marge dorsale et joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 trapézoïdal, assez large, aux contours nettement arrondis, comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, bombé et délimité postérieurement par un sillon étroit ; les doigts sont allongés, de longueur égale, larges à leur base et s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, subrectilignes ou incurvés vers l'intérieur ; marges occlusales avec de courtes dents coniques ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Ornementation de la carapace homogène ; carapace couverte de petits tubercules précédés de dépressions peu profondes en forme de croissant ; région gastrique avec une rangée oblique de tubercules terminée par une épine orbitaire ; présence d'une épine antennaire ; propode des P1 densément couverts de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant.

DISCUSSION. — Cette espèce a été décrite à partir d'une paire de pinces de P1 initialement assignée au genre *Glyphea* Desmarest, 1822. Ce genre regroupe des formes ne disposant pas de pinces véritables, *Glyphea ornati* Quenstedt, 1858 ne pouvait donc pas y être maintenu. L'espèce fut donc brièvement déplacée dans le genre *Astacus* J. C. Fabricius, 1775 par Étallon (1859) avant d'être assignée à *Eryma* (Étallon 1861). Glaessner (1929) désigna par la suite *Eryma ornatum* comme espèce-type du genre *Erymastacus*, préalablement érigé par Beurlen (1928). L'examen du type de cette espèce démontre que les pinces des P1, au propode trapézoïdal, comprimé dorso-ventralement, aux doigts allongés, incurvés vers l'intérieur et s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, sont à relier au genre *Eryma*.

Förster (1966) a intégré *Eryma calloviensis* Oppel, 1861 (Callovien, Allemagne ; Fig. 81B-C) à la synonymie d'*E. ornatum*. *Eryma calloviensis* a été établi sur la base d'une carapace et d'une paire de pinces de P1 présentant des caractéristiques similaires à celles d'*E. ornatum* propode trapézoïdal, comprimé dorso-ventralement, doigts très allongés, incurvés vers l'intérieur et avec une ornementation dense, faite de tubercules précédés de dépressions en forme de croissant. Ces caractéristiques supportent le maintien de la synonymie d'*E. calloviensis* avec *E. ornatum*.

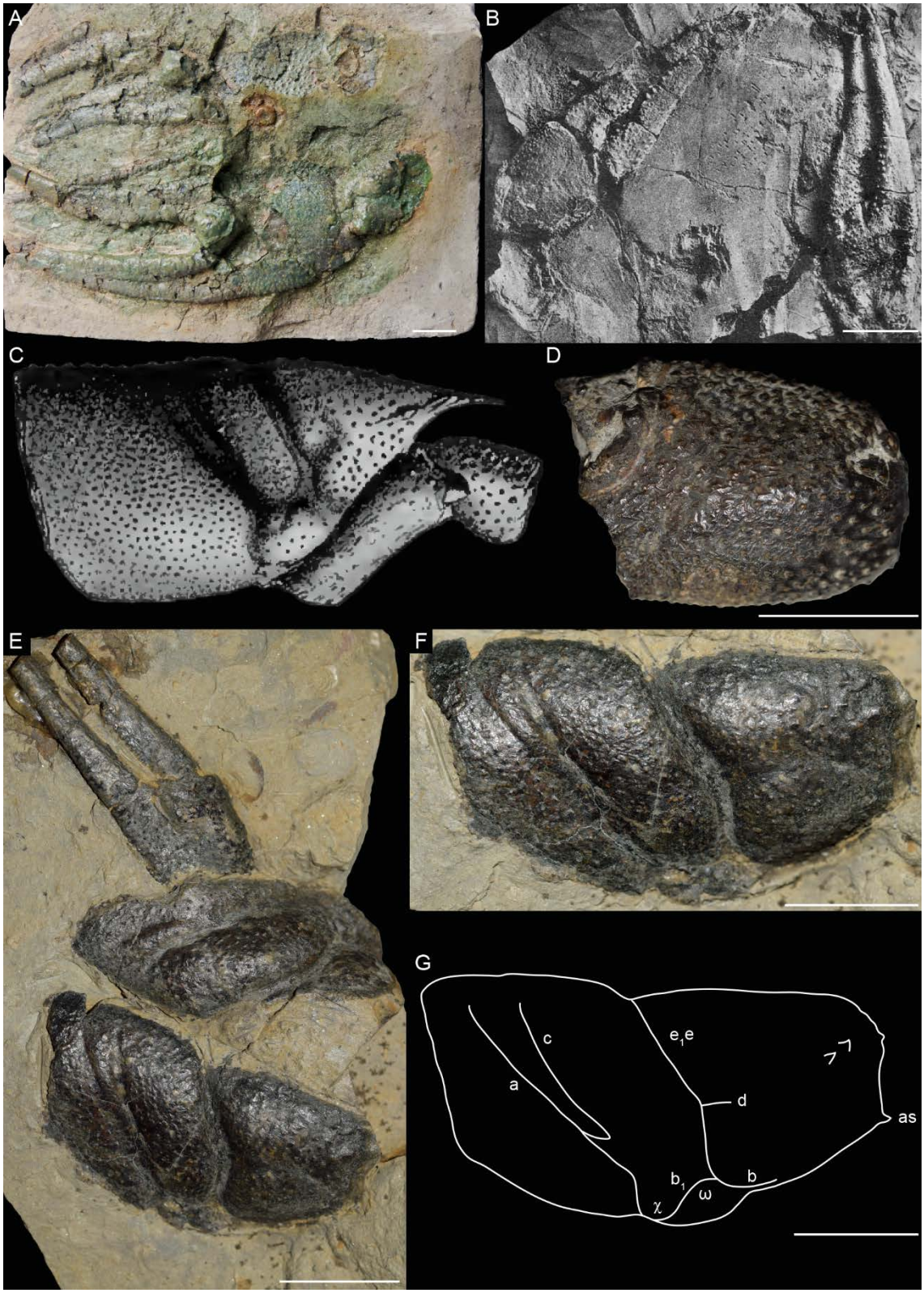


Fig. 81 : *Eryma ornatum* (Quenstedt, 1858) du Callovien d'Allemagne. **A**, lectotype GPIT/CU/00349 de *Glyphea ornati* Quenstedt, 1858 Gammelshausen ; **B**, figure originale de Beurlen (1928 : pl. 6, fig. 1) d'un syntype d'*Eryma calloviensis* Oppel, 1861 de Ursulaberg ; **C**, figure originale d'Oppel (1862 : pl. 5, fig. 2) d'un syntype d'*E. calloviensis* d'Oeschingen ; **D**, spécimen SMNS 29683 de Lautlingen ; **E-G**, spécimen SMNS 70284/2 de Lautlingen : vue générale (E), détail de la carapace (F), schéma de la carapace (G). Échelles : 1 cm. Photographies : G. Schweigert (A), J. Devillez (D-F). Schéma : J. Devillez.

Uniquement connu en Allemagne, une pince de P1 a été figurée par Fantescu *et al.* (2018 : fig. 3). Elle est très semblable au lectotype d'*E. ornatum*, et peut être rattachée à cette espèce, étendant son aire de répartition géographique jusqu'en Roumanie.

Eryma ornatum a une jonction des sillons postcervical et branchio-cardiaque située très bas sur la carapace, contrairement à *E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali* qui ont leur jonction à peu près au niveau du sillon gastro-orbitaire. A cela s'ajoute l'absence d'extension ventrale du sillon postcervical chez *E. ornatum* alors qu'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali* en ont une. Le fait que les zones ω et χ soient toutes les deux enflées permet de distinguer *E. ornatum* d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. nippon* et *E. ventrosum*. Pour ce qui est des pinces des P1, le propode trapézoïdal d'*E. ornatum* se différencie de celui, sub-rectangulaire d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Pour terminer, son ornementation faite de petits tubercules précédés de dépressions permet de différencier *E. ornatum* d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. sinemurianum* et *E. veltheimii* et *E. ornatum* n'a pas l'aspect écailleux des carapaces d'*E. birdi* et *E. sulcatum*.

Eryma oscari Charbonnier, Audo, Garassino & Hyžný, 2017

Fig. 82

Eryma oscari Charbonnier, Audo, Garassino & Hyžný, 2017 : 120, figs 257-259.

Pseudastacus minor — Roger 1946 : 41.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.B18902.

LOCALITÉ TYPE. — Hadjoula, Liban.

AGE TYPE. — Cénomanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

Fig. 81: *Eryma ornatum* (Quenstedt, 1858) from the Callovian of Germany. **A**, lectotype GPIT/CU/00349 of *Glyphea ornati* Quenstedt, 1858 from Gammelshausen; **B**, original figure of Beurlen (1928: pl. 6, fig. 1) of one of the syntypes of *Eryma calloviensis* Oppel, 1861 from Ursulaberg; **C**, original figure of Oppel (1862: pl. 5, fig. 2) of one of the syntypes of *E. calloviensis* from Oeschingen; **D**, specimen SMNS 29683 from Lautlingen; **E-G**, specimen SMNS 70284/2 from Lautlingen: general view (E), details of the carapace (F), schema of the carapace (G). Scale bars: 1 cm. Photographs: G. Schweigert (A), J. Devillez (D-F). Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace aux contours sub-rectangulaires en vue dorsale ; rostre modérément allongé ; échancrure orbitaire marquée ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire étroit, allongé et oblique ; sillon postcervical étroit et peu profond, légèrement incurvé, non joint à la marge dorsale ; sillon branchio-cardiaque peu profond, non joint à la marge dorsale.

Pléon et uropodes. — tergites des somites sub-rectangulaires ; uropodes larges et arrondis ; exopodes de l'uropode avec une petite épine sur le bord externe.

Œil et appendices céphaliques. — Yeux de petites tailles, portés par un pédoncule ; antennules composés de nombreux courts articles cylindriques ; forts pédoncules antennaires, articulés avec une antenne composée de nombreux courts articles cylindriques.

Appendices thoraciques. — Extrémité des Mxp3 arrondie ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire et allongé ; les doigts sont fins et allongés, légèrement incurvés vers l'intérieur ; carpus de P1 court et triangulaire ; mérus de P1 allongé ; P2-P3 terminés par une petite pince ; P2-P5 fins.

Ornementation. — Carapace densément couverte de fines dépressions ; propode et carpus P1 densément couverts de dépressions ; doigts des P1 lisses ; P2-P4 dépourvus d'ornementation.

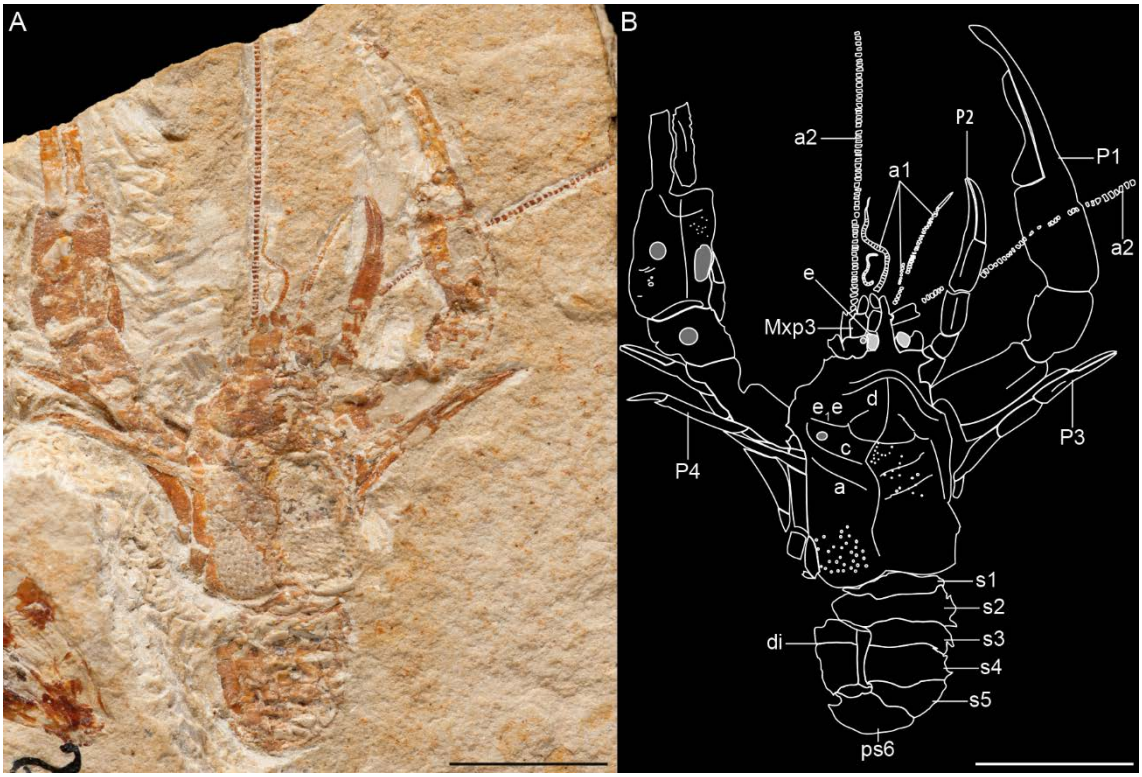


Fig. 82 : *Eryma oscari* Charbonnier, Audo, Garassino & Hyžný, 2017 du Cénomanien d'Hadjoula (Liban). **A-B**, holotype MNHN.F.B18902 : vue générale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : D. Audo. Schéma : D. Audo.

Fig. 82: *Eryma oscari* Charbonnier, Audo, Garassino & Hyžný, 2017 from the Cenomanian of Hadjoula (Lebanon). **A-B**, holotype MNHN.F.B18902: general view (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Photograph: D. Audo. Line drawing: D. Audo.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par un unique fossile qui fut à l'origine attribué à *Pseudastacus minor* Fraas, 1878. Dans leur monographie sur les fossiles de crustacés découverts au Liban, Charbonnier *et al.* (2017) reconnurent le spécimen comme représentant d'une espèce encore inconnue. *Eryma oscari* a été assigné à *Eryma* en raison de l'architecture

des sillons : sillon cervical profond, joint à la ligne dorsale, sillon hépatique connecté au sillon postcervical oblique, sillon branchio-cardiaque sub-parallèle au sillon postcervical. L'examen du spécimen révèle qu'il est difficile d'identifier les sillons postcervical et branchio-cardiaque et il est impossible de voir si il y a une jonction entre eux. En revanche, on constate la présence d'un sillon gastro-orbitaire simple et peu profond et les pinces des P1, avec leur propode sub-rectangulaire allongé portant des doigts fins, allongés et incurvés vers l'intérieur, sont typiques d'*Eryma*.

Seule espèce d'*Eryma* au Crétacé supérieur, *E. oscari* est actuellement l'occurrence la plus récente du genre. Le fait que le spécimen soit préservé en compression limite les comparaisons avec les autres espèces. Le propode des P1 d'*E. oscari* est moins large que celui d'*E. compressum* et *E. quadriverrucatum* et plus court que celui d'*E. veltehimii* et *E. westphali*. Les doigts sont aussi plus allongés que ceux d'*E. modestiforme E. osciensis* et *E. westphali* et sont plus incurvés que chez *E. major* et *E. mandelslohi*, *E. osciensis*. Enfin, l'ornementation composée uniquement de dépressions d'*E. oscari* permet de distinguer cette espèce d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii*, *E. westphali*.

Eryma osciensis Garassino, Audo, Charbonnier & Schweigert, 2014

Fig. 83

Eryma osciensis Garassino, Audo, Charbonnier & Schweigert, 2014 : 92, figs 11-12.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype CSMNF 22003v ; 6 paratypes CSMNF 22003b, 22003l, 22003m, 22003q, 22003s, 22003a4.

LOCALITÉ TYPE. — Monte Fallano, Campania, Italie.

AGE TYPE. — Bajocien – Bathonien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, dépourvu d'épines ; sillon cervical profond, subrectiligne, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire court et oblique, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque étroits et peu profonds.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires ; telson arrondi ; uropodes aussi longs que le telson ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.
Œil et appendices céphaliques. — Forts pédoncules antennulaires, avec trois segments, le dernier (basipodite) est articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; forts pédoncules antennaires, avec trois segments, le dernier (basipodite) est articulé avec un flagelle composé de nombreux courts articles cylindriques ; fort scaphocérite triangulaire.
Appendices thoraciques. — Mxp3 allongé, composé d'articles cylindriques ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, relativement étroit ; les doigts sont fins et

sub-rectilignes, de longueurs égales ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé ; P2-P3 munis de pinces ; P2-P5 fins.

Ornementation. — Carapace couverte de petits tubercules ; somites du pléon dépourvus d'ornementation ; propode et doigt des P1 couverts de petits tubercules ; marge interne du propode des P1 avec une rangée de petites épines ; carpus des P1 couvert de petits tubercules, avec de petites épines sur la surface dorsale.

DISCUSSION. — *Eryma osciensis* est connue par quelques spécimens préservés en compressions. La qualité de la préservation rend difficile l'observation des sillons de la carapace et la plaque intercalaire ne se distingue pas. Par contre, le sillon cervical profond, joint à la ligne dorsale, le gastro-orbitaire court, la présence des sillons postcervical et branchio-cardiaque et la forme des pinces de P1 (propode sub-rectangulaire portant des doigts allongés et fins, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale) justifient l'assignation de cette espèce au genre *Eryma*.

Le fait que les spécimens d'*E. osciensis* soient préservés en compression limite les comparaisons avec les autres espèces. Néanmoins, le fait de posséder des chélipèdes aux doigts rectilignes différencie *E. osciensis* d'*E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii* et *E. ventrosum*. L'ornementation d'*E. osciensis*, uniquement faite de tubercules, est un autre élément permettant de distinguer l'espèce d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*.

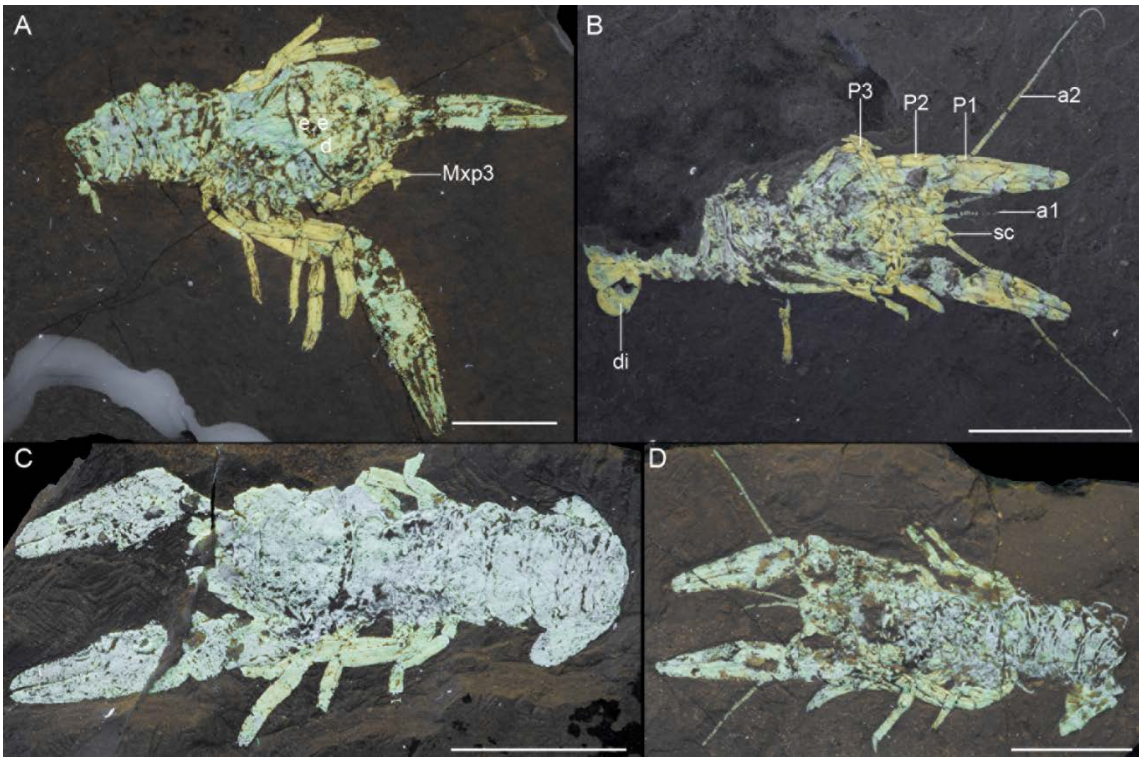


Fig. 83 : *Eryma osciensis* Garassino, Audo, Charbonnier & Schweigert, 2014 du Bajocien – Bathonien de Monte Fallano (Italie), éclairés aux UV. **A**, holotype CSMNF 22003v ; **B**, paratype CSMNF 22003q ; **C**, spécimen CSMNF 220035 ; **D**, paratype CSMNF 22003b. Échelles : 1 cm. Photographie : D. Audo.

Fig. 83: *Eryma osciensis* Garassino, Audo, Charbonnier & Schweigert, 2014 from the Bajocian – Bathonian of Monte Fallano (Italy), with UV light. **A**, holotype CSMNF 22003v; **B**, paratype CSMNF 22003q; **C**, specimen CSMNF 220035; **D**, paratype CSMNF 22003b. Scale bars: 1 cm. Photograph: D. Audo.

Eryma quadriverrucatum Trautschold, 1866

Fig. 84

Eryma quadriverrucata Trautschold, 1866 : 20, pl. 3, fig. 5. — Quenstedt 1885 : 410. — Lahusen 1894 : 313, 316, 318, pl. 1, figs 2-5. — Van Straelen 1925 : 274, fig. 127. — Glaessner 1929 : 158. — Gerasimov 1955 : 24, pl. 8, figs 1-3. — Birshtein 1956 : 74, 75. — Secrétan 1964 : 70. — Förster 1966 : 121. — Gerasimov *et al.* 1996 : 9, 30, pl. 6, figs 1-3. — Ilyin 2000 : 151. — Feldmann & Titus 2006 : 64.

Eryma mosquensis Lahusen, 1894 : 318, pl. 1, figs 6-8. — Van Straelen 1925 : 244, 276. — Glaessner 1929 : 157. — Gerasimov 1955 : 25, pl. 8, figs 5-7. — Birshtein 1956 : 75. — Secrétan 1964 : 70, 74. — Förster 1966 : 122. — Gerasimov *et al.* 1995 : 9, 30, pl. 4, figs 8-10. — Ilyin 2000 : 152, 154, tab. 1. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma mosquensis pustulifera — Glaessner 1929 : 157.

Eryma aff. *quadriverrucata* — Gerasimov 1955 : 64, pl. 8, fig. 9.

Eryma guadriverrucata — Ilyin 2000 : 151, tab. 1.

Eryma quadriverrucatum — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype conservé au musée de Paléontologie et Stratigraphie de l'Université de Saint Pétersbourg.

LOCALITÉ TYPE. — Choroshowo, Podmoskovié, Russie.

AGE TYPE. — Tithonien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Tithonien (Russie).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire étroite ; sillon cervical large et profond, fortement incliné et incurvé dans sa partie dorsale, sub-vertical sous son inflexion médiane, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire court et profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical profond, incurvé, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon branchio-cardiaque sous le niveau du sillon gastro-orbitaire, sans extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque profond, fortement incliné, fortement incurvé, avec une forte inflexion vers sa jonction avec le sillon hépatique, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Tergites des somites sub-rectangulaires ; pleurites des somites sub-triangulaires, dirigés vers l'arrière, avec un bourrelet arrondi à leur base.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 trapézoïdal, comprimé dorso-ventralement, avec un bombement longitudinal médian sur la face ventrale, bombement médian bordé par une dépression parallèle au bord interne ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et délimité postérieurement par un sillon étroit et peu profond ; index large à sa base ; mérus des P1 allongé ; P2-P5 fins.

Ornementation. — Carapace avec une ornementation dense composée de petits tubercules entourés de petites dépressions irrégulières ; plaque intercalaire avec une rangée de petits tubercules ; région céphalique avec une rangée orbitaire oblique de tubercules terminée par une épine orbitaire ; région antennaire avec une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon couverts de petites dépressions ; propode des P1 densément couverts de petits tubercules ; mérus des P1 lisse ; P2-P5 lisses.

DISCUSSION. — Décrite par Trautschold (1866) sur la base d'une carapace isolée issue du Tithonien de Russie, cette espèce a été assignée au genre *Eryma* avec justesse compte tenu de son sillon gastro-orbitaire court, de la présence d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque et de la sinuosité du sillon hépatique qui sont autant de caractéristiques du genre.

Eryma mosquensis Lahusen, 1894 (Tithonien, Russie ; Fig. 84E-F) a été décrite sur la base de fragments de P1, dont le propode sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement et les doigts fins et allongés sont typiques d'*Eryma*. Gerasimov *et al.* (1995) ont rapporté à cette espèce une carapace dont les sillons postcervical et branchio-cardiaque sont convergents et se rejoignent dans la moitié inférieure de la carapace, et dont l'ornementation fine lui donne un aspect granuleux. Ces caractéristiques sont identiques à celle d'*E. quadriverrucatum*. *Eryma mosquensis* est donc considérée comme synonyme plus récent d'*E. quadriverrucatum*.

Eryma quadriverrucatum a une jonction des sillons postcervical et branchio-cardiaque située très bas sur la carapace, ceci est inhabituel chez *Eryma*. En effet, la jonction de ces deux sillons se fait généralement à peu près à hauteur du sillon gastro-orbitaire comme c'est le cas chez *E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. De plus, l'absence d'extension ventrale au sillon postcervical différencie d'*E. quadriverrucatum* d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Le fait que les zones ω et χ soient toutes les deux enflées permet de distinguer *E. quadriverrucatum* d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. nippon* et *E. ventrosum*. Le propode des P1 d'*E. quadriverrucatum* est plus large que celui d'*E. amalthei*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. De plus, il est de forme sub-rectangulaire alors que celui d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. mandelslohi*, *E. ornatum* et *E. vocontii* est trapézoïdal. Enfin, l'ornementation d'*E. quadriverrucatum*, faite à la fois de tubercules et de dépressions, ne correspond pas à celle d'*E. amalthei*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. oscari* et *E. sinemurianum*, faite uniquement de dépressions et à celle d'*E. antiquum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. nippon*, *E. osciensis* et *E. veltheimii*, faite uniquement de tubercules. Enfin, parmi les formes possédant une ornementation incluant tubercules et dépressions, le fait que les dépressions soient irrégulières est un élément permettant de différencier *E. quadriverrucatum* des espèces dont les dépressions précèdent les tubercules et ont une forme de croissant : *E. compressum*, *E. lerasi*, *E. ornatum*, *E. ventrosum* et *E. vocontii*.

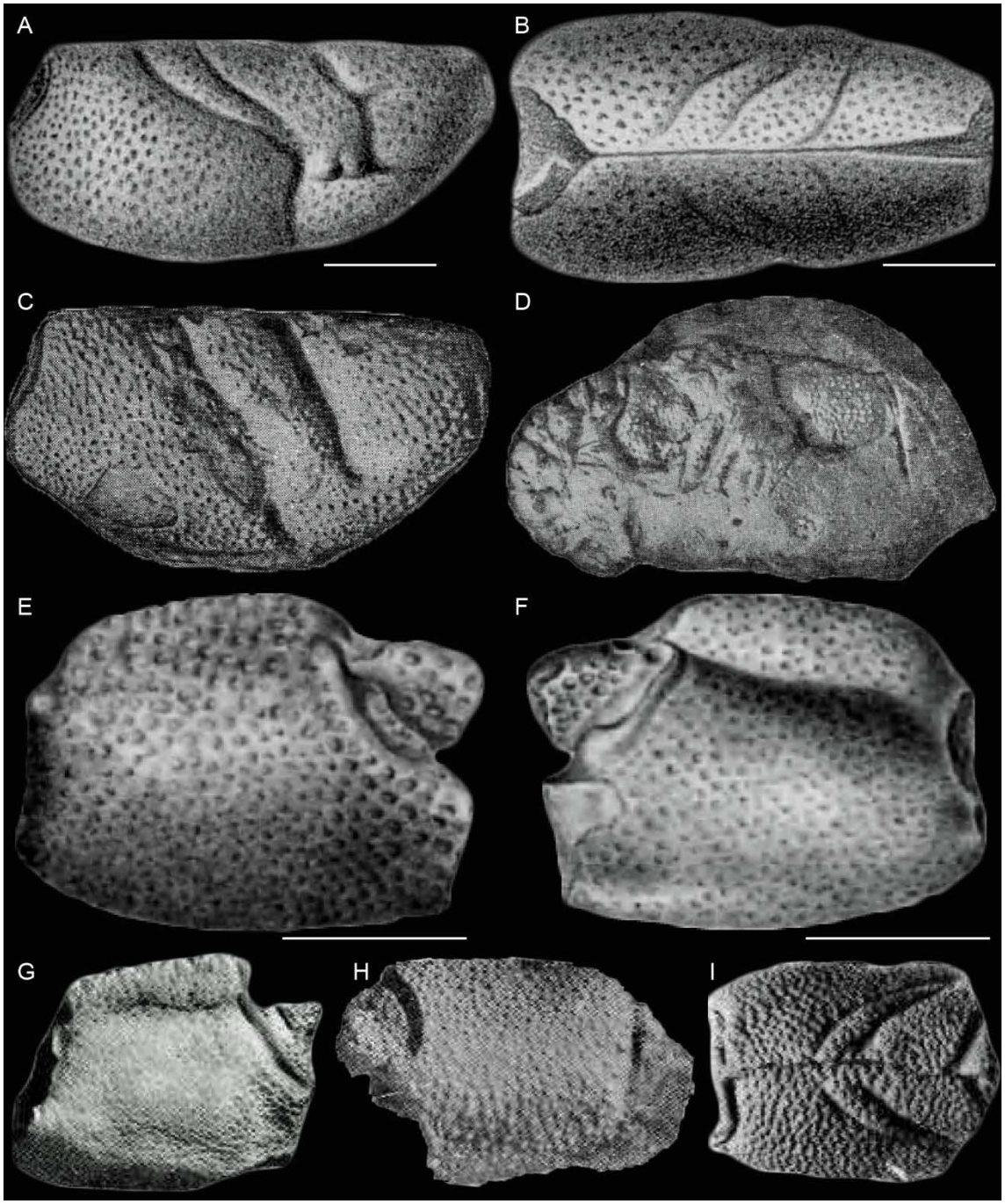


Fig. 84 : *Eryma quadriverrucatum* Trautschold, 1866 du Tithonien de Russie. **A-B**, figures originales de Trautschold (1866 : pl. 3, fig. 5) de l'holotype de Choroshowo : vue latérale (A), vue dorsale (B) ; **C**, figure originale de Gerasimov (1955 : pl. 8, fig. 3) de Ryazan ; **D**, figure originale de Gerasimov (1955 : pl. 8, fig. 1) de Ryazan ; **E-F**, figures originales de Lahusen (1894 : pl. 1, fig. 6) d'un syntype d'*Eryma mosquensis* de Mneviki : vue dorsale (E), vue ventrale (F) ; **G**, figure originale de Gerasimov *et al.* (1995 : pl. 4, fig. 9) de Moscou ; **H**, figure originale de Gerasimov *et al.* (1995 : pl. 4, fig. 8) de Moscou ; **I**, figure originale de Gerasimov *et al.* (1995 : pl. 4, fig. 10) de Moscou. Échelles : 1 cm.

Fig. 84: *Eryma quadriverrucatum* Trautschold, 1866 from the Tithonian of Russia. **A-B**, original figures of Trautschold (1866: pl. 3, fig. 5) of the holotype from Choroshowo: lateral view (A), dorsal view (B); **C**, original figure of Gerasimov (1955: pl. 8, fig. 3) from Ryazan; **D**, original figure of Gerasimov (1955: pl. 8, fig. 1) from Ryazan; **E-F**, original figures of Lahusen (1894: pl. 1, fig. 6) of one of the syntypes of *Eryma mosquensis* from Mneviki: dorsal view (E), ventral view (F); **G**, original figure of Gerasimov *et al.* (1995: pl. 4, fig. 9) from Moscow; **H**, original figure of Gerasimov *et al.* (1995: pl. 4, fig. 8) from Moscow; **I**, original figure of Gerasimov *et al.* (1995: pl. 4, fig. 10) from Moscow. Scale bars: 1 cm.

Eryma sinemurianum (Garassino, 1996)

Fig. 85

Phlyctisoma sinemuriana Garassino, 1996 : 338, fig. 145 n°18-21. — Monaco & Garassino 2000 : fig. 4.

Pustulina sinemuriana — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

Eryma sinemuriana — Devillez & Charbonnier 2017 : 6, tab. 1, fig. 3c-d. — Devillez *et al.* 2018 : 146.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MSNM i13517 ; 3 paratypes MSNM i9887, i10357, i10450.

LOCALITÉ TYPE. — Osteno, Lombardie, Italie.

AGE TYPE. — Sinémurien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre allongé et étroit, dépourvu d'épines ; sillon cervical large et profond, subrectiligne, joint à la marge dorsale ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace ; sillons postcervical et branchio-cardiaque convergents, joints au niveau du sillon gastro-orbitaire, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical subrectiligne et sub-vertical ; sillon branchio-cardiaque fortement incliné.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires, avec un bourrelet faiblement bombé et allongé à leur base ; telson arrondi, avec deux crêtes longitudinales le long des bords latéraux ; uropodes larges et arrondis, aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse, une carène longitudinale.
Appendices céphaliques. — Yeux de petite taille ; large basipodite antennaire ; scaphocérite large et trapézoïdal.
Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire ; doigts des P1 allongés, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, de longueurs identiques, incurvés vers l'intérieur ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé ; P2-P4 fins ; P2 muni de petites pinces.
Ornementation. — Carapace densément couverte de petites dépressions ; tergites et pleurites des somites du pléon couverts de petites dépressions ; telson couvert de petites dépressions, avec un fort tubercule dans la partie proximale des crêtes longitudinales ; uropodes couverts de petites dépressions ; propode et carpus des P1 couverts de petites dépressions ; P2- P5 ornés de petites dépressions espacées.
DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par quelques spécimens préservés en compression, compliquant l'observation des sillons de la carapace. Elle fut à l'origine assignée au genre *Pustulina*. L'examen du matériel type par Devillez & Charbonnier (2017) a abouti au placement de l'espèce au sein du genre *Eryma*. Cette assignation est supportée par la présence d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, d'un sillon gastro-orbitaire court et par la forme des pinces de P1 (propode sub-rectangulaire avec de doigts allongés, fins, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, incurvés vers l'intérieur).

Le mode de préservation des fossiles d'*E. sinemurianum* rend difficile les comparaisons avec les autres espèces d'*Eryma*. Le fait d'avoir des doigts incurvés distingue *E. sinemurianum* d'*E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. osciensis*, et *E. vocontii*. Le propode des P1 assez court distingue aussi *E. sinemurianum* d'*E. veltheimii* et *E. westphali*. *Eryma sinemurianum* fait aussi partie des espèces dont la carapace est couverte de dépressions, ce qui n'est pas le cas d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. osciensis*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*.

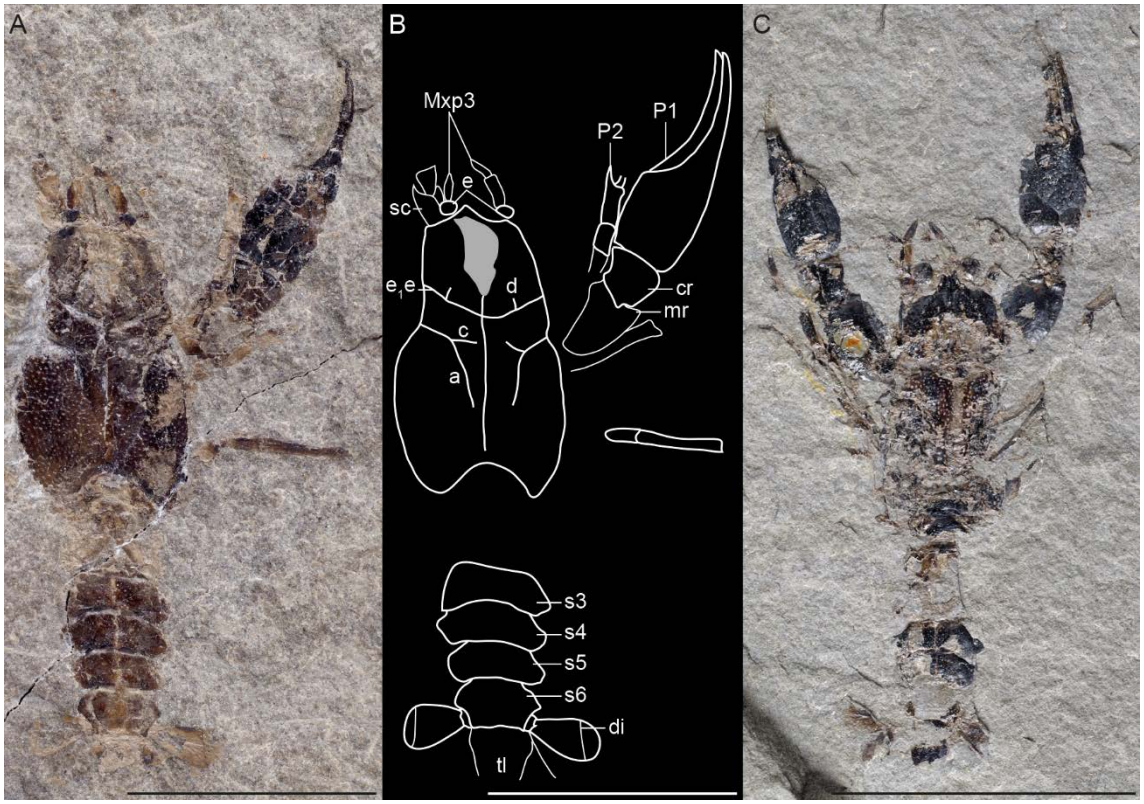


Fig. 85 : *Eryma sinemurianum* (Garassino, 1996) du Sinémurien d'Osteno (Italie). **A-B**, holotype MSNM i13517 : vue générale (A), schéma (B) ; **C**, paratype MSNM i10450. Échelles : 1 cm. Photographies : A. Garassino. Schéma : J. Devillez.

Fig. 85: *Eryma sinemurianum* (Garassino, 1996) from the Sinemurian of Osteno (Italy). **A-B**, holotype MSNM i13517: general view (A), schema (B); **C**, paratype MSNM i10450. Scale bars: 1 cm. Photographs: A. Garassino. Line drawing: J. Devillez.

Eryma sulcatum Harbort, 1905

Fig. 86

Eryma sulcata Harbort, 1905 : 15, pl. 1, fig. 11, pl. 11, fig. 4. — Glaessner 1929 : 159. — Woods 1930 : 80, pl. 22, figs 5-6. — Van Straelen 1936 : 9. — Förster 1966 : 124, fig. 23, pl. 17, figs 2, 4. — Taylor 1979 : 34. — Feldmann & Titus 2006 : 64.

Eryma sp. cf. *E. sulcata* — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 610, fig. 1a. — Aguirre-Urreta 1989 : 505, 508, 514, fig. 6, pl. 55, fig. 5.

Eryma sulcatum — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Devillez *et al.* 2016 : 520, 521, 522, 536, tab. 1, fig. 4I-L ; 2017 tab. 2, fig. 8. — Devillez & Charbonnier 2017 : 6, tab. 1, fig. 3I-L.

Astacodes falcifer — Bell 1863 : pl. 9, figs 7-8.

MATÉRIEL TYPE. — Néotype SM B11437, désigné par Devillez *et al.* (2016).

LOCALITÉ TYPE. — Speeton, Yorkshire, Royaume-Uni.

AGE TYPE. — Hauterivien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Hauterivien (Allemagne, Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 11 spécimens : NHMUK 52081, In.27305 (moulage du syntype de Harbort), In.27307 (moulage du syntype de Harbort), In.27308 (moulage du syntype de Harbort), In.27309 (moulage du syntype de Harbort), In.27310 (moulage du syntype de Harbort), In.27837, In.61410, In.61411, 1 spécimen non numéroté ; SM B11438.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, dépourvu d'épines ; marge dorsale de la région céphalique légèrement incurvée vers le bas ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire lisse ; sillon cervical profond et fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et peu profond ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical légèrement convexe vers l'avant, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace ; sillon branchio-cardiaque profond et fortement incliné, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe ; zone ω légèrement bombée, délimitée ventralement par une dépression étroite et peu profonde s'étendant entre les sillons antennaire et hépatique ; zone χ légèrement bombée ; sillon inférieur incurvé vers l'avant.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; pleurites de s2 plus larges et courts et pleurites de s3-s4 plus étroits et allongés.
Œil et appendices céphaliques. — Yeux de petites tailles, portés par un pédoncule, avec de nombreuses facettes de très petite taille.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 plus long que large, relativement épais avec des bords intérieur et extérieur arrondis ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, faiblement bombé et non délimité postérieurement par un sillon ; les doigts sont fins, sub-rectilignes ou légèrement incurvés vers l'intérieur ; marge occlusale légèrement denticulée ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé et de section triangulaire, avec un court processus articulaire à l'extrémité distale de la marge externe ; P2-P5 fins.
Ornementation. — Carapace avec une ornementation dense composée de petits tubercules et de dépressions ; région branchiale avec des tubercules plus fins et des dépressions plus larges ; région gastrique avec une rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; région céphalique avec une rangée de tubercules orbitaire oblique terminée par une forte épine orbitaire ; tergites et pleurites des somites du pléon densément couverts de petites dépressions ; propode et doigt des P1 densément couverts de petits tubercules et de profondes dépressions ; carpus des P1 avec une ornementation plus forte que celle du propode et des doigts, avec une forte épine à l'extrémité distale de la marge externe ; mérus des P1 présentant la même ornementation que le carpus, avec des épines le long de la marge dorsale ; P2-P5 couverts de petites dépressions.

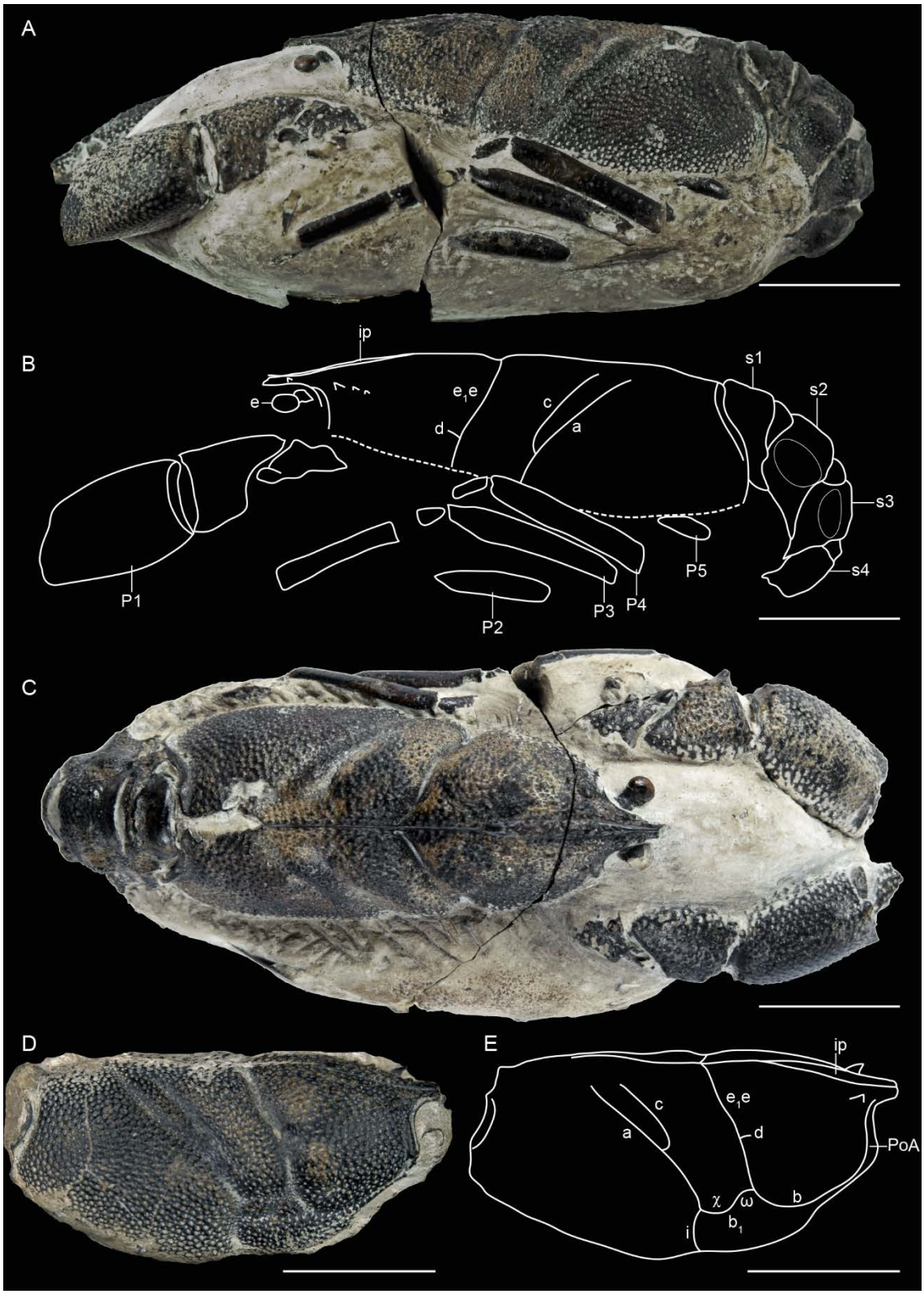


Fig. 86 : *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 de l'Hauterivien de Speeton (Royaume-Uni). **A-C**, néotype SM B11437 : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C) ; **D-E**, spécimen NHMUK In.27837 : vue générale (D), schéma (E). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Fig. 86: *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 from the Hauterivian of Speeton (United Kingdom). **A-C**, neotype SM B11437: lateral view (A), schema (B), dorsal view (C); **D-E**, specimen NHMUK In.27837: general view (D), schema (E). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — Le matériel type original d'*Eryma sulcatum* est aujourd'hui détruit (Förster 1966). Il en reste des moulages dans les collections du NHMUK (In.27305, In.27307, In.27308, In.27309, In.27310), mais leur piètre qualité a conduit Devillez *et al.* (2016) à désigner un néotype. Cette espèce est assignée au genre *Eryma* en raison de la présence d'un court sillon gastro-orbitaire, d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace et d'un sillon hépatique sinueux.

Une des rares espèces d'*Eryma* au Crétacé, avec *E. glaessneri*, *E. nippon, E. oscari* et *E. vocontii*, *E. sulcatum* possède une ornementation composée de petits tubercules entre lesquels se situent des dépressions assez larges qui donnent un aspect écailleux à la carapace. Seul *E. birdi* possède une ornementation conférant un aspect similaire à sa carapace. L'absence d'extension ventrale au sillon postcervical distingue aussi *E. sulcatum* d'*E. antiquum*, *E. birdi*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. sinemurianum*, *E. ventrosum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. Le fait que les zones ω et χ soient enflées toutes les deux permet aussi de distinguer *E. sulcatum* d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. nippon*, *E. veltheimii* et *E. vocontii*.

Eryma veltheimii (Münster, 1839)

Fig. 87

Glyphea veltheimii Münster, 1839 : 22, pl. 10, fig. 1. — Fraas 1855 : 94. — Glaessner 1929 : 159. — Woods 1930 : 80, pl. 22, figs 5-6. — Van Straelen 1936 : 9. — Förster 1966 : 124, fig. 23, pl. 17, figs 2, 4. — Taylor 1979 : 34. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Karasawa *et al.* 2013 : tab. 1.

Eryma veltheimii — Bronn 1849 : 579. — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 36, pl. 7, fig. 5. — Beurlen 1928 : 156. — Schweigert *et al.* 2000 : 7, fig. 1c, pl. 4, figs 1-3. — Garassino & Schweigert 2006 : 8, fig. 8, pl. 1, fig. 2, pl. 11, figs 3-4. — Feldmann & Titus 2006 : 64.

Clytia veltheimii — Beurlen 1928 : 170.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype BSPG AS VII 186.

LOCALITÉ TYPE. — Carrière Kapfelberg près de Kehlheim, Bavière, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Rostre court, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; région céphalique large, représentant environ la moitié de la longueur de la carapace ; sillon cervical large et profond, fortement incliné, joint à la marge dorsale ; sillon gastro-orbitaire profond, allongé et oblique ; sillon postcervical non identifiable ; sillon branchio-cardiaque large et profond, fortement incliné.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires ; telson avec une ligne médiane et deux crêtes longitudinales le long des bords latéraux, chacune terminée par une petite épine ; uropodes aussi longs que le telson, avec une petite épine sur leur bord externe ; endopodes de

l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse, une carène longitudinale.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, très allongé, comprimé dorso-ventralement ; présence d'une forte épine surplombant le dactyle ; doigts fins, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, légèrement incurvés vers l'intérieur ; marge occlusale dépourvue de dents ; carpus des P1 court et triangulaire ; P2-P5 fins.

Ornementation. — Carapace avec une ornementation dense composée de petits tubercules ; plaque intercalaire couverte de petits tubercules disposés irrégulièrement ; région céphalique avec une rangée orbitaire oblique de tubercules ; présence d'une forte épine antennaire ; propode et doigt des P1 lisses.

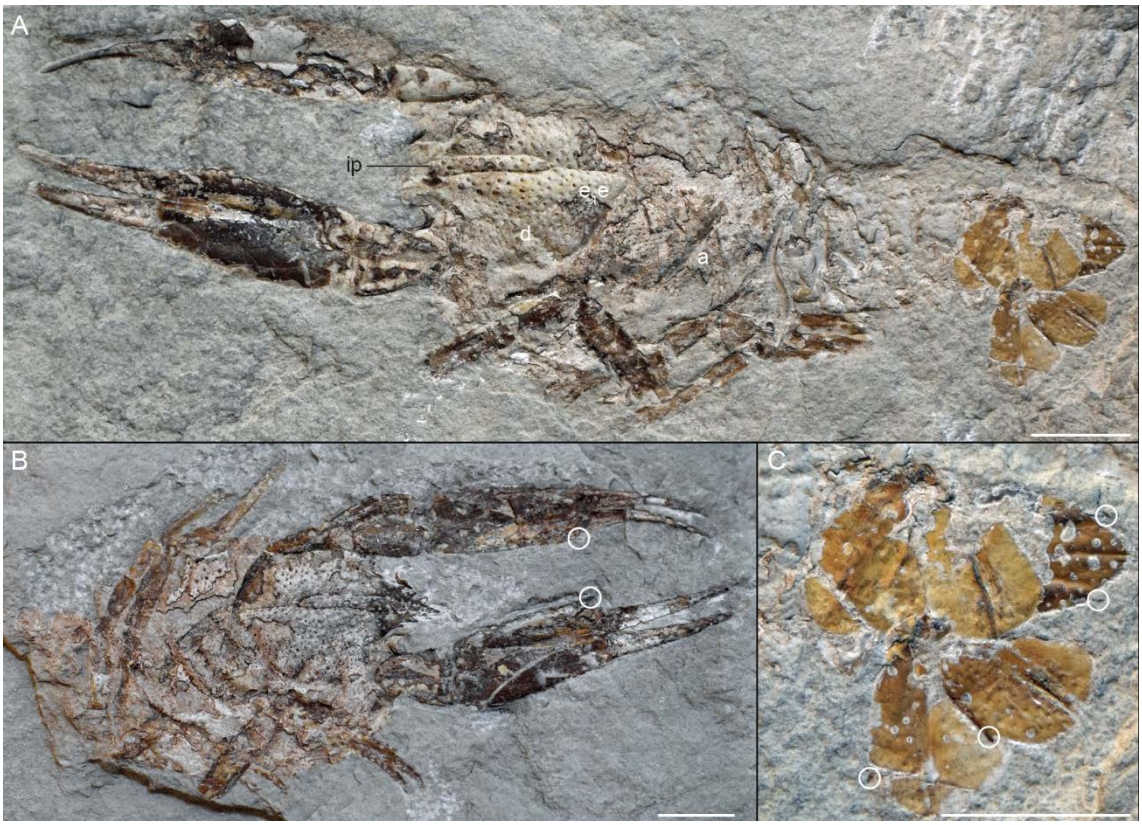


Fig. 87 : *Eryma veltheimii* (Münster 1839) du Kimméridgien de Kehlheim (Allemagne). **A-C**, holotype BSPG AS VII 186 : vue générale de la plaque principale (A), vue générale de la plaque secondaire (B), détail du telson et des uropodes (C). Les cercles blancs soulignent les épines. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 87: *Eryma veltheimii* (Münster 1839) from the Kimmeridgian of Kehlheim (Germany). **A-C**, holotype BSPG AS VII 186: general view of the principal plate (A), general view of the second plate (B), details of the telson and uropods (C). White circles shows the spines. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par un unique fossile découvert dans les calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne. Les sillons de la carapace sont difficilement observables et seul certains d'entre eux sont clairement identifiés. Cependant, cette espèce peut être assignée au genre *Eryma* du fait de la présence d'un sillon gastro-orbitaire qui ne se divise pas en deux branches vers son extrémité distale et de la forme des pinces des P1 dont le propode est allongé, sub-rectangulaire, avec des doigts incurvés vers l'intérieur, allongés et qui s'amincissent progressivement vers leur extrémité distale.

La difficulté d'identifier les sillons de la carapace d'*Eryma veltheimii* liée à la préservation ne permet pas d'effectuer de comparaisons à ce niveau avec les autres espèces. Au

sein du genre *Eryma*, l'épine située sur l'extrémité distale du bord interne du propode des P1 que possède *E. veltheimii* n'a pas d'équivalent. De même, l'absence d'ornementation des pinces des P1 ne se retrouve que chez *E. veltheimii* et *E. westphali*. La présence d'épines sur le rostre est aussi une chose inhabituelle chez *Eryma*, et si *E. veltheimii* en possède, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. osciensis*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. vocontii* en sont dépourvues. Outre la présence d'épines sur le rostre et à l'extrémité distale du bord interne du propode des P1, Garassino & Schweigert (2006) avaient fait remarquer que l'absence d'épines sur la marge du telson est un élément permettant de distinguer *E. veltheimii* d'*E. modestiforme*. Mais l'examen attentif du spécimen indique que deux épines marginales sont en réalité présentes, comme chez *E. modestiforme*. Enfin, l'ornementation de la carapace d'*E. veltheimii* est composée uniquement de tubercules, ce qui n'est pas le cas d'*E. amalthei*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. vocontii*.

Eryma ventrosum (Meyer, 1835)

Figs 88-97

Glyphea ventrosa Meyer, 1835 : 329 ; 1836 : 56. — Quenstedt 1857 : 599, pl. 74, fig. 20.

Clytia girodi Étallon, 1857 : 19 n. syn (nomen nudum).

Bolina thirriae Étallon, 1859 : 198, pl. 5, fig. 5.

Eryma greppini Oppel, 1861 : 357 ; .1862 : 27, pl. 4, figs 8-9 n. syn. — Trautschold 1866 : 20, 21. — Quenstedt 1857 : 321 ; 1885 : 410. — Carter 1886 : 549. — Krause 1891 : 201. — Lissajous 1907 : 66. — Van Straelen 1925 : 245, fig. 114. — Secrétan 1964 : 69. — Wannier & Panchaud 1977 : 931. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 43. — Bravi *et al.* 2014 : 94. — Charbonnier *et al.* 2014b : 333, figs 2-4.

Eryma radiata Oppel, 1861 : 358 ; 1862 : 31, pl. 6, figs 2-3. — Morière 1888 : 143. — Lahusen 1894 : 318. — Förster 1966 : 113. — Etter 2004 : 384. — Feldmann & Titus 2006 : 64.

Eryma subventrosa Étallon, 1861 : 165. — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 33. — Van Straelen 1925 : 263. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma rugosa Étallon, 1861 : 167, pl. 8, figs 3-4. — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 31. — Lahusen 1894 : 321.

Eryma babeaui Étallon, 1861 : 169, pl. 8, fig. 1. — Oppel 1861 : 359 ; 1862 : 42, pl. 10, fig. 8. — Dollfus 1863 : 36. — Morière 1883 : 165. — Carter 1886 : 548, pl. 16, fig. 3. — Krause 1891 : 207. — Sauvage 1891 : 92, 95, pl. 4, figs 1-2. — Van Straelen 1925 : 269, fig. 125. — Woods 1930 : 78. — Förster 1966 : 115, pl. 16, fig. 4. — Carriol 1991 : 222. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Devillez *et al.* 2016 : 524, tab. 1.

Eryma thurmanni Étallon, 1861 : 169, pl. 7, fig. 4. — Oppel 1861 : 359 ; 1862 : 42. — Étallon & Thurmann 1862 : 437, pl. 60, fig. 11. — Van Straelen 1925 : 268. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma affinis Ferry, 1865 : 368, pl. 7, figs 3-4. — Lissajous 1907 : 66. — Van Straelen 1925 : 249, fig. 116. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 102. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Bravi *et al.* 2014 : 94. — Charbonnier *et al.* 2014b : 335.

Eryma villersi Morière, 1883 : 166, pl. 1, figs 1-5. — Carter 1886 : 548, pl. 16, fig. 3. — Hée 1924 : 130. — Van Straelen 1925 : 265, pl. 9, fig. 1-2. — Glaessner 1929 : 163. — Woods 1930 : 78. — Förster 1966 : 110. — Carpentier *et al.* 2006 : 624, fig. 8. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma falcifera Morière, 1888 : 141, pl. 5, figs 1-2. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma corbieri Morière, 1888 : 142, pl. 5, fig. 3. — Krause 1891 : 205. — Hée 1924 : 132. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma caraboeufi Morière, 1888 : 143, pl. 5, fig. 4. — Hée 1924 : 131. — Van Straelen 1925 : 254. — Glaessner 1929 : 162. — Förster 1966 : 103. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma meandrina Krause, 1891 : 204, pl. 13, fig. 7. — Van Straelen 1925 : 253. — Beurlen 1928 : 174. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma crassimanus Krause, 1891 : 205, pl. 13, fig. 5. — Van Straelen 1925 : 267. — Beurlen 1928 : 157, 162, 163. — Glaessner 1929 : 153. — Förster 1966 : 113. — Feldmann & Titus 2006 : 63.

Eryma fossata Krause, 1891 : 205, pl. 13, fig. 6. — Beurlen 1928 : 157, 159, 163. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 113. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 44. — Feldmann & Titus 2006 : 63.

Eryma leblanci Sauvage, 1891 : 90, pl. 4, fig. 6. — Carriol 1991 : 224.

Eryma boloniensis Sauvage, 1891 : 92, pl. 3, figs 5-6. — Van Straelen 1925 : 282. — Glaessner 1929 : 152. — Förster 1966 : 116 (non pl. 16, fig. 5). — Carriol 1991 : 223. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma beaugrandi Sauvage, 1891 : 94, pl. 4, fig. 3. — Carriol 1991 : 223.

Eryma cumonti Van Straelen, 1921 : 139, pl. 1, figs 2-3 ; 1922 : 983 ; 1925 : 253, fig. 118. — Secrétan 1964 : 67, 68. — Förster 1966 : 103. — Fischer 2003 : 241. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Charbonnier 2009 : 15, 158, tab. 14. — Charbonnier *et al.* 2010 : 115, tabs 1-2, figs 3B, 4E ; 2014a : 375. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma morieri Hée, 1924 : 128, pl. 3, fig. 2. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma corallina Van Straelen, 1925 : 255, fig. 119, pl. 8, fig. 4. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 103. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Feldmann & Titus 2006 : 63.

Galicia marianae Garassino & Krobicki, 2002 : 55, fig. 5-8. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Karasawa *et al.* 2013 : tab. 1. — Hyžný *et al.* 2015 : 375, 376, 379. . — Devillez *et al.* 2017 : 6, 8, figs 2G-H.

Klytia ventrosa — Meyer 1840b : 20, pl. 4, fig. 29. — Quenstedt 1850 : 195, pl. 2, figs 18-19. — Devillez *et al.* 2017 : 4, figs 2C-D.

Clytia ventrosa — Bronn 1849 : 578 ; 1852 : 425. — Reuss 1854 : 4, 5. — Beurlen 1928 : 168. — Glaessner 1929 : 118. — Vialle 1948 : 63.

Astacus ventrosus — Quenstedt 1852 : 268, pl. 20, fig. 13 ; 1867 : 320, pl. 25, fig. 13 ; 1885 : 410, 412, pl. 32, fig. 8.

Bolina ventrosa — Étallon 1859 : 194, 202, pl. 6, figs 1-6. — Morière 1883 : 165.

Bolina ventrosa var. *major* — Étallon 1859 : 194, pl. 6, figs 1-5.

Bolina ventrosa var. *major* — Étallon 1859 : 194, pl. 6, fig. 6.

Bolina girodi Étallon, 1859 : 196, pl. 6, figs 7-8. — Devillez & Charbonnier 2017 : tab. 1.

Eryma ventrosa — Étallon 1861 : 164, pl. 8, fig. 7. — Oppel 1861 : 358 ; 1862 : 32, pl. 6, fig. 4. — Morière 1883 : 165, 166. — Carter 1886 : 547, 550. — Krause 1891 : 202. — Sauvage 1891 : 93, 95. — Van Straelen 1921 : 141.

— Hée 1924 : 127. — Beurlen 1928 : 156, 160. — Woods 1930 : 76, pl. 21, fig. 4, figs 6-7 (non 5). — Woods 1957 : 156. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 108, fig. 12, pl. 15, figs 4-5, fig. 7, pl. 16, figs 1-2. — Feldmann & Copeland 1988 : 95. — Crônier & Courville 2004 : 1005, 1006. — Etter 2004 : 384. — Carpentier *et al.* 2006 : 624, fig. 5D. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Charbonnier *et al.* 2012b : 552, figs 14-17.

Eryma girodi — Étallon 1861 : 165. — Oppel 1861 : 357 ; 1862 : 28. — Sauvage 1891 : 91. — Van Straelen 1925 : 248, fig. 115, pl. 8, fig. 1. — Secrétan 1964 : 69. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 43.

Eryma thirriai — Étallon 1861 : 168. — Oppel 1861 : 359 ; 1862 : 42. — Sauvage 1891 : 91. — Van Straelen 1925 : 267, fig. 124, pl. 9, fig. 3. — Secrétan 1964 : 69. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Eryma mandelslohi — Van Straelen 1922 : 983. — Vialle 1948 : 60. — Martill 1991 : fig. 7.3j. — Charbonnier 2009 : 15, tab. 14, figs 234, 242 ; 2010 : pl. 2, fig. 7. — Charbonnier *et al.* 2010 : 115, tabs 1-2, fig. 4D ; 2014a : 375, tab. 1, figs 4J.

Eryma bizeti — Van Straelen 1925 : 250, fig. 117, pl. 8, figs 2-3.

Clytia greppini — Beurlen 1928 : 168, 172. — Glaessner 1929 : 116. — Vialle 1948 : 64.

Clytia girodi — Beurlen 1928 : 168. — Glaessner 1929 : 115.

Clytia radiata — Beurlen 1928 : 169, 170, pl. 7, fig. 18, 21.

Clytia thirriai — Beurlen 1928 : 171. — Glaessner 1929 : 117. — Vialle 1948 : 64.

Erymastacus babeaui — Beurlen 1928 : 175. — Schweigert *et al.* 2000 : 8, pl. 3, figs 4-5.

Clytia affinis — Glaessner 1929 : 114.

Clytia corallina — Glaessner 1929 : 115.

Clytia cumonti — Glaessner 1929 : 115.

Clytia thurmanni— Glaessner 1929 : 118.

Eryma sp. cf. *ventrosa* — Woods 1930 : 77, pl. 20, fig. 8.

Eryma cf. *bedelta* — Beurlen 1933 : 89, 91, fig. 1.

Eryma sp. — Förster 1966 : 101, pl. 14, fig. 13 (non 7) — Etter 2004 : 384, fig. 2A..

Eryma cf. *babeaui* — Carpentier *et al.* 2006 : 623, fig. 7.

Eryma corallinum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma crassimanum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma fossatum — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma radiatum — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma ventrosum — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Charbonnier *et al.* 2015 : tabs 1-2, figs 3-5a, b. — Devillez *et al.* 2016 : 518 ; 2017 : 6, 8, tab. 1.

Stenodactylina villersi — Devillez *et al.* 2016 : 524.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype non localisé, moulage MNHN.F.B12484.

LOCALITÉ TYPE. — Frétigney, département de Haute-Saône, Bourgogne, France.

AGE TYPE. — Oxfordien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Bathonien (France, Suisse) ; Callovien (France, Royaume-Uni) ; Oxfordien (Allemagne, France, Royaume-Uni, Suisse) ; Kimméridgien (Allemagne, France) ; Jurassique supérieur (Tanzanie).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 212 spécimens : BSPG 1961 VIII 114 (holotype d'*Eryma radiatum* Oppel, 1861), 148 ; GPIT 5 spécimens non numérotés ; IRSNB IST AIE 211 IG 9229, IG 9271, IG 10591, tiroir non numéroté spécimen IG 18657, un spécimen non numéroté (holotype d'*Eryma cumonti* Van Straelen, 1921) ; MAN 3 spécimens non numérotés ; MC-P E v 7, Fo Ev 13, Fr Ev 16, Vi Ecfv 4 ; MHNLM 2008.12.613.8, 2008.12.613.16, 2008.12.613.17, 2008.12.613.18 ; MFN 2236 P1383/2 MB.A.1537 ; MJSN Col.Del.475 (lectotype d'*Eryma greppini* Oppel, 1861), Col.Del.1 (paralectotype d'*E. greppini*) ; MNHN.F.A29459, A29461, A29462, A29463, A29464, A29465, A29466, A29467, A29468, A29469, A29470, A29471, A29472, A29473, A29474, A29475, A29476, A29477, A29478, A29479, A29480, A29482, A29483, A29484 (syntype de *Bolina ventrosa major* Étallon, 1861), A29485, A29486, A29487, A29528, A29549, A29554, A29560, A29584 (syntype de *B. ventrosa major*), A29727 (syntype d'*Eryma affinis* Ferry, 1865), A29728 (syntype d'*E. affinis*), A29782 (syntype de *Bolina thirriae* Étallon, 1859), A29783 (syntype de *Bolina girodi* Étallon, 1857), A30217, A30218, A30221, A30222, A30232, A32390, A32391, A32392, A32394, A59527, A70299, B12473, B12479 (syntype de *B. ventrosa major*), B12480, B12481, B13231 (holotype d'*Eryma babeaui* Étallon, 1861), B14259, S05376, 21 spécimens non numérotés ; NHMUK In.27134, In.27135, In.27146 ; NMB 96, F484, F505, F511 ; OSUG UJF-ID 1797, 11543, 11544, 11895, 11906, un spécimen non numéroté ; PVM 1842-B0, 2013.1.26, 2013.1.164, 2013.1.186, 2013.1.288 (lot de 52 spécimens), V1-R (lot de 2 spécimens), V1a-R, V1b-R, V234-R, 6 spécimens non numérotés ; FSL 170529, 170597, 170752, 170757, 170758, 170764, 170765, 170770, 170778, 170780, 170779, 501719, 2 spécimens non numérotés ; UR 7 spécimens non numérotés ; 11 spécimens de collection privée.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé, dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire lisse ; sillon cervical large et profond, fortement incliné dans sa partie dorsale, faiblement incliné sous son inflexion médiane, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical large et profond, subrectiligne à très légèrement concave vers l'avant, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une extension ventrale subrectiligne ; sillon branchio-cardiaque large et profond, subrectiligne avec une légère inflexion vers sa jonction avec le sillon hépatique, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit et profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ou légèrement bombée ; sillon inférieur large et profond, incurvé vers l'avant, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Tergites des somites sub-rectangulaires ; pleurites des somites sub-triangulaires, dirigées vers l'arrière, avec un bourrelet longitudinal et elliptique à leur base ; pleurites du s2 plus larges, pleurites des s3-5 de même longueur, pleurites du s6 plus courts ;

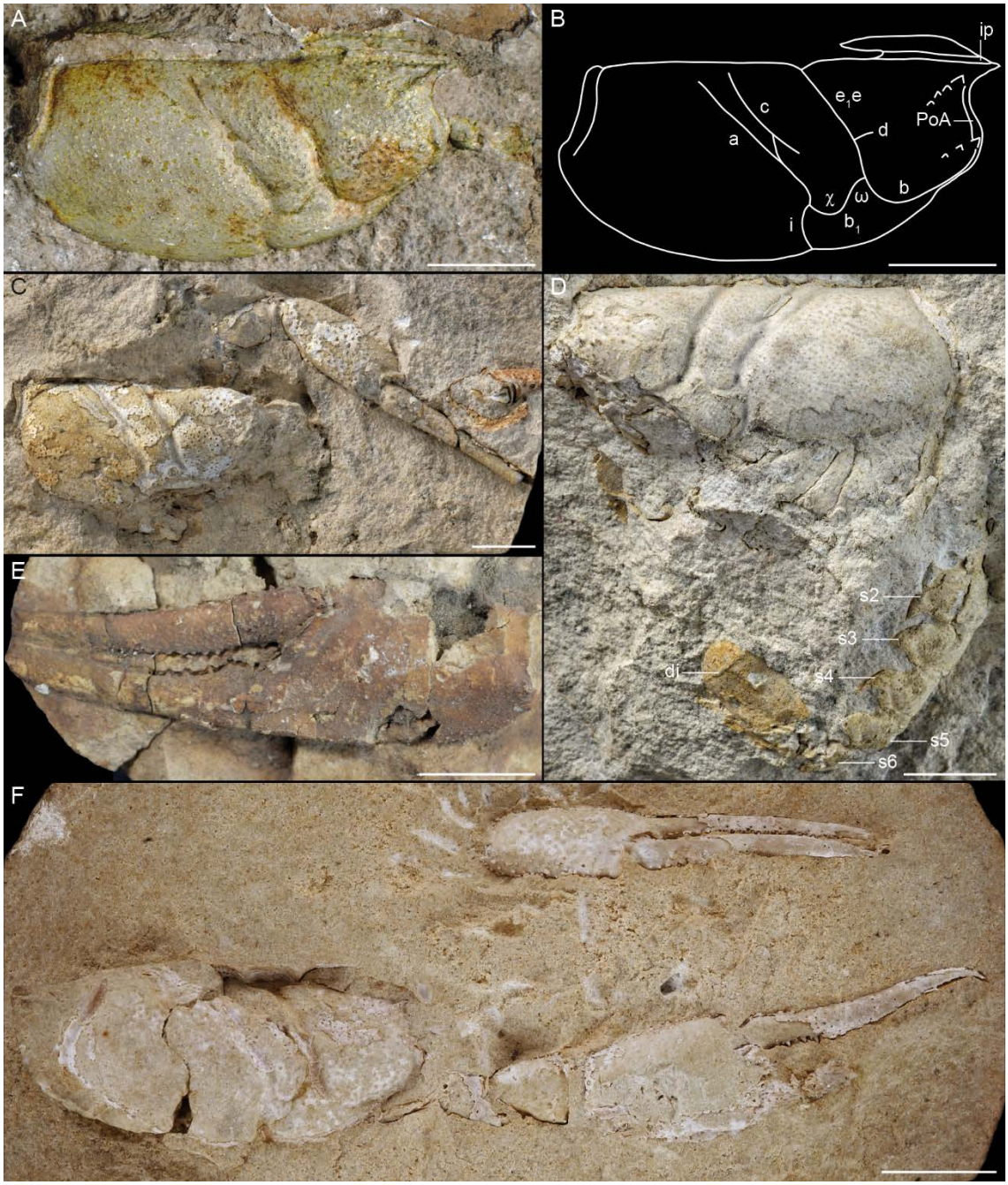


Fig. 88 : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) de l'Oxfordien de France. **A-B**, moulage de l'holotype MNHN.F.B12484 de Frétigney: vue générale (A), schéma (B) ; **C**, spécimen MNHN.F.A29470 de Mailley ; **D**, spécimen MNHN.F.A29468 de Mailley ; **E**, spécimen IRSNB IST AIE 211 IG 9271 de Protogles Vertoul ; **F**, spécimen MC-P Fo Ev 13 de Fondremand. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes (D), J. Devillez (A, E), C. Lemzaouda (C, F). Schéma : J. Devillez.

Fig. 88: *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from the Oxfordien of France. **A-B**, cast of the holotype MNHN.F.B12484 from Frétigney: general view (A), schema (B); **C**, specimen MNHN.F.A29470 from Mailley; **D**, specimen MNHN.F.A29468 from Mailley; **E**, specimen IRSNB IST AIE 211 IG 9271 from Protogles Vertoul; **F**, specimen MC-P Fo Ev 13 from Fondremand. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes (D), J. Devillez (A, E), C. Lemzaouda (C, F). Line drawing: J. Devillez.

telson arrondi ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse, une carène longitudinale.

Œil et appendices céphaliques. — Yeux arrondis, portés par un pédoncule, avec de nombreuses facettes rectangulaires de très petite taille ; antennes composés de nombreux courts articles

cylindriques ; scaphocérite court et triangulaire ; épistome large, avec un contact linéaire avec la carapace ; mandibules larges et sub-rectangulaires (Fig. 89).

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire ou trapézoïdal, comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, bombé et délimité postérieurement par un sillon étroit et profond ; les doigts sont fins et allongés, de longueur identique, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, sub-rectilignes ou incurvés vers l'intérieur, parfois terminés par un crochet ; marge occlusale avec de petites dents coniques peu espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé et de section triangulaire, avec un court processus articulaire à l'extrémité distale de la marge externe ; P2-P5 fins.

Ornementation. — Carapace avec une ornementation dense composée de petits tubercules précédés de petites dépressions en forme de croissant ; plaque intercalaire couverte de petits tubercules irrégulièrement disposés ; région céphalique avec une rangée orbitaire oblique de tubercules terminée par une épine orbitaire ; région antennaire avec une rangée de tubercules oblique terminée par une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon densément couverts de petites dépressions ; propode, carpus, mérus et doigts des P1 densément couverts de petits tubercules ; P2-P5 lisses.

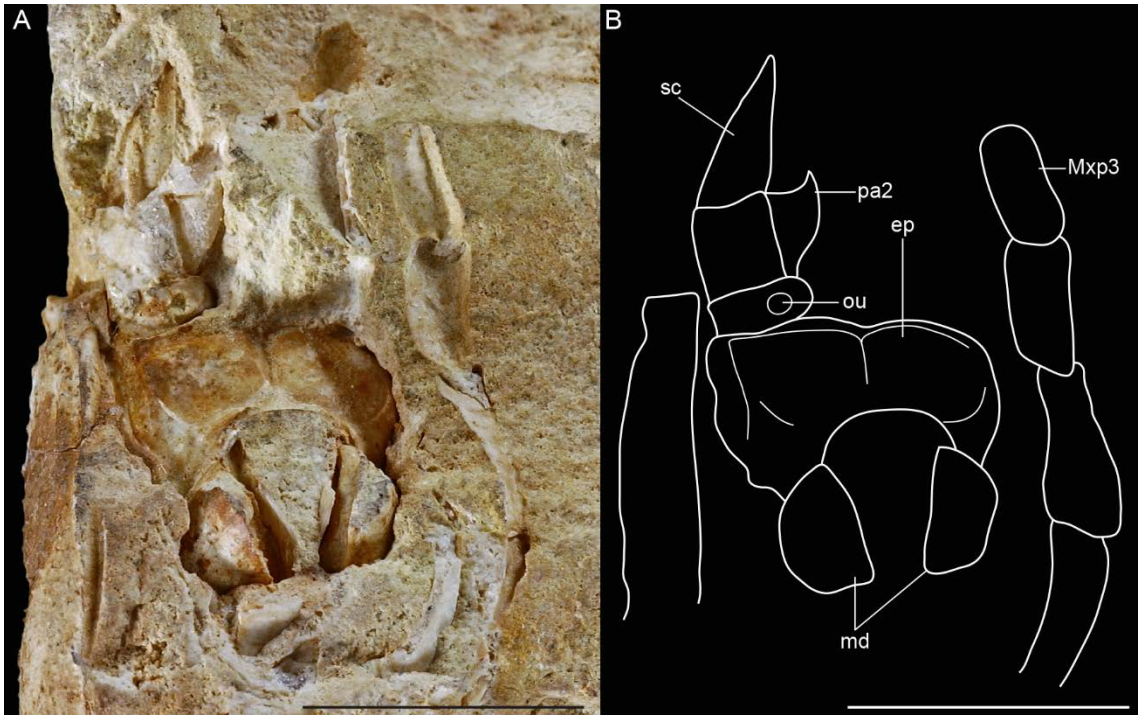


Fig. 89 : Détail de la partie ventrale de la région céphalique d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A-B**, spécimen MC-P Ev 7 de l'Oxfordien de Chariez (France) : photo (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : C. Lemzaouda. Schéma : J. Devillez.

Fig. 89: Details of the ventral side of cephalic region of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A-B**, specimen MC-P Ev 7 from the Oxfordien of Chariez (France): photo (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Photograph: C. Lemzaouda. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Décrite à partir d'une carapace issue du Terrain à Chailles de l'Oxfordien, cette espèce a servi de support à l'érection du genre *Klytia* par Meyer (1840b). L'examen du moulage du type montre cependant que l'architecture des sillons de la carapace correspond tout à fait celle du genre *Eryma*. En effet, le sillon gastro-orbitaire court, la jonction des sillons

postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace et le sillon hépatique sinueux sont typiques de ce genre.

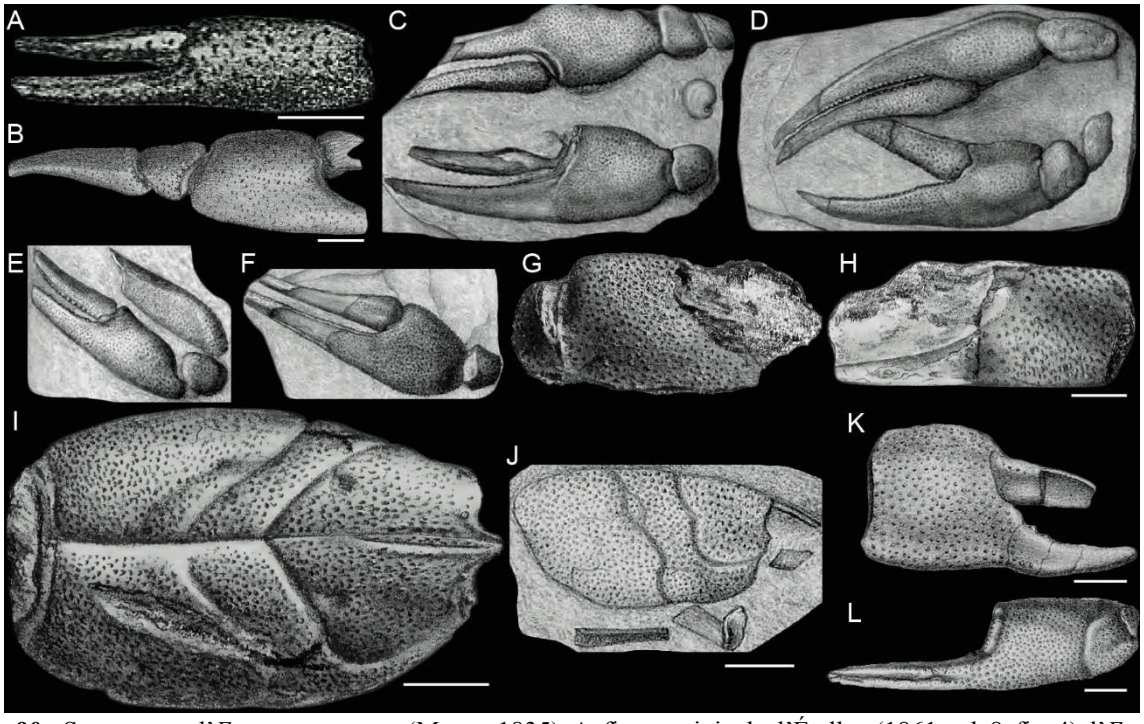


Fig. 90 : Synonymes d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A**, figure originale d'Étallon (1861 : pl. 8, fig. 4) d'*Eryma rugosa* de l'Oxfordien d'Eschert (France) ; **B**, figure originale d'Étallon (1861 : pl. 8, fig. 4) d'*Eryma thurmanni* du Kimméridgien de Porrentruy (France) ; **C-D**, figures originales de Morière (1888 : pl. 5, figs 1-2) d'*Eryma falcifera* du Callovien d'Écouché (France) ; **E**, figure originale de Morière (1888 : pl. 5, fig. 4) d'*Eryma caraboeufi* du Callovien de Troarn (France) ; **F**, figure originale de Morière (1888 : pl. 5, fig. 3) d'*Eryma corbieri* du Callovien d'Écouché (France) ; **G**, figure originale de Krause (1891 : pl. 8, fig. 7) d'*Eryma meandrina* du Callovien d'Hildesheim (Allemagne) ; **H**, figure originale de Krause (1891 : pl. 8, fig. 5) d'*Eryma crassimanus* de l'Oxfordien de Galgenberg (Allemagne) ; **I**, figure originale de Krause (1891 : pl. 8, fig. 6) d'*Eryma fossata* de l'Oxfordien de Galgenberg (Allemagne) ; **J**, figure originale de Sauvage (1891 : pl. 4, fig. 6) d'*Eryma leblanci* du Kimméridgien de Boulogne-sur-Mer (France) ; **K**, figure originale de Sauvage (1891 : pl. 3, fig. 5) d'*Eryma boloniensis* du Kimméridgien de Boulogne-sur-Mer (France) ; **L**, figure originale de Sauvage (1891 : pl. 4, fig. 3) d'*Eryma beaugrandi* du Kimméridgien de Boulogne-sur-Mer (France). Échelles : 1 cm.

Fig. 90: Synonyms of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A**, original figure of Étallon (1861: pl. 8, fig. 4) of *Eryma rugosa* from the Oxfordian of Eschert (France); **B**, original figure of Étallon (1861: pl. 8, fig. 4) of *Eryma thurmanni* from the Kimmeridgian of Porrentruy (France); **C-D**, original figures of Morière (1888: pl. 5, figs 1-2) of *Eryma falcifera* from the Callovian of Écouché (France); **E**, original figure of Morière (1888: pl. 5, fig. 4) of *Eryma caraboeufi* from the Callovian of Troarn (France); **F**, original figure of Morière (1888: pl. 5, fig. 3) of *Eryma corbieri* from the Callovian of Écouché (France); **G**, original figure of Krause (1891: pl. 8, fig. 7) of *Eryma meandrina* from the Callovian of Hildesheim (Germany); **H**, original figure of Krause (1891: pl. 8, fig. 5) of *Eryma crassimanus* from the l'Oxfordian of Galgenberg (Germany); **I**, original figure of Krause (1891: pl. 8, fig. 6) of *Eryma fossata* from the Oxfordian of Galgenberg (Germany); **J**, original figure of Sauvage (1891: pl. 4, fig. 6) of *Eryma leblanci* from the Kimmeridgian of Boulogne-sur-Mer (France); **K**, original figure of Sauvage (1891: pl. 3, fig. 5) of *Eryma boloniensis* from the Kimmeridgian of Boulogne-sur-Mer (France); **L**, original figure of Sauvage (1891: pl. 4, fig. 3) of *Eryma beaugrandi* from the Kimmeridgian of Boulogne-sur-Mer (France). Scale bars: 1 cm.

Fig. 91 : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) de Villers-sur-Mer (France). **A-B**, figures originales de Morière (1883 : pl. 1, figs 1-2) des syntypes d'*Eryma villersi* de l'Oxfordien ; **C**, figure originale de Van Straelen (1925 : pl. 9, fig. 1) de l'holotype d'*Eryma morieri* Hée, 1924 de l'Oxfordien ; **D-E**, spécimen non numéroté du Callovien. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes.

Fig. 91: *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from Villers-sur-Mer (France). **A-B**, original figures of Morière (1883: pl. 1, figs 1-2) of the syntypes of *Eryma villersi* from the Oxfordian; **C**, original figure of Van Straelen (1925: pl. 9, fig. 1) of the holotype of *Eryma morieri* Hée, 1924 from the Oxfordian; **D-E**, specimen without number from the Callovian. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes.

Fig. 92 : Synonymes d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A-B**, holotype BSPG AS VIII 114 d'*Eryma radiatum* Oppel, 1861 de l'Oxfordien de Balingen (Allemagne) : carapace (A), pince de P1 (B) ; **C-E**, holotype IRSNB d'*Eryma cumonti* Van Straelen, 1921 du Callovien de Pougues (France) : vue latérale gauche (C), vue latérale droite (D), vue dorsale (E) ; **F**, holotype MNHN.F.B13231 d'*Eryma babeaui* Étallon, 1861 du Kimméridgien de Boulogne-sur-mer (France) ; **G**, syntype MNHN.F.A29782 de *Bolina thirriae* Étallon, 1859 du Kimméridgien de Gray (France) ; **H**, syntype MNHN.F.A29727 d'*Eryma affinis* Ferry, 1865 du Bathonien de Fuissé ; **I**, figure originale de Garassino & Krobicki (2002 : fig. 7) de l'holotype de *Galicia marianae* de l'Oxfordien de Rudno (Pologne). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez (A-E), P. Loubry (F-H).

Ce travail de révision a abouti à la mise en synonymie de nombreuses formes décrites depuis la seconde moitié du XIX^{e} siècle. Pour certaines d'entre elles, le matériel type n'a pu être examiné car il est aujourd'hui perdu ou détruit. Parmi elles, plusieurs espèces avaient été décrites à partir de pinces de P1 plus ou moins complètes. Ainsi, *Eryma rugosa* Étallon, 1861 (Oxfordien, France ; Fig. 90A), *Eryma thurmanni* Étallon, 1861 (Kimméridgien, France ; Fig. 90B), *Eryma falcifera* Morière, 1888 (Callovien, France ; Fig. 90C-D), *Eryma caraboeufi* Morière, 1888 (Callovien, France ; Fig. 90E), *Eryma corbieri* Morière, 1888 (Callovien, France ; Fig. 90F), *Eryma meandrina* Krause, 1891 (Callovien, Allemagne ; Fig. 90G), *Eryma crassimanus* Krause, 1891 (Oxfordien, Allemagne ; Fig. 90H), *Eryma boloniensis* Sauvage, 1891 (Kimméridgien, France ; Fig. 90K) et *Eryma beaugrandi* Sauvage, 1891 (Kimméridgien, France ; Fig. 90L) ont en commun une ornementation fine, homogène et assez dense, un propode sub-rectangulaire ou trapézoïdal, des doigts (lorsqu'ils sont préservés) fins, plus allongés que le propode, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale et armés de nombreuses et courtes dents coniques sur leurs bords occlusaux. Ces éléments se retrouvent chez *E. ventrosum*, et si les doigts de ces formes ne sont pas tous fortement incurvés vers l'intérieur, ce n'est pas toujours le cas des spécimens d'*E. ventrosum* issus du Terrain à Chailles (Fig. 88F). Deux autres formes dont le matériel-type est perdu, *Eryma fossata* Krause, 1891 (Oxfordien, Allemagne ; Fig. 90I) et *Eryma lebanci* Sauvage, 1891 (Kimméridgien, France; Fig. 90J), sont connues par une carapace isolée. Ces deux carapaces ont toutes les deux une ornementation fine et dense comparable à celle d'*E. ventrosum*. L'architecture des sillons de la carapace d'*E. fossata* est très semblable à celle d'*E. ventrosum*, avec un sillon cervical légèrement infléchi au niveau du sillon gastro-orbitaire, celui-ci est court, les sillons postcervical et branchio-cardiaque sont larges et profonds, légèrement incurvés et joint au niveau du sillon gastro-orbitaire. Si *E. leblanci* partage les mêmes caractéristiques au niveau des sillons cervical et gastro-orbitaire, la représentation des sillons postcervical et branchio-cardiaque est assez étrange. En effet, le sillon postcervical apparaît avec une jonction dorsale et ventrale avec le branchio-cardiaque. Ceci est en contradiction avec la description donnée par Van Straelen (1925 : 269) : « Les sillons branchio-cardiaques *a* et postcervicaux *c* sont écartés et atteignent tous deux la ligne tergale ». Cette description est accompagnée d'un schéma sur lequel ces sillons sont faiblement incurvés. Tous ces éléments justifient la mise en synonymie d'*E. fossata* et d'*E. leblanci* avec *E. ventrosum*. Van Straelen (1925) a décrit *Eryma corallina* (Callovien, France) à partir d'un fragment de carapace mal préservé, aujourd'hui perdu. La photographie du spécimen fournie par Van Straelen ne permet pas d'en visualiser correctement les caractéristiques. Néanmoins, le schéma de Van Straelen montrant les sillons de la carapace, la présence d'une rangée de tubercules orbitaire et antennaire et la mention d'une ornementation faite de petits tubercules justifient le regroupement d'*E. ventrosum* et *E. corallina*, cette dernière espèce devenant synonyme de la première.

Fig. 92: Synonyms of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). **A-B**, holotype BSPG AS VIII 114 of *Eryma radiatum* Oppel, 1861 from the Oxfordian of Balingen (Germany): carapace (A), pince de P1 (B); **C-E**, holotype IRSNB of *Eryma cumonti* Van Straelen, 1921 from the Callovian of Pougues (France): left lateral view (C), right lateral (D), dorsal view (E); **F**, holotype MNHN.F.B13231 of *Eryma babeaui* Étallon, 1861 from the Kimmeridgian of Boulogne-sur-mer (France); **G**, syntype MNHN.F.A29782 of *Bolina thirriae* Étallon, 1859 from the Kimmeridgian of Gray (France); **H**, syntype MNHN.F.A29727 of *Eryma affinis* Ferry, 1865 from the Bathonian of Fuissé; **I**, original figure of Garassino & Krobicki (2002: fig. 7) from the holotype of *Galicia marianae* from the Oxfordian of Rudno (Poland). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez (A-E), P. Loubry (F-H).

Les dépôts callovo-oxfordiens des falaises des Vaches Noires de Normandie (France) ont aussi fourni des Erymidae. Servant de base à la description d'*Eryma villersi* Morière, 1883, puis d'*Eryma morieri* Hée, 1924, les spécimens figurés par Morière (1883 : pl. 1) ont probablement été détruits pendant la Seconde Guerre Mondiale. Néanmoins, d'autres spécimens furent découverts par la suite dans le même gisement (Fig. 91). L'examen des figures de Morière et du nouveau matériel, montre les caractéristiques suivantes : un sillon cervical légèrement infléchi au niveau du court sillon gastro-orbitaire, des sillons postcervical et branchio-cardiaque légèrement incurvés, avec une jonction à mi-hauteur de la carapace, la présence d'une extension ventrale au sillon postcervical, une zone ω bombée, un sillon hépatique sinueux, une ornementation fine et dense, faite de tubercules précédés de dépressions en forme de croissant, la présence de rangées orbitaire et antennaire, des pinces de P1 allongées, au propode sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement, muni de doigts allongés, légèrement incurvés vers l'intérieur et portant de nombreuses dents. Ces caractéristiques correspondent tout à fait à *E. ventrosum*. *Eryma villersi* et *E. morieri* sont ici considérées comme des synonymes d'*E. ventrosum*. Devillez *et al.* (2016) avaient assigné *E. villersi* au genre *Stenodactylina* du fait de l'absence de jonction visible entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque sur les figures de Morière (1883 : pl. 1 ; Fig. 1), de la finesse, de la grande longueur et la sinuosité des doigts des P1 ainsi que de la présence d'une déviation de la marge externe du propode à la base de l'index. Cependant, l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque peut s'expliquer par une imprécision de la représentation du matériel, l'aspect sinueux des doigts et la présence d'une déviation du bord externe du propode peuvent être un effet du recollage des différents fragments des doigts qui étaient visiblement brisés.

Parmi les autres formes proches d'*E. ventrosum*, l'holotype d'*Eryma radiatum* Oppel, 1861 (Oxfordien, Allemagne ; Fig. 92AB), composé d'une carapace et d'une pince de P1, possède une architecture des sillons (sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque légèrement incurvés, avec une jonction à mi-hauteur de la carapace, présence d'une extension ventrale au sillon postcervical), une ornementation (dense, composée de tubercules précédés de dépressions en forme de croissant) et une pince (propode légèrement trapézoïdal, comprimé dorso-ventralement, doigts fins, allongés et incurvés vers l'intérieur) identiques à ce qui est observé chez *E. ventrosum*. Ces caractéristiques se retrouvent aussi sur le matériel-type d'*Eryma cumonti* Van Straelen, 1921 (Callovien, France ; Fig. 92C-E), d'*Eryma babeaui* Étallon, 1861 (Kimméridgien, France ; Fig. 92F), de *Bolina thirriae* Étallon, 1859 (Kimméridgien, France ; Fig. 92G), d'*Eryma affinis* Ferry, 1865 (Bathonien, France, Fig. 92H) et de *Galicia marianae* Garassino & Krobicki, 2002 (Oxfordien, Pologne ; Fig. 92I). En s'appuyant sur les éléments précédemment indiqués, *E. radiatum*, *E. cumonti*, *E. babeaui*, *B. thirriae*, *E. affinis* et *G. marianae* sont ici considérées comme synonymes d'*E. ventrosum*. Les carapaces et les pinces de *Bolina girodi* Étallon, 1859 (Bathonien, France ; Fig. 93A-D) et *Eryma greppini* (Oppel, 1861) (Bathonien, Suisse ; Fig. 93E-G) possèdent des caractéristiques similaires à celles des formes évoquées précédemment. Charbonnier *et al.* (2014b) avaient souligné la présence d'une paire de dômes situés de part et d'autres de la suture dorsale, en avant du sillon cervical, chez *E. greppini*. Cet élément, jugé taxinomiquement significatif, a amené les auteurs à considérer cette espèce, alors synonyme d'*E. bedeltum* (Förster 1966) comme valide. L'observation de cette paire de dômes chez *B. girodi* et certains spécimens d'*E.ventrosum* (Fig. 94), associée aux caractéristiques des sillons de la carapace, de

l'ornementation et de la morphologie des pinces des P1, justifie l'ajout de *B. girodi* et *E. greppini* à la synonymie d'*E. ventrosum*.

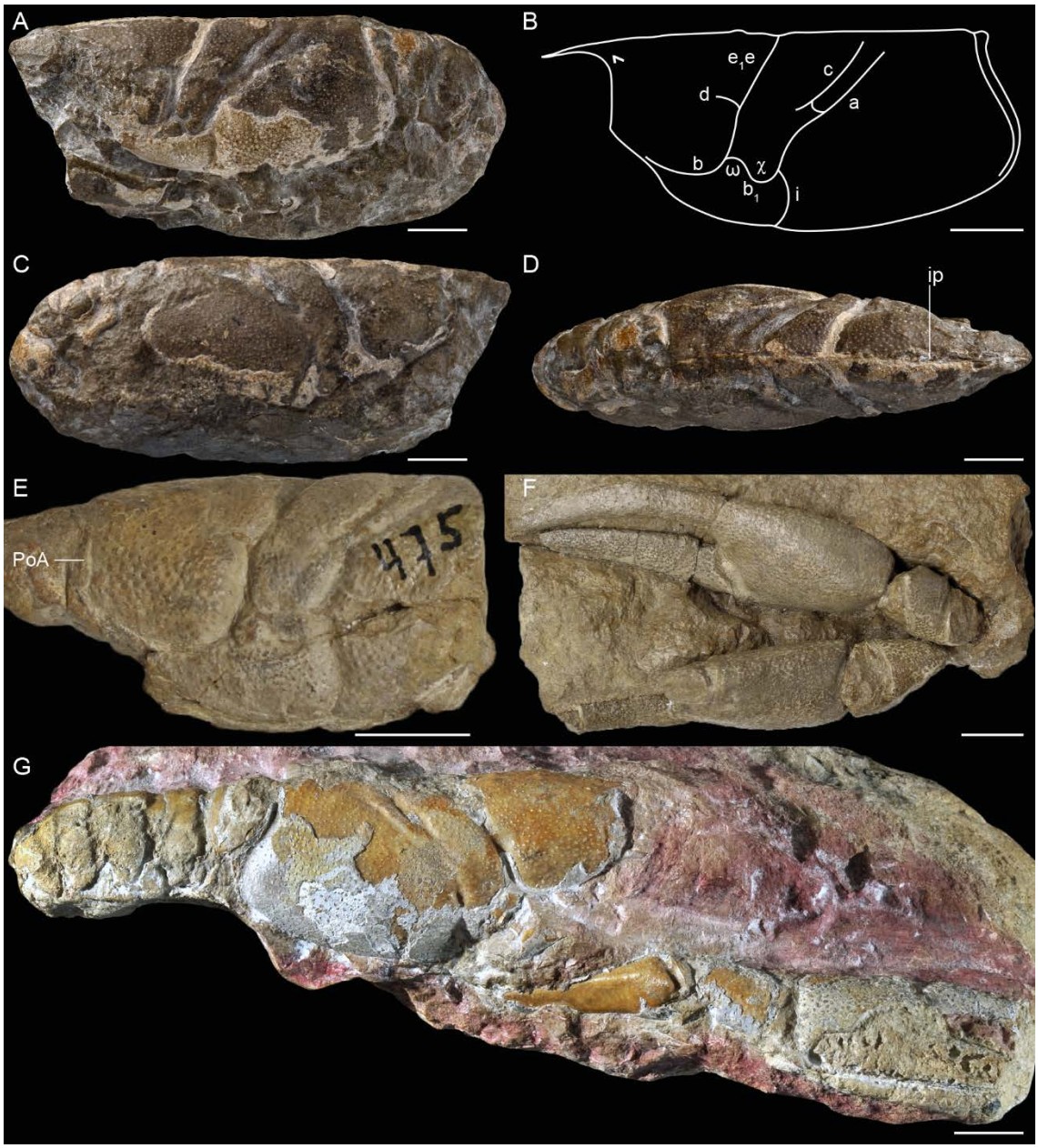


Fig. 93 : Synonymes d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) du Bathonien. **A-D**, syntype MNHN.F.A29783 de *Bolina girodi* Étallon, 1859 de Saint-Claude (France) : vue latérale gauche (A), schéma de la carapace (B), vue latérale droite (C), vue dorsale (D) ; **E**, lectotype MJSN Col.Del.475 d'*Eryma greppini* (Oppel, 1861) de Vellerat (Suisse) ; **F**, paralectotype MJSN Col.Del.1 d'*E. greppini* de Vellerat (Suisse) ; **G**, spécimen FSL 170597 d'Hurigny (France). Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes (A, C-D), D. Becker (E-F), C. Lemzaouda (G). Schéma : J. Devillez.

Fig. 93: Synonyms of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from the Bathonian. **A-D**, syntype MNHN.F.A29783 of *Bolina girodi* Étallon, 1859 from Saint-Claude (France): left lateral view (A), schema of the carapace (B), right lateral view (C), dorsal view (D); **E**, lectotype MJSN Col.Del.475 of *Eryma greppini* (Oppel, 1861) from Vellerat (Switzerland); **F**, paralectotype MJSN Col.Del.1 of *E. greppini* from Vellerat (Switzerland); **G**, specimen FSL 170597 from Hurigny (France). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes (A, C-D), D. Becker (E-F), C. Lemzaouda (G). Line drawing: J. Devillez.

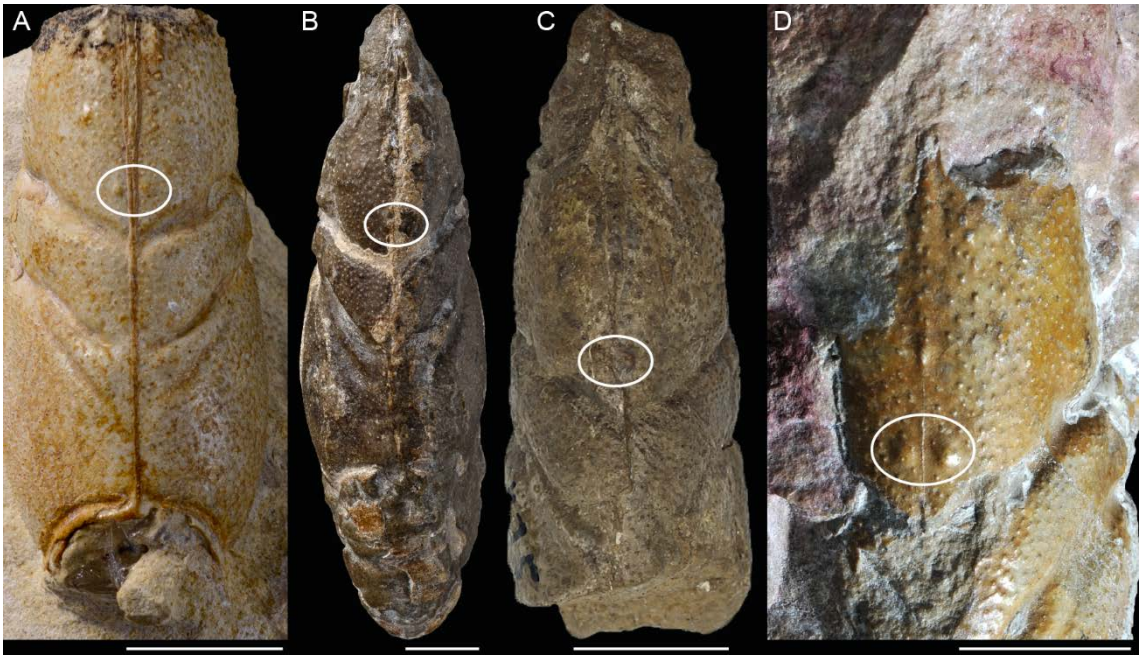


Fig. 94 : Vues dorsales d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) et de certains de ses synonymes. **A**, spécimen MNHN.F.A29479 de l'Oxfordien de Montcey (France) ; **B**, syntype MNHN.F.A29783 de *Bolina girodi* Étallon, 1859 du Bathonien de Saint-Claude (France) ; **C**, lectotype MJSN Col.Del.475 d'*Eryma greppini* (Oppel, 1861) du Bathonien de Vellerat (Suisse) ; **G**, spécimen FSL 170597 du Bathonien d'Hurigny (France). Les dômes dorsaux sont signalés par les cercles blancs. Échelles : 1 cm. Photographies : P. Loubry (A), L. Cazes (B), D. Becker (C), C. Lemzaouda (D).

Fig. 94: Dorsal views of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) and some synonyms. **A**, specimen MNHN.F.A29479 from the Oxfordian of Montcey (France); **B**, syntype MNHN.F.A29783 of *Bolina girodi* Étallon, 1859 from the Bathonian of Saint-Claude (France); **C**, lectotype MJSN Col.Del.475 of *Eryma greppini* (Oppel, 1861) from the Bathonian of Vellerat (Switzerland); **G**, specimen FSL 170597 from the Bathonian of Hurigny (France). White circles show the dorsal domes. Scale bars: 1 cm. Photographs: P. Loubry (A), L. Cazes (B), D. Becker (C), C. Lemzaouda (D).

Eryma subventrosa Étallon, 1861 (Oxfordien, France) n'a jamais été figurée et le matériel-type n'est pas localisé. Issue du Terrain à Chailles comme *E. ventrosum*, Étallon a souligné la grande proximité des deux formes. Les principales différences invoquées tiennent à l'ornementation. Les tubercules d'*E. pseudoventrosa* seraient « inclinés vers l'avant » et précédés de dépressions. La distinction d'Étallon entre *E. ventrosum* et *E. pseudoventrosa* est probablement due à des niveaux de décortication différents entre les spécimens observés. En effet, dans le cas d'*E. ventrosum*, nombre des spécimens issus du Terrain à Chailles (dont l'holotype) sont des moulages internes entièrement décortiqués. Sur ces spécimens, seuls les tubercules subsistent, alors qu'en cas de décortication incomplète, les couches supérieures de cuticule montrent que ces tubercules sont en réalité précédés de dépressions (voir paragraphe « Préservation des fossiles » dans la partie 2. Matériel et méthodes pour plus de détails). Pour cette raison, *E. pseudoventrosa* est ici considérée comme un synonyme d'*E. ventrosum*.

Les fossiles d'érymides découverts dans le lagerstätte de La Voulte, souvent identifiés comme *Eryma mandelslohi* (Meyer, 1840) (Van Straelen 1922 ; Vialle 1948 ; Martill 1991 ; Charbonnier 2009 ; Charbonnier 2010 ; Charbonnier *et al.* 2010 ; Charbonnier *et al.* 2014a ; Fig. 95), correspondent en réalité à *E. ventrosum* de par la trajectoire des sillons de la carapace et l'ornementation. Ces spécimens sont en effet couverts de fins tubercules, alors qu'*E. mandelslohi* est couvert de dépressions.

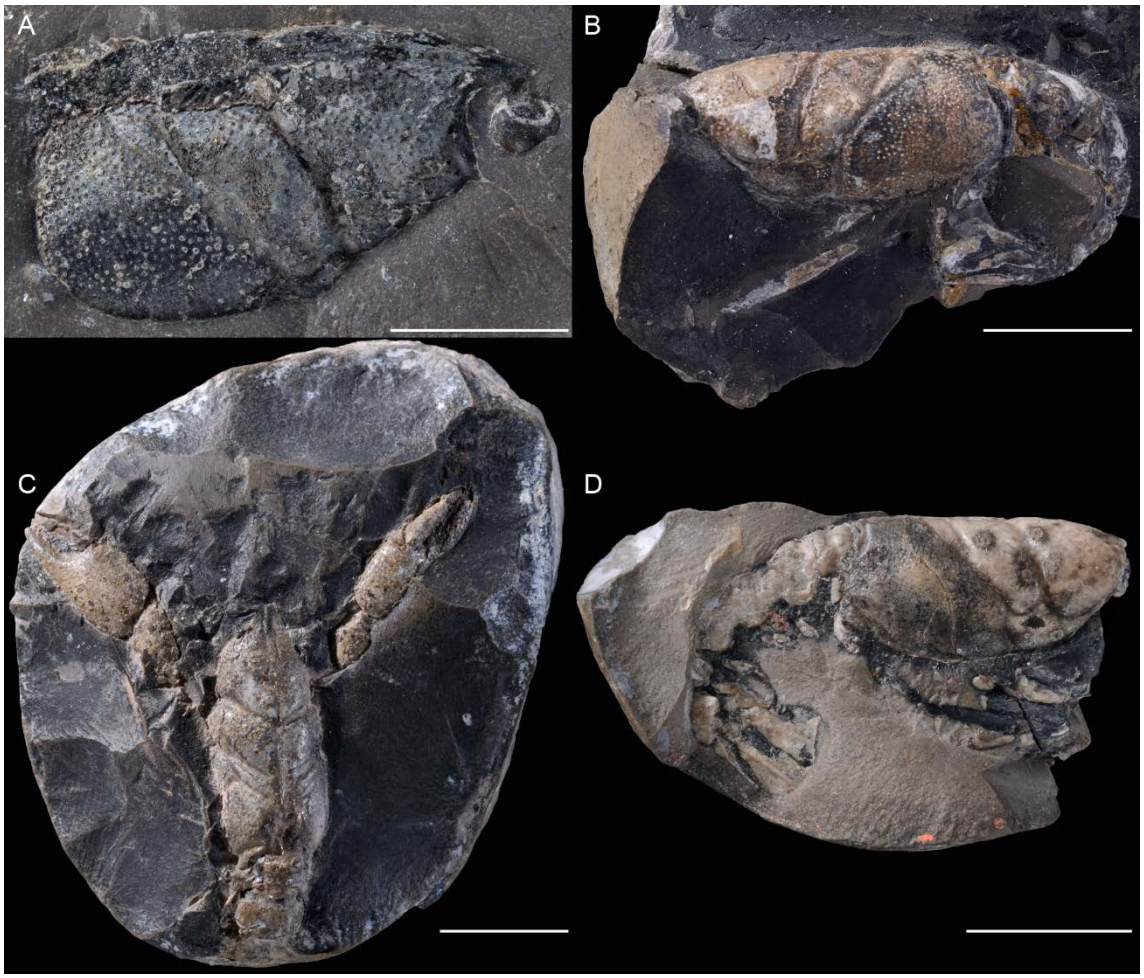


Fig. 95 : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) du Callovien de La Voulte (France). **A**, spécimen MNHN.F.A59527 ; **B**, spécimen OSUG UJF-ID 11543 ; **C**, spécimen OSUG UJF-ID 11544 ; **D**, spécimen MNHN.F.A70299. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes (A-C), P. Loubry (D).
Fig. 95: *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from the Callovian of La Voulte (France). **A**, specimen MNHN.F.A59527; **B**, specimen OSUG UJF-ID 11543; **C**, specimen OSUG UJF-ID 11544; **D**, specimen MNHN.F.A70299. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes (A-C), P. Loubry (D).

Beurlen (1933) avait rapporté à *Eryma* cf. *bedelta* un spécimen découvert dans les dépôts du Jurassique supérieur de Tanzanie (Fig. 96). La redécouverte et l'examen du spécimen dans les collections du MFN a permis de constater la proximité de l'architecture des sillons de la carapace et de l'ornementation de ce spécimen avec *E. ventrosum*.

Fig. 96 : Spécimen MFN 2236 P1383/2 MB.A.1537 d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) du Jurassique supérieur de Tanzanie. Échelle : 1 cm. Photographie : J. Devillez.
Fig. 96: Specimen MFN 2236 P1383/2 MB.A.1537 of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from the Late Jurassic of Tanzania. Scale bars: 1 cm. Photograph: J. Devillez.

Eryma ventrosum a des sillons postcervical et branchio-cardiaque très faiblement incurvés et non convergents, à la différence d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. vocontii* et *E. westphali*. De plus, la présence d'une extension ventrale au

sillon postcervical chez *E. ventrosum* ne se retrouve pas chez *E. amalthei*, *E. compressum*, *E. lerasi*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sinemurianum* et *E. sulcatum*. Enfin, au niveau de l'ornementation, celle d'*E. ventrosum* mêle tubercules et dépressions, contrairement à celle d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. major*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. oscari*, *E. osciensis*, *E. sinemurianum* et *E. veltheimii* composée uniquement de tubercules ou uniquement de dépressions. De plus *E. ventrosum* possède une rangée orbitaire et une rangée antennaire, ce qui ne se retrouvent pas chez *E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii* et *E. westphali*.

Fig. 97 : Reconstitution d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). Dessin : C. Letenneur.
Fig. 97: Reconstruction of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). Drawing: C. Letenneur.

Pour conclure, du fait de son extension stratigraphique (Bathonien – Kimméridgien, soit presque la moitié du Jurassique) et du nombre de spécimens qui lui sont rapportés, *E. ventrosum* peut être considérée comme l'érymide emblématique et le plus courant du Jurassique de l'Europe de l'ouest.

Eryma vocontii Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016

Fig. 98

Eryma vocontii Devillez *et al.*, 2016 : 518, 536, tab. 1, fig. 4A-F ; 2017 : tabs 1-2, fig. 8. — Devillez & Charbonnier 2017 : 6, tab. 1, fig. 3E-H.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.A57457 ; paratype MNHN.F.A57458 (coll. Clément).

LOCALITÉ TYPE. — Rosans, département des Hautes-Alpes, Provence-Alpes-Côte d'Azur, France.

AGE TYPE. — Albien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 2 spécimens : MNHN.F A70300, A70301.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé, dépourvu d'épines ; sillon cervical sub-vertical, dorsalement élargi et profond, s'amincissant fortement sous le sillon gastro-orbitaire, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et incurvé ; sillon gastro-orbitaire court et large, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillon postcervical sub-rectiligne, profond et large, joint à la marge dorsale et au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque sub-rectiligne et fortement incliné, avec une partie dorsale étroite, joint à la marge dorsale et au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, peu profond et étroit ; zones ω et χ fortement bombées; zone ω arrondie; zone χ sub-rectangulaire et délimitée dorsalement par une dépression peu profonde s'étendant entre les sillons hépatique et branchio-cardiaque ; sillon inférieur profond.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 trapézoïdal et comprimé dorso-ventralement, présentant un bombement longitudinal et des dépressions parallèles aux marges latérales sur la face dorsale ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, délimité postérieurement par un sillon peu profond ; doigts longs et sub-rectilignes, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale ; index plus large que le dactyle ; dactyle avec une petite dépression basale ; marge occlusale légèrement denticulée ; carpus des P1 court, triangulaire ; mérus des P1 allongé, de section triangulaire.

Ornementation. — Carapace uniformément couverte de fins tubercules précédés de dépressions en forme de croissant (dépressions plus profondes dans la région branchiale) ; région céphalique avec une rangée de tubercules orbitaire oblique ; propode des P1 couvert de fins tubercules ; doigts couverts de dépressions ; carpus des P1 couvert de petits tubercules, avec une petite épine dirigée vers l'avant à l'extrémité distale de la marge externe ; mérus des P1 lisse, avec une petite épine dirigée vers l'avant à l'extrémité distale de la marge dorsale.

DISCUSSION. — Connue par 4 spécimens fragmentaires issus de la localité type, *Eryma vocontii* est assignée à *Eryma* sur la base de son sillon gastro-orbitaire simple, de la présence d'une jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, d'un sillon hépatique sinueux, d'un propode trapézoïdal comprimé dorso-ventralement, portant des doigts fins et allongés qui s'amincissent progressivement vers leur extrémité distale.

Eryma vocontii fait partie des cinq espèces d'*Eryma* connues au Crétacé, avec *E. glaessneri*, *E. nippon*, *E. oscari* et *E. sulcatum*. Au niveau de l'architecture des sillons de la carapace, *E. vocontii* se distingue d'*E. amalthei*, *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. westphali* par la faible inclinaison et la faible incurvation du sillon postcervical. Le fait que les zones ω et χ sont enflées toutes les deux permet aussi de distinguer *E. vocontii* d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. nippon*, *E. veltheimii* et *E. vocontii*. De plus, l'ornementation de la carapace d'*E. vocontii*, faite de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant, est distincte de celle d'*E. antiquum*, *E. glaessneri*, *E. jungostrix*, *E. nippon*, *E. osciensis* et *E. veltheimii* uniquement faite de tubercules, et de celle d'*E. amalthei*,

E. mandelslohi, *E. modestiforme*, *E. oscari* et *E. sinemurianum* uniquement faite de dépressions. Pour terminer, les doigts de P1 d'*E. vocontii* sont rectilignes, contrairement à ceux d'*E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. lerasi*, *E. mandelslohi*, *E. ornatum*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. veltheimii* et *E. ventrosum*.

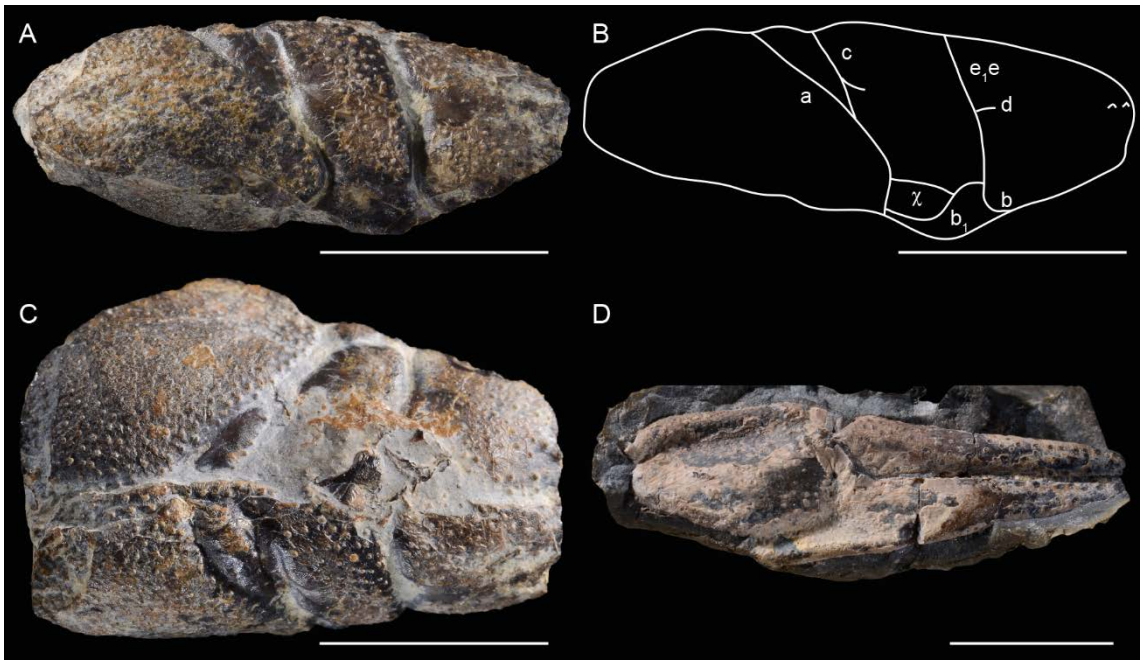


Fig. 98 : *Eryma vocontii* Devillez *et al.* 2016 de l'Albien de Rosans (France). **A-C**, holotype MNHN.F.A57457 : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C) ; **D**, paratype MNHN.F.A57458. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes. Schéma : J. Devillez.

Fig. 98: *Eryma vocontii* Devillez *et al.* 2016 from the Albian of Rosans (France). **A-C**, holotype MNHN.F.A57457: lateral view (A), schema (B), dorsal view (C); **D**, paratype MNHN.F.A57458. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes. Line drawing: J. Devillez.

Eryma westphali Schweigert, Dietl & Röper, 2000

Figs 99-100

Eryma westphali Schweigert, Dietl & Röper, 2000 : 6, pl. 3, figs 1-3. — Garassino & Schweigert 2006 : 8. — Feldmann & Titus 2006 : 64.

Galicia westphali — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Hyžný *et al.* 2015 : 375.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype SMNS 24227.

LOCALITÉ TYPE. — Nusplingen, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 2 spécimens : SMNS 63733, 63743.

DESCRIPTION.

Carapace. — Rostre court, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et sub-horizontal ; sillon postcervical légèrement incurvé vers l'avant, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace, avec une courte extension ventrale ; sillon branchio-cardiaque profond dorsalement, devenant moins profond dans sa moitié ventrale, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires, avec un bombement à leur base ; uropodes larges et arrondis ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une petite épine sur le bord externe.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, très allongé et très étroit ; doigts plus courts que le propode, fins, subrectilignes ou légèrement incurvés vers l'intérieur, aux extrémités crochues ; marge occlusale dépourvue de dents ; carpus des P1 court et triangulaire ; P2-P5 fins ; P2-P3 terminés par de petites pinces.
Ornementation. — Carapace avec une ornementation dense et hétérogène ; régions gastrique et cardiaque couvertes de tubercules ; régions antennaire, hépatique et branchiales couvertes de petites dépressions circulaires ; présence d'un épine orbitaire ; tergites et pleurites du pléon densément couverts de petites dépressions circulaires ; présence d'une forte épine antennaire ; P1-P5 lisses.

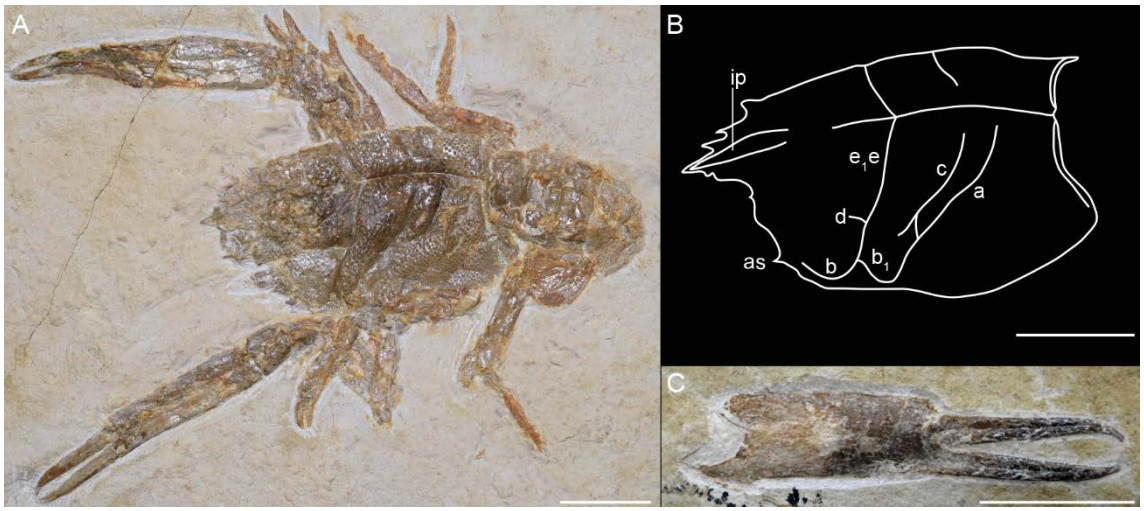


Fig. 99 : *Eryma westphali* Schweigert *et al.*, 2000 du Kimméridgien de Nusplingen (Allemagne). **A-B**, holotype SMNS 24227 : vue générale (A), schéma de la carapace (B) ; **C**, spécimen SMNS 63733. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.
Fig. 99: *Eryma westphali* Schweigert *et al.*, 2000 from the Kimmeridgian from Nusplingen (Germany). **A-B**, holotype SMNS 24227: general view (A), schema of the carapace (B); **C**, specimen SMNS 63733. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par trois fossiles, dont un pratiquement complet, qui proviennent des calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne. Cette espèce est assignée au genre *Eryma* sur la base de l'architecture des sillons de la carapace typique de ce genre (sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints à mi-hauteur de la carapace, sillon hépatique sinueux) et par la forme caractéristique des pinces des P1 (propode allongé, sub-rectangulaire, doigts fins).

Au sein des Erymoidea, *Eryma westphali* est la seule espèce à montrer une hétérochélie des pinces de P1 sur un même individu. En effet, le propode gauche est plus allongé et plus

étroit que le propode droit et les doigts sont rectilignes et plus courts sur la pince gauche, alors que ceux de la pince droite sont incurvés et plus longs (Fig. 100).

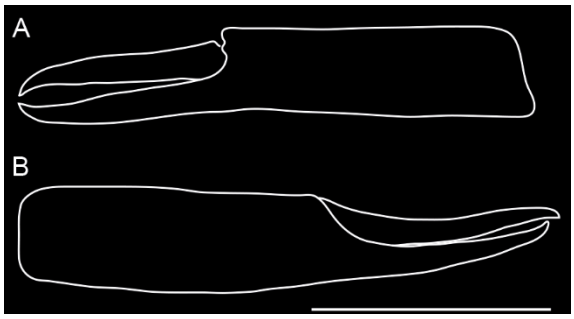


Fig. 100 : Pinces d'*Eryma westphali* Schweigert *et al.* 2000. **A**, pince gauche ; **B**, pince droite. Échelle : 1 cm. Schémas : J. Devillez.

Fig. 100: Chelae of *Eryma westphali* Schweigert *et al.* 2000. **A**, left chela; **B**, right chela. Scale bars: 1 cm. Line drawings: J. Devillez.

Le propode des P1 d'*E. westphali* particulièrement allongé et étroit, avec des doigts assez courts distingue cette espèce de toutes les autres au sein du genre, à part peut-être *E. veltheimii*. Cependant cette dernière ne présente pas d'hétérochélie et le propode est un peu plus large. Chez *E. westphali*, la région branchiale est plus courte dorsalement que chez *E. antiquum*, *E. birdi*, *E. compressum*, *E. georgeii*, *E. jungostrix*, *E. lerasi*, *E. modestiforme*, *E. nippon*, *E. oscari*, *E. sinemurianum*, *E. sulcatum*, *E. ventrosum* et *E. vocontii*. Au niveau de l'architecture des sillons, le postcervical d'*E. westphali* possède une extension ventrale ce qui n'est pas le cas d'*E. amalthei*, *E. compressum*, *E. lerasi*, *E. ornatum*, *E. quadriverrucatum* et *E. sulcatum*. Enfin, la dichotomie de l'ornementation de la carapace d'*E. westphali*, tubercules dans les régions gastrique et cardiaque et dépressions dans les autres régions n'a pas d'équivalent au sein du genre.

Fragments rapportés à *Eryma*

Fig. 101

Plusieurs fossiles attribués au genre *Eryma* sans identification au niveau spécifique du fait de leur trop mauvaise ou trop fragmentaire préservation ont été trouvés en Afrique, en Antarctique, en Argentine, en Asie, en Amérique du Sud et en Europe occidentale. La plupart de ces fossiles sont issus de dépôts jurassiques.

Förster (1966 : 94) a ainsi rapporté à *Eryma* cf. *amalthei* plusieurs carapaces du Sinémurien et du Pliensbachien d'Allemagne. Si le spécimen figuré est ici rapporté à *E. amalthei*, le spécimen du Sinémurien d'Ofterdingen est trop mal préservé pour le rattacher à une espèce (Fig. 101A). Il est en revanche maintenu dans le genre car la jonction caractéristique des sillons postcervical et branchio-cardiaque est bien visible. Förster (1966 : 94) a également rapporté à *Eryma* sp. une pince du Pliensbachien de Normandie (France), décrite et figurée à l'origine par Eudes-Deslongchamps (1842 : 45, pl. 1, fig. 11) comme « une pince de pagure ». Van Straelen (1925) et Glaessner (1929) avaient par la suite pris le parti d'établir *Palaeastacus deslongchampsi* Van Straelen, 1925 sur la base de cette même pince. Cependant, les caractéristiques de cette pince ne permettent pas de la placer au sein des Erymoidea (voir la discussion du genre *Palaeastacus* pour plus de détails). Un fossile écrasé, provenant du Toarcien d'Holzmaden, préalablement figuré par Hauff (1953 : 48, pl. 62, fig. c ; Fig. 101B) sous l'appellation « Macrure » a par la suite été considéré comme *Eryma* sp. par Förster (1966 : 94). Si le spécimen est relativement complet, le fait qu'il soit écrasé rend difficile l'observation de ses caractéristiques. Cependant, la présence d'un sillon cervical profond, d'un sillon gastro-orbitaire court et d'un propode des P1 sub-rectangulaire portant des doigts fins justifie l'assignation de ce spécimen à *Eryma*. Un propode typique du genre (allongé, sub-rectangulaire,

contours légèrement courbes, doigt fin), issu du Bathonien de Longues (France) a lui aussi été attribué avec raison par Förster (1966 : 100, pl. 14, fig. 3) à *Eryma*.

Deux pinces du Jurassique inférieur de Lyme Regis (Royaume-Uni) ont été assignées à *Eryma* sp. par Woods (1930 : 74, pl. 19, figs 6-7). Ces pinces présentent un propode court et des doigts incurvés vers l'extérieur. Ces caractéristiques ne correspondent pas au genre *Eryma* et la forme des doigts indique qu'il ne s'agit pas de pinces d'Erymoidea.

Etter (2004 : 384, fig. 2A) a justement assigné à *Eryma* sp. une pince de P1 isolée de l'Aalénien de Schinznach (Suisse). Le propode sub-rectangulaire allongé, comprimé dorso-ventralement et portant des doigts fins et allongés est caractéristique du genre.

Un fragment de pince de P1 rapporté sous le nom *Eryma guisei* Wright, 1881 par Schweitzer *et al.* (2009 : 3, fig. 3) dans le Bajocien de Pasul Strungulita (Roumanie) devrait plutôt être considéré comme *Eryma* sp. En effet, *E. guisei* est en fait rattachée au genre *Stenodactylina* Beurlen, 1928 et le fragment de pince a des doigts fins et allongés et n'a pas de déviation de la marge externe à la base de l'index. De plus, l'absence d'élément particulier ne permet pas d'identifier ce spécimen au niveau spécifique.

Krause (1891) a assigné à *Eryma* sp., sans les figurer, trois pinces du Callovien d'Hildesheim (Allemagne) et une carapace de l'Oxfordien de Listringen (Allemagne). La description indiquant clairement la proximité des pinces avec celles d'*Eryma greppini* (Oppel, 1861), très caractéristiques du genre, et la jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque à mi-hauteur de la carapace donne raison à Krause.

Förster (1966) a attribué à *Eryma stricklandi* (Phillips, 1871) une carapace et plusieurs fragments de propodes de l'Oxfordien de Blauen et de Chatillon (Suisse), conservés au Naturhistorisches Museum de Bâle (NMB 253, NMB 93). Si ces fossiles correspondent effectivement au genre *Eryma*, ils sont trop incomplets pour être rattachés à une espèce particulière. En effet, la carapace est déformée et très endommagée dans sa partie supérieure et les propodes ne présentent aucune caractéristique particulière.

Carpentier *et al.* (2006) assignèrent à *Eryma* sp. un fragment de pince de P1 du Kimméridgien de Bure (France). Le spécimen se compose uniquement de la partie distale d'un propode et de la partie proximale des doigts. Ces doigts, allongés, et l'ornementation composée de petits tubercules ainsi que la présence de fossiles clairement rapportés au genre dans la même localité attestent de l'appartenance probable de ce fossile à *Eryma*.

Dans la préfecture de Fukushima (Japon), Kato *et al.* (2010 : 764, fig. 3) ont assigné à *Eryma* un fragment de pince de P1 de la limite Kimméridgien-Tithonien. Le propode sub-rectangulaire, assez allongé, comprimé dorso-ventralement, avec un bourrelet articulaire du dactyle enflé et un index fin et allongé justifient l'assignation du spécimen à *Eryma* sp.

De Gregorio (1884) a décrit *Eryma rinellincolum* sur la base d'un propode découvert dans le Tithonien près de Palerme (Italie). Ce propode non localisé et jamais figuré est insuffisament décrit (Förster 1966). Etant impossible de déterminer le genre ou la famille à laquelle il conviendrait de relier ce propode, il est ici considéré comme *incertae sedis*.

Gerasimov *et al.* (1995 : pl. 4, figs 14, 18) ont rapporté à *Glypheopsis vorinskyi* (Lahusen, 1894) et figuré deux fragments de pinces de P1 du Tithonien de Moscou (Russie). Leur propode sub-rectangulaire, assez allongé, comprimé dorso-ventralement, avec un bourrelet articulaire du dactyle enflé et un index fin et incurvé vers l'intérieur est caractéristique du genre *Eryma* auquel ces fossiles sont ici rattachés.

Les collections paléontologiques de l'Université Claude Bernard de Lyon recèlent deux pinces de P1 isolées provenant du Bajocien de France (FSL 170784, 170793). Ces deux pinces

présentent les caractéristiques permettant de les assigner à *Eryma* sp. : un propode sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement, avec un bourrelet articulaire du dactyle étroit et des doigts fins, allongés et incurvés vers l'intérieur (Fig. 101C).

Enfin, les quelques fossiles du Crétacé inférieur ici attribués à *Eryma* sont issus de l'hémisphère sud. Le plus ancien est un propode trapézoïdal, assez allongé, provenant du Valanginien de Colombie (Luque, communication personnelle). Les deux autres occurrences ont initialement été assignées à *Enoploclytia* et proviennent de l'Aptien de Patagonie (Argentine ; Aguirre-Urreta 1989) et de l'Île Alexandre I^{er} (Antarctique ; Taylor 1979). Il s'agit respectivement d'une pince au propode sub-rectangulaire portant de longs doigts incurvés et d'un fragment de carapace déformé montrant une jonction des sillons postcervical et branchio-cardiaque (Fig. 101 D-E). Les caractéristiques de ces fossiles sont typiques du genre *Eryma* et justifient leur assignation à ce genre.

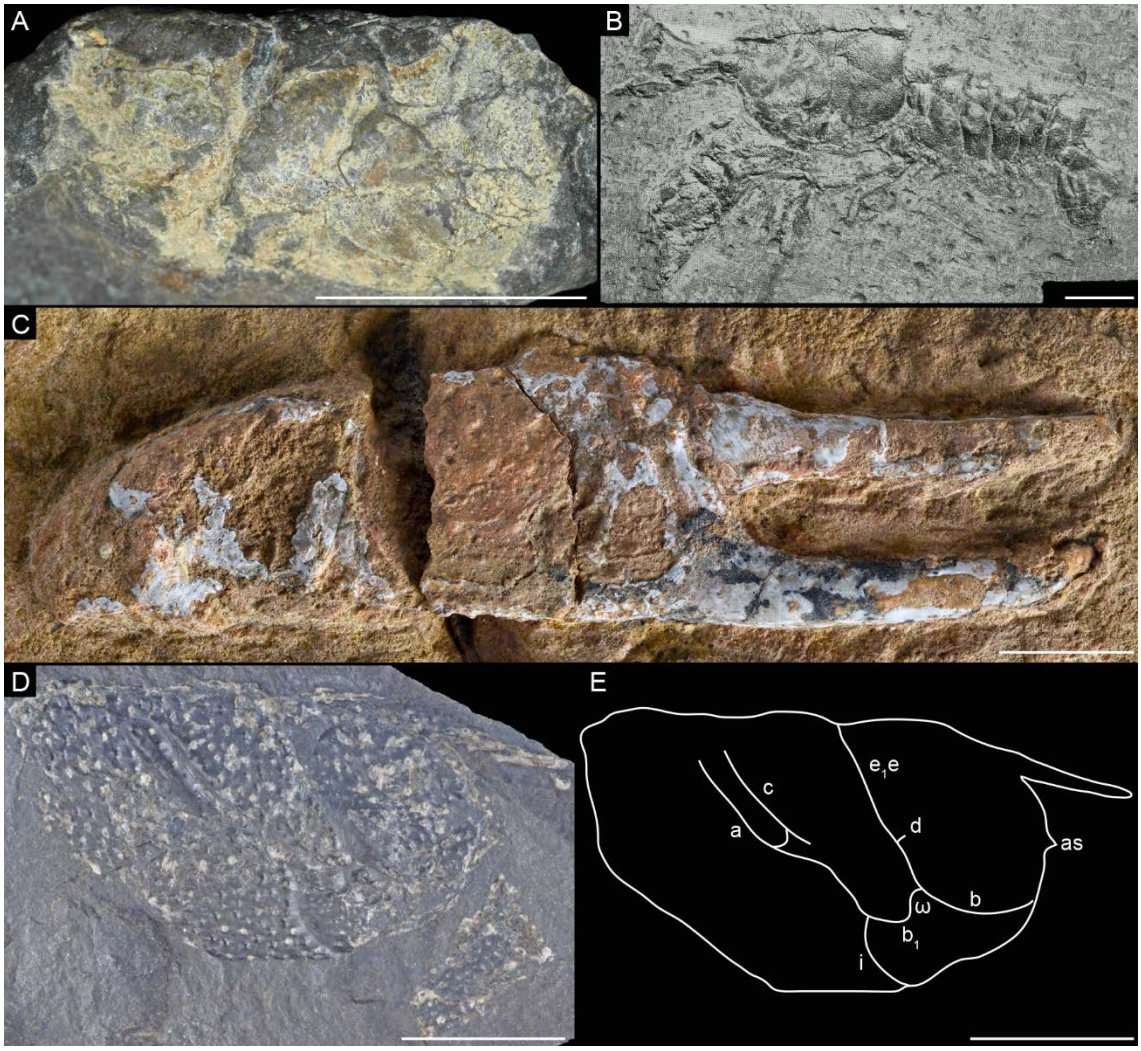


Fig. 101 : *Eryma* sp. **A**, spécimen GPIT non numéroté du Sinémurien d'Ofterdingen (Allemagne) ; **B**, figure originale d'Hauff (1953 : pl. 62, fig. c) ; **C**, spécimen FSL 170784 du Bajocien de Collonges-au-Mont-d'or (France) ; **D-E**, spécimens BAS KG-2-214 de l'Aptien de l'île Alexandre-I^{er} (Antarctique) : vue générale (D), schéma (E). Échelles : 1 cm (A, C-E), 2 cm (B). Photographies : J. Devillez (A), L. Cazes (C), H. Blagbrough (D). Schéma : J. Devillez.

Fig. 101: *Eryma* sp. **A**, specimen GPIT without number from the Sinemurian of Ofterdingen (Germany); **B**, original figure from Hauff (1953: pl. 62, fig. c); **C**, specimen FSL 170784 from the Bajocian of Collonges-au-Mont-d'or (France); **D-E**, specimens BAS KG-2-214 from the Aptian of Alexander Island (Antarctica): general view (D), schema (E). Scale bars: 1 cm (A, C-E), 2 cm (B). Photographs: J. Devillez (A), L. Cazes (C), H. Blagbrough (D). Line drawing: J. Devillez.

Genre *Palaeastacus* Bell, 1850

Palaeastacus Bell, 1850 : 344. — Zittel 1885 : 695. — Beurlen 1928 : 180. — Förster 1966 : 126. — Glaessner 1969 : 626. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 606. — Aguirre-Urreta 1989 : 509. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Feldmann *et al.* 2015 : 3. — Hyžný *et al.* 2015 : 375. — Devillez *et al.* 2016 : 525, fig. 1G-H. — Devillez *et al.* 2017 : 782.

Enoploclytia Palaeastacus — Mertin 1941 : 161. — Glaessner 1969 : 455.

ESPÈCE-TYPE. — *Astacus sussexiensis* Mantell, 1824 par désignation subséquente de Glaessner (1929).

ESPÈCES INCLUSES. — *P. argoviensis* Förster & Rieber, 1982 ; *P. edwardsi* Étallon, 1861 ; *P. foersteri* (Feldmann, 1979) n. comb. ; *P. fuciformis* (Schlotheim, 1822) ; *P. kimzeyi* Rathbun, 1935 ; *P. loryi* (Van Straelen, 1923) ; *P. meyeri* (Garassino, 1996) ; *P. numismalis* (Oppel, 1853) n. comb. ; *P. punctatus* (Oppel, 1861) n. comb. ; *P. rothgaengerae* Schweigert & Röper, 2001 ; *P. sussexiensis* (Mantell, 1824), *P. uranusiensis* nom. nov. ; *P. terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) ; *P. walkeri* (Whitfield, 1883).

DISTRIBUTION (Fig. 102). — Sinémurien (Italie, Royaume-Uni) ; Pliensbachien (Allemagne) ; Aalénien (Suisse) ; Callovien (États-Unis, France) ; Kimméridgien (Allemagne) ; Tithonien (Allemagne) ; Valanginien (France) ; Barrémien (Antarctique, Argentine, Australie) ; Aptien (Antarctique, Argentine, Australie) ; Albien (États-Unis, Royaume-Uni) ; Cénomanien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Turonien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Campanien (États-Unis).

DIAGNOSE ORIGINALE PAR BELL (1850). — The unique and beautiful fossil, […], appertains to a species of a Macrurous genus nearly allied to *Astacus* and *Homarus*, to which I have applied the name of *Palaeastacus Dixoni*. It is characterized by the extremely tuberculous surface of the whole of the crust, passing into spines on the sides of the abdominal segments. The transverse division of the exterior caudal lamina was so slightly indicated in this specimen as scarcely to be recognizable; but the whole character of the animal points out clearly its close affinity to the typical *Astacidae*.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR ZITTEL (1885). — Körper gross, langgestreckt, mit überaus höckeriger und theilweise stacheliger Schale. Cephalothorax vorn etwas verschmälert mit dreieckigem, stacheligem Rostrum. Nackenfurche tief; eine zweite Furche scheidet die Herzregion von der Kiemengegend. Die zwei Aeste derselben beginnen fast am Hinterrand, divergiren anfänglich nur wenig und verlaufen später des Nackenfurche parallel. Die Epimeren des Abdomen sind mit Stacheln besetzt. Scheren des ersten Fusspaares aufgetrieben, ganz mit groben Höckern bedeckt.

DIAGNOSE ÉMENDÉE POUR LE SOUS-GENRE *PALAEASTACUS* PAR MERTIN (1941). — Stark bedornte, gedrungene Scheren; Finger etwa ebenso lang wie die Palma, mit Dornen besetzt.

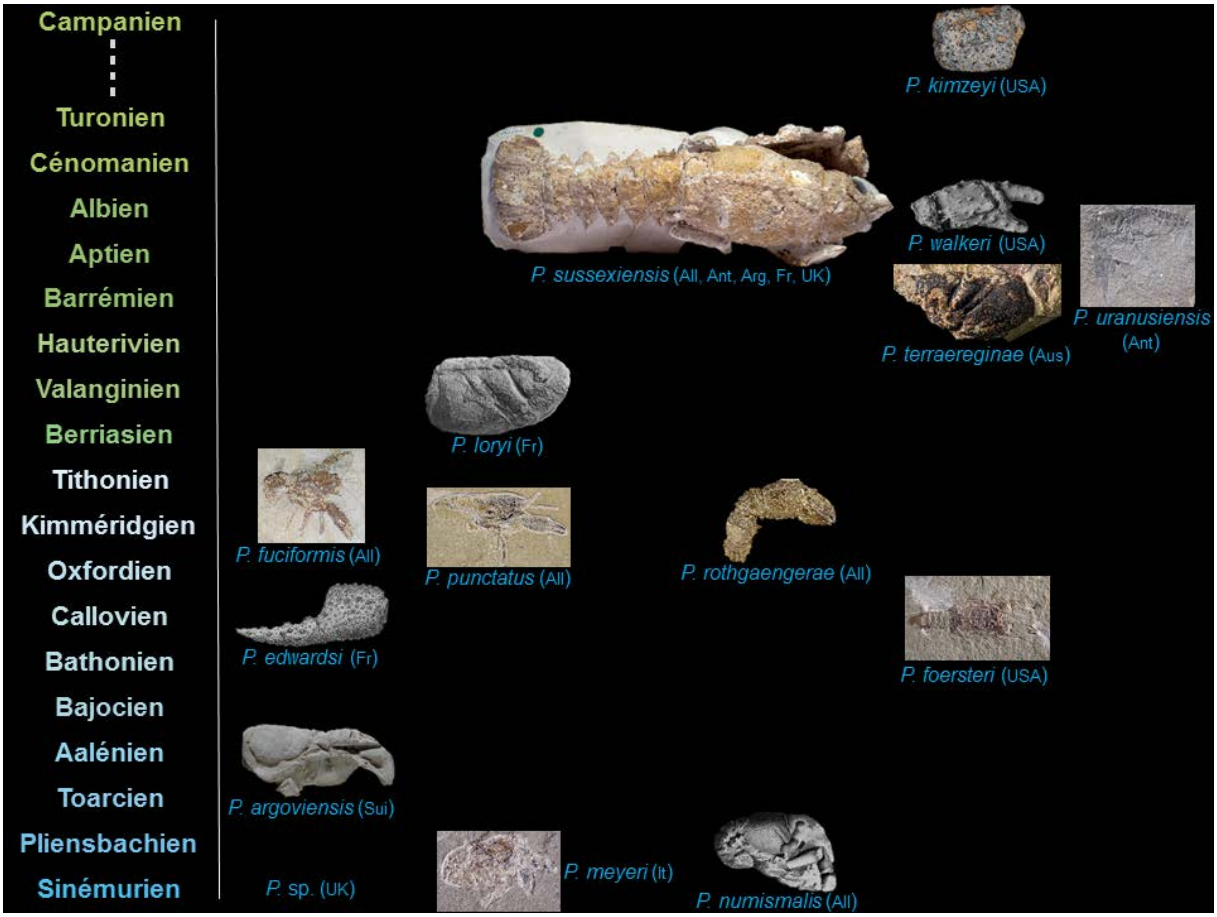


Fig. 102 : Distribution stratigraphique des occurrences de *Palaeastacus*. All : Allemagne ; Ant : Antarctique ; Arg : Argentine ; Fr : France ; It : Italie ; Sui : Suisse ; UK : Royaume-Uni ; USA : États-Unis.
Fig. 102: Stratigraphic distribution of occurrences of *Palaeastacus*. All: Germany; Ant: Antarctica; Arg: Argentina; Fr: France; It: Italy; Sui: Switzerland; UK: United Kingdom; USA: United States.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR FÖRSTER (1966). — Schwache Gastroorbitalfurche, Postcervicalfurche etwas stärker entwickelt als die Branchiocardiacalfurche; beide Furchen vereinigen sich nicht. Grobe, auf der Cardiacalregion in Reihen angeordnete vorwärtsgerichtete Dornen auf Gastrical- und Cardiacalregion. Massiver Scherenballen, auf der Oberseite liegen zwischen groben Warzen kleine Wärzchen hinter tiefen Grübchen, auf der Unterseite eine diagonale Warzenreihe; Innenkante mit 4-5 kräftigen Dornen. Index und Dactylus nur wenig länger als der ballen; beide etwa gleich lang und stark.

DIAGNOSE ÉMENDÉE POUR LE SOUS-GENRE *PALAEASTACUS* PAR GLAESSNER (1969). — Chelae stout, spinose; fingers equal in length to palm.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Gastro-orbital groove weak; postcervical groove stronger than and separate from branchiocardiac groove; chelae short, spinose, with short fingers.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR AGUIRRE-URRETA & RAMOS (1981). — Surco gastro-orbital débil; surco postcervical no unido con el branquiocárdico, ambos corren más o menos paralelos siendo el primero más fuerte. Quelípedos cortos, espinosos, con dedos cortos.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR AGUIRRE-URRETA (1989). — Erymid with gastro-orbital groove weak, postcervical groove strong and separated from branchiocardiac. Chelipeds stout, with square, spiny palm and short fingers.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR FELDMANN *ET AL.* (2015). — Cylindrical carapace with deep cervical and postcervical grooves and weak gastro-orbital and branchiocardiac grooves; short rostrum with subrostral teeth; pereiopod 1 with short and stout chelae with dactylus and index equal in length.

DIAGNOSE ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ *ET AL.* (2016). — Fusiform intercalated plate with tubercles; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves nearly parallel, both joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; longitudinal rows of sub-spiny tubercles in gastric region, diagonal rows of tubercles on cardiac region; massive chelate P1; P1 propodus short, thick, slightly globose, inner margin more compressed than outer margin, longitudinal rows of spiny tubercles on dorsal and ventral surfaces, inner margin bearing strong spines; P1 palm with narrow dactylar bulge; wide fingers, slightly longer than propodus, gradually narrowing to distal extremity; index with basally curved occlusal margin.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (CE TRAVAIL). — Plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, tous les deux joints au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; sillon inférieur convexe postérieurement, joint au sillon hépatique ; pinces des P1 massives ; propode des P1 court, épais, légèrement globuleux ; propode des P1 avec un bourrelet articulaire du dactyle étroit ; doigts généralement larges, un peu plus longs que le propode, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale, base de l'index avec une marge occlusale incurvée (Fig. 103).

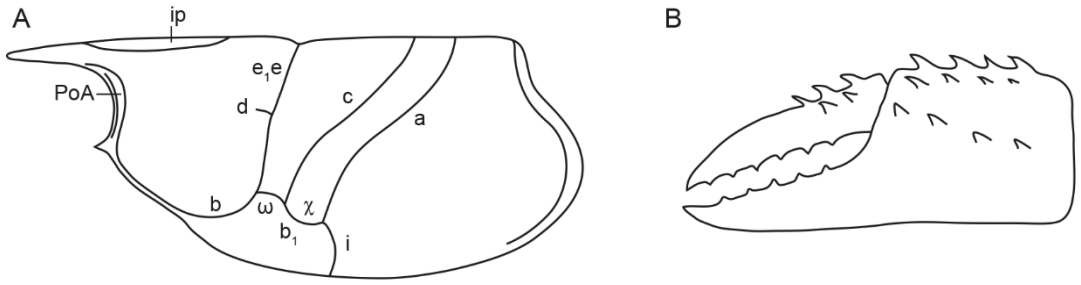


Fig. 103 : Schémas des sillons de la carapace (A) et d'une pince de P1 (B) typiques de *Palaeastacus*. Schémas : J. Devillez.
Fig. 103: Schemas of typical carapace grooves (A) and P1 chelae of *Palaeastacus*. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — La présence d'une plaque intercalaire entièrement délimitée justifie l'assignation de *Palaeastacus* aux Erymoidea. La présence d'une zone post-orbitaire chez plusieurs espèces soutient le placement du genre dans les Erymidae et la présence d'un sillon gastro-orbitaire court, d'un sillon postcervical allongé et sub-parallèle au sillon branchio-

cardiaque ainsi que la jonction du branchio-cardiaque à l'extrémité postérieure d'un sillon hépatique sinueux permettent de classer *Palaeastacus* au sein des Eryminae.

Parmi les spécimens de la série type d'*Astacus leachii* Mantell, 1822 issus des dépôts de craie d'Angleterre, certains fossiles (Mantell 1822 : pl. 30, fig. 3) correspondent en fait à une autre espèce identifiée par Mantell en 1824 : *A. sussexiensis*. Cette espèce, caractérisée par des pinces des P1 aux doigts larges et ornée de fortes épines, n'a été assignée au genre *Palaeastacus* pour la première fois qu'en 1929 par Glaessner, qui en a alors profité pour la désigner comme étant l'espèce-type du genre. On peut considérer cette assignation comme tardive car le genre a été établi dès 1850 par Bell lorsqu'il a décrit *P. dixoni* sur la base de plusieurs spécimens, dont des pinces très semblables à celles d'*A. sussexiensis*. A l'image de l'histoire chaotique de son espèce-type (nombreux synonymes, problèmes d'assignation générique ; voir la discussion de *P. sussexiensis* pour plus de détails), le genre *Palaeastacus* fut l'objet de nombreuses confusions au cours de l'histoire. Les représentants du genre ont en effet souvent été intégrés aux genres *Eryma* ou *Enoploclytia* (Schweitzer & Feldmann 2001). Si les confusions avec *Eryma* peuvent s'expliquer par le fait qu'il semblerait que ce genre fut en quelque sorte un genre « fourre-tout » au sein des Erymoidea (voir discussion à propos d'*Eryma* pour plus de détails), les confusions entre *Palaeastacus* et *Enoploclytia* peuvent s'expliquer différemment. Tout d'abord, les espèces-types de ces deux genres furent à l'origine considérées comme appartenant à la même espèce, *A. leachii*, car les fossiles sont contemporains et proviennent de la même région (Sussex, Royaume-Uni ; Mantell 1822). Ensuite, malgré la distinction introduite par Mantell (1824), M'Coy (1849) a fait une erreur lorsqu'il a érigé le genre *Enoploclytia*. S'il a clairement désigné *A. leachii* comme espèce-type et que la description du genre est correcte, il a figuré une reconstitution qui représente en réalité *A. sussexiensis* (carapace et pinces des P1 ornées de fortes épines, sillons postcervical et branchio-cardiaque descendants jusqu'au sillon hépatique, propode court, doigts courts et larges ; Fig. 104). Il a également intégré *Enoploclytia imagei* et *E. brevimana* (M'Coy 1849 : 322), que plusieurs auteurs ont par la suite considérés comme des synonymes de *P. dixoni* (Woods 1930) ou de *P. sussexiensis* (Förster 1966 ; Devillez *et al.* 2016 ; Devillez *et al.* 2017). La confusion initiale entre *Palaeastacus* et *Enoploclytia*, liée à la description originale de M'Coy (1849), a sans doute été entretenue par la suite par certains auteurs qui considérèrent *Palaeastacus* comme un sous-genre d'*Enoploclytia* (Mertin 1941 ; Roberts 1962 ; Glaessner 1969). Ainsi, considérant ces éléments, il n'est pas étonnant de constater que plusieurs espèces de *Palaeastacus* furent assignées à d'autres genres, en particulier *Enoploclytia*, au cours des décennies.

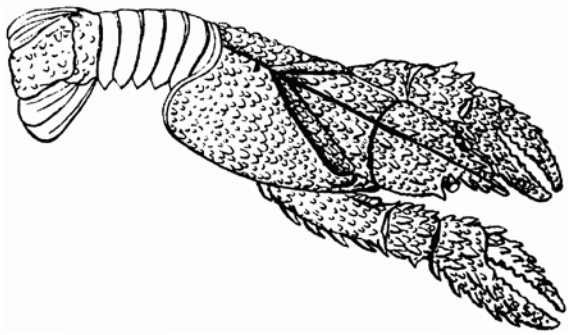


Fig. 104 : Figure originale d' « *Enoploclytia* » M'Coy, 1849 de M'Coy (1849 : p. 330).
Fig. 104: Original figure of "*Enoploclytia"* M'Coy, 1849 of M'Coy (1849: p. 330).

Parmi les espèces qui furent assignées à tort à *Palaeastacus*, certaines sont effectivement des érymides. Ainsi, *P. macrodactylus* Bell, 1850 a été établi sur une paire de pinces des P1 au propode allongé et globuleux et portant des doigts minces et allongés typiques d'*Enoploclytia* (voir la discussion à propos d'*E. leachii* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2016 ; 2017). *Palaeastacus poeschli* Schweigert & Röper, 2001 possède des pinces au propode sub-rectangulaire et aux doigts minces et allongés semblables aux *Eryma* provenant des calcaires

lithographiques du sud de l'Allemagne (voir la discussion à propos d'*E. modestiforme* pour plus de détails). *Palaeastacus solitarius* Oppel, 1862, provenant des mêmes formations que l'espèce précédente, a été établi sur la base d'une paire de pinces des P1 aux propodes courts, sub-rectangulaires et portant des doigts courts. Cette morphologie associée à l'ornementation du spécimen a amené Schweigert *et al.* (2000) à considérer cette espèce comme un synonyme de *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857 (voir la discussion à propos de *P. suevica* pour plus de détails). *Palaeastacus trisulcatus* Schweitzer & Feldmann, 2001, du Cénomanien des États-Unis, a elle aussi été assignée au genre *Pustulina*, mais sur la base de l'architecture des sillons de la carapace (voir la discussion à propos de *P. trisulcata* pour plus de détails ; Devillez *et al.* 2017). Quatre espèces originellement assignées à *Palaeastacus* ne sont en réalité pas des Erymoidea. La première, *P. cenomaniensis* Hée, 1924, est connue par une unique pince de P1 détruite pendant la Seconde Guerre Mondiale (Förster 1966). L'examen de la figure originale de Hée montre que le propode est carré avec une surface dorsale fortement tuberculée, tandis que la surface ventrale est lisse et les doigts sont minces. Chez *Palaeastacus*, le propode est sub-rectangulaire ou trapézoïdal et les doigts sont généralement larges. *Palaeastacus cenomaniensis* n'appartient donc pas à *Palaeastacus*, ni même à un Erymidae comme l'a suggéré Förster (1966), mais la morphologie de cette pince évoque plutôt un crabe. Förster (1966), suivi par Devillez *et al.* (2017), a aussi souligné l'impossibilité d'identifier les fragments ayant servi à la description de *P. selmaensis* Rathbun, 1935. Ces fossiles ont ainsi été désignés comme *incertae sedis* par Devillez *et al.* (2017). La pince des P1 attribuée à *P. deslongchampsi* Van Straelen, 1925 a un propode comprimé, allongé, des doigts assez fins incurvés l'un vers l'autre et pas de bourrelet articulaire du dactyle. Ces caractéristiques ne correspondent pas à celle d'une pince de *Palaeastacus* ni même d'Erymoidea. Enfin, *P. ornatus* Whiteaves, 1886 connu par une carapace complète préservée en connexion avec le pléon, n'est pas un Erymoidea du fait de l'absence de plaque intercalaire. Les sillons de la carapace et les carènes longitudinales tuberculées dans les régions branchiale et gastrique et le long de la marge dorsale sont plutôt caractéristiques d'un Nephropidae Dana, 1852. S'appuyant sur ces éléments, Mertin (1941) et Feldmann & McPherson (1980), suivi par Devillez *et al.* (2017), ont attribué cette espèce au genre *Palaeonephrops* Mertin, 1941.

Palaeastacus argoviensis Förster & Rieber, 1982

Fig. 105

Palaeastacus argoviensis Förster & Rieber, 1982 : 774, figs 1-3. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype PIM R/36.

LOCALITÉ TYPE. — Wittnau, canton d'Argovie, Suisse.

AGE TYPE. — Aalénien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

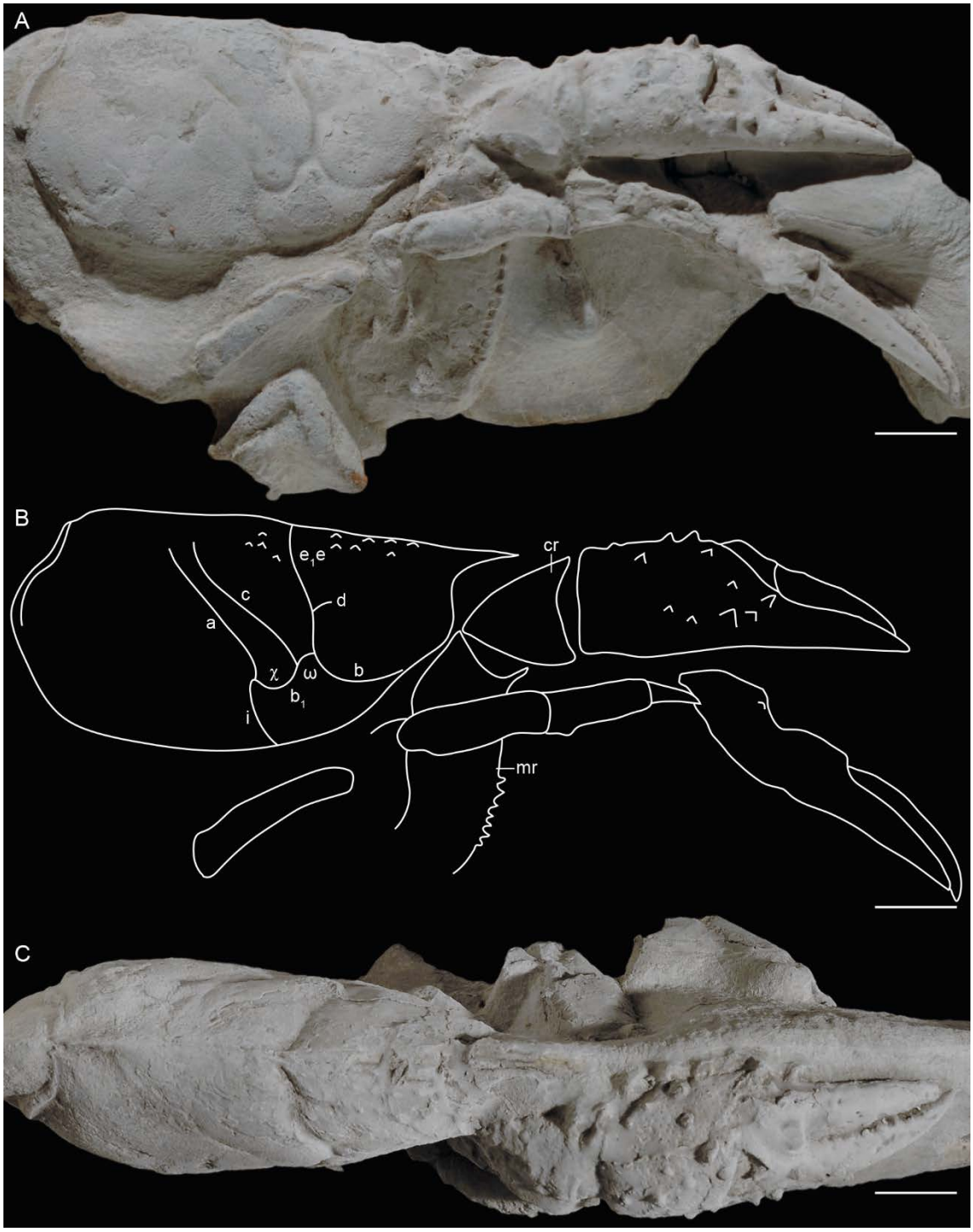


Fig. 105 : *Palaeastacus argoviensis* Förster & Rieber, 1982 de l'Aalénien de Wittnau (Suisse). **A-C**, holotype PIM R/36 : vue latérale (A), schéma (B), vue dorsale (C). Échelles : 1 cm. Photographies : C. Klug. Schéma : J. Devillez.
Fig. 105: *Palaeastacus argoviensis* Förster & Rieber, 1982 from the Aalenian of Wittnau (Switzerland). **A-C**, holotype PIM R/36: lateral view (A), schema (B), dorsal view (C). Scale bars: 1 cm. Photographs: C. Klug. Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre allongé, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; région branchiale courte dorsalement ; sillon cervical profond, incurvé dans sa moitié dorsale, vertical et sub-rectiligne dans sa moitié inférieur, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, étroits, peu profonds, faiblement incurvés, fortement inclinés, non joints à la marge

dorsale ; sillon postcervical joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique large et profond, concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; zone ω et χ bombées ; sillon inférieur joint au sillon hépatique.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire, légèrement globuleux; bourrelet articulaire du dactyle large et fortement enflé ; doigts larges, de même longueur que le propode ; index plus large que le dactyle ; marge occlusale avec des dents courtes, coniques peu espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Carapace densément couverte de petites dépressions ; région cardiaque ornée de tubercules grossiers ; région gastrique avec deux rangées de tubercules parallèles à la plaque intercalaire ; propode des P1 orné de fortes épines sur les faces ventrale et dorsale ; doigts ornés de dépressions circulaires espacées et disposées irrégulièrement ; mérus des P1 orné d'épines le long de la marge ventrale.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par un unique spécimen où la carapace est préservée en connexion avec les P1 et des fragments des autres péréiopodes. Cette espèce est assignée au genre *Palaeastacus* sur la base de l'architecture des sillons de la carapace typique de ce genre : sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints au sillon hépatique sinueux.

Palaeastacus argoviensis possède plusieurs particularités. Au niveau des sillons de la carapace, les sillons postcervical et branchio-cardiaque sont étroits et peu profonds. Ils semblent également s'interrompre assez loin de la marge dorsale. Ces caractéristiques sont uniques parmi les *Palaeastacus*, de même que l'ornementation composée de petites dépressions accompagnées de quelques tubercules grossiers dans les régions cardiaque et gastrique. La sinuosité marquée du sillon cervical distingue aussi *P. argoviensis* de *P. fuciformis*, *P. kimzeyi*, *P. loryi*, *P. meyeri*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*. Enfin, la présence d'épines sur la face dorsale du propode des P1 de *P. argoviensis* ne se retrouve pas chez *P. edwardsi*, *P. foersteri*, *P. kimzeyi*, *P. meyeri*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*.

Palaeastacus edwardsi Étallon, 1861

Fig. 106

Palaeastacus edwardsi Étallon, 1861 : 160, pl. 1, fig. 11. — Oppel 1862 : 45, pl. 11, fig. 3. — Van Straelen 1925 : 288. — Glaessner 1929 : 289. — Förster 1966 : 130. — Förster & Rieber 1982 : 777. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype perdu.

LOCALITÉ TYPE. — Etrochey, département de Côte d'Or, Bourgogne, France.

AGE TYPE. — Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire, légèrement globuleux; index large, légèrement incurvé vers l'intérieur, s'amincissant progressivement vers son extrémité distale ; marge occlusale avec des dents très larges courtes, peu nombreuses et espacées.

Ornementation. — Propode des P1 orné de tubercules peu espacés, une rangée longitudinale et irrégulière de tubercules grossiers se situe sur la face dorsale ; bord interne du propode armé d'une rangée de fortes épines ; index ornés de tubercules fins, une rangée longitudinale et irrégulière de tubercules se trouve sur la face dorsale.

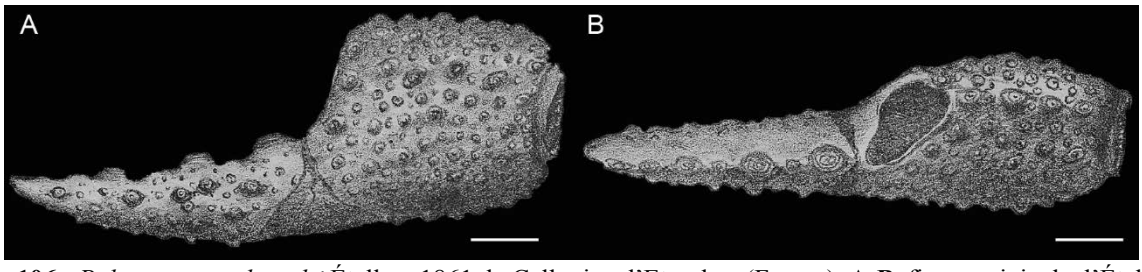


Fig. 106 : *Palaeastacus edwardsi* Étallon, 1861 du Callovien d'Etrochey (France). **A-B**, figure originale d'Étallon (1861 : pl. 1, fig. 11) de l'holotype : vue dorsale (A), vue interne (B). Échelles : 1 cm.

Fig. 106: *Palaeastacus edwardsi* Étallon, 1861 from the Callovian of Etrochey (France). **A-B**, original figure of Étallon (1861: pl. 1, fig. 11) of the holotype: dorsal view (A), internal view (B). Scale bars: 1 cm.

DISCUSSION. — Connue par une unique pince des P1 incomplète aujourd'hui perdue, cette espèce est assignée à *Palaeastacus* en raison de la forme du propode, court, sub-rectangulaire et légèrement globuleux, et de l'index, large et à peine plus long que le propode.

Le fait de ne connaître *P. edwardsi* que par une seule pince de P1 et de n'avoir accès qu'à sa représentation, qui date du XIX^{e} siècle, limite quelque peu les comparaisons avec les autres espèces. Néanmoins, les quelques très grosses dents armant la marge occlusale de l'index ainsi que la présence d'une rangée de tubercules grossiers sur la face dorsale de ce même doigt sont des caractéristiques uniques au sein du genre *Palaeastacus*. De plus, la présence, sur le propode, d'une unique rangée longitudinale de tubercules grossiers permet aussi de distinguer *P. edwardsi* de *P. argoviensis*, *P. foersteri*, *P. fuciformis*, *P. kimzeyi*, *P. meyeri*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis*, *P. terraereginae* et de *P. walkeri*.

Palaeastacus foersteri (Feldmann, 1979) n. comb.

Fig. 107

Eryma foersteri Feldmann, 1979 : 2, figs 1-2. — Feldmann & Copeland 1988 : 93, 95. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Feldmann & Haggart 2008 : 1792, 1794. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Devillez *et al.* 2017 : 792, tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype AMNH FI 35862.

LOCALITÉ TYPE. — Brush Canyon, Wyoming, États-Unis.

AGE TYPE. — Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

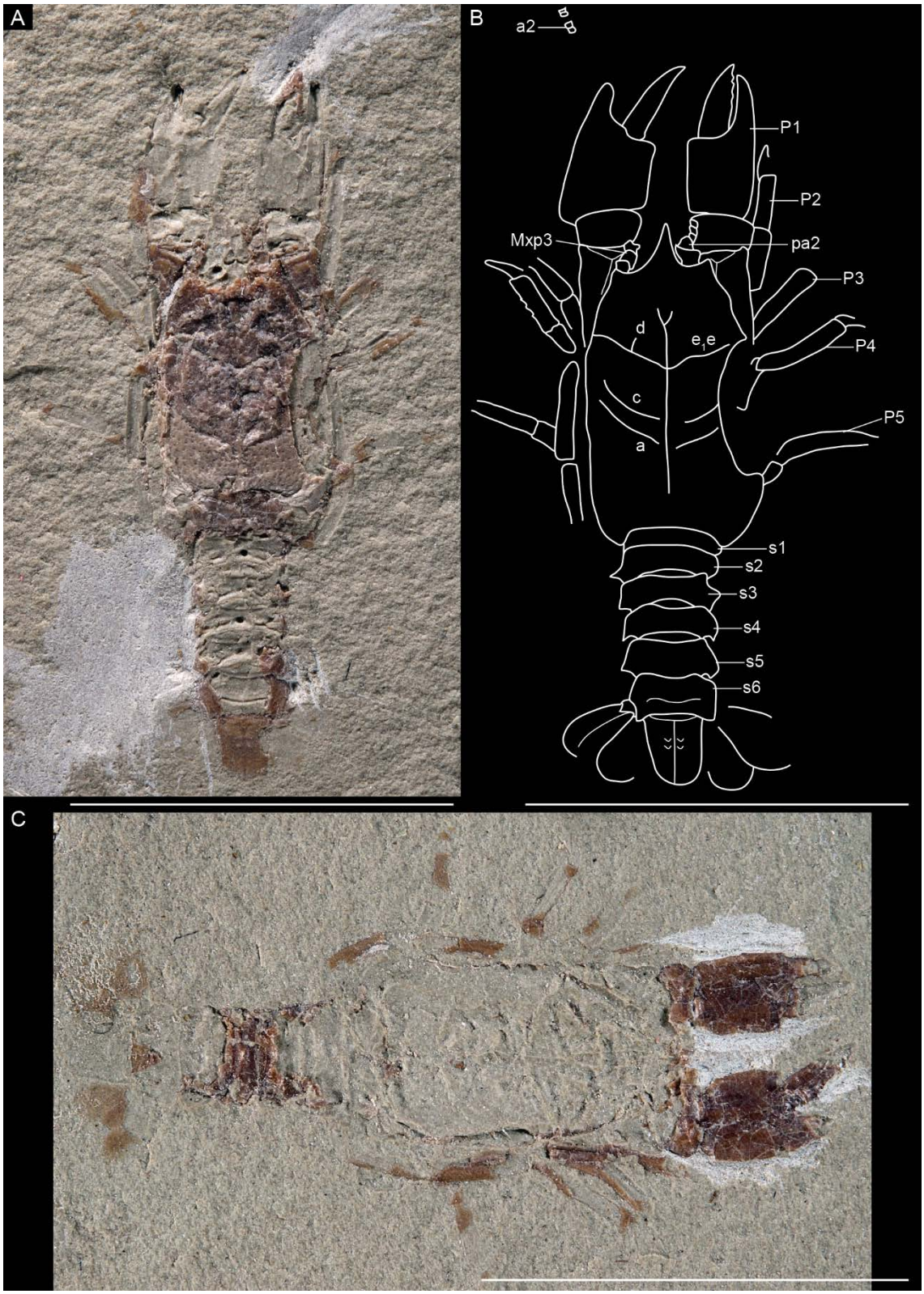


Fig. 107 : *Palaeastacus foersteri* (Feldmann, 1979) du Callovien de Brush Canyon (États-Unis). **A-C**, holotype AMNH FI 35862 : vue générale (A), schéma (B), contre-empreinte (C). Échelles : 1 cm. Photographies : S. Thurston. Schéma : J. Devillez.

Fig. 107: *Palaeastacus foersteri* (Feldmann, 1979) from the Callovian of Brush Canyon (USA). **A-C**, holotype AMNH FI 35862: general view (A), schema (B), counterpart (C). Scale bars: 1 cm. Photographs: S. Thurston. Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire largement arrondie ; sillon cervical large et profond, subrectiligne, joint à la marge dorsale ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, faiblement inclinés, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical étroit et peu profond ; sillon branchio-cardiaque profond, plus large que le postcervical.

Pléon et uropodes. — Tergites des somites rectangulaires, pleurites des somites sub-triangulaires ; telson avec un sillon longitudinal médian ; uropodes aussi longs que le telson ; exopodes de l'uropode avec une carène longitudinale.

Appendices céphaliques. — Pédoncule antennaire large ; antennes composées de nombreux courts articles cylindriques.

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire ; doigts des P1 larges, de même longueur que le propode, de longueurs identiques ; dactyle plus large que l'index; marge occlusale munie de fortes dents coniques peu espacées ; carpus des P1 court ; mérus des P1 allongé, de section triangulaire ; P2-P5 fins.

Ornementation. — Ornementation de la carapace homogène, faite de petites dépressions circulaires et espacées ; telson portant quatre tubercules grossiers arrondis dans sa partie médiane, deux de chaque côté de son sillon longitudinal médian ; P1 couverts de petites dépressions arrondies peu marquées ; P2-P5 ornés de petites dépressions espacées.

DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par un unique fossile préservé en compression et pratiquement complet. Initialement assigné au genre *Eryma*, l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque et la morphologie des pinces des P1 (propode sub-rectangulaire court, doigts larges et courts) visibles sur le spécimen sont caractéristiques de *Palaeastacus*. La nouvelle combinaison *Palaeastacus foersteri* est donc ici proposée.

L'unique spécimen de *P. foersteri* étant écrasé, les comparaisons avec les autres représentants du genre sont limitées. L'ornementation de la carapace des P1 de cette espèce, uniquement composée de dépressions espacées, la distingue de tous les autres *Palaeastacus*.

Palaeastacus fuciformis (Schlotheim, 1822)

Fig. 108

Macrourites fuciformis Schlotheim, 1822 : 30, pl. 2, fig. 2.

Glyphea fuciformis — Münster 1839 : 16, pl. 8, figs 1-2.

Glyphea intermedia — Münster 1839 : 17, pl. 8, fig. 6-7.

Glyphea crassula — Münster 1839 : 17, pl. 8, fig. 4 (non 5).

Glyphea elongata — Münster 1839 : 18, pl. 8, fig. 11-12 (non figs 8-10).

Eryma fuciformis — Bronn 1849 : 579. — Oppel 1861 : 359. — Oppel 1862 : 41, pl. 9, figs 2-6. — Beurlen 1928 : 164. — Glaessner 1929 : 154. — Vialle 1948 : 61. — Kuhn 1961 : 22. — Secrétan 1964 : 68.

Astacus fuciformis — Quenstedt 1852 : 268, pl. 20, fig. 14. — Quenstedt 1867 : 320, pl. 25, fig. 14. — Quenstedt 1885 : 409, pl. 32, fig. 7.

Eryma elongata — Oppel 1861 : 358. — Oppel 1862 : 37, pl. 8, figs 1-2.

Enoploclytia fuciformis — Van Straelen 1925 : 285.

Clytia elongata — Beurlen 1928 : 170.

Palaeastacus fuciformis — Förster 1966 : 130, fig. 25. — Förster & Rieber 1982 : 774, 777. — Frickhinger 1994 :122, figs 218-219. — Schweigert *et al.* 2000 : 5. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Schweigert & Röper 2001 : 8, fig. 5. — Garassino & Schweigert 2006 : 9, fig. 8, pl. 1, fig. 3, pl. 11, fig. 5. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Charbonnier & Garassino 2012 : 859, 864, fig. 3d. — Karasawa *et al.* 2013 : 102, tab. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MFN 2236 P1383/8 MB.A.0251.

LOCALITÉ TYPE. — Solnhofen (?), Bavière, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien-Tithonien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Kimméridgien (Allemagne), Tithonien (Allemagne).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 70 spécimens : BSPG AS VI 11, AS VI 12, AS VI 13, AS VI 18, AS VII 183, AS VII 184, AS VII 185, AS VII 192, AS VIII 83 ; GPIT T32 F7 ; IRSNB IST AIE 211 IG 9664 ; MFN 2236 P1383/7 MB.A.0409, 2236 P1383/7 MB.A.0410, 2236 P1383/7 MB.A.0411, 2236 P1383/7 MB.A.0428, 2236 P1383/7 MB.A.0428, 2236 P1383/7 MB.A.0429, 2236 P1383/7 MB.A.0430, 2236 P1383/7 MB.A.0432, 2236 P1383/7 MB.A.0433, 2236 P1383/7 MB.A.0434, 2236 P1383/7 MB.A.0435, 2236 P1383/7 MB.A.2984, 2236 P1383/7 MB.A.2985, 2236 P1383/7 MB.A.2986, 2236 P1383/7 MB.A.2987, 2236 P1383/7 MB.A.2988, 2236 P1383/7 MB.A.2990, 2236 P1383/7 MB.A.2991, 2236 P1383/7 MB.A.2992, 2236 P1383/7 MB.A.2993, 2236 P1383/7 MB.A.2994, 2236 P1383/7 MB.A.2995, 2236 P1383/7 MB.A.2996, 2236 P1383/7 MB.A.2997, 2236 P1383/7 MB.A.2998, 2236 P1383/7 MB.A.2999, 2236 P1383/8 MB.A.2973, 2236 P1383/8 MB.A.3002, 2236 P1383/8 MB.A.3003, 2236 P1383/8 MB.A.3004, 2236 P1383/8 MB.A.3005, 2236 P1383/8 MB.A.3006, 2236 P1383/8 MB.A.3007, 2236 P1383/8 MB.A.3008, 2236 P1383/8 MB.A.3009, 2236 P1383/8 MB.A.3010, 2236 P1383/8 MB.A.3011, 2236 P1383/8 MB.A.3012, 2236 P1383/8 MB.A.3013, 2236 P1383/8 MB.A.3014, 2236 P1383/8 MB.A.3015, 2236 P1383/8 MB.A.3016, 2236 P1383/8 MB.A.3017, 2236 P1383/8 MB.A.3018, 2236 P1383/8 MB.A.3019, 2236 P1383/8 MB.A.3020, 2236 P1383/8 MB.A.3021, 2236 P1383/8 MB.A.3022, 2236 P1383/8 MB.A.3023, 2236 P1383/8 MB.A.3024, 2236 P1383/8 MB.A.3025, 2236 P1383/8 MB.A.3026, 2236 P1383/8 MB.A.3027, 2236 P1383/8 MB.A.3028 ; SMNS 3694, 64521 ; MNHN.F.B13449 ; FSL 170765, 170769.

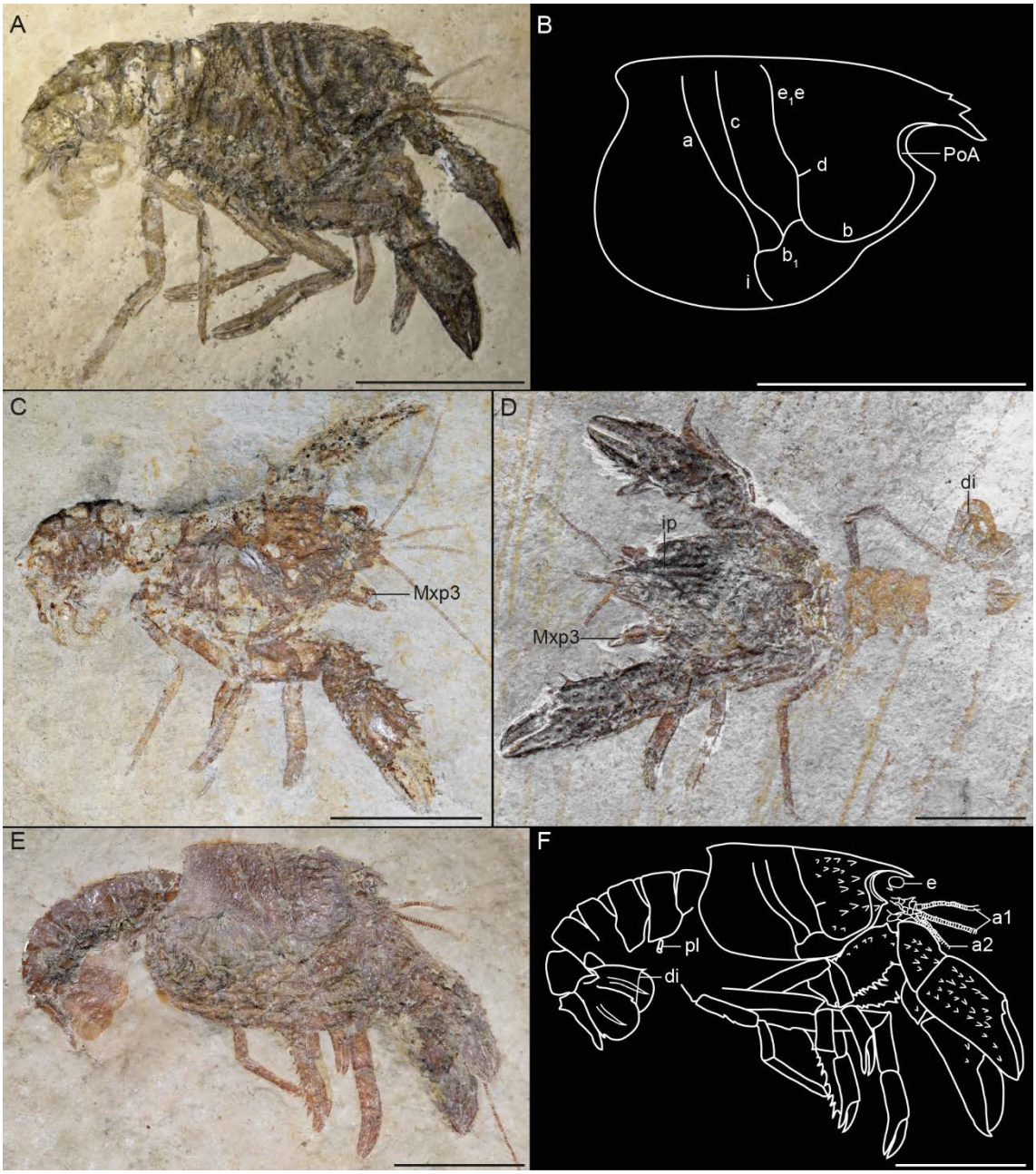


Fig. 108 : *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim, 1822) du Kimméridgien - Tithonien d'Allemagne. **A-B**, holotype MFN 2236 P1383/8 MB.A.0251 de Solnhofen : vue générale (A), schéma de la carapace (B) ; **C**, spécimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.2985 d'Eischtätt ; **D**, spécimen BSPG AS VI 11 ; **E-F**, spécimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.2992 de Solnhofen : vue générale (E), schéma (F). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Fig. 108: *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim, 1822) from the Kimmeridgian - Tithonian of Germany. **A-B**, holotype MFN 2236 P1383/8 MB.A.0251 from Solnhofen: general view (A), schema of the carapace (B); **C**, specimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.2985 from Eischtätt; **D**, specimen BSPG AS VI 11; **E-F**, specimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.2992 from Solnhofen: general view (E), schema (F). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire largement arrondie ; zone post-orbitaire étroite ; région céphalique allongée ; sillon cervical large et profond, légèrement sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace ; sillons postcervical et branchio-

cardiaque sub-parallèles, convergents sous le niveau du sillon gastro-orbitaire puis divergents avant leurs jonctions avec le sillon hépatique, faiblement inclinés, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical large et profond, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque peu profond, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires, avec un bourrelet à leur base ; telson avec deux crêtes longitudinales le long des bords latéraux ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse, une carène longitudinale.

Appendices céphaliques. — Dernier segment des pédoncules antennulaires (basipodite) articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; antennes composées de nombreux courts articles cylindriques ; scaphocérite court et triangulaire.

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés, pourvus de petites épines le long de leur marge ventrale sauf sur les deux segments distaux ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire ; doigts des P1 larges, de même longueur que le propode, dorsalement rectilignes, faiblement incurvés vers le bas, de longueurs identiques, terminés par un crochet ; marge occlusale munie de très petites dents très peu espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé ; P2-P3 munis de petites pinces.

Ornementation. — Ornementation de la carapace hétérogène ; régions branchiale, hépatique et ptérygostomiale densément couvertes de petits tubercules, région cardiaque couverte de petits tubercules assez espacés et de quelques tubercules sub-épineux dirigés vers l'avant, région céphalique ornée de fortes épines espacées et dirigées vers l'avant et de petits tubercules ; plaque intercalaire couverte de tubercules alignés ; région antennaire munie d'une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon couverts de petites dépressions ; telson portant deux petites épines sur la marge externe ; endopodes de l'uropode avec deux petites épines sur le bord marginal ; exopodes de l'uropode avec une épine sur le bord externe juste avant la diérèse ; propode des P1 couvert de fortes épines dirigées vers l'avant et disposées en rangées longitudinales ; marge interne ornée d'une rangée de fortes épines dirigées vers l'avant ; carpus des P1 orné de rangées de fortes épines dirigées vers l'avant ; mérus des P1 orné de petits tubercules et de fortes épines dirigées vers l'avant le long des marges dorsale et ventrale ; P2-P3 et P5 ornés de petites dépressions espacées ; propode des P4 ornés d'épines le long de la marge postérieure.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par de nombreux fossiles pratiquement complets qui ont bénéficié de la préservation exceptionnelle qui prévaut dans les calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne. Cette espèce est assignée au genre *Palaeastacus* sur la base de l'architecture des sillons de la carapace typique de ce genre (sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints au sillon hépatique sinueux) et par la forme caractéristique des pinces des P1 (propode court, sub-rectangulaire, doigts subrectilignes, courts et larges).

Le sillon cervical de *P. fuciformis* est sinueux, contrairement aux autres espèces dont la partie antérieure de la carapace est connue, sauf *P. argoviensis*. Cependant, la sinuosité du sillon cervical, de faible amplitude, de *P. fuciformis* lui donne un aspect ondulé tandis que l'amplitude de la sinuosité du sillon cervical de *P. argoviensis* est plus grande, conférant à ce sillon un aspect plus incurvé. Toujours au niveau de la trajectoire des sillons de la carapace, les sillons

postcervical et branchio-cardiaque de *P. fuciformis* convergent sous le niveau du sillon gastro-orbitaire puis divergent à nouveau avant leurs jonctions respectives au sillon hépatique. Une telle trajectoire ne se retrouve pas chez les autres espèces à part *P. punctatus* et un des spécimens de *P. terraereginae* du Barrémien d'Antarctique. Toujours au niveau de la carapace de *P. fuciformis*, mais du point de vue de l'ornementation, la dichotomie entre la région céphalique ornée de fortes épines et le reste de la carapace, ornée de petits tubercules, n'a pas d'équivalent chez les espèces dont la carapace est connue. Et si l'ornementation de *P. sussexiensis* se rapproche de celle de *P. fuciformis*, cette dernière espèce n'a pas de rangée oblique de tubercules grossiers dans sa région cardiaque. Enfin, le propode des pinces des P1 de *P. fuciformis* est couvert d'épines plus ou moins organisées en rangées longitudinales, cette ornementation ne se retrouve pas chez *P. edwardsi*, *P. foersteri*, *P. kimzeyi*, *P. meyeri*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*.

Palaeastacus kimzeyi Rathbun, 1935

Fig. 109

Palaeastacus kimzeyi Rathbun, 1935 : 23, pl. 2, figs 15-21. — Förster 1966 : 135. — Förster & Rieber 1982 : 777. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174, 176. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Devillez *et al.* 2017 : 784, 785, 792, 793, tabs 1-2, fig. 3A-C, fig. 8.

Enoploclytia kimzeyi — Stenzel 1945 : 414. — Secrétan 1964 : 94, 95. — Taylor 1979 : 25. — Feldmann 1981 : tab. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype USNM PAL 73797 ; 9 paratypes USNM PAL 73841, et 1 paratype USNM PAL 335146.

LOCALITÉ TYPE. — Farmersville, Texas, États-Unis.

AGE TYPE. — Campanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Sillon cervical profond, joint au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles ; sillon postcervical légèrement incurvé, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque légèrement incurvé, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur joint au sillon hépatique.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire, légèrement globuleux ; dépressions longitudinales le long de la marge interne sur chaque face du propode ; marge interne du propode fortement comprimée ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé ; doigts larges.
Ornementation. — Carapace couverte de petits tubercules arrondis ; présence de tubercules grossiers dans les régions céphalique et hépatique ; propode et doigts des P1 couvert de tubercules arrondis.

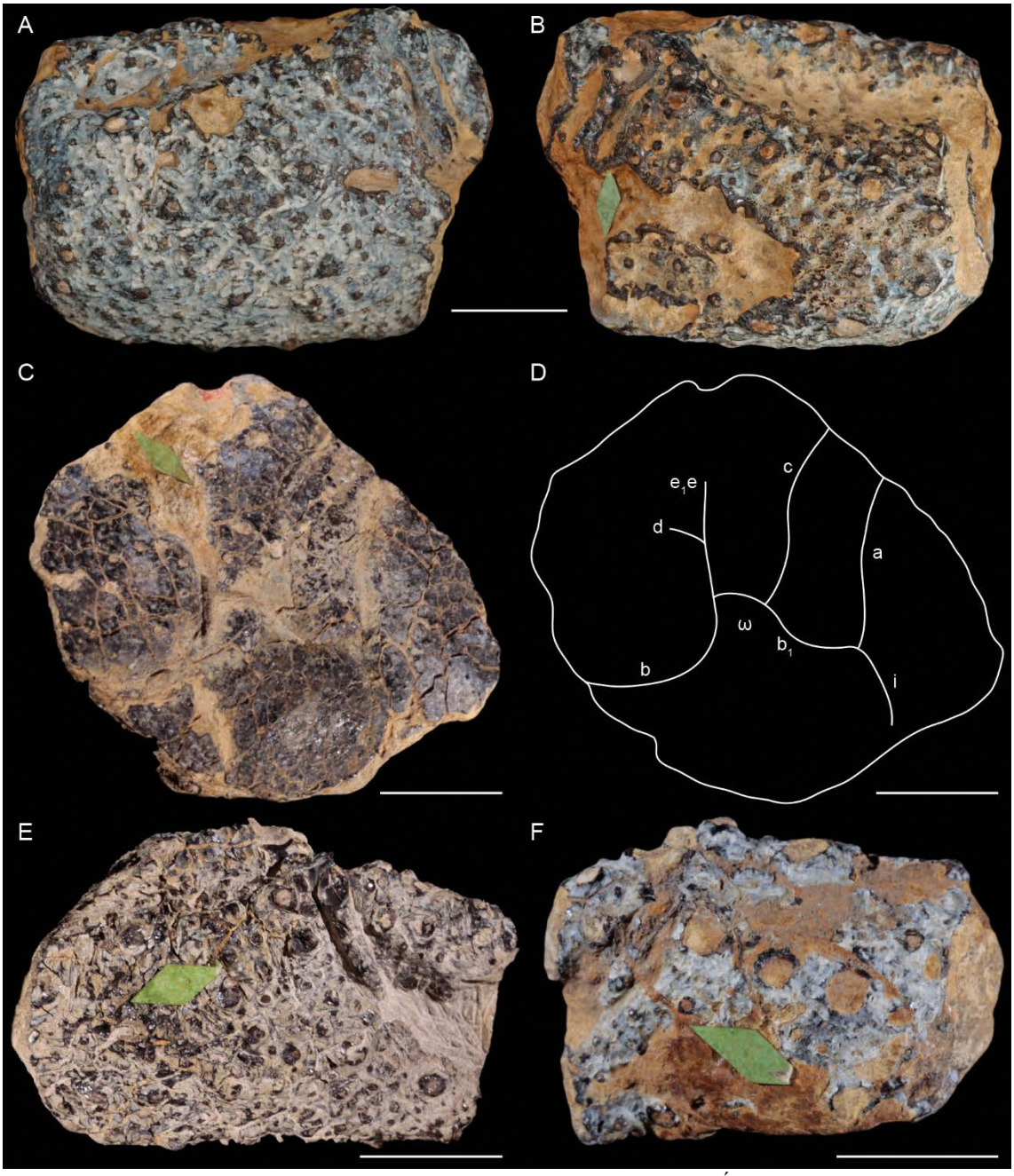


Fig. 109 : *Palaeastacus kimzeyi* Rathbun, 1935 du Campanien de Farmersville (États-Unis). **A-B**, holotype USNM PAL 73797 : vue dorsale (A), vue ventrale (B) ; **C-E**, paratypes USNM PAL 73841 : fragment de carapace (C), schéma (D), pince de P1 (E) ; **F**, paratype USNM PAL 335146. Échelles : 1 cm. Photographies : L. O'Reilly. Schéma: J. Devillez.

Fig. 109: *Palaeastacus kimzeyi* Rathbun, 1935 from the Campanian of Farmersville (USA). **A-B**, holotype USNM PAL 73797: dorsal view (A), ventral view (B); **C-E**, paratypes USNM PAL 73841: fragment of carapace (C), schema (D), P1 chela (E); **F**, paratype USNM PAL 335146. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. O'Reilly. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par quelques fragments de carapace et de P1, est assignée au genre *Palaeastacus* sur la base de l'architecture des sillons de la carapace typique de ce genre : sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints au sillon hépatique sinueux.

Les fossiles de *P. kimzeyi* constituent la plus récente occurrence du genre. Les quelques fragments qui lui sont rapportés limitent les comparaisons avec les autres espèces. En particulier, le fragment de carapace ne donne accès qu'à une petite partie de l'architecture des

sillons qui n'a ici rien de particulier. Cependant, la fine ornementation composée uniquement de tubercules est distincte de celle de *P. argoviensis*, *P. fuciformis*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*. Le bombement de la zone ω permet aussi de séparer *P. kimzeyi* de *P. argoviensis*, *P. loryi*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*. Le fait que le propode des P1 ne soit orné que de tubercules, et sans que certains soient organisés en rangées, sont des caractéristiques qui distinguent *P. kimzeyi* de *P. argoviensis*, *P. edwardsi*, *P. fuciformis*, *P. punctatus*, *P. sussexiensis* et *P. walkeri*.

Palaeastacus loryi (Van Straelen, 1923)

Fig. 110

Eryma loryi Van Straelen, 1923 : 93, fig. 10. — Glaessner 1929 : 155. — Van Straelen 1936 : 9, pl. 1, fig. 6. — Moret 1946 : 51, fig. 1. — Secrétan 1964 : 69. — Förster 1966 : 123. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Palaeastacus loryi — Devillez *et al.* 2016 : 528, 536, tab. 1, fig. 7F-G ; 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype non trouvé dans les collections de l'OSUG.

LOCALITÉ TYPE. — Malleval, département de l'Isère, Rhône-Alpes, sud-est de la France.

AGE TYPE. — Valanginien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillons cervical, postcervical et branchio-cardiaque profonds ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillon antennaire court ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque légèrement sinueux dorsalement, joint à la marge dorsale et à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, faiblement préservé.

Ornementation. — Carapace couverte de manière dense et homogène de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant.

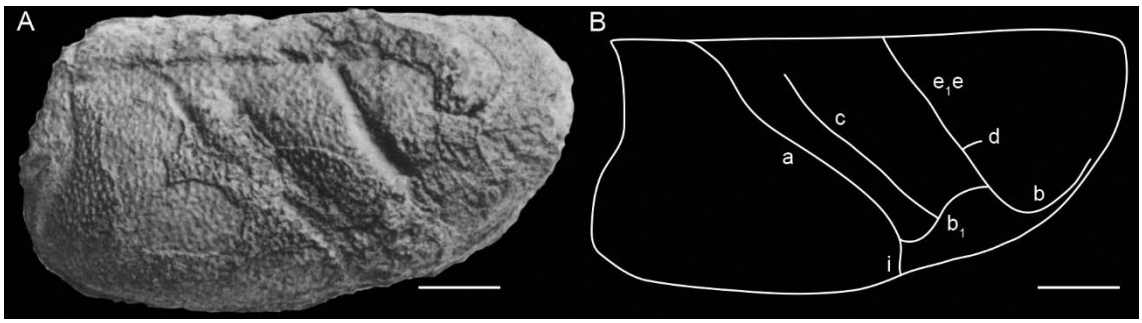


Fig. 110 : *Palaeastacus loryi* (Van Straelen, 1923) du Valanginien de Malleval (France). **A-B**, holotype : figure originale de Van Straelen (1923 : fig. 10) (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Schéma : J. Devillez.
Fig. 110: *Palaeastacus loryi* (Van Straelen, 1923) from the Valanginian of Malleval (France). **A-B**, original figure of Van Straelen (1923: fig. 10) of the holotype (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par un unique spécimen, dont seule la carapace était préservée, aujourd'hui perdu. Elle a été initialement assignée au genre *Eryma* mais l'examen attentif de la figure originale de Van Straelen (1923) ne permet pas de mettre en évidence une éventuelle jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque. De plus, le sillon postcervical semble poursuivre sa course jusqu'à atteindre le milieu du sillon hépatique. Cette configuration des sillons, déjà soulignée par Devillez *et al.* (2016), est typique de *Palaeastacus*, genre auquel cette espèce est désormais rattachée.

Le fait que le sillon postcervical ne soit pas joint à la marge dorsale tandis que le branchio-cardiaque l'est distingue *P. loryi* de toutes les autres espèces du genre *Palaeastacus* dont la partie supérieure de la carapace est connue (*P. argoviensis*, *P. foersteri*, *P. fuciformis*, *P. meyeri*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis*, *P. terraereginae*). L'absence de bombement des zones ω et χ de *P. loryi* ne se retrouve pas chez *P. argoviensis*, *P. kimzeyi*, *P. numismalis*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*. Enfin, l'ornementation de cette espèce est plus homogène et plus fine que celle de *P. argoviensis*, *P. fuciformis*, *P. numismalis*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*.

Palaeastacus meyeri (Garassino, 1996)

Fig. 111

Eryma meyeri Garassino, 1996 : 335, figs 1-3, figs 15-17. — Schweigert & Röper 2001 : 2. — Garassino & Schweigert 2006 : 8. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Palaeastacus meyeri — Devillez & Charbonnier 2017 : 6, tab. 1, fig. 3a-b.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MSNM i7606 ; 3 paratypes MSNM i9871, i9893, i9895.

LOCALITÉ TYPE. — Osteno, Lombardie, Italie.

AGE TYPE. — Sinémurien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Rostre court, pourvu d'épines ; échancrure orbitaire arrondie ; régions céphalique et cardiaque allongées ; région branchiale courte dorsalement ; sillon cervical large et profond, sub-rectiligne, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, joint au sillon cervical à mi-hauteur de la carapace ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, peu profonds, sinueux, fortement inclinés, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; sillon inférieur joint au sillon hépatique.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires, avec un bourrelet basal.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire ; doigts des P1 larges, de même longueur que le propode, dorsalement rectilignes, de longueurs identiques ; marge occlusale munie de petites dents coniques peu espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Carapace densément couverte de petits tubercules ; région céphalique ornée de quelques fortes épines espacées ; région antennaire munie d'une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon couverts de petits tubercules ; propode des P1 couvert de tubercules grossiers sub-épineux ; marge interne du dactyle ornée d'une rangée de fortes épines dirigées vers l'avant ; carpus des P1 orné de tubercules grossiers ; mérus des P1 orné de tubercules.

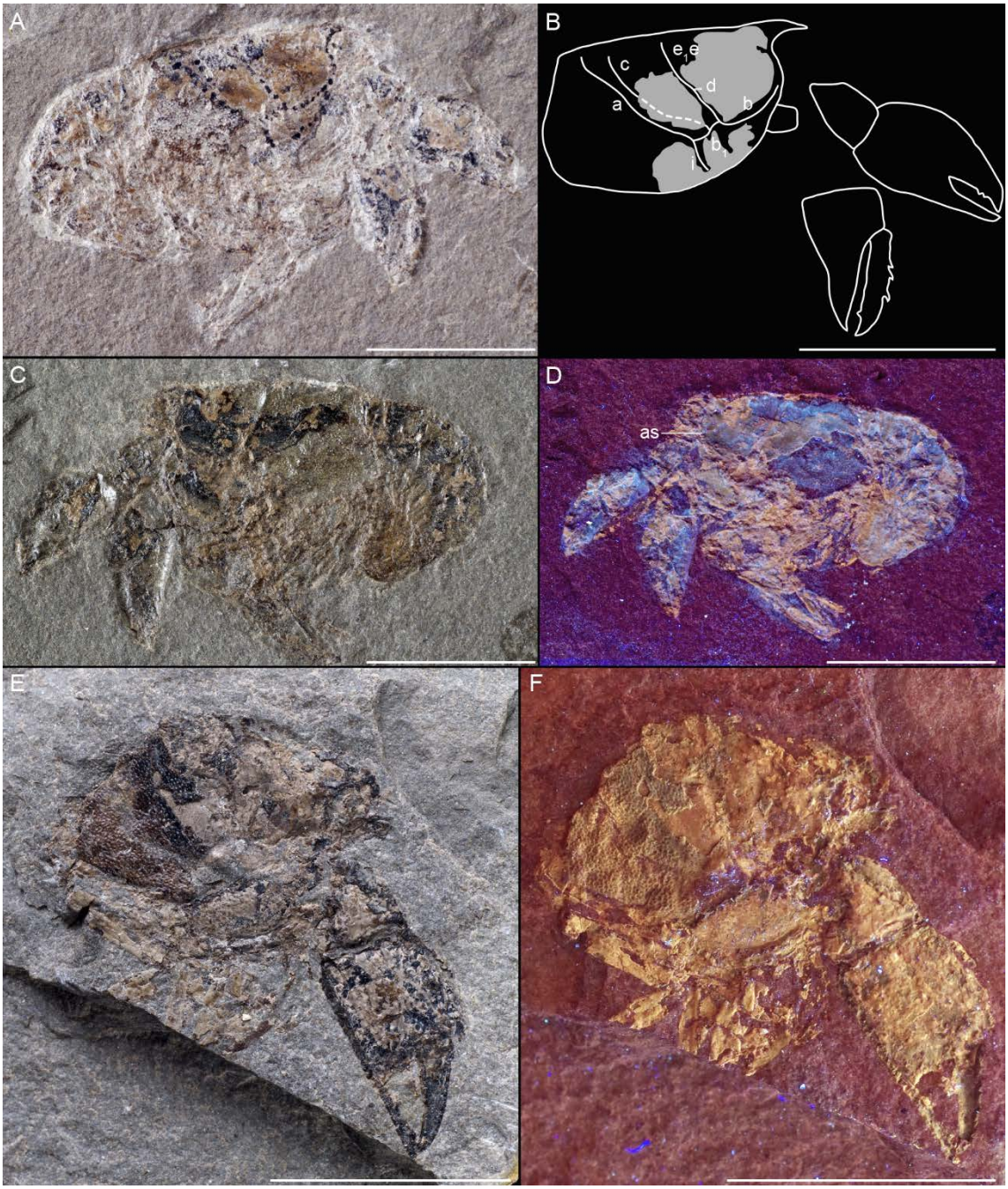


Fig. 111 : *Palaeastacus meyeri* (Garassino, 1996) du Sinémurien d'Osteno (Italie). **A-D**, holotype MSNM i7606 : l'empreinte (A), schéma de la carapace et des P1 (B), vue générale (C), spécimen éclairé aux UV (D) ; **E-F**, paratype MSNM i9871 : vue générale (E), spécimen éclairé aux UV (F). Échelles : 1 cm. Photographies : A. Garassino. Schéma : J. Devillez.

Fig. 111: *Palaeastacus meyeri* (Garassino, 1996) from the Sinemurian of Osteno (Italy). **A-D**, holotype MSNM i7606: counterpart (A), schema of the carapace and P1 chelae (B), general view (C), specimen under UV light (D); **E-F**, paratype MSNM i9871: general view (E), specimen under UV light (F). Scale bars: 1 cm. Photographs: A. Garassino. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par quelques spécimens préservés en compression. En premier lieu considérée comme un représentant d'*Eryma*, cette espèce a été assignée au genre *Palaeastacus* par Devillez & Charbonnier (2017) sur la base de l'architecture des sillons de la carapace typique de ce genre (sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints au sillon hépatique sinueux) et de la forme des pinces des P1 (propode court, sub-rectangulaire, doigts subrectilignes, courts et larges).

Palaeastacus meyeri est la plus ancienne espèce de *Palaeastacus* connue à ce jour. La préservation en compression des spécimens d'Osteno n'est pas idéale et limite quelque peu les comparaisons avec les autres espèces. Cependant, l'ornementation de la carapace de *P. meyeri*, faite de petits tubercules peu espacés et de quelques tubercules grossiers disposés de manière éparse dans la région céphalique, est différente de celle de *P. argoviensis*, *P. foersteri*, *P. loryi*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. uranusiensis* et de *P. terraereginae*. De plus le propode des pinces des P1 de *P. meyeri* ne sont ornés que de petits tubercules, ce qui n'est pas le cas de *P. argoviensis*, *P. edwardsi*, *P. fuciformis*, *P. kimzeyi*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *P. sussexiensis*, et *P. walkeri*.

Palaeastacus numismalis (Oppel, 1853) n. comb.

Fig. 112

Glyphea numismalis (Oppel, 1853) : 24, pl. 1, fig. 2 ; 1854 : 62, pl. 1, fig. 2.

Eryma numismalis — Oppel 1861 : 356 ; 1862 : 26, pl. 4, fig. 5. — Carter 1886 : 549. — Krause 1891 : 198. — Beurlen 1928 : 158. — Charbonnier *et al.* 2013 : 279, figs 577-579.

Pseudoglyphea numismalis — Van Straelen 1925 : 203, fig. 98. — Woods 1926 : 42. — Glaessner 1929 : 355. — Förster 1971 : 401. — Secrétan 1972 : 618, fig. 8c3. — Feldmann *et al.* 2002 : 26. — Garassino & Rigo 2008 : 70. — Schweitzer *et al.* 2010 : 21. — Klompmaker & Fraaije 2011 : 9.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype détruit pendant la Seconde Guerre Mondiale (Charbonnier *et al.* 2013).

LOCALITÉ TYPE. — Gomaringen-Hinterweiler, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Pliensbachien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Pliensbachien (Allemagne).

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, légèrement incurvé dorsalement, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles et sinueux, joints à la marge dorsale ; sillon postcervical peu profond dorsalement, devenant plus profond ventralement, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque peu profond dorsalement, devenant plus profond ventralement, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; zone ω fortement bombée ; zone χ bombée ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.

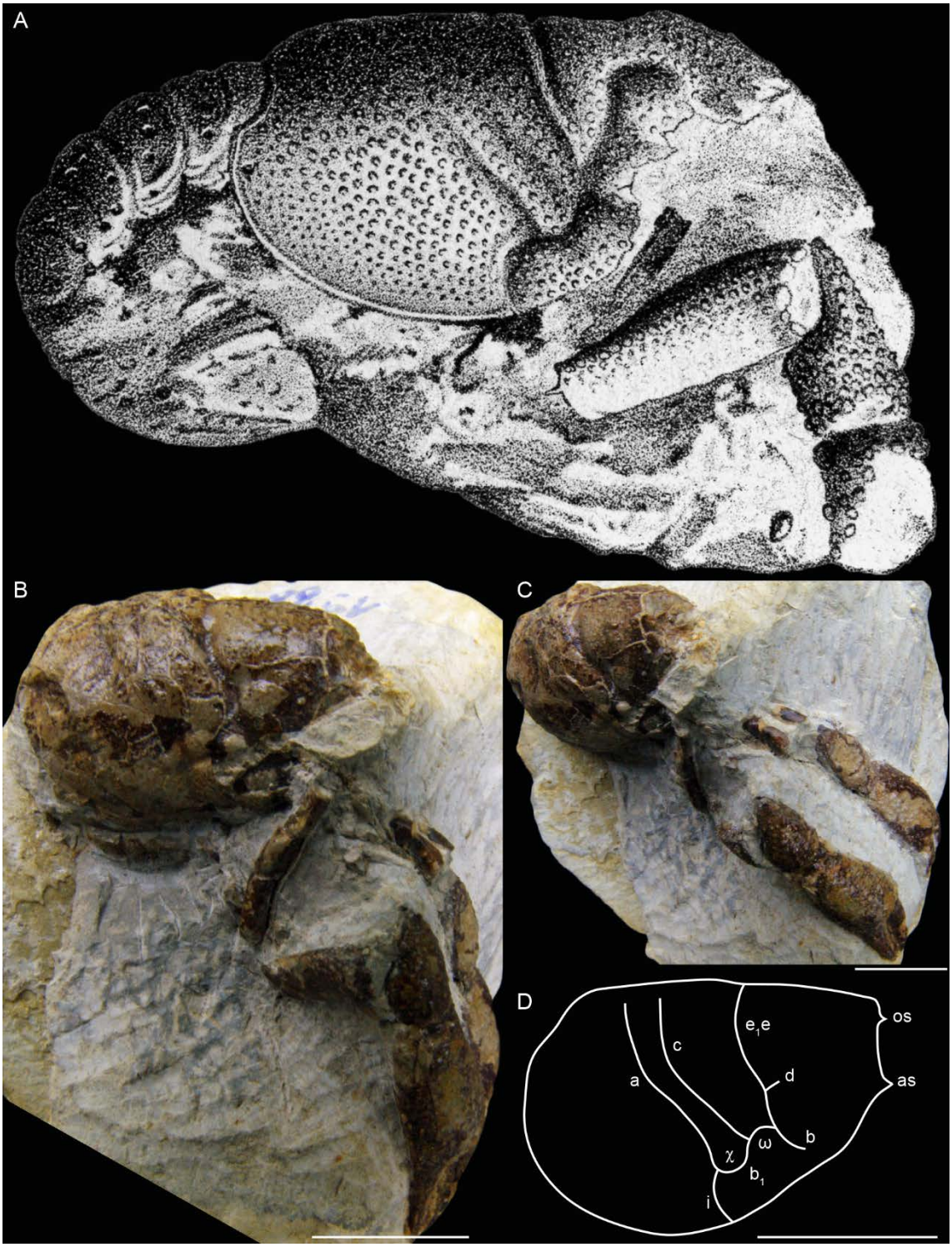


Fig. 112 : *Palaeastacus numismalis* (Oppel, 1853) du Pliensbachien d'Allemagne. **A**, figure originale d'Oppel (1862 : pl. 4, fig. 5) de l'holotype de Gomaringen-Hinterweiler ; **B-D**, spécimen de collection privée : vue latérale (B), vue frontale (C), schéma de la carapace (D). Échelles : 1 cm. Photographies : G. Schweigert. Schéma : J. Devillez.

Fig. 112: *Palaeastacus numismalis* (Oppel, 1853) from the Pliensbachian of Germany. **A**, original figure of Oppel (1862: pl. 4, fig. 5) of the holotype from Gomaringen-Hinterweiler; **B-D**, specimen from private collection: lateral view (B), anterior view (C), schema of the carapace (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: G. Schweigert. Line drawing: J. Devillez.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires ; uropodes arrondis.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, trapézoïdal, légèrement globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle étroit ; doigts larges, un peu plus courts que le propode ; index plus large que le dactyle ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.
Ornementation. — Carapace uniformément couverte de tubercules arrondis ; tergites et pleurites des somites du pléon ornés de larges dépressions circulaires ; propode, carpus et mérus des P1 couverts de tubercules arrondis.

DISCUSSION. — L'assignation générique de cette espèce est restée longtemps incertaine. Elle fut en effet d'abord assignée à *Glyphea* Meyer, 1835 avant de naviguer entre les genres *Eryma* et *Pseudoglyphea* Oppel, 1861. L'architecture des sillons de la carapace, le fait que les P1 se terminent par des pinces véritables et la présence d'une plaque intercalaire étroite supporte le placement de cette espèce au sein des Erymoidea. De plus, l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, la connexion de ces deux sillons au sillon hépatique qui, lui, est sinueux justifient l'assignation au genre *Palaeastacus*. La nouvelle combinaison *P. numismalis* est donc ici proposée.

Le fait que les sillons postcervical et branchio-cardiaque demeurent presque parfaitement parallèles sur toute leur longueur, sans réellement s'approcher ni s'éloigner l'un de l'autre, est unique au sein du genre *Palaeastacus*. De plus, la faible profondeur de la partie dorsale de ces sillons ne se retrouve pas chez *P. fuciformis*, *P. loryi*, *P. punctatus*, *P. sussexiensis*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*. Le fait que la carapace et les P1 soient couverts de tubercules de manière homogène permet aussi de distinguer *P. numismalis* de *P. argoviensis*, *P. edwardsi*, *P. fuciformis*, *P. meyeri*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *P. sussexiensis*, *P. terraereginae* et *P. walkeri*. Enfin, le propode franchement trapézoïdal de *P. nummismalis* le distingue de *P. argoviensis*, *P. edwardsi*, *P. foersteri*, *P. fuciformis*, *P. kimzeyi*, *P. meyeri*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *P. sussexiensis*, *P. terraereginae* et *P. walkeri* dont les propodes sont sub-rectangulaires.

Palaeastacus punctatus (Oppel, 1861) n. comb.

Fig. 113

Eryma punctata Oppel, 1861 : 359 ; 1862 : 38, pl. 8, fig. 4. — Van Straelen 1925 : 275. — Beurlen 1928 : 165. — Glaessner 1929 : 158. — Schweigert *et al.* 2000 : 5, fig. 1b, pl. 2, figs 1-5. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Devillez *et al.* 2016 : 518, 524.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype SMNS 3682.

LOCALITÉ TYPE. — Nusplingen, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 13 spécimens : GPIT 1866 ; SMNS 63688, 63727, 63849, 64376, 64681, 64960, 66128, 4 spécimens non numérotés ; NHMUK I.3480.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, incurvé dorsalement, sub-rectiligne et sub-vertical ventralement, fortement infléchi à mi-hauteur, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, démarrant au niveau de la forte inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, sinueux, faiblement inclinés, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical profond, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque profond, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; sillon inférieur joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires, dirigés vers l'arrière, avec un bourrelet à leur base ; s2 avec pleurites antérieurement allongés et sub-rectangulaires et postérieurement sub-triangulaires, pleurites des s5-6 plus courts ; telson avec une crête longitudinale médiane ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse, une carène longitudinale.

Appendices céphaliques. — Dernier segment des pédoncules antennulaires (basipodite) articulé avec deux flagelles, flagelles composés de nombreux courts articles cylindriques ; antennes composés de nombreux courts articles cylindriques ; scaphocérite court et triangulaire

Appendices thoraciques. — Mxp3 allongés, pourvus de petites épines le long de leur marge ventrale sauf sur les deux segments distaux ; P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé ; doigts des P1 de même longueur que le propode, dorsalement rectilignes, de longueurs identiques, terminés par un crochet ; marge occlusale munie de petites dents, une dent grossière se situe sur le tiers proximal de l'index ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus court à l'extrémité ventrale externe distale ; P2-P3 munis de petites pinces.

Ornementation. — Carapace densément couverte de dépressions circulaires ; plaque intercalaire couverte de tubercules irrégulièrement disposés ; région gastrique munie d'une épine orbitaire ; région antennaire munie d'une épine antennaire ; tergites et pleurites des somites du pléon densément couverts de dépressions circulaires ; exopodes de l'uropode avec une épine sur le bord externe juste avant la diérèse ; propode des P1 densément couvert de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant ; carpus des P1 densément couvert de petits tubercules, tubercules grossiers le long de l'extrémité distale ; mérus des P1 orné de petits tubercules et de fortes épines dirigées vers l'avant le long de la marge ventrale ; P2-P3 et P5 ornés de petites dépressions espacées ; propode des P4 ornés d'épines le long de la marge postérieure.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par plusieurs spécimens préservés en compressions et issus des calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne. D'abord connue par une pince des P1 isolée, elle a été assignée au genre *Eryma* par Oppel (1861). La découverte plus récente de spécimens plus complets permet d'avoir accès aux sillons de la carapace (Fig. 113E-F). Les sillons postcervical et branchio-cardiaque ne sont pas joints et rejoignent le sillon hépatique. Cette disposition est caractéristique de *Palaeastacus* et supporte l'assignation de cette espèce à ce genre.

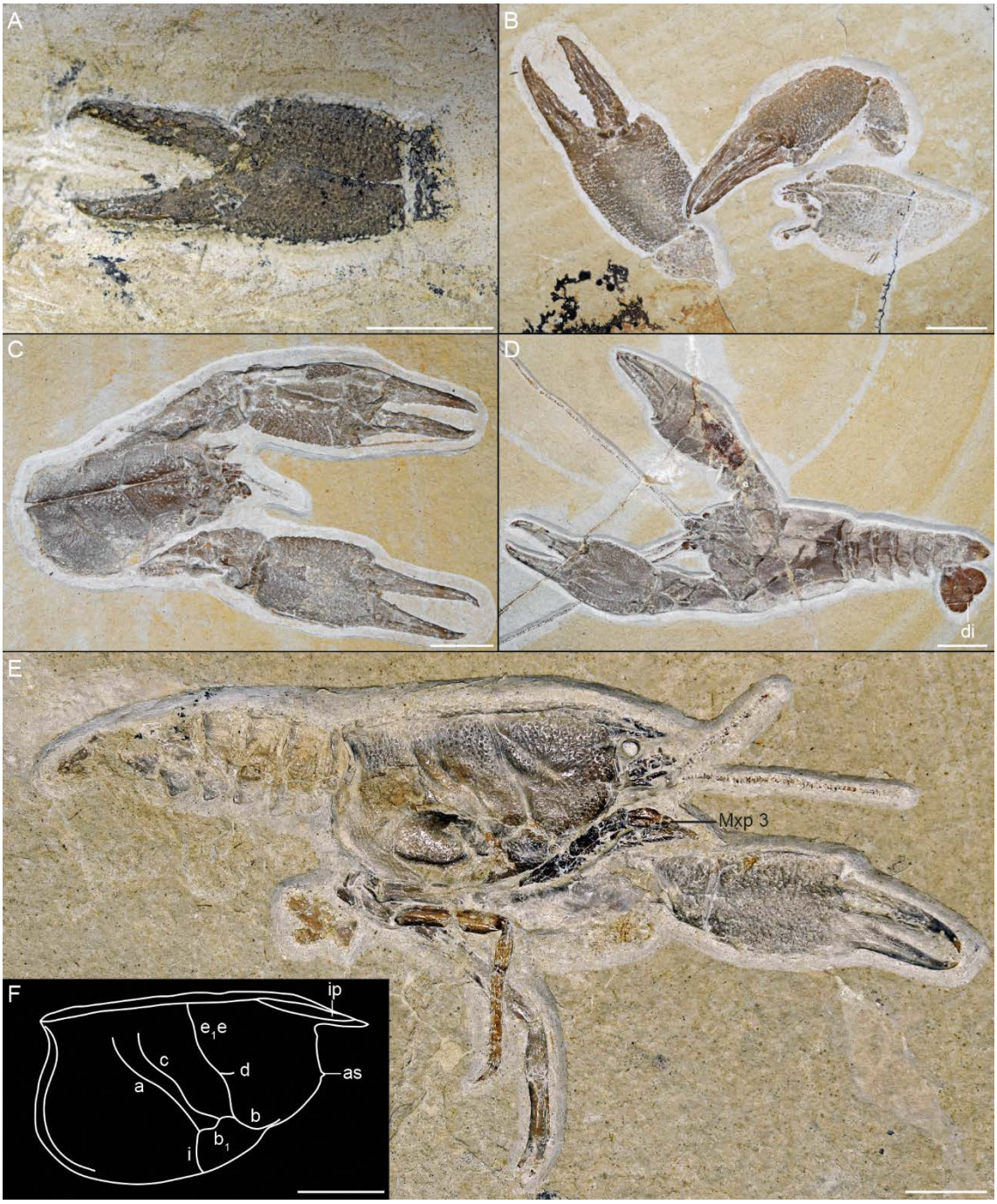


Fig. 113 : *Palaeastacus punctatus* (Oppel, 1861) n. comb. du Kimméridgien de Nusplingen (Allemagne). **A**, holotype SMNS 3682 ; **B**, spécimen SMNS 63688 ; **C**, spécimen SMNS 64681 ; **D**, spécimen SMNS 66128 ; **E-F**, spécimen SMNS 63849 : vue générale (E), schéma (F). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

Fig. 113: *Palaeastacus punctatus* (Oppel, 1861) n. comb. from the Kimmeridgian of Nusplingen (Germany). **A**, holotype SMNS 3682; **B**, specimen SMNS 63688; **C**, specimen SMNS 64681; **D**, specimen SMNS 66128; **E-F**, specimen SMNS 63849: general view (E), schema (F). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

L'ornementation de la carapace et des pinces des P1 de *P. punctatus*, qui n'est faite que de dépressions très peu espacées, est unique au sein du genre et permet de distinguer aisément cette espèce. C'est aussi la seule espèce à avoir un dactyle nettement inséré sous le niveau du bord interne. Il est intéressant de noter que *P. punctatus* est un des rares *Palaeastacus* dont on connaît les pinces des P1, avec *P. kimzey*, *P. uranusiensis* et *P. terraereginae*, à ne pas avoir d'épines sur le propode et/ou les doigts.

Fig. 114

Palaeastacus rothgaengerae Schweigert & Röper, 2001 : 4, fig. 2. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype BSPG 1993 XVIII-200.

LOCALITÉ TYPE. — Carrière du Forstamts Pielenhofen (près de Brunn), Bavière, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 2 spécimens conservés dans des collections privées.

DESCRIPTION.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 sub-rectangulaire ; doigts des P1 larges, rectilignes, de longueur identique, aussi long que le propode ; carpus des P1 court et rectangulaire ; mérus des P1 court et rectangulaire.

Ornementation. — Propode couvert de petits tubercules ; marge interne ornée d'une rangée de fortes épines dirigées vers l'avant ; doigts dépourvus d'ornementation ; carpus des P1 couvert de petits tubercules et orné de fortes épines dirigées vers l'avant sur la face interne ; mérus des P1 orné de fortes épines dirigées vers l'avant sur le bord dorsal.

Fig. 114 : Holotype BSPG 1993 XXVIII 200 de *Palaeastacus rothgaengerae* Schweigert & Röper, 2001 du Kimméridgien la carrière du Forstamts Pielenhofen (Allemagne). Échelle : 1 cm. Photographie : G. Schweigert.

Fig. 114: Holotype BSPG 1993 XXVIII 200 of *Palaeastacus rothgaengerae* Schweigert & Röper, 2001 from the Kimmeridgian of Forstamts Pielenhofen quarry (Germany). Scale bar: 1 cm. Photograph: G. Schweigert.

DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par de rares P1 isolés dont la forme de la pince justifie l'assignation à *Palaeastacus* : propode court, sub-rectangulaire, doigts courts, larges, ornementation épineuse caractéristique.

Palaeastacus rothgaengerae se distingue aisément parmi les autre *Palaeastacus* par la forme unique de ses doigts qui confère son allure caractéristique à la pince des P1. En effet, les doigts sont particulièrement larges avec des marges interne (pour le dactyle) et externe (pour l'index) très arrondies.

Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)

Figs 115-119

Astacus sussexiensis Mantell, 1824 : 11, pl. 29, fig. 15 ; 1833 : 124, 373, 379, fig. 2 ; 1844 : 238, fig. 4. — Quenstedt 1852 : 269 ; 1885 : 411, fig. 129.

Enoploclytia imagei M'Coy, 1849 : 331 ; 1854 : 136. — Reuss 1854 : 3. — Woodward 1877 : 9. — Glaessner 1929 : 146. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22.

Enoploclytia brevimana M'Coy, 1849 : 332 ; 1854 : 137. — Bronn 1852 : 352. — Reuss 1854 : 3. — Woodward 1877 : 9. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22.

Palaeastacus dixoni Bell, 1850 : 344, 345, pl. 38, figs 1-5. — Geinitz 1875 : 292.

Hoploparia scabra Bell, 1863 : 28, pl. 7, figs 3-7. — Glaessner 1929 : 221.

Phlyctisoma granulatum Bell, 1863 : 36, pl. 11, figs 9-10. — Glaessner 1929 : 314. — Monaco & Garassino 2000 : 297.

Palaeastacus plauensis Geinitz, 1875 : 291, pl. 64, fig. 9. — Glaessner 1929 : 290. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Astacus leachii — Mantell 1822 : 223, pl. 30, fig. 3.

Glyphea sussexiensis — Roemer 1841 : 105.

Enoploclytia sussexiensis — Morris 1854 : 108. — Woodward 1878 : 377, pl. 38, figs 1-4. — Glaessner 1932 : 578. — Van Straelen 1936 : 12.

Palaeastacus sussexiensis — Glaessner 1929 : 200. — Rathbun 1935 : 23. — Förster 1966 : 133, fig. 24, pl. 17, fig. 6. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 609, fig. 4c. — Morris 1987 : 196, pl. 42, figs 4-5. — Aguirre-Urreta 1989 : 510, figs 8-10. — Wittler 1998 : 18, fig. 5. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Karasawa *et al.* 2013 : 102, tab. 1. — Devillez *et al.* 2016 : 526, 536, tab. 1, fig. 4, fig. 7A-E ; 2017 : 780, 783, 785, 786, 793, tabs 1-2, fig. 2, fig. 8.

Enoploclytia dixoni — Woods 1930 : 83, pl. 23, figs 9-12. — Van Straelen 1936 : 11. — Jagt *et al.* 2015 : fig. 7.

Enoploclytia (*Palaeastacus*) *sussexiensis* — Mertin 1941 : 161, fig. 4a.

Enoploclytia (*Palaeastacus*) *imagei* — Roberts 1962 : 164.

Palaeastacus scaber — Förster 1966 : 132, fig. 26, pl. 17, figs 7-9. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Karasawa *et al.* 2013 : 102.

Palaeastacus cf. *sussexiensis* — Taylor 1979 : 30, fig. 10e, pl. 4, figs d-f.

Pseudoglyphea eximia Oppel, 1861 — Charbonnier *et al.* 2013 : 247, figs 527-528.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype NHMUK 5601 désigné par Devillez *et al.* (2016); 13 paralectotypes NHMUK 5024, 5584, 5586, 5589, 5600, 5602, 5608, 5613, 5618, 5624, 5626, 5629, 10760.

LOCALITÉ TYPE. — Sussex, Royaume-Uni (la localité précise n'est pas indiquée sur l'étiquette originale).

AGE TYPE. — Cénomanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Aptien (Antarctique, Argentine), Albien (Royaume-Uni), Cénomanien (Allemagne, France, Royaume-Uni), Turonien (Allemagne, France, Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 74 spécimens : BAS KG-103-134 ; BM 002548, 002549, 007750 (holotype de *P. dixoni*), 007751, 007752, 007753, 007754, 007755, 007757, 007758, 007761, 008632, 008633, 008635, 008636, 008659, 008937, 016988, 024317, 024318, 026316 ; GPIT 2 spécimens non numérotés ; IRSNB IST AIE 211 IG 6648, IST AIE 211 IG 9271 ; MFN 2236 P1383/3 MB.A.2982 ; MNHN.F.A47328, A58710, A66893, B14182, B17959, SO7674, 3 spécimens non numérotés ; NHMUK 5685, 35124, 39377 (paralectotype d'*Hoploparia scabra*), 39380 (paralectotype d'*H. scabra*), 44343, 46782, 59668, 59824, 59825, I.62, I.1916, I.2628, In.27135, In.27684 (lectotype d'*H. scabra*), In.27684, In.27685, In.27686, In.36768, In.60142, In.61022, 1 spécimen non numéroté ; SM B8884 (syntype d'*Enoploclytia brevimana*), B8885 (syntype d'*E. brevimana*), B8886 (syntype d'*E. brevimana*), B8892 (syntype d'*Enoploclytia imagei*), B8893 (syntype d'*E. imagei*), B8894 (syntype d'*E. imagei*), B8895 (syntype d'*E. imagei*), B8896 (syntype d'*E. imagei*), B8897 (syntype d'*E. imagei*), B8898 (syntype d'*E. imagei*), B8899 (syntype d'*E. imagei*), B22446 (paralectotype d'*H. scabra*), B22447 (paralectotype d'*H. scabra*), B22448 (syntype de *Phlyctisoma granulatum*), B22449 (syntype de *P. granulatum*) ; 170781.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre allongé, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; crête longitudinale le long de la marge dorsale, au sommet de la région branchiale ; sillon cervical profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical sinueux, profond dorsalement, devenant moins profond ventralement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque étroit, moins profond que le sillon postcervical, fortement incliné, non joint à la marge dorsale, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique étroit, concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; telson avec une crête longitudinale médiane, encadrée par deux autres crêtes, larges, interrompues à la moitié de la longueur du telson ; extrémité du telson arrondie ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, trapézoïdal ou sub-rectangulaire, légèrement globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, délimité postérieurement par un sillon peu profond ; doigts larges, un peu plus longs que le propode ; index plus large que le dactyle ; marge occlusale avec des dents courtes et espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Fig. 115: *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) from United Kingdom. **A-B**, lectotype NHMUK 5601 from the Cenomanian of Sussex: general view (A), schema (B); **C**, paralectotype NHMUK 5624; **D**, syntype SM B8885 of *Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849 from the Cenomanian of Cherryhinton; **E**, syntype SM B8892 of *Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849 from the Cenomanian of Maidstone; **F-G**, lectotype NHMUK 41938 of *Hoploparia scabra* Bell, 1863 from the Albian of Folkestone: lateral view (F), schema (G). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

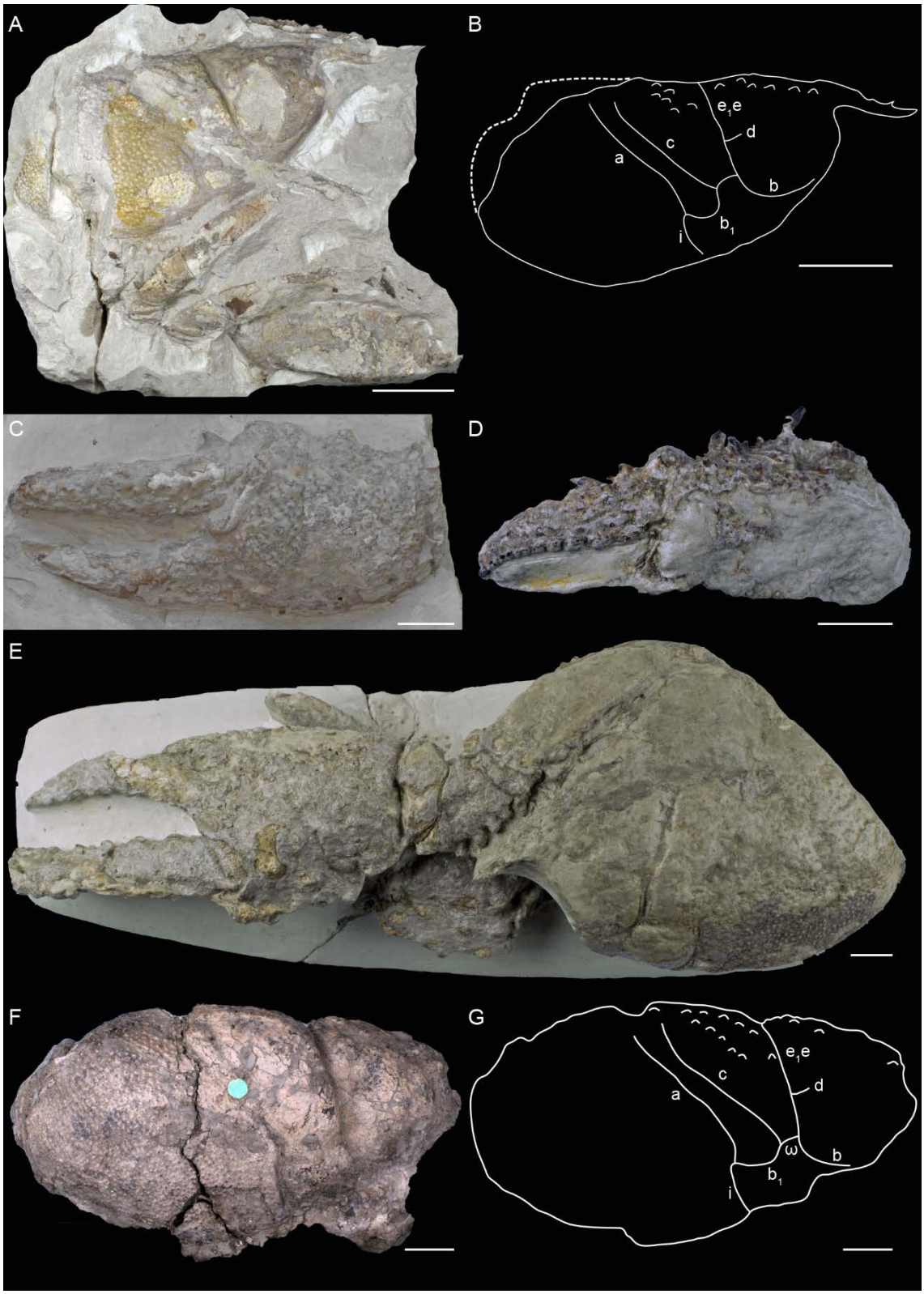


Fig. 115 : *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) du Royaume-Uni. **A-B**, lectotype NHMUK 5601 du Cénomanien du Sussex : vue générale (A), schéma (B) ; **C**, paralectotype NHMUK 5624 ; **D**, syntype SM B8885 d'*Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849 du Cénomanien de Cherryhinton ; **E**, syntype SM B8892 d'*Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849 du Cénomanien de Maidstone ; **F-G**, lectotype NHMUK 41938 d'*Hoploparia scabra* Bell, 1863 de l'Albien de Folkestone : vue latérale (F), schéma (G). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules arrondis dans la région branchiale et de tubercules grossiers largement espacés dans les régions cardiaque, hépatique et céphalique ; régions branchiale et cardiaque avec une rangée de tubercules parallèle à la marge dorsale ; région cardiaque avec deux rangées obliques de tubercules ; rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; tergites des somites du pléon avec quatre paires de fortes épines et par des tubercules grossiers et arrondis ; pleurites des somites ornés de deux fortes épines ; telson couvert de tubercules grossiers arrondis ; uropodes couverts de tubercules ; propode des P1 avec deux rangées d'épines divergentes sur les faces ventrale et dorsale, marge interne avec de fortes épines ; dactyle des P1 avec des épines sur son bord interne ; carpus et mérus des P1 ornés d'épines.

DISCUSSION. — Le matériel type original d'*Astacus leachii* Mantell, 1822 était hétérogène et composé d'un ensemble de pinces de P1 et de fragments de carapaces. Parmi ces pinces, Mantell (1824) a par la suite distingué *A. sussexiensis* pour les formes ayant des pinces courtes et épineuses munies de doigts courts, et *A. leachii* pour les pinces ayant des doigts allongés. Plus tard, de nombreux auteurs ont considérés *A. sussexiensis* comme un représentant d'*Enoploclytia* (Morris 1854 ; Willet 1871 ; Woodward 1877, 1878 ; Van Straelen 1936 ; Mertin 1941). Bell (1850) a décrit *Palaeastacus dixoni* dont le matériel type est composé d'une paire de pinces des P1 isolée, de quelques pinces des P1 connectées à leur carapace et une carapace complète préservée en connexion avec son pléon complet (Fig. 116A-B). Ce dernier spécimen fut désigné par Woods (1930) comme lectotype d'*Enoploclytia dixoni* (Bell, 1850). Woods (1930) a aussi considéré *A. sussexiensis*, *Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849 (Fig. 115D), *Hoploparia scabra* Bell, 1863 (Fig. 115F-G), et *Phlyctisoma granulatum* Bell, 1863 (Fig. 116C-D) comme des synonymes d'*E. dixoni*. Förster (1966), récemment suivi par Karasawa *et al.* (2013), distingua *Palaeastacus sussexiensis* (incluant comme synonymes *A. sussexiensis*, *Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849 - Fig. 115E -, *E. brevimana*, *P. dixoni* et *Palaeastacus plauensis* Geinitz, 1875 – Fig. 116E) et *Palaeastacus scaber* (Bell, 1863) (incluant comme synonymes *H. scabra* et *P. granulatum*). Plus tard, Schweitzer *et al.* (2010) rétablirent la distinction entre *E. brevimana*, *E. imagei*, *P. granulatum*, *P. plauensis*, *P. dixoni*, *P. scaber* et *P. sussexiensis*.

Le ré-examen des spécimens types de *P. sussexiensis* et de *P. dixoni* par Devillez *et al.* (2016) a révélé que les P1 de ces espèces sont similaires (propode court et épineux avec un bourrelet articulaire du dactyle étroit et portant des doigts larges). De plus, les carapaces de *P. dixoni*, *P. granulatum* et d'*H. scabra* ont une architecture des sillons similaire (sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; joints au sillon hépatique et non à la marge dorsale) et la même ornementation (région branchiale densément couverte de tubercules ; tubercules largement espacés dans les régions cardiaque, hépatique et céphalique ; rangée de tubercules grossiers parallèle à la marge dorsale dans les régions cardiaque et branchiale ; rangées obliques de tubercules grossiers dans la région cardiaque).

Fig. 116: Synonyms of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). **A-B**, lectotype BM 007750 of *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850 from the Cenomanian of Glynde (United Kingdom): general view (A), dorsal view (B); **C-D**, syntype SM B22448 of *Phlyctisoma granulatum* Bell, 1863 from the Albian of Cambridge (United Kingdom): lateral view (C), schema (D); **E**, original figure of Geinitz (1875: pl. 64, fig. 9) of the holotype of *Palaeastacus plauensis* Geinitz, 1875 from the Cenomanian of Plauen (Germany). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

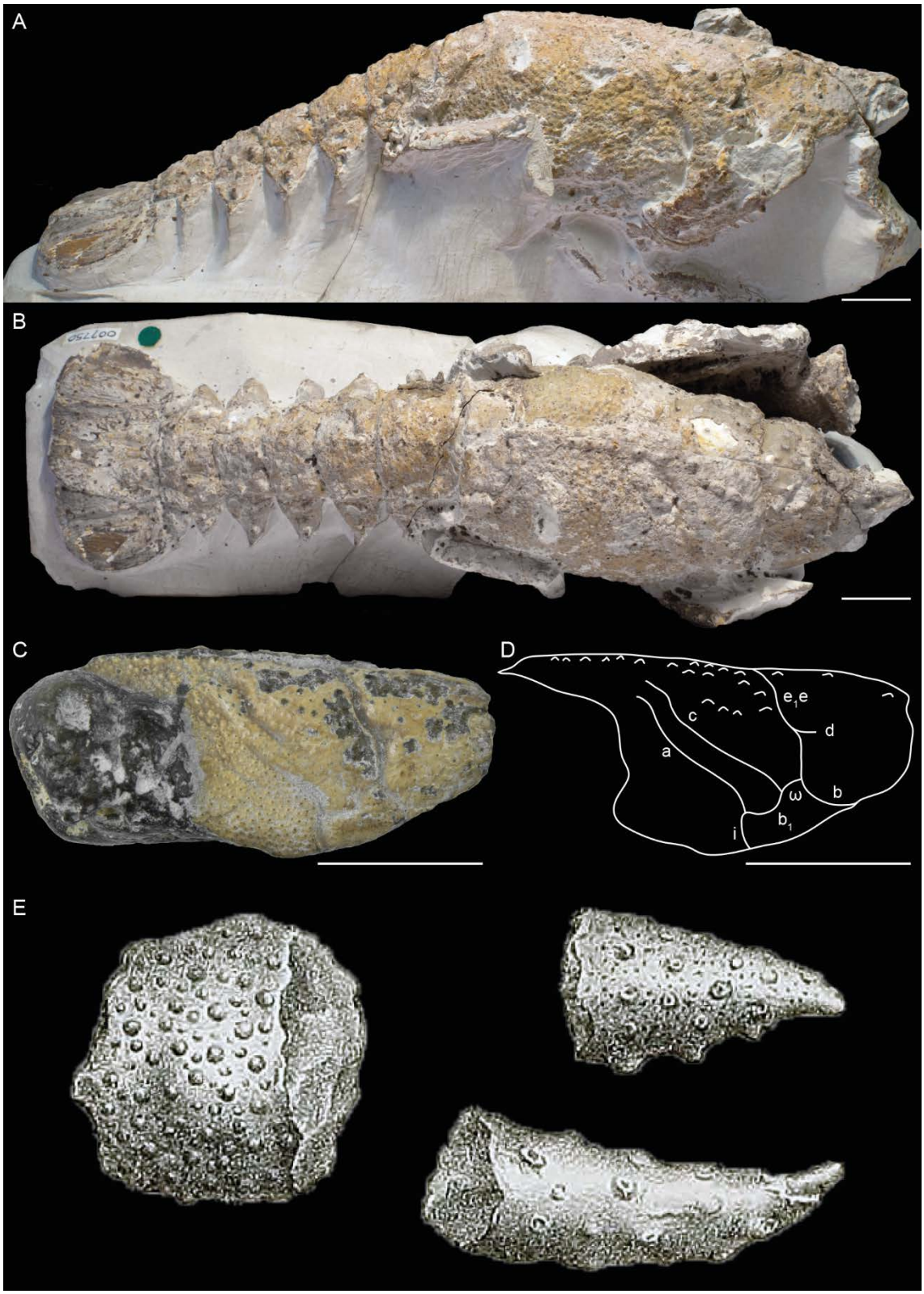


Fig. 116 : Synonymes de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). **A-B**, lectotype BM 007750 de *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850 du Cénomanien de Glynde (Royaume-Uni) : vue générale (A), vue dorsale (B) ; **C-D**, syntype SM B22448 de *Phlyctisoma granulatum* Bell, 1863 de l'Albien de Cambridge (Royaume-Uni) : vue latérale (C), schéma (D) ; **E**, holotype de *Palaeastacus plauensis* Geinitz, 1875 du Cénomanien de Plauen (Allemagne) : figure originale de Geinitz (1875 : pl. 64, fig. 9). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

En accord avec Woods (1930), Devillez *et al.* (2016) ont conclu qu'*A. sussexiensis*, *P. dixoni*, *H. scabra* and *P. granulatum* sont en réalité des représentants d'une même espèce : *P. sussexiensis*. *Enoploclytia brevimana* et *E. imagei* ont tous deux des pinces de P1 épineuses, avec un propode court portant des doigts courts et larges. De plus, les syntypes d'*E. imagei* incluent une carapace ayant un rostre allongé, une architecture des sillons et une ornementation proche de *P. sussexiensis*. Le matériel type de *P. plauensis* est composé d'un fragment de propode de P1 et de fragments de larges doigts ayant une ornementation grossière similaire à celle de *P. sussexiensis*. Tous ces éléments ont conduit Devillez *et al.* (2016), suivis par Devillez *et al.* (2017) à considérer *P. dixoni*, *E. imagei*, *E. brevimana*, *H. scabra*, *P. granulatum* et *P. plauensis* comme synonymes de *P. sussexiensis*. Cette synonymie est ici maintenue.

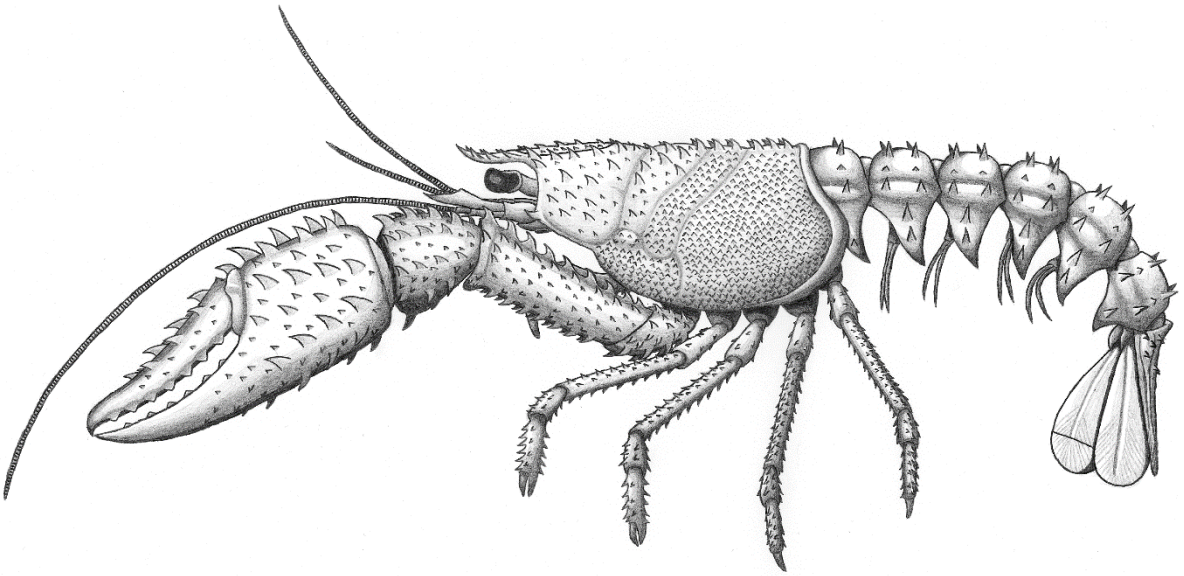


Fig. 117 : Reconstitution de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). Dessin : J. Devillez.
Fig. 117: Reconstruction of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). Drawing: J. Devillez.

Certains éléments anatomiques sont caractéristiques de *P. sussexiensis* car ils ne se retrouvent pas chez les autres espèces du genre. En effet, il s'agit de la seules espèce à posséder une surélévation de la marge dorsale de la région branchiale et un patron d'ornementation avec des tubercules fins et peu espacés dans les régions branchiale, hépatique et ptérygostomiale associés à des tubercules grossiers, parfois organisés en rangées, dans les régions cardiaque et céphalique. De plus, parmi les 7 espèces dont le pléon est connu, *P. sussexiensis* est la seule dont cette partie est ornée d'épines franches. Enfin, les rangées obliques d'épines sur les faces dorsale et ventrale du propode des P1 de *P. sussexiensis* ne se retrouvent pas chez *P. argoviensis*, *P. edwardsi*, *P. foersteri*, *P. fuciformis*, *P. kimzeyi*, *P. meyeri*, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. uranusiensis*, *P. terraereginae* et *P. walkeri*.

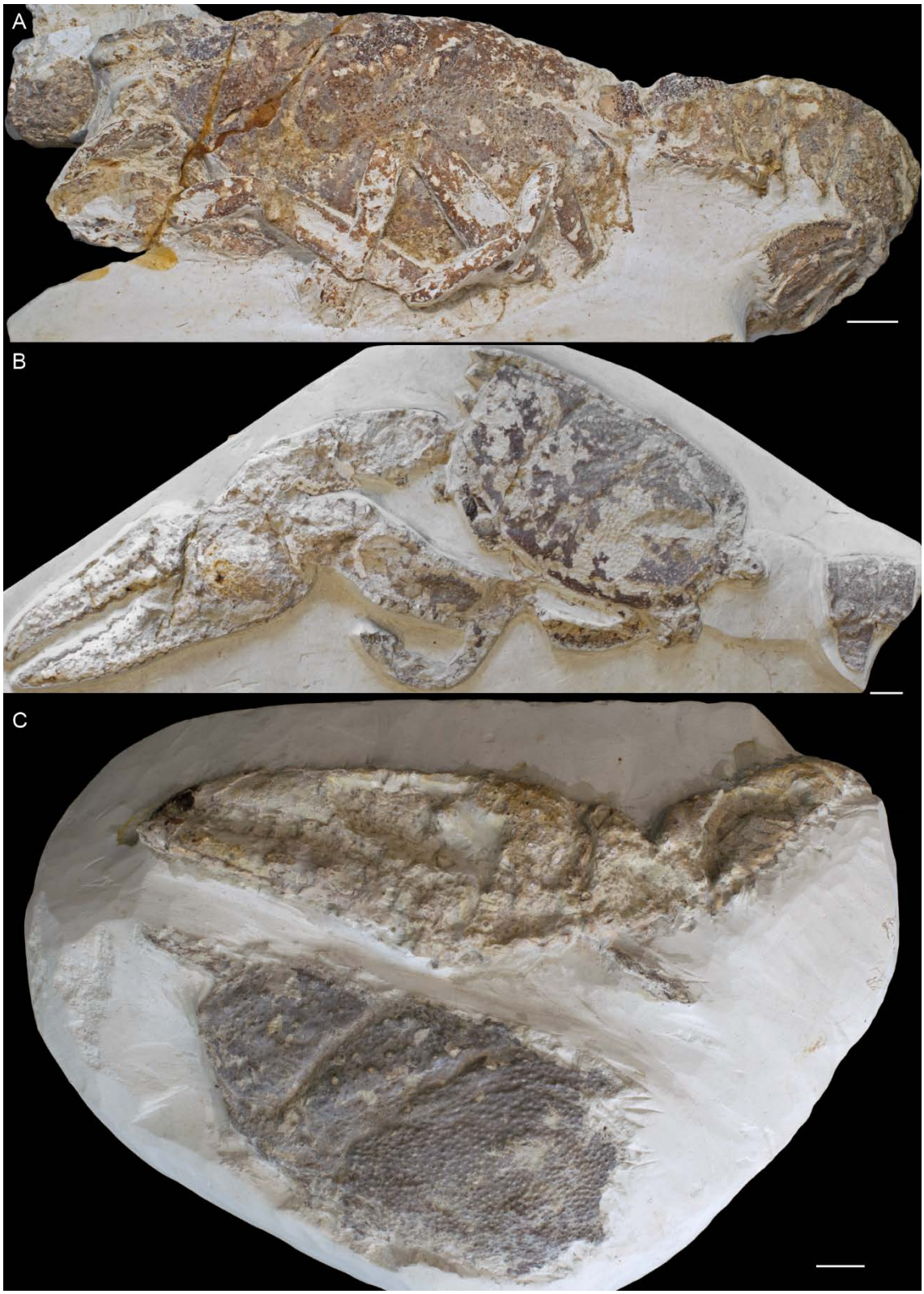


Fig. 118 : Spécimens additionnels de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) du Royaume-Uni. **A**, spécimen BM 016988 ; **B**, spécimen NHMUK 59824 de Lewes ; **C**, spécimen NHMUK 59668. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 118: Additional pecimens of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) from United Kingdom. **A**, specimen BM 016988; **B**, specimen NHMUK 59824 from Lewes; **C**, specimen NHMUK 59668. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

Fig. 119 : Spécimen BAS KG.103.134 de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) de l'Aptien de l'Île d'Alexandre I^er^ (Antarctique). Échelle : 1 cm. Photographie : H. Blagbrough.

Fig. 119: Specimen BAS KG.103.134 of *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) from the Aptian of Alexander Island (Antarctica). Scale bar: 1 cm. Photograph: H. Blagbrough.

Palaeastacus sussexiensis est une espèce connue par de nombreux fossiles, provenant principalement des dépôts de craie du Crétacé supérieur du Royaume-Uni (Fig. 118). Cette espèce a une large répartition stratigraphique associée à une vaste répartition géographique. En effet, des occurrences de cette espèce sont connues de l'Aptien de l'Île Alexandre I^er^ (Antarctique ; Taylor 1979 ; Fig. 119) et de Patagonie (Argentine ; Aguirre-Urreta 1989), de l'Albien du Royaume-Uni (Bell 1863 ; Woods 1930 ; Förster 1966), du Cénomanien du Royaume-Uni (Bell 1850 ; Förster 1966 ; Morris 1987 ; Devillez *et al.* 2017), d'Allemagne (Mertin 1941) et de France (Van Straelen 1936 ; Förster 1966) et du Turonien du Royaume-Uni (Mantell 1822, 1824, 1833, 1844 ; Morris 1987), d'Allemagne (Wittler 1998) et de France (Devillez *et al.* 2017).

Palaeastacus terraereginae (Etheridge Jr., 1914)

Figs 121-122

Enoploclytia terraereginae Etheridge Jr., 1914 : 273, pl. 23, figs 1-2, pl. 24 fig. 1. — Glaessner 1929 : 149. — Secrétan 1964 : 87, 95.

Enoploclytia tenuidigitata Woods, 1957 : 164, fig. 5, pl. 5, figs 1-4 n. syn.. — Förster 1966 : 151, 158, 162. — Taylor 1979 : 25, 29, 35, 36, fig. 10d. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 609, fig. 4b. — Aguirre-Urreta 1989 : 513, 516. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Enoploclytia terra-reginae — Förster 1966 : 135.

Palaeastacus terraereginae — Taylor 1979 : 29, 35, 36, fig. 10c, fig. 12a-b, pl. 4g-h. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981 : 606, fig. 3, fig. 4a, pl. 1B-C, pl. 2A-B. — Aguirre-Urreta 1982 : 306, fig. 2, pl. 1e. — Aguirre-Urreta 1989 : 508, 510, 511, 545, pl. 55, figs 1-3. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Karasawa *et al.* 2013 : 102. — Devillez *et al.* 2016 : 528, 536 ; 2017 : tab. 2, fig. 8.

Palaeastacus tenuidigitatus — Devillez *et al.* 2016 : 528, 530, 536 ; Devillez *et al.* 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype QM 3234.

LOCALITÉ TYPE. — Rivière Barcoo, Queensland, Australie.

AGE TYPE. — Barrémien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Barrémien (Antarctique, Argentine, Australie), Aptien (Australie).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 9 spécimens : QM 3234 (3 spécimens), F3235 (4 spécimens), F3236 (3 spécimens) ; UQ F13410 (holotype d'*Enoploclytia tenuidigitata*), F13417.

Fig. 121 : *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) d'Australie. **A-B**, holotype QM 3234 du Barrémien de la rivière Barcoo : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen QM F3236 : vue ventrale (C), vue dorsale (D) ; **E-F**, spécimen QM F3236 du Barrémien de Currane : moulage (E), empreinte (F) ; **G**, spécimen QM F3235 du Barrémien de Currane ; **H-I**, holotype UQ F13410 d'*Enoploclytia tenuidigitata* Woods, 1957 de l'Aptien de Boomers : vue dorsale de la carapace (H), P1 (I) ; **J**, spécimen UQ F13417 de l'Aptien de Boomers. Échelles : 1 cm. Photographies : P. Waddington. Schéma : J. Devillez.

Fig. 121: *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) from Australia. **A-B**, holotype QM 3234 from the Barremian of Barcoo river: general view (A), schema (B); **C-D**, specimen QM F3236: ventral view (C), dorsal view (D); **E-F**, specimen QM F3236 from the Barremian of Currane: cast (E), counterpart (F); **G**, specimen QM F3235 from the Barremian of Currane; **H-I**, holotype UQ F13410 of *Enoploclytia tenuidigitata* Woods, 1957 from the Aptian of Boomers: dorsal view of the carapace (H), P1 chela (I) ; **J**, specimen UQ F13417 from the Aptian of Boomers. Scale bars: 1 cm. Photographs: P. Waddington. Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre modérément allongé, pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical profond, légèrement sinueux, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond et étroit ; sillon gastro-orbitaire court, peu profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, divergents vers leurs terminaisons ventrales ;

sillon postcervical profond, subrectiligne, incurvé vers l'avant, devenant moins profond ventralement, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque étroit, profond, subrectiligne, non joint à la marge dorsale, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique large et profond, concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; zones ω et χ bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; telson avec deux crêtes longitudinales latérales ; extrémité du telson arrondie ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une diérèse et une carène longitudinale.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire, légèrement globuleux ; bourrelet articulaire du dactyle étroit, délimité postérieurement par un sillon profond ; doigts très allongés ; index large à sa base, s'amincissant vers son extrémité distale ; dactyle étroit et allongé ; index plus large que le dactyle ; marge occlusale avec des dents courtes et espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules arrondis précédés de petites dépressions, tubercules un peu plus marqués dans la région céphalique ; rangée de tubercules parallèle à la plaque intercalaire ; tergites et pleurites des somites du pléon densément couverts de dépressions arrondies ; telson couvert de tubercules espacés ; uropodes couverts de tubercules espacés ; propode des P1 couvert de tubercules de tailles variables, avec une rangée de tubercules sub-épineux sur la face ventrale, marge interne avec de petites épines dirigées vers l'avant ; doigts des P1 ornés de dépressions arrondies et de petits tubercules espacés ; carpus et mérus des P1 ornés de tubercules ; P2-5 densément couverts de petites dépressions arrondies.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par plusieurs fossiles de carapaces, de P1 et de fragments de pléons qui furent dans un premier temps assignés à *Enoploclytia* avant d'être déplacés vers *Palaeastacus* (Taylor 1979 ; Aguirre-Urreta & Ramos 1981 ; Aguirre-Urreta 1982, 1989 ; Schweitzer & Feldmann 2001 ; Garassino & Schweigert 2006 ; Schweitzer *et al.* 2010 ; Karasawa *et al.* 2013 ; Devillez *et al.* 2016 ; Devillez *et al.* 2017). Sur la carapace, les sillons postcervical et branchio-cardiaque ne sont pas joints et rejoignent tous les deux le sillon hépatique, qui est ici sinueux. Le propode des P1 est sub-rectangulaire et court, légèrement globuleux avec un bourrelet articulaire du dactyle bombé mais étroit. Ces éléments sont en effet caractéristiques de *Palaeastacus* et justifient l'assignation de cette espèce à ce genre.

La configuration des sillons de la carapace d'*Enoploclytia tenuidigitata* Woods, 1957, avec des sillons postcervical et branchio-cardiaque non joints mais joints au sillon hépatique, justifie l'assignation de cette espèce au genre *Palaeastacus*. De plus, l'ornementation de la carapace, homogène et faite de tubercules précédés de dépressions, le bombement des zones ω et χ, la divergence des terminaisons ventrales des sillons postcervical et branchio-cardiaque, ainsi que la morphologie des pinces des P1 (propode court, sub-rectangulaire, légèrement globuleux avec des doigts fins) permettent de considérer *E. tenuidigitata* comme un synonyme plus récent de *P. terraereginae*.

Parmi les autres espèces de *Palaeastacus*, *P. terraereginae* se distingue par la nette divergence de la partie ventrale des sillons postcervical et branchio-cardiaque. De telles trajectoires ne se retrouvent que chez *P. punctatus* du Jurassique supérieur d'Allemagne.

Cependant, l'ornementation de cette espèce est uniquement composée de dépressions, alors que *P. terraereginae* est orné de tubercules. Les doigts des P1 de *P. terraereginae* sont aussi remarquables du fait de leur très grande longueur et de leur très grande finesse. Ces caractéristiques sont uniques au sein du genre et évoque *Enoploclytia*. Mais le propode de *P. terraereginae*, à l'inverse des pinces d'*Enoploclytia*, est court est assez peu globuleux. De plus, contrairement à *P. argoviensis*, *P. fuciformis*, *P. rothgaengerae*, *P. sussexiensis* et *P. walkeri*, le propode des P1 de *P. terraereginae* ne porte pas d'épines marquées sur les faces ventrale et dorsale. Enfin, le fait que les zones ω et χ soient bombées chez *P. terraereginae* permet de distinguer cette espèce, parmi celles qui ne sont pas préservées en compression, de *P. kimzeyi*, *P. loryi* et *P. sussexiensis*.

Si cette espèce a d'abord été découverte en Australie, d'autres fossiles issus de terrains barrémiens d'Antarctique (Taylor 1979 ; Aguirre-Urreta 1989 ; Fig. 122) et d'Argentine (Aguirre-Urreta & Ramos 1981 ; Aguirre-Urreta 1982, 1989) furent par la suite identifiés.

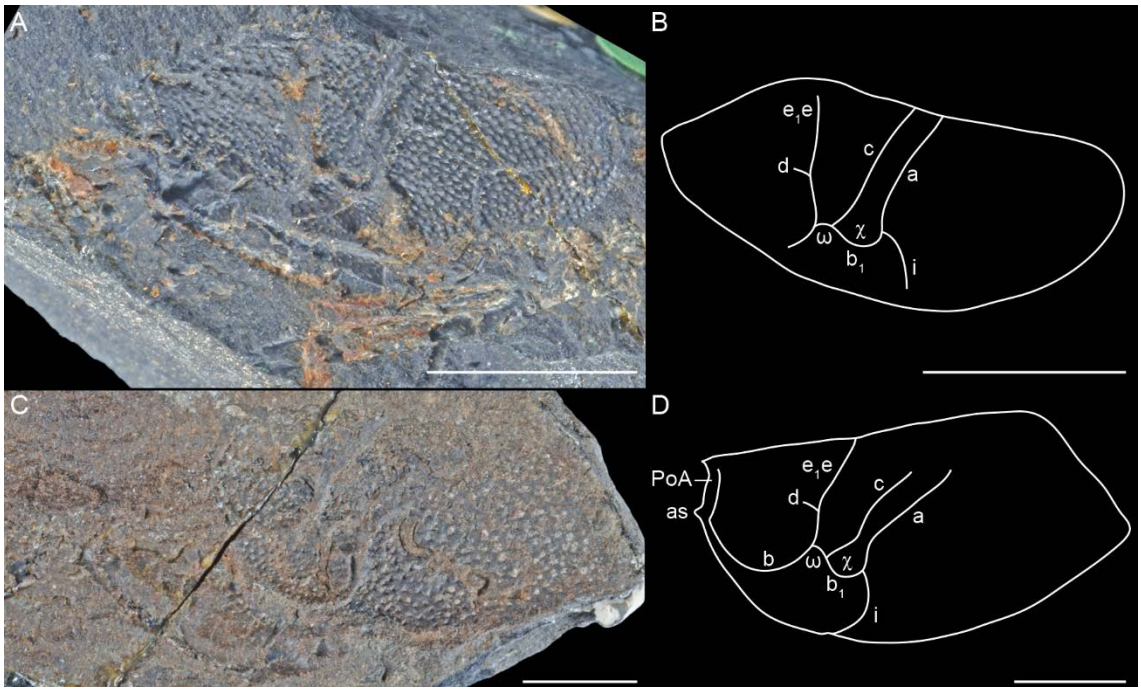


Fig. 122 : *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) du Barrémien d'Antarctique. **A-B**, spécimen BAS KG.3.11 : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen BAS KG.11.4 : vue générale (C), schéma (D). Échelles : 1 cm. Photographies : H. Blagbrough. Schémas : J. Devillez.
Fig. 122: *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) from the Barremian of Antarctica. **A-B**, specimen BAS KG.3.11: general view (A), schema (B); **C-D**, specimen BAS KG.11.4: general view (C), schema (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: H. Blagbrough. Line drawings: J. Devillez.

Palaeastacus uranusiensis nom. nov.

Fig. 120

Palaeastacus foersteri Taylor, 1979 : 26, fig. 10a, fig. 11, pl. 4, figs b-c. — Aguirre-Urreta 1989 : 508, 510. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25. — Karasawa *et al.* 2013 : 102. — Devillez *et al.* 2016 : 516, 528, 536, fig. 3A-B.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype BAS KG.50.4 ; 4 paratypes BAS KG.11.9, KG.11.26, KG.50.5, KG.50.6.

LOCALITÉ TYPE. — Île d'Alexandre I^{er}, Antarctique.

AGE TYPE. — Aptien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court ; échancrure orbitaire droite ; zone post-orbitaire étroite ; région cardiaque allongée ; sillon cervical large et profond, fortement infléchit à mi-hauteur, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et peu profond, démarrant au niveau de la forte inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles, très rapprochés, fortement sinueux, interrompus avant de rejoindre la marge dorsale ; sillon postcervical large et profond, joint au sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque peu profond, joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique étroit, concavo-convexe, joint au sillon postcervical ; zone ω plate ; zone χ bombée ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites avec un bourrelet arrondi à leur base ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une carène longitudinale.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire, légérement globuleux ; doigts des P1 étroits, plus longs que le propode, rectilignes ; dactyle terminé par un léger crochet ; mérus des P1 allongé ; P2 munis de petites pinces.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules grossiers ; région antennaire munie d'une épine antennaire ; tergites des somites du pléon couverts de tubercules, très rapprochés sur les bourrelets situés à la base des pleurites ; uropodes couverts de petits tubercules ; propode des P1 couvert de petits tubercules ; mérus des P1 presque lisse, orné de petits tubercules le long de la marge dorsale.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par un unique spécimen dont la carapace est préservée en connexion avec un P1, des fragments des autres péréiopodes et le pléon. Elle est assignée au genre *Palaeastacus* sur la base de l'architecture des sillons de la carapace typique de ce genre : sillon gastro-orbitaire court, sillons postcervical et branchio-cardiaque joints au sillon hépatique qui est sinueux. L'assignation d'*Eryma foersteri* Feldmann, 1979 au genre *Palaeastacus* qui résulte de ce travail de révision a conduit à un cas d'homonymie secondaire avec *Palaeastacus foersteri*, décrit lui aussi en 1979 par Taylor. Si la publication de Taylor ne mentionne que l'année, la date de publication exacte est précisée sur la publication de Feldmann, à savoir le 30 janvier 1979. Or, selon l'article 21.3.2 de l'ICZN (1999), lorsque seule l'année d'une publication est mentionnée, il faut considérer que sa parution intervint le dernier jour de la même année. C'est donc l'espèce décrite par Feldmann qui a la préséance sur celle de Taylor. La nouvelle épithète spécifique « *uranusiensis* » est donc ici attribuée à *P. foersteri*, en référence au glacier Uranus à proximité duquel le matériel type de l'espèce a été trouvé.

La sinuosité des sillons postcervical et branchio-cardiaque est bien plus marquée et forte chez *P. uranusiensis* que chez toutes les autres espèces de *Palaeastacus*. De plus, l'ornementation dense et homogène, composée uniquement de tubercules assez grossiers, de cette espèce la distingue de *P. argoviensis*, *P. foersteri*, *P. fuciformis*, *P. kimzeyi*, *P. loryi*,

P. meyeri, *P. numismalis*, *P. punctatus*, *P. sussexiensis* et *P. terraereginae*. Enfin, le fait d'avoir uniquement la zone χ bombée, et pas la zone ω, est aussi un caractère unique de cette espèce.

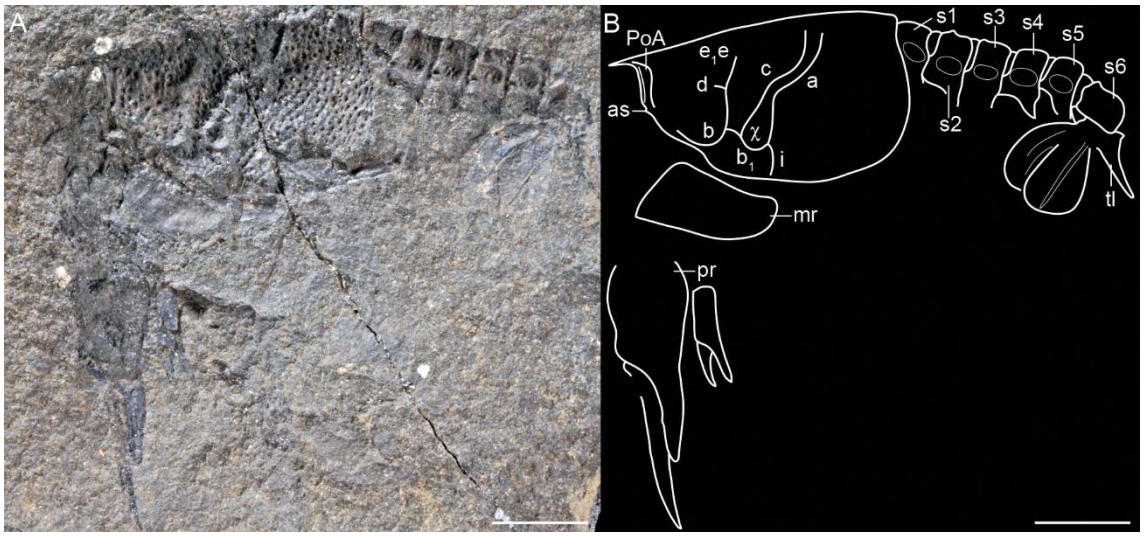


Fig. 120 : *Palaeastacus uranusiensis* nom. nov. de l'Aptien de l'Île d'Alexandre Ier (Antarctique). **A-B**, holotype BAS KG.50.4 : vue générale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : H. Blagbrough. Schéma : J. Devillez.
Fig. 120: *Palaeastacus uranusiensis* nom. nov. from the Aptian Alexander Island (Antarctica). **A-B**, holotype BAS KG.50.4: general view (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Photograph: H. Blagbrough. Line drawing: J. Devillez.

Palaeastacus walkeri (Whitfield, 1883)

Fig. 123

Paramithrax walkeri Whitfield, 1883 : 37, pl. 16, fig. 1a, pl. 17, fig. 1a. — Merill 1905 : 484.

Indeterminate crustacean — Whitney 1913 : 27, pl. 13, fig. 1.

Palaeastacus walkeri — Rathbun 1935 : 21, fig. 1, pl. 3, figs 7-9, pl. 5, figs 1-5 (non pl. 4). — Förster 1966 : 135. — Aguirre-Urreta 1989 : 510. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Devillez *et al.* 2016 : 528, 530, 531, 536 ; 2017 : 792, tab. 2, fig. 8.

Enoploclytia walkeri — Stenzel 1945 : 416, figs 8-9, pl. 38, figs 1-2 (non pl. 39). — Taylor 1979 : 25. — Feldmann 1981 : tab. 1.

Enoploclytia walkeri var. *schmidti* — Richardson Jr. 1955 : 445, fig. 108. — Secrétan 1964 : 93, 95.

Enoploclytia (*Palaeastacus*) *walkeri* — Roberts 1962 : 164.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype non localisé.

LOCALITÉ TYPE. — San Antonio, Texas, États-Unis.

AGE TYPE. — Albien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Albien (États-Unis).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 3 spécimens : TMM-BEG 21109, 21121, 21123.

DESCRIPTION.

Pléon et uropodes. — Pleurites des somites larges, sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base ; extrémité du telson arrondie ; uropodes aussi longs que le telson ; endopodes de l'uropode avec une carène longitudinale ; exopodes de l'uropode avec une carène longitudinale et une diérèse.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives ; propode des P1 court, sub-rectangulaire, comprimé dorso-ventralement ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé, délimité postérieurement par un large sillon ; doigts larges ; index plus large que le dactyle à sa base ; marge occlusale avec des dents courtes, coniques et faiblement espacées ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé.

Ornementation. — Tergites et pleurites des somites du pléon couverts de tubercules grossiers arrondis et espacés ; telson couvert de tubercules grossiers arrondis ; propode des P1 couverts de tubercules grossiers subépineux et espacés, organisés en rangées sur les faces dorsale et ventrale et sur le bord interne ; doigts des P1 ornés de tubercules grossiers arrondis ; carpus des P1 orné d'épines.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par plusieurs fragments de P1 et de pléon. En premier lieu assignée à *Paramithrax* (Whitfield 1883 ; Merill 1905 ; Adkins 1928), un genre de crabes Majidae Samouelle, 1819, elle fut ensuite déplacée vers le genre *Palaeastacus* par Rathbun (1935). Cette assignation est ici maintenue car la forme des pinces des P1, au propode court, sub-rectangulaire orné d'épines, et du pléon, aux larges pleurites triangulaires avec un bourrelet à leur base, sont typiques de *Palaeastacus*.

Le fait de ne connaître que les pinces des P1 et le pléon de *P. walkeri* limite les comparaisons avec les autres espèces. L'ornementation exclusivement grossière des pinces des P1 de *P. walkeri* diffère de ce que l'on observe sur toutes les autres espèces de *Palaeastacus* dont les pinces sont connues. Concernant le pléon, celui de *P. walkeri* est orné de petits tubercules alors que celui de *P. punctatus* et de *P. terraereginae* est orné de dépressions et que celui de *P. sussexiensis* est orné de fortes épines.

Fig. 123 : *Palaeastacus walkeri* (Whitfield, 1883) de l'Albien du Texas (États-Unis). **A-C**, figure originale de l'holotype de San Antonio de Rathbun (1935 : pl. 3, figs 7-9) : vue dorsale (A), vue interne (B), vue ventrale (C) ; **D**, spécimen TMM-BEG 21121 de Fort Worth ; **E-F**, spécimens TMM-BEG 21123 d'Argyle : (E), fragment du pléon (F) ; **G**, spécimen TMM-BEG 21109 de Fort Worth. Échelles : 1 cm (D), 2 cm (A-C, E-G). Photographies : Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin..

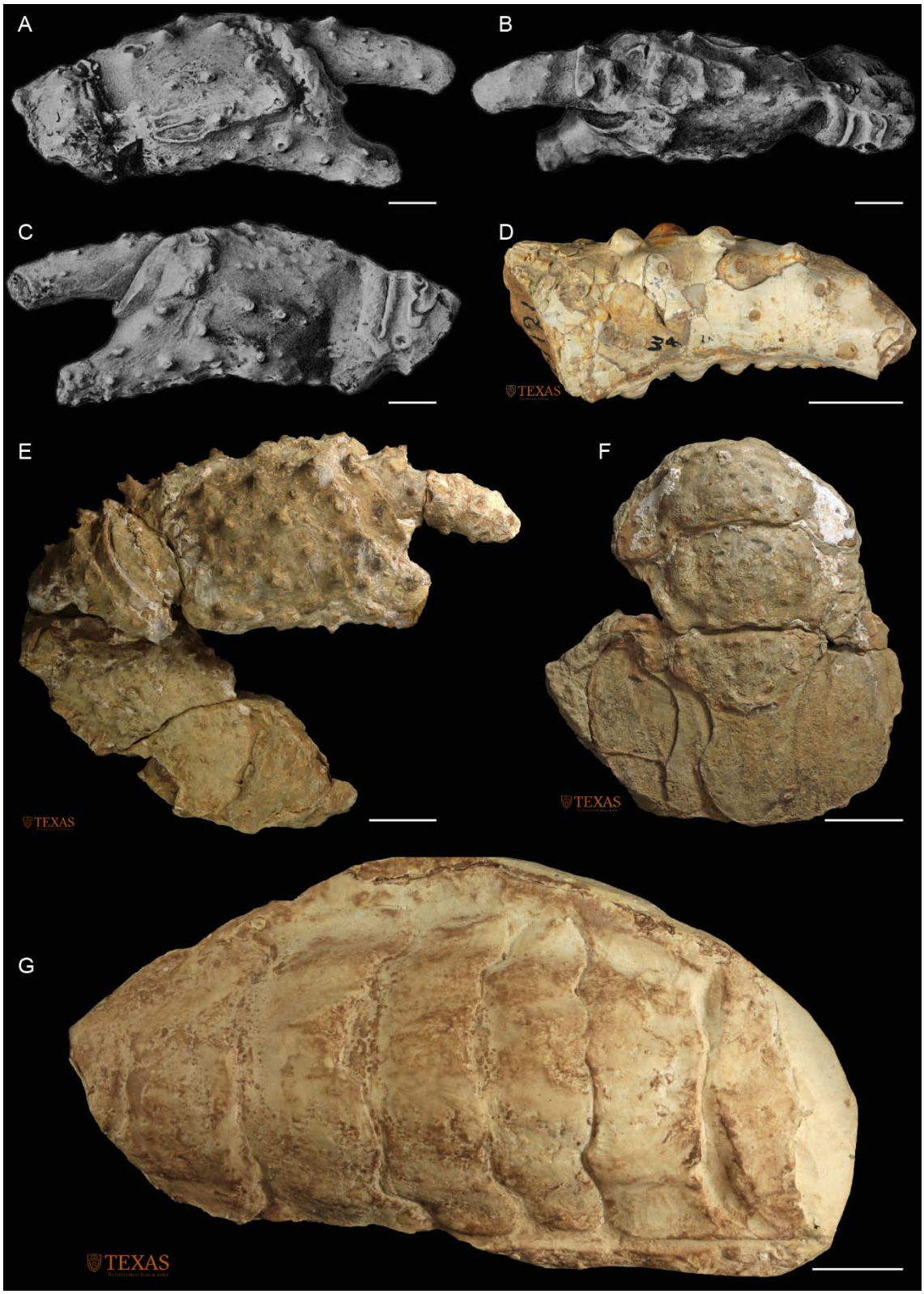


Fig. 123: *Palaeastacus walkeri* (Whitfield, 1883) from the Albian of Texas (USA). **A-C**, original figure of the holotype from San Antonio of Rathbun (1935: pl. 3, figs 7-9): dorsal view (A), internal view (B), ventral view (C); **D**, specimen TMM-BEG 21121 from Fort Worth; **E-F**, specimens TMM-BEG 21123 from Argyle: (E), fragment of pleon (F); **G**, specimen TMM-BEG 21109 from Fort Worth. Scale bars: 1 cm (D), 2 cm (A-C, E-G). Photographs: Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin

Quelques fossiles dont l'espèce n'a pas été identifiée furent assignés au genre *Palaeastacus* dans la littérature.

Krause (1891 : 207) a ainsi rapporté à *Palaeastacus* sp. deux fragments de pinces de P1 issus du Jurassique des environs d'Hildesheim (Allemagne). Si les fossiles ne sont pas figurés, la description mentionne des doigts minces qui paraissent incompatibles avec une assignation à ce genre. Dans sa révision des Erymidae, Förster (1966 : 129) a lui aussi attribué à *Palaeastacus* sp. deux fragments de pinces des P1 trouvés dans le Sinémurien de Lyme Regis (Royaume-Uni) et conservées au NHMUK (n° 60140) et à l'Université d'Oxford. Ces restes de pinces ne sont pas figurés non plus, mais la description mentionne clairement un propode à peine plus long que large, globuleux et orné d'une rangée de tubercules oblique sur la face ventrale et d'une rangée de fortes épines sur le bord interne. Ces éléments sont couramment observés sur les pinces des P1 de plusieurs espèces de *Palaeastacus*. Les fossiles décrits par Förster (1966) sont donc probablement à rattacher à ce genre. Ces fossiles sont, avec ceux de *P. meyeri*, les plus anciens connus pour le genre. Pour terminer, Aguirre-Urreta & Ramos (1981) ont assigné plusieurs pinces du Barrémien-Aptien d'Argentine à *Palaeastacus* sp. L'examen attentif des figures fournies indique que ces pinces ont un propode allongé, comprimé, trapézoïdal, aux contours légèrement arrondis, avec des doigts plus courts que lui, un index large qui s'amincit progressivement vers son extrémité distale, et une ornementation très peu marquée. Ces pinces ne sont pas des pinces d'Erymoidea mais sont plutôt à rattacher au genre *Hoploparia* M'Coy, 1849.

Frentzen (1937) a décrit *Clytia decorata* sur la base d'un unique propode du Bajocien de Reutlingen (Allemagne). Förster (1966), suivi par Schweitzer *et al.* (2010), a ensuite attribué cette espèce au genre *Palaeastacus*. Le type étant perdu depuis la Seconde Guerre Mondiale (Förster 1966), seule la figure originale de Frentzen (1937 : pl. 8, fig. 3) subsiste. Ce propode ne présente aucun caractère particulier qui permettrait de l'assigner à un genre ou à une espèce en particulier. Il n'est d'ailleurs pas certain qu'il s'agisse d'un Erymoidea. Pour conclure, ce spécimen est ici considéré comme *incertae sedis*.

Genre *Stenodactylina* Beurlen, 1928

Stenodactylina Beurlen, 1928 : 175. — Glaessner 1969 : 456. — Schweigert 2013 : 411. — Devillez *et al.* 2016 : 522, figs 1D-F.

Erymastacus Beurlen, 1928 : 171 (pars.). — Secrétan 1964 : 71. — Glaessner 1969 : 456 (pars.). — Hyžný *et al.* 2015 : 375.

ESPÈCE-TYPE. — *Stenodactylina liasina* Beurlen, 1928 par monotypie.

ESPÈCES INCLUSES. — *S. armata* (Secrétan, 1964) ; *S. australis* (Secrétan, 1964) ; *S. burgundiaca* (Crônier & Courville, 2004) ; *S. delphinensis* (Moret, 1946) ; *S. deslongchampsi* (Van Straelen, 1936) ; *S. falsani* (Dumortier, 1867) ; *S. granulifera* (Secrétan, 1964) ; *S. guisei* (Wright, 1881) ; *S. insignis* (Oppel, 1862) ; *S. lagardettei* (Hyžný *et al.*, 2015) ; *S. liasina* Beurlen, 1928 ; *S. pseudoventrosa* (Beurlen, 1928) ; *S. rogerfurzei* Schweigert, 2013 ; *S. shotoverigiganti* n. sp. ; *S. spinosa* (Étallon, 1861) n. comb. ; *S. strambergensis* (Bachmayer, 1959) ; *S. triglypta* (Stenzel, 1945) ; *S. walkerae* (Feldmann & Haggart, 2008).

DISTRIBUTION (Fig. 124). — Sinémurien (France) ; Toarcien (Allemagne, France) ; Aalénien (Allemagne, France, Royaume-Uni) ; Bajocien (Royaume-Uni) ; Bathonien (Royaume-Uni) ; Callovien (France) ; Bathonien – Callovien (États-Unis) ; Oxfordien (Allemagne, France, Royaume-Uni, Russie, Suisse) ; Kimméridgien (Allemagne ; Madagascar) ; Tithonien (Madagascar, République Tchèque) ; Jurassique supérieur (Tanzanie) ; Berriasien (France) ; Coniacien (États-Unis) ; Campanien (Madagascar).

DIAGNOSE ORIGINALE DE *STENODACTYLINA* PAR BEURLEN (1928). — Der Typus der Schere ist dadurch charakterisiert, dass der Scherenballen sehr breit und groß ist und im Gegensatz dazu die Scherenfinger wohl sehr lang, aber auch ganz ausnahmsweise dünn sind. Der Ballen ist trapezförmig, indem er sich von innen nach außen langsam verbreitert. Er ist ungefähr eineinhalbmal so lang wie breit. Der Ballen ist flach. Auf der Außenseite ist er gerundet, dagegen auf der Innenseite etwas zugeschärft. Die Innenseite ist zudem noch mit einer Reihe längerer spitzer Knoten besetzt. Der feste Scherenfinger ist ungefähr eineinhalbmal so lang wie der Ballen und sehr dünn, und zwar schon von seinem Grunde an. Am Anfang ist er etwas gebogen, im übrigen Verlauf aber ziemlich gerade. Im Querschnitt ist er kreisrund. Der bewegliche Scherenfinger ist nicht erhalten, doch seiner Ansatzstelle nach zu schließen, war er, zum mindesten an seinem Grunde, bedeutend breiter.

DIAGNOSE D'*ERYMASTACUS* ÉMENDÉE PAR SECRÉTAN (1964). — Propode quadrangulaire ou trapézoïdal, élargi distalement, fortement aplati dorso-ventralement, portant une crête latérale. Articulation carpo-propodiale resserrée et bordée d'un large sillon. Les doigts sont longs et faiblement recourbés vers l'intérieur. Ils sont assez minces par rapport à la largeur du propode. Ils sont larges à la base, à peu près la moitié de la largeur du propode, mais ils se rétrécissent très rapidement pour rester ensuite presque de la même épaisseur, c'est-à-dire assez étroits dans la partie principale de leur longueur. La place d'insertion du dactyle est large et entourée d'un bourrelet important qui s'épaissit en haut et en bas en nœud puissant.

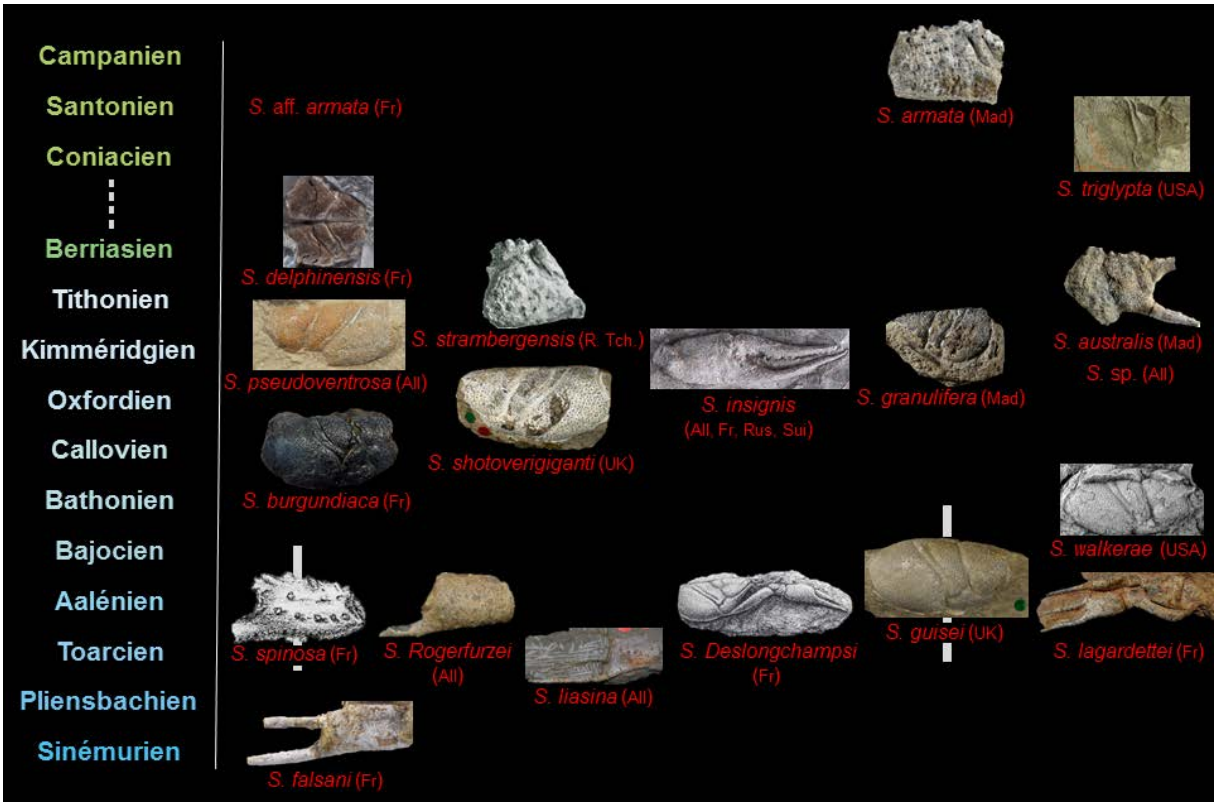


Fig. 124 : Distribution stratigraphique des occurrences de *Stenodactylina*. All : Allemagne ; Fr : France ; Mad : Madagascar ; R. Tch. : République Tchèque ; Rus : Russie ; Sui : Suisse ; UK : Royaume-Uni ; USA : États-Unis.
Fig. 124: Stratigraphic distribution of occurrences of *Stenodactylina*. All: Germany; Fr: France; Mad: Madagascar; R. Tch.: Czech Republic; Rus: Russia; Sui: Switzerland; UK: United Kingdom; USA: United States.

DIAGNOSE D'*ERYMASTACUS* ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Anterior portion of carapace narrow; cervical groove deep, all 3 transverse grooves straight; 1st chelae with short square palm and long denticulate fingers; dactylus thin, with slight upward curvature.

DIAGNOSE DE *STENODACTYLINA* ÉMENDÉE PAR GLAESSNER (1969). — Chela with stout, spinose, short palm and very long thin finger.

DIAGNOSE DE *STENODACTYLINA* ÉMENDÉE PAR SCHWEIGERT (2013). — Erymid lobster with propodus of first pereiopod longer than wide, upper surface ornamented with transversely running row of spines; index extremely slender.

DIAGNOSE D'*ERYMASTACUS* ÉMENDÉE PAR HYŽNÝ *ET AL.* (2015). — Carapace with distinct intercalated plate. Deep cervical groove, ventrally joined to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflection of the cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves parallel and neither joined to the dorsal margin; postcervical groove interrupted in the hepatic region, not joined ventrally to the branchiocardiac groove; branchiocardiac groove strongly inclined, joined ventrally to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove joined to cervical groove; deep inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove. Rostrum long and spinose. Carapace ornamented with small tubercles; midline accompanied proximally with parallel rows of spines. First pereiopods massive, heterochelous; propodus rectangular or trapezoidal, adorned with rows of spines and tubercles; fingers slightly curved inwards. Form I propodus longer than high, proximal end slightly flattened

dorsoventrally with a lateral ridge; base of fixed finger forming concavity on the lower margin; fingers very long and slender, broad proximally and becoming thinner distally. Form II propodus approximately as long as high; base of fixed finger forming straight lower margin; finger length variable. Insertion of dactylus in both forms large and surrounded by a fold.

DIAGNOSE DE *STENODACTYLINA* ÉMENDÉE PAR DEVILLEZ *ET AL.* (2016). — Fusiform intercalated plate; very wide, deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves nearly parallel; narrow postcervical groove, not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region; branchiocardiac groove strongly inclined, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; chelate P1; P1 propodus rectangular or trapezoidal, adorned with rows of spines and tubercles; P1 propodus with inner margin more compressed than outer margin; wide P1 dactylar bulge; P1 with extremely long and slender fingers, equal in length; P1 chela (form I) with strong, rectangular or trapezoidal propodus, with straight or sinuous fingers, strongly narrowing immediately after their basis; outer margin convex at the base of fixed finger; P1 chela (form II) with trapezoidal propodus, outer margin straight or convex, straight fingers, narrowing gradually to their distal extremity.
Traduction littérale : Plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical très large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire court démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical étroit, non joint au sillon branchio-cardiaque et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque fortement incliné, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; sillon inférieur convexe postérieurement, joint au sillon hépatique ; P1 munis de pinces ; propode des P1 rectangulaire ou trapézoïdal, orné de rangées d'épines et de tubercules ; propode des P1 avec une marge interne plus comprimée que la marge externe ; large bourrelet articulaire du dactyle ; P1 avec des doigts extrêmement allongés et fins, de longueurs égales ; pinces de P1 (forme I ; Fig. 125B) avec un propode massif, rectangulaire ou trapézoïdal, avec des doigts rectilignes ou sinueux, fortement amincis immédiatement après leur base ; marge externe convexe à la base de l'index ; pinces de P1 (forme II ; Fig. 125C) avec un propode trapézoïdal, marge externe rectiligne ou convexe, doigts rectilignes, s'amincissant progressivement vers leur extrémité distale (Fig. 125).

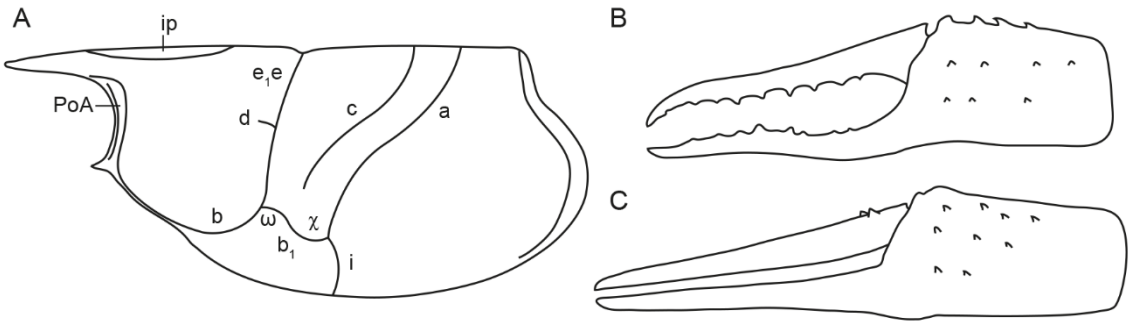


Fig. 125 : Schémas des sillons de la carapace (A) et d'une pince de P1 de la forme I (B) et de la forme II (C) typiques de *Stenodactylina*. Schémas : J. Devillez.
Fig. 125: Schemas of typical carapace grooves (A) and P1 chelae of form I (B) and form II (C) of *Stenodactylina*. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — La présence d'une plaque intercalaire entièrement délimitée justifie l'assignation de *Stenodactylina* au sein des Erymoidea. La présence d'une zone post-orbitaire soutient le placement du genre dans les Erymidae et la présence d'un sillon gastro-orbitaire court, d'un sillon postcervical allongé et sub-parallèle au sillon branchio-cardiaque ainsi que la jonction du branchio-cardiaque à l'extrémité postérieure du sillon hépatique sinueux permettent de classer *Stenodactylina* au sein des Eryminae.

Beurlen (1928) a défini deux genres sur la base de fragments de chélipèdes : *Erymastacus* et *Stenodactylina*. Plus tard, *Erymastacus*, ayant pour espèce-type *Glyphea ornati* Quenstedt, 1857 (par désignation subséquente de Glaessner 1929), a été considéré par plusieurs auteurs comme un synonyme d'*Eryma* (Förster 1966 ; Glaessner 1969 ; Feldmann & McPherson 1980 ; Schweitzer *et al.* 2010) tandis que certains autres auteurs ont maintenu la distinction entre les deux genres (Secrétan 1964 ; Schweigert *et al.* 2000 ; Schweigert & Garassino 2003 ; Hyžný *et al.* 2015). L'étude de fossiles dont les pinces des P1 sont préservées avec les carapaces a permis à Hyžný *et al.* (2015) d'avancer des arguments en faveur de la réhabilitation d'*Erymastacus*, qui s'est accompagnée de la mise en synonymie de *Stenodactylina*. Ces fossiles attribués à *Erymastacus lagardettei* Hyžný *et al.*, 2015 ont été considérés comme la première occurrence de chélipèdes de type *Stenodactylina* associés avec leurs carapaces. En effet, *Stenodactylina* n'a longtemps été connu que par une unique pince : celle de l'espèce-type, *E. liasina*. Il a fallu attendre 85 ans et la description de *S. rogerfurzei* Schweigert, 2013 pour connaître un nouveau spécimen assigné à *Stenodactylina*. Mais là encore il s'agissait d'une pince de P1 isolée. Plus tard, l'examen du lectotype de *G. ornati* a amené Devillez *et al.* (2016) à une conclusion différente. En effet, ils ont constaté que ce spécimen possède des pinces des P1 dont la forme les rattache à *Eryma*. Ainsi, *Erymastacus* est bien synonyme d'*Eryma*. Cependant, la diagnose émendée d'*Erymastacus* fournie par Hyžný *et al.* (2015) correspond au genre *Stenodactylina*, qui fut alors réhabilité par Devillez *et al.* (2016). Cette méconnaissance de la carapace de *Stenodactylina*, qui a perdurée jusqu'à l'étude de *S. lagardettei*, et l'absence de révision récente du groupe expliquent la confusion d' Hyžný *et al.* (2015) à propos d'*Erymastacus*/*Stenodactylina*.

Les travaux d'Hyžný *et al.* (2015) et de Devillez *et al.* (2016) ont été à l'origine de nombreuses modifications dans les assignations d'espèces, dont beaucoup sont issues du genre *Eryma*. Si la plupart des fossiles précédemment assignés à *Erymastacus* sont en réalité des pinces d'*Eryma* aux doigts particulièrement allongés, il est vrai que les pinces d'*Eryma* et de *Stenodactylina* sont parfois assez proches, et les distinctions sur la base de ces uniques éléments sont parfois ardues. Ainsi, l'assignation d'*Eryma villersi* Morière, 1883 à *Stenodactylina* proposée par Devillez *et al.* (2016) constitue un exemple de la difficulté de distinguer *Eryma* et *Stenodactylina* en utilisant les pinces des P1. *Eryma villersi* fut décrit sur la base de trois spécimens dont les P1 sont connectés à leur carapace et sur plusieurs autres fragments de pinces de P1. Ces spécimens sont aujourd'hui perdus et il ne reste que la planche de Morière (1883 ; Fig. 126), sur laquelle ces spécimens sont représentés. Sur les carapaces, on distingue les sillons postcervical et branchio-cardiaque mais aucune jonction entre eux n'apparaît. Les pinces des P1 sont quant à elles allongées, avec un propode sub-rectangulaire ou légèrement trapézoïdal, muni de doigts très longs et très fins. Le spécimen 1 de Morière semble même avoir une déviation de la marge externe du propode à la base de l'index et des doigts sinueux. Tous ces éléments évoquent *Stenodactylina*, et ont incité Devillez *et al.* (2016) à proposer la nouvelle combinaison *Stenodactylina villersi*. Cependant, l'examen de nombreux fossiles d'Erymidae

issus des dépôts de l'Oxfordien de Normandie a révélé que les sillons postcervical et branchio-cardiaque sont joints sur toutes les carapaces.

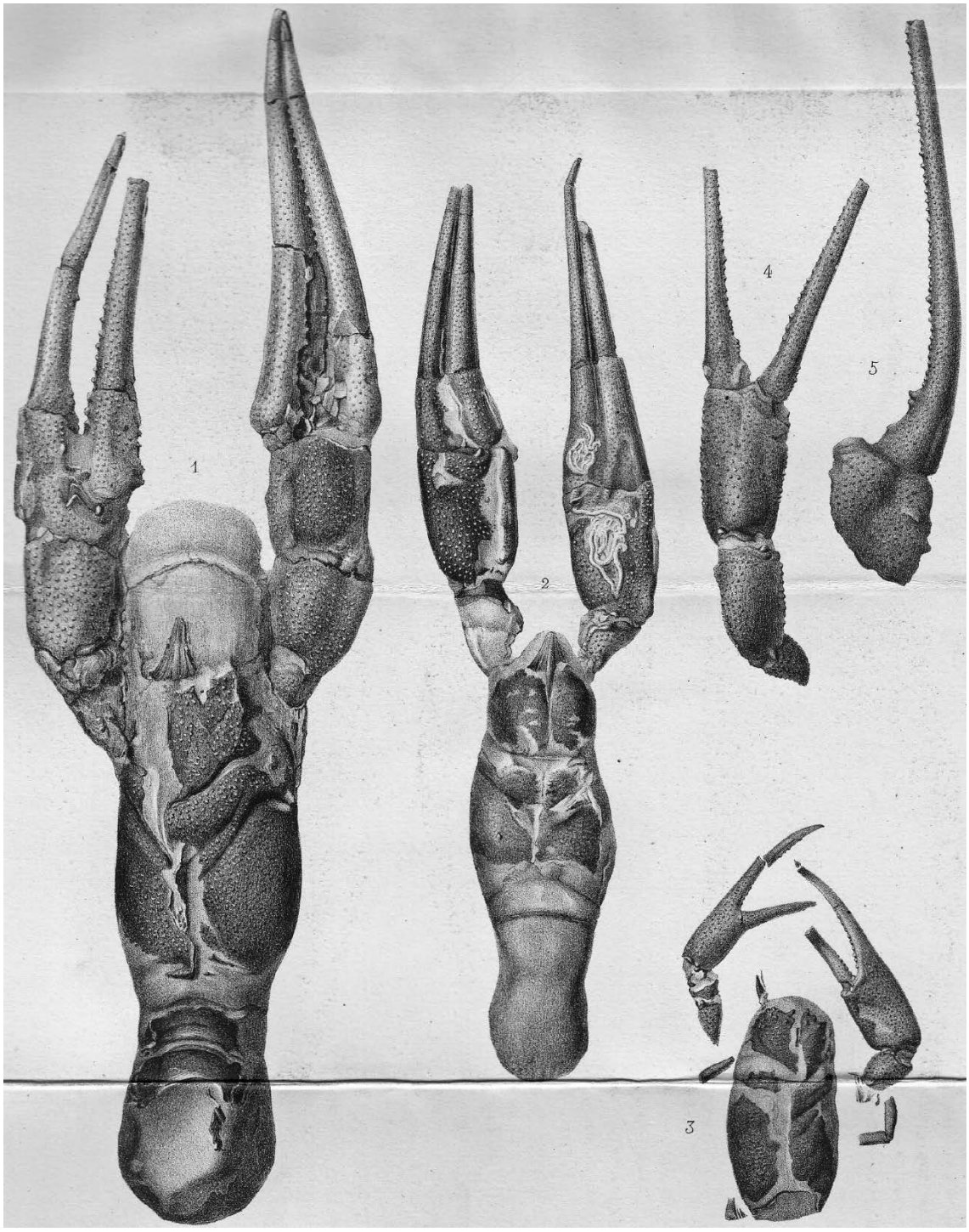


Fig. 126 : Figure originale d'*Eryma villersi* Morière, 1883 de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer (France) de Morière (1883 : pl. 1).
Fig. 126: Original figure of Morière (1883: pl. 1) of *Eryma villersi* Morière, 1883 from the Oxfordian of Villers-sur-Mer (France).

Cette jonction est caractéristique d'*Eryma*, et les carapaces préservées en connexion avec les P1 portent les mêmes pinces que celles des spécimens de Morière (1883) qui sont donc probablement eux aussi des *Eryma*. *Eryma villersi* est donc un autre cas d'*Eryma* aux doigts des P1 particulièrement allongés. Il est aussi intéressant de constater que certaines espèces de

Stenodactylina décrites ici, possèdent des pinces de P1 qui pourraient être aisément rattachées à *Eryma* si l'on n'en connaissait pas les sillons de la carapace. C'est le cas de *S. burgundiaca* (Crônier & Courville, 2004) et *S. deslongchampsi* (Van Straelen, 1925). De plus, sans un examen attentif, certaines autres formes connues uniquement par leurs pinces de P1 seraient elles aussi assignées à *Eryma* : *S. falsani* et *S. insignis*.

Pour terminer, considérant que *Stenodactylina* est un genre relativement méconnu, avec seulement cinq espèces extra-européennes répertoriées, et dont les fossiles sont assez rares par rapport à ceux d'*Eryma* ou d'*Enoploclytia*, par exemple, il est intéressant de constater que la majorité des espèces d'Erymoidea de Madagascar (3 espèces sur 5) appartiennent à ce genre.

Stenodactylina armata (Secrétan, 1964)

Fig. 127

Enoploclytia armata Secrétan, 1964 : 90, pl. 6, figs 2-6, pl. 7, figs 1-2, pl. 8, fig. 3. — Förster 1966 : 151. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22. — Charbonnier *et al.* 2012a : 324, fig. 9.

Enoploclytia sp. — Secrétan 1964 : 93, pl. 7, figs 3-4, pl. 8, fig. 5.

Stenodactylina armata — Devillez *et al.* 2016 : 524, tab. 1 ; 2017 : 780, 782, 786, 793, tabs 1-2, fig. 1A-B, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.R03913, 3 paratypes MNHN.F.A33209, A33464, R03912.

LOCALITÉ TYPE. — Coupe de Ampolypoly-Antsirasira-Behamotra, région de Menabe, Province de Tulear, Madagascar.

AGE TYPE. — Campanien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Santonien (France), Campagnien (Madagascar).

DESCRIPTION.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; bord interne plus comprimé que le bord externe ; légère déviation de la marge externe à la base de l'index ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé.
Ornementation. — Propode couvert de forts tubercules sub-épineux, assez espacés ; forts tubercules sub-épineux formant une rangée irrégulière sur la marge interne ; index orné de tubercules grossiers espacé.

DISCUSSION. — Cette espèce uniquement connue à travers des pinces de P1 incomplètes et initialement assignées à *Enoploclytia* ne dispose pas du propode arrondi en section transversale et des doigts fins caractéristiques de ce genre. Le propode allongé et anguleux, faiblement globuleux, le bourrelet articulaire du dactyle très marqué et la déviation de la marge externe à la base de l'index sont caractéristiques de *Stenodactylina* (Devillez *et al.* 2016, 2017).

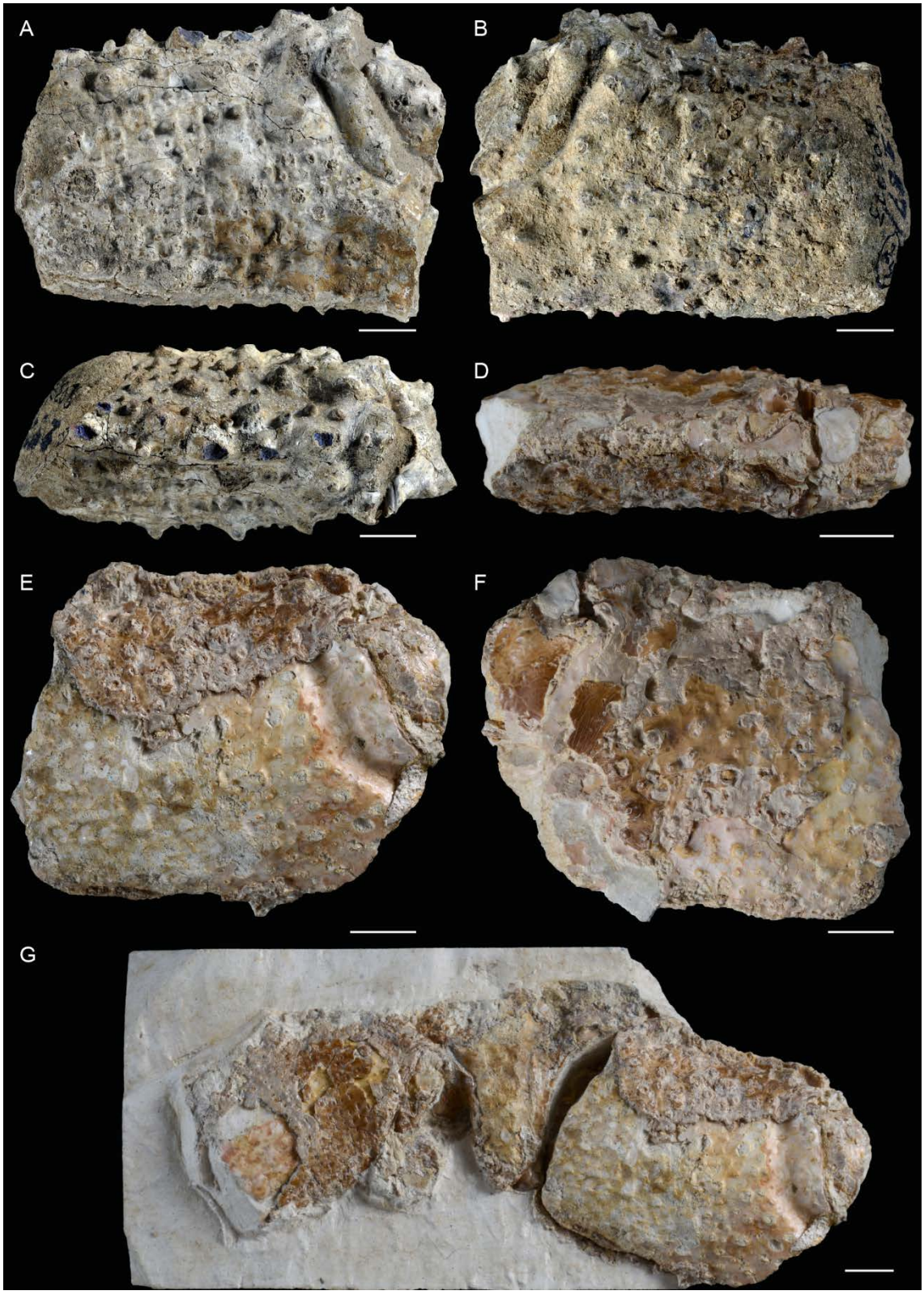


Fig. 127 : *Stenodactylina armata* (Secrétan, 1964). **A-C**, holotype MNHN.F.R03913 du Campanien de Belo-sur-Tsiribihina (Madagascar) : vue dorsale (A), vue ventrale (B), vue interne (C) ; **D-G**, spécimen MNHN.F.A66891 de *S.* cf. *armata* du Santonien de Cognac (France) : vue interne (D), vue dorsale (E), vue ventrale (F), vue générale (G). Échelles : 1 cm. Préparation : Y. Despres (D-G). Photographies : C. Lemzaouda (A-C), P. Loubry (D-G).

Fig. 127: *Stenodactylina armata* (Secrétan, 1964). **A-C**, holotype MNHN.F.R03913 from the Campanian of Belo-sur-Tsiribihina (Madagascar): dorsal view (A), ventral view (B), internal view (C); **D-G**, specimen MNHN.F.A66891 of *S.* cf. *armata* from the Santonien of Cognac (France): internal view (D), dorsal view (E), ventral view (F), general view (G). Scale bars: 1 cm. Preparation: Y. Despres (D-G). Photographs: C. Lemzaouda (A-C), P. Loubry (D-G).

Les spécimens du Campanien malgache de *S. armata* représentent la plus récente occurrence du genre connue à l'heure actuelle. Devillez *et al.* (2017) ont rapporté sous le nom *S.* cf. *armata* une pince légèrement écrasée dorso-ventralement issue du Santonien de Cognac (France) dont la morphologie et l'ornementation rappellent très fortement les spécimens de Madagascar. Les fortes affinités de ces formes pourraient être la marque d'échanges entre les faunes européennes et malgaches (voir partie 7. Paléobiogéographie).

L'aspect très massif et anguleux du propode des P1 de *S. armata* le rend aisément identifiable parmi les autres espèces du genre dont les pinces sont connues. De plus, l'ornementation composée de tubercules épineux grossiers organisés en rangées longitudinales plus ou moins régulières des faces dorsale et ventrale et du bord interne n'a pas d'équivalent au sein du genre.

Stenodactylina australis (Secrétan, 1964)

Fig. 128

Erymastacus australis Secrétan, 1964 : 72, pl. 1, figs 2-6, pl. 2, figs 1-5. — Förster 1966 : 135. — Taylor 1979 : 36. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23. — Hyžný *et al.* 2015 : 376.

Palaeastacus australis — Förster & Rieber 1982 : 377.

Eryma australe — Charbonnier *et al.* 2012a : 327, fig. 11.

Stenodactylina australis — Devillez *et al.* 2016 : 524, tab. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.R03972, 3 paratypes MNHN.F.A31660, A33207, R03971.

LOCALITÉ TYPE. — Nord du massif Analavelona, région de Sikily, Province de Tulear, Madagascar.

AGE TYPE. — Tithonien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Tithonien (Madagascar).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : MNHN.F.A33228.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; large région cardiaque ; sillon cervical profond, fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et peu profond ; sillon gastro-orbitaire oblique, court et peu profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles ; sillon postcervical profond et large dans sa moitié dorsale, devenant étroit et peu profond dans sa moitié ventrale, fortement incliné et infléchi vers l'avant, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque étroit et peu profond, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique

concavo-convexe, étroit et peu profond, joint au sillon cervical ; zones ω et χ plates ; sillon inférieur étroit, joint au sillon hépatique.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; bord interne plus comprimé que le bord externe ; déviation de la marge externe à la base de l'index ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé ; doigts des P1 minces et allongés ; incurvés vers le bas ; marge occlusale avec des dents coniques courtes, disposées régulièrement.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules précédés de dépressions, les tubercules sont plus grossiers et les dépressions plus larges et profondes dans le tiers supérieur de la carapace ; propode des P1 couvert de tubercules arrondis ; forts tubercules sub-épineux, dirigés vers l'avant, formant une rangée irrégulière sur la marge interne ; base du bord interne du dactyle ornée de deux fortes épines.

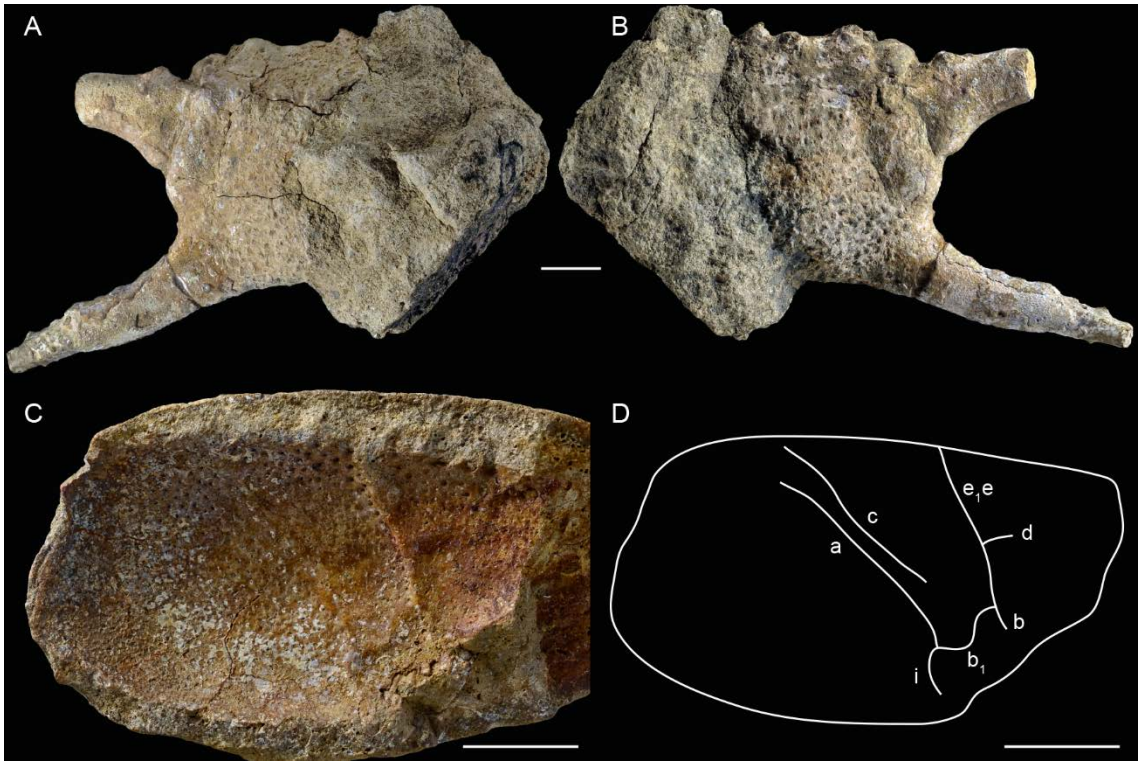


Fig. 128 : *Stenodactylina australis* (Secrétan, 1964) du Tithonien de Madagascar. **A-B**, holotype MNHN.F.R03972 du Nord du massif Analavelona : vue ventrale (A), vue dorsale (B) ; **C-D**, spécimen MNHN.F.A33228 de Marolalitra : vue générale (C), schéma (D). Échelles : 1 cm. Photographies : C. Lemzaouda (A-B), L. Cazes (C). Schéma : J. Devillez.

Fig. 128: *Stenodactylina australis* (Secrétan, 1964) from the Tithonian of Madagascar. **A-B**, holotype MNHN.F.R03972 from the north of Analavelona Massif: ventral view (A), dorsal view (B); **C-D**, specimen MNHN.F.A33228 from Marolalitra: general view (C), schema (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: C. Lemzaouda (A-B), L. Cazes (C). Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Secrétan a assignée cette espèce, décrite sur la base de fragments de pinces des P1, au genre *Erymastacus*. Ce dernier regroupait des formes aux doigts allongés et relativement fins. Le genre étant en réalité synonyme d'*Eryma*, certaines des formes qui lui étaient assignées ont été déplacées dans le genre *Stenodactylina* (Devillez *et al.* 2016). C'est le cas de *S. australis* dont le propode sub-rectangulaire, le fort bourrelet articulaire du dactyle, la déviation de la marge externe à la base de l'index et la grande finesse des doigts sont typiques du genre. Récemment, une empreinte de carapace contemporaine des pinces de *S. australis* et provenant

de la même localité que l'un des paratypes à été redécouverte dans les collections du MNHN. Elle possède l'architecture des sillons typique de *Stenodactylina* : sillon gastro-orbitaire court, sillon hépatique sinueux, sillons postcervical et branchio-cardiaque non joints, sillon postcervical interrompu dans la région hépatique, sillon branchio-cardiaque joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique. La correspondance de l'architecture des sillons et de la forme des pinces ainsi que les arguments stratigraphiques et géographiques permettent d'attribuer l'empreinte de la carapace et les pinces à la même espèce.

Stenodactylina australis est une des rares espèces de *Stenodactylina*, avec *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. lagardettei* et *S. triglypta*, pour laquelle la carapace et les pinces des P1 sont connues. Au niveau de la carapace, *S. australis* se distingue de toutes les autres espèces par des sillons postcervical et branchio-cardiaque très peu profonds. De plus, ces sillons sont aussi nettement plus inclinés chez *S. australis* que chez *S. burgundiaca*, *S. pseudoventrosa*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. La zone ω plate permet aussi de distinguer *S. australis* de *S. burgundiaca*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. L'ornementation de la carapace de *S. australis* est un autre élément distincif puisqu'elle est la seule espèce, avec *S. triglypta*, à avoir des tubercules plus grossiers dorsalement et ne dispose pas de rangée antennaire comme *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti* et *S. walkerae*. Les pinces des P1 de *S. australis* se démarquent clairement de celles de *S. armata*, *S. falsani*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. strambergensis* et *S. triglypta* par leur ornementation plus fine et dépourvue de rangées de tubercules grossiers sur leurs faces dorsale et ventrale. La présence d'une rangée d'épines le long du bord interne du propode permet également de distinguer *S. australis* de *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani* et *S. insignis*.

Stenodactylina burgundiaca (Crônier & Courville, 2004)

Fig. 129

Eryma burgundiaca Crônier & Courville, 2004 : 1004, fig. 3, pl. 1, fig. 1. — Garassino & Schweigert 2006 : 8. — Feldmann & Titus 2006 : 63.

Eryma burgundiacum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Stenodactylina burgundiaca — Devillez *et al.* 2016 : 524.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype UR ON10Cr1.

LOCALITÉ TYPE. — « Les Minières », Etrochey, département de Côte d'or, Bourgogne, France.

AGE TYPE. — Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen non numéroté conservé au laboratoire de paléontologie de l'Université de Rennes.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical profond, faiblement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court et profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles ; sillon postcervical profond et étroit, incurvé vers l'avant, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque étroit et peu profond dorsalement, devenant large et profond vers sa jonction avec le sillon hépatique, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, peu profond, joint au sillon cervical ; zones ω et χ légèrement enflées, χ délimitée dorsalement par un petit sillon s'étendant entre les sillons hépatique et branchio-cardiaque ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme II ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; bord interne plus comprimé que le bord externe ; bourrelet articulaire du dactyle enflé.

Ornementation. — Carapace densément couverte de tubercules précédés de dépressions arrondies, l'ornementation est plus fine et dense dans les régions cardiaque et hépatique ; propode densément couvert de tubercules arrondis précédés de dépressions.

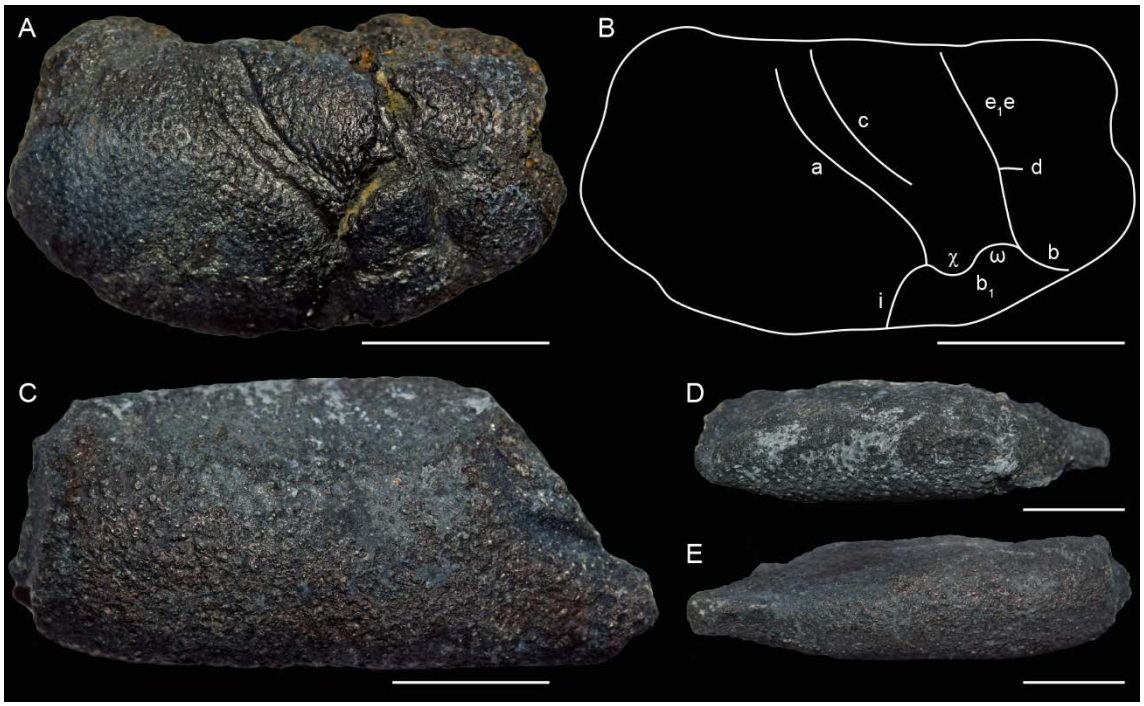


Fig. 129 : *Stenodactylina burgundiaca* (Crônier & Courville, 2004) du Callovien d'Etrochey (France). **A-B**, holotype UR ON10Cr1 : vue générale (A), schéma (B) ; **C-E**, spécimen non numéroté : vue dorsale (C), vue interne (D), vue externe (E). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

Fig. 129: *Stenodactylina burgundiaca* (Crônier & Courville, 2004) from the Callovian of Etrochey (France). **A-B**, holotype UR ON10Cr1: general view (A), schema (B); **C-E**, specimen without number: dorsal view (C), internal view (D), external view (E). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce connue par une carapace et un propode de P1, dont seule la carapace a été décrite par Crônier & Courville (2004), a été assignée en premier lieu au genre *Eryma*. Cependant, l'examen de l'holotype a révélé l'absence de connexion entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, la jonction de ce dernier à l'extrémité postérieure d'un sillon hépatique sinueux et l'interruption du sillon postcervical dans la région hépatique. Cette

architecture des sillons est typique de *Stenodactylina* et justifie, en accord avec Devillez *et al.* (2016) le placement de l'espèce au sein de ce genre.

Stenodactylina burgundiaca a une carapace et un propode couvert de manière dense et uniforme de petits tubercules précédés de petites dépressions. Ce patron d'ornementation assez courant chez les Erymoidea, ici dépourvu de tubercules grossiers ou disposés en rangées en certains endroits, permet de distinguer cette espèce de *S. armata*, *S. australis*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. shotoverigiganti*, *S. spinosa*, *S. strambergensis*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Le fait de posséder des zones ω et χ enflées distingue aussi *S. burgundiaca* de *S. australis*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Enfin, le propode des P1 de *S. burgundiaca*, très allongé au regard de sa largeur et assez semblable à ce que l'on observe chez *Eryma*, se distingue aisément de la forme de celui de *S. armata*, *S. australis*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. shotoverigiganti*, *S. strambergensis* et *S. triglypta*.

Stenodactylina delphinensis (Moret, 1946)

Fig. 130

Eryma delphinensis Moret, 1946 : 49, fig. 3. — Förster 1966 : 122. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Stenodactylina delphinensis — Devillez *et al.* 2016 : 525, 536, tab. 1, fig. 5A-B ; 2018 : 146.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype OSUG.UJF-ID 11152 (coll. Touchon).

LOCALITÉ TYPE. — Noyarey, département de l'Isère, Rhône-Alpes, sud-est de la France.

AGE TYPE. — Berriasien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre court, dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire légèrement incurvée ; zone post-orbitaire étroite ; large région céphalique, s'étendant sur presque la moitié de la longueur de la carapace ; sillon cervical large et profond, fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles ; sillon postcervical profond et étroit, fortement incliné et incurvé vers l'avant, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque peu profond, aussi large que le postcervical, plus profond vers sa jonction avec le sillon hépatique, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique étroit, peu profond, postérieurement concave, antérieurement légèrement convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ plates ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Ornementation. — Carapace couverte de tubercules précédés de dépressions peu profondes ; ornementation plus dense dans la zone branchiale ; zone post-orbitaire avec de petits tubercules.

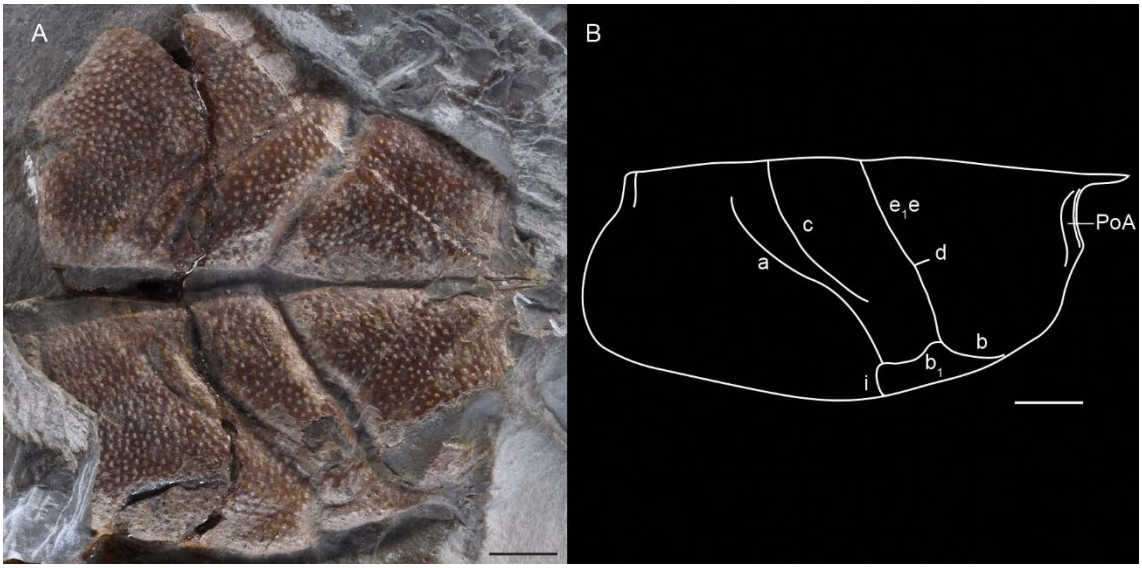


Fig. 130 : *Stenodactylina delphinensis* (Moret, 1946) du Berriasien de Noyarey (France). **A-D**, holotype OSUG.UJF-ID 11152 : vue générale (A), schéma de la carapace (B). Échelles : 0,5 cm. Photographie : L. Cazes. Schéma : J. Devillez.

Fig. 130: *Stenodactylina delphinensis* (Moret, 1946) from the Berriasian of Noyarey (France). **A-D**, holotype OSUG.UJF-ID 11152: general view (A), schema of the carapace (B). Scale bars: 0.5 cm. Photograph: L. Cazes. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce connue par une carapace a tout d'abord été assignée au genre *Eryma*. L'examen de l'holotype a cependant révélé l'absence de connexion entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, la jonction de ce dernier à l'extrémité postérieure d'un sillon hépatique sinueux et l'interruption du postcervical dans la région hépatique. Cette architecture des sillons est typique de *Stenodactylina* et justifie, en accord avec Devillez *et al.* (2016) le placement de l'espèce au sein de ce genre.

Stenodactylina delphinensis a la particularité d'avoir un sillon branchio-cardiaque nettement infléchi à mi-hauteur de la carapace et des sillons postcervical et branchio-cardiaque fortement incurvés dorsalement, rendant leurs trajectoires divergentes. Cela se traduit par un fort espacement de ces deux sillons dans la moitié dorsale de la carapace. Cette architecture des sillons se distingue de ce que l'on observe chez toutes les autres espèces de *Stenodactylina* dont la carapace est connue. L'ornementation fine faite de tubercules et de dépressions, sans tubercules grossiers ni aucune rangée distingue *S. delphinensis* de *S. australis*, *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. L'absence de bombement des zones ω et χ est aussi un critère distinguant cette espèce de *S. burgundiaca*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*.

Stenodactylina deslongchampsi (Van Straelen, 1925)

Fig. 131

Eryma deslongchampsi Van Straelen, 1925 : 237. — Glaessner 1929 : 153. — Secrétan 1964 : 68. — Crônier & Courville 2004 : 1006. — Feldmann & Titus 2006 : 63. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma aalensis — Eudes-Deslongchamps 1878 : 7, pl. 1, fig. 11. — Hée 1924 : 131.

Stenodactylina deslongchampsi — Devillez *et al.* 2016 : 524.

MATÉRIEL TYPE. — Détruit pendant la Seconde Guerre Mondiale (Förster 1966).

LOCALITÉ TYPE. — May-sur-Orne, département du Calvados, Normandie, France.

AGE TYPE. — Aalénien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; zone post-orbitaire courte ; large région céphalique, s'étendant sur presque la moitié de la longueur de la carapace, comprimée dorso-ventralement vers l'extrémité antérieure ; sillon cervical large, fortement incliné, concave vers l'avant, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire large et profond ; sillon gastro-orbitaire peu profond, oblique, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical, avec une branche sub-verticale dirigée vers la marge dorsale ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles, subrectilignes, fortement inclinés ; sillon postcervical étroit et peu marqué dorsalement, devenant plus large et profond vers son extrémité ventrale, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque large et profond, interrompu avant de rejoindre la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ plates ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme II ; propode des P1 trapézoïdal avec un bord interne légèrement arrondi ; doigts des P1 minces et allongés, dorsalement rectilignes ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus court à l'extrémité ventrale externe distale.

Ornementation. — Carapace et chélipèdes couverts de fins tubercules.

Fig. 131 : *Stenodactylina deslongchampsi* (Van Straelen, 1925) de l'Aalénien de May-sur-Orne (France). **A-B**, figure originale d'Eudes-Deslongchamps (1878 : pl. 1, fig. 11) de l'holotype d'*Eryma deslongchampsi*. Échelle : 1 cm.

Fig. 131: *Stenodactylina deslongchampsi* (Van Straelen, 1925) from the Aalenian of May-sur-Orne (France). **A-B**, original figure of Eudes-Deslongchamps (1878: pl. 1, fig. 11) of the holotype of *Eryma deslongchampsi*. Scale bar: 1 cm.

DISCUSSION. — Cette espèce est connue par un fossile constitué de la carapace préservée en connexion avec le P1 qui fut détruit pendant la guerre (Förster 1966). Le spécimen a d'abord

été attribué à *Eryma aalensis* (Quenstedt, 1857) par Eudes-Deslongchamps (1878) avant d'être considéré comme une espèce à part entière par Van Straelen (1925) qui lui attribua le nom *Eryma deslongchampsi*. L'examen attentif de la figure d'Eudes-Deslongchamps (1878) remet en cause l'assignation de l'espèce à *Eryma*. En effet, il n'y a pas de connexion entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, le sillon branchio-cardiaque est joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique et le postcervical est interrompu dans la région hépatique. En accord avec Devillez *et al.* (2016), cette architecture des sillons est typique de *Stenodactylina* et justifie l'assignation de l'espèce à ce genre.

En parallèle de la description de son *E. deslongchampsi*, Van Straelen (1925) a aussi décrit *Palaeastacus deslongchampsi* sur la base d'une pince. Förster (1966) a ensuite attribué cette pince à *Eryma* sp. Le propode sub-rectangulaire, allongé, apparemment très comprimé dorso-ventralement, porte des doigts de largeurs différentes : le dactyle est mince, incurvé vers l'index, qui lui est plus large et dont la base converge vers le dactyle. La forte compression du propode, l'absence de bourrelet articulaire du dactyle et la forme des doigts sont différents de ce que l'on observe généralement chez *Palaeastacus*, et ne correspond sans doute pas à un Erymoidea. Cette espèce est donc exclue de la super-famille.

La carapace de *S. deslongchampsi* a une allure particulière au sein du genre. En effet, la très large région céphalique et sa compression dorso-ventrale, qui a pour effet de fortement redresser le sillon antennaire, sont uniques chez *Stenodactylina*. La forte obliquité du sillon gastro-orbitaire et la présence d'une branche sub-verticale à sa terminaison distale sont aussi des éléments uniques au sein du genre. D'autres caractéristiques de l'architecture des sillons de la carapace de *S. deslongchampsi* permettent de distinguer cette espèce. Ainsi, la sinuosité marquée du sillon cervical et sa forte inclinaison ne se retrouve guère chez aucunes des espèces dont la carapace est connue (*S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta*, *S. walkerae*). L'inclinaison des sillons postcervical et branchio-cardiaque est aussi plus forte que chez *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. guisei*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Enfin, que ce soit sur la carapace ou les P1, l'ornementation de *S. deslonchampsi* ne comporte ni arrangements particuliers, ni éléments grossiers contrairement à *S. armata*, *S. australis*, *S. falsani*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. pseudoventrosa*, *S. rogerfurzei*, *S. shotoverigiganti*, *S. spinosa*, *S. strambergensis*, *S. triglypta* et *S. walkerae*.

Stenodactylina falsani (Dumortier, 1867)

Fig. 132

Eryma falsani Dumortier, 1867 : 86, pl. 15, fig. 1-3. — Van Straelen 1925 : 234. — Vialle 1948 : 62.

Palaeastacus falsani — Förster 1966 : 128. — Förster & Rieber 1982 : 377. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Erymastacus falsani — Glaessner 1929 : 162. — Hyžný *et al.* 2015 : 376.

Stenodactylina falsani — Devillez *et al.* 2016 : 524.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype FSL 170514.

LOCALITÉ TYPE. — Saint-Didier-au-Mont-d'Or, Métropole de Lyon, Rhône-Alpes, France.

AGE TYPE. — Sinémurien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : FSL 170513.

DESCRIPTION.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; dépression longitudinale le long de la marge interne sur la face ventrale ; légère déviation de la marge externe à la base de l'index ; doigts des P1 minces et allongés ; incurvés vers le bas ; marge occlusale avec des dents coniques courtes, disposées régulièrement.

Ornementation. — Propode orné de petits tubercules espacés et d'une rangée médiane de tubercules grossiers ; présence de tubercules grossiers le long de la marge interne.

Fig. 132 : *Stenodactylina falsani* (Dumortier, 1867) du Sinémurien de Saint-Didier-au-Mont-d'Or (France). **A-C**, holotype FSL 170514 : vue ventrale (A), vue externe (B), vue interne (C). Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes.

Fig. 132: *Stenodactylina falsani* (Dumortier, 1867) from the Sinemurian of Saint-Didier-au-Mont-d'Or (France). **A-C**, holotype FSL 170514: ventral view (A), external view (B), internal view (C). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes.

DISCUSSION. — *Stenodactylina falsani* n'est connue que par 2 spécimens, uniquement des pinces des P1. Cette espèce, qui fut tour à tour assignée à *Eryma*, *Palaeastacus*, *Erymastacus* et *Stenodactylina* possède un propode sub-rectangulaire, allongé et anguleux, un bombement de la partie médiane du propode, une déviation de la marge externe à la base de l'index et des doigts très fins, de largeur constante et sub-rectilignes dorsalement. Ces caractéristiques correspondent au genre *Stenodactylina*, d'où l'assignation de l'espèce à ce genre, en accord avec Devillez *et al.* (2016).

Stenodactylina falsani est la plus ancienne espèce de *Stenodactylina* répertoriée à ce jour. Le fait que l'on n'en connaisse que les pinces des P1 limite les comparaisons aux espèces dont les pinces sont également connues. La fine ornementation accompagnant une rangée médiane de tubercules grossiers et l'absence de rangée d'épines sur le bord interne distingue *S. falsani* de toutes les autres espèces de *Stenodactylina* dont les pinces sont connus (*S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. strambergensis* et *S. triglypta*).

Stenodactylina granulifera (Secrétan, 1964)

Fig. 133

Eryma granulifera Secrétan, 1964 : 64, pl. 1, fig. 1, pl. 3, fig.1. — Förster 1966 : 125. — Garassino & Schweigert 2006 : 8. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma madagascariensis Secrétan, 1964 : 61, pl. 3, figs 2-3. — Förster 1966 : 116, 125, 162. — Taylor 1979 : 36. — Förster & Seyed-Emami 1982 : 44. — Garassino & Schweigert 2006 : 8. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma cf. *bedelta* — Beurlen 1933 : 89, fig. 1.

Stenodactylina granulifera — Devillez *et al.* 2016 : 524, tab. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.R03975.

LOCALITÉ TYPE. — Est de Antsalova, région de Maintirano, Province de Tulear, Madagascar.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Kimméridgien (Madagascar).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen : MNHN.F.R03913 (holotype d'*Eryma madagascariensis*).

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire étroite ; large région céphalique ; sillon cervical large et profond, fortement incliné, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit et profond ; sillon gastro-orbitaire oblique, court et peu profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; lobe gastro-orbitaire inférieur légèrement bombé ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles ; sillon postcervical profond, fortement incliné et incurvé vers l'avant, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque profond, légèrement incurvé vers l'avant, joint à la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ légèrement bombées ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.
Pléon et uropodes. — Pleurites des somites sub-triangulaires avec un bourrelet longitudinal à leur base.

Appendices thoraciques. — Mérus de P2-P5 allongés.
Ornementation. — Carapace densément couverte de petits tubercules précédés de dépressions, les tubercules sont plus grossiers le long de la plaque intercalaire ; somites du pléon densément couverts de petites dépressions circulaires ; mérus des P2-P5 couverts de petites dépressions circulaires éparses.

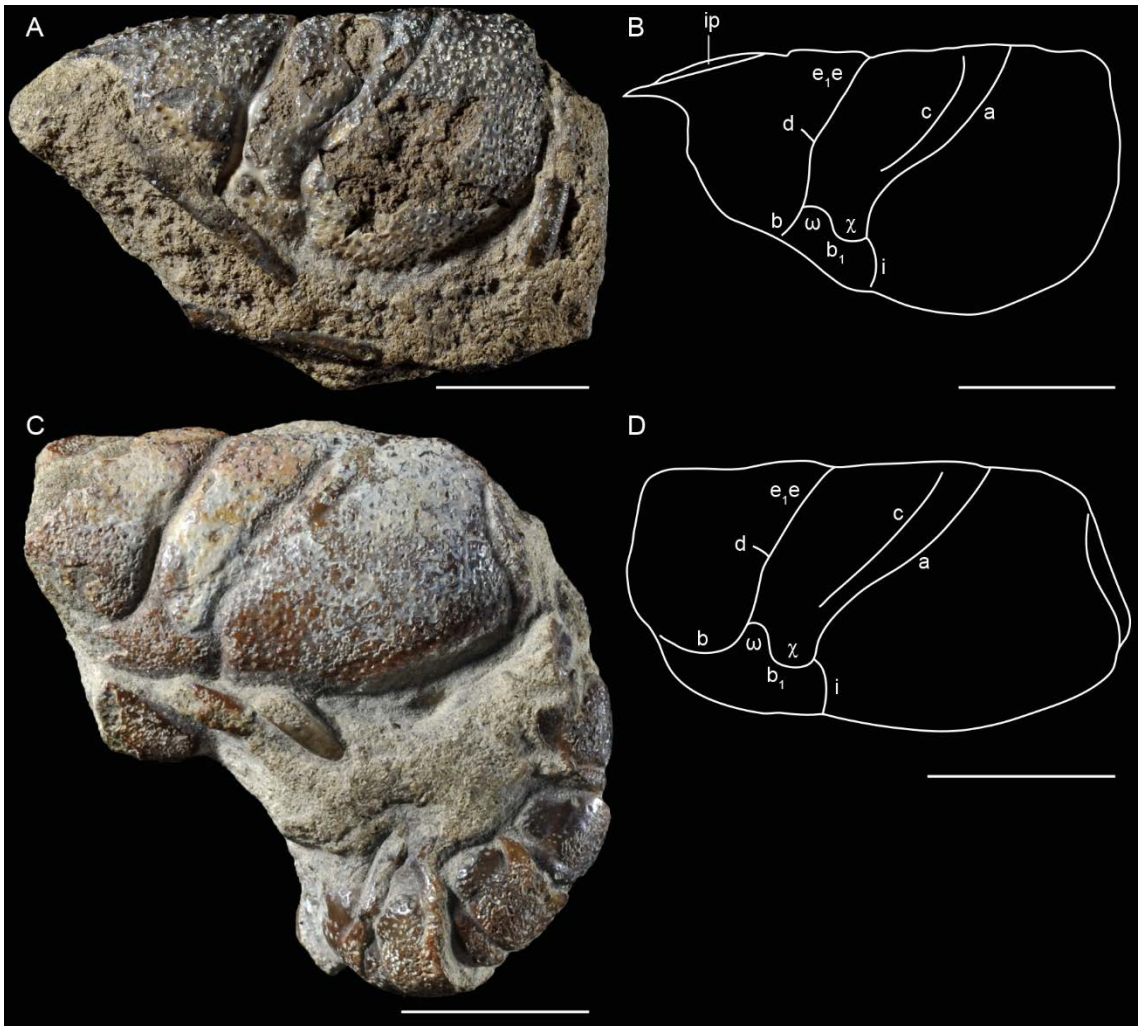


Fig. 133 : *Stenodactylina granulifera* (Secrétan, 1964) du Kimméridgien d'Antsalova (Madagascar). **A-B**, holotype MNHN.F.R03975 : vue latérale (A), schéma (B) ; **C-D**, holotype MNHN.F.R03974 d'*Eryma madagascariensis* Secrétan, 1964 : vue latérale (C), schéma (D). Échelles : 1 cm. Photographies : C. Lemzaouda. Schémas : J. Devillez.
Fig. 133: *Stenodactylina granulifera* (Secrétan, 1964) from the Kimmeridgian of Antsalova (Madagascar). **A-B**, holotype MNHN.F.R03975: lateral view (A), schema (B); **C-D**, holotype MNHN.F.R03974 of *Eryma madagascariensis* Secrétan, 1964: lateral view (C), schema (D). Scale bars: 1 cm. Photographs: C. Lemzaouda. Line drawings: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce a d'abord été décrite et assignée à *Eryma* par Secrétan (1964) sur la base d'une carapace. Une seconde espèce d'*Eryma*, fondée sur une carapace connectée au pléon, a été décrite à l'ocassion du même travail : *E. madagascariensis* Secrétan, 1964. La révision des crustacés décapodes du Mésozoïque de Madagascar conduite par Charbonnier *et al.* (2012a) a abouti à la mise en synonymie des deux espèces de Secrétan sous le nom *Eryma granuliferum* sur la base de l'architecture très semblable des sillons de la carapace de chacun des spécimens. Plus tard, Devillez *et al.* (2016), se basant sur l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, l'interruption du postcervical dans la région

hépatique et la jonction du branchio-cardiaque à l'extrémité postérieure du sillon hépatique, ont réassigné l'espèce au genre *Stenodactylina*. De plus, l'architecture des sillons de la carapace, le bombement léger des zones ω et χ et l'ornementation (fins tubercules précédés de dépressions), identiques chez les holotypes d'*E. granuliferum* et d'*E. madagascariensis*, soutiennent la synonymie de ces deux espèces.

Les pinces de P1 de *S. granulifera* ne sont pas connues, interdisant toute comparaison avec les espèces qui ne sont connues que par ces éléments (*S. armata*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. strambergensis)*. *Stenodactylina granulifera* a un bombement des zones ω et χ, ce qui n'est pas le cas de *S. australis*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. C'est aussi la seule espèce de *Stenodactylina*, avec *S. walkerae*, à présenter un lobe gastro-orbitaire bombé. Son ornementation, homogène, faite de tubercules fins précédés de dépressions, est distincte de celle incluant des éléments plus grossiers ou arrangés d'une manière particulière de *S. australis*, *S. granulifera*, *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*.

Stenodactylina guisei (Wright, 1881) n. comb.

Fig. 134

Eryma guisei Wright, 1881 : 56, figs 1-2. — Förster 1966 : 100, fig. 15, pl. 14, fig. 5 (non 4). — Taylor 1979 : 4. — Secrétan 1984 : 517. — Crônier & Courville 2004 : 1007. — Etter 2004 : 384. — Feldmann & Titus 2006 : 64. — Feldmann & Haggart 2008 : 1794. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24. — Astrop 2011 : 115, 118, 119, 120, annexes 1-2.

Eryma lemairei Méchin, 1901 : 80, figs 3-4. — Van Straelen 1925 : 240. — Glaessner 1929 : 155. — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Eryma bedelta — Woods 1930 : 74, pl. 20, figs 3-7.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype non localisé.

LOCALITÉ TYPE. — Leckhampton Hill, Gloucestershire, Royaume-Uni.

AGE TYPE. — Aalénien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Toarcien (France), Aalénien (France, Royaume-Uni), Bajocien (Royaume-Uni), Bathonien (Royaume-Uni).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 6 spécimens : MAN 2015.0.227 (holotype d'*Eryma lemairei*) ; NHMUK I.1035, I.1036, In.27127, In.27132, In.27142.

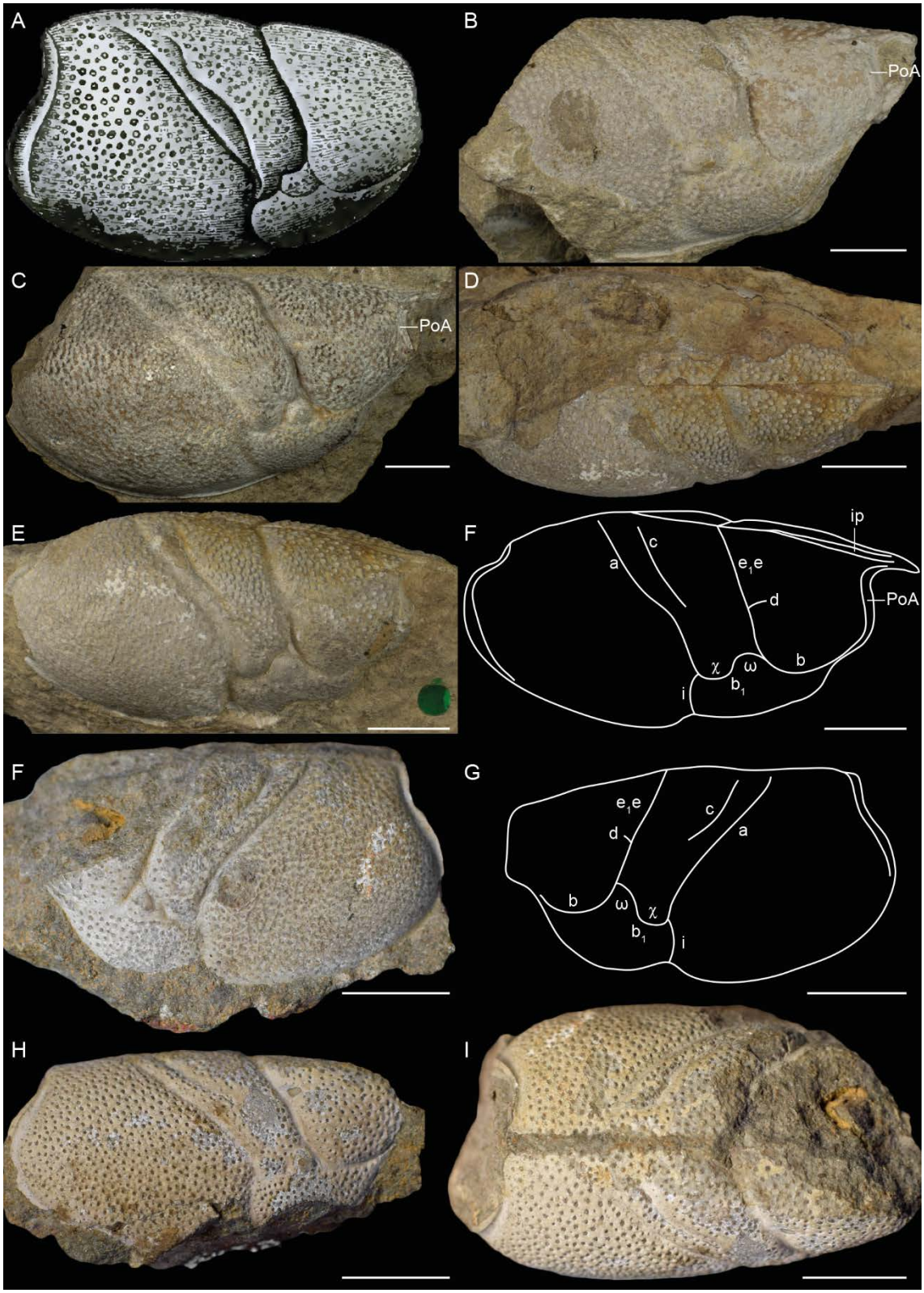


Fig. 134 : *Stenodactylina guisei* (Wright, 1881). **A**, figure originale de Wright (1881 : fig. 1) de l'holotype d'*Eryma guisei* ; **B**, spécimen NHMUK In.27127 du Bajocien - Bathonien de Kingsthorpe (Royaume-Uni) ; **C**, spécimen NHMUK I.1036 de l'Aalénien de Leckhampton Hill (Royaume-Uni) ; **D-F**, spécimen NHMUK In.27142 du Bajocien de Waltham on the Wolds (Royaume-Uni) : vue dorsale (D), vue latérale (E), schéma (F) ; **F-I**, holotype MAN 2015.0.227 d'*Eryma lemairei* Méchin, 1901 du Toarcien de Chavigny (France) : vue latérale gauche (F), schéma (G), vue latérale droite (H), vue dorsale (I). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire étroite ; région branchiale enflée, haute, au bord ventral fortement arrondi ; région ptérygostomiale enflée ; sillon cervical large et profond, sub-rectiligne, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire large et profond ; sillon gastro-orbitaire oblique, court, assez large et profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles, subrectilignes, séparés par une fine crête ; sillon postcervical profond, fortement incliné, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque profond, fortement incliné, joint à la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, large et peu profond, joint au sillon cervical ; zones ω et χ bombées, ω est délimitée ventralement par une dépression peu profonde s'étendant entre les sillons cervical et hépatique ; sillon inférieur fortement incurvé vers l'avant, joint au sillon hépatique.

Ornementation. — Carapace couverte de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant, l'ornementation est plus grossière et espacée dans les régions gastrique, antennaire, cardiaque et hépatique ; zone post-orbitaire avec de petits tubercules.

DISCUSSION. — Cette espèce décrite par Wright (1881) sur la base d'une carapace non localisée à l'heure actuelle a été assignée à *Eryma*. L'examen de la figure de ce spécimen de l'Aalénien de Leckhampton Hill révèle les caractéristiques suivantes : une carapace avec une région branchiale haute et bien arrondie ventralement qui donne un aspect ventru au spécimen, une zone ω qui se démarque clairement par une petite dépression courant entre les sillons antennaire et hépatique, un sillon branchio-cardiaque subrectiligne, et une ornementation homogène. La représentation du sillon postcervical est un petit peu étrange du fait de sa jonction avec le sillon branchio-cardiaque très basse. Cette représentation tend à confirmer l'attribution de cette espèce au genre *Eryma*. Cependant, les collections du NHMUK renferment plusieurs spécimens estampillés *E. guisei*, désignés comme *Eryma bedelta* par Woods (1930) et mentionnés par Förster (1966), dont un provient lui aussi de l'Aalénien de Leckhampton Hill (Fig. 134C). En comparant ces spécimens à la figure de l'holotype on retrouve cette carapace haute, à l'aspect ventru, à la zone ω qui se démarque clairement, avec un sillon branchio-cardiaque faiblement incurvé, voir subrectiligne, et à l'ornementation homogène. Ces fossiles se rapportent donc bien à l'espèce de Wright (1881). Sur ces fossiles on distingue clairement l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque, le postcervical s'interrompant à la limite supérieure de la région hépatique, et la jonction du branchio-cardiaque à l'extrémité postérieure d'un sillon hépatique sinueux qui sont diagnostiques de *Stenodactylina*. La nouvelle combinaison *Stenodactylina guisei* est donc proposée.

L'*Eryma lemairei* Méchin, 1901 découverte dans l'Aalénien de Chavigny (Fig. 134F-I) présente des caractéristiques très similaires à celle de *S. guisei* : une région branchiale haute, bien arrondie ventralement, des sillons postcervical et branchio-cardiaque non joints, le post-

Fig. 134: *Stenodactylina guisei* (Wright, 1881). **A**, original figure of Wright (1881: fig. 1) of the holotype of *Eryma guisei*; **B**, specimen NHMUK In.27127 from the Bajocian - Bathonian of Kingsthorpe (United Kingdom); **C**, specimen NHMUK I.1036 from the Aalenian of Leckhampton Hill (United Kingdom); **D-F**, specimen NHMUK In.27142 from the Bajocian of Waltham on the Wolds (United Kingdom): dorsal view (D), lateral view (E), schema (F); **F-I**, holotype MAN 2015.0.227 of *Eryma lemairei* Méchin, 1901 from the Toarcian of Chavigny (France): left lateral view (F), schema (G), right lateral view (H), dorsal view (I). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

cervical interrompu vers la limite supérieure de la région hépatique et faiblement incurvé, le branchio-cardiaque faiblement incurvé, des zones ω et χ bombées, avec ω délimitée ventralement par une petite dépression et une ornementation homogène, faite de tubercules et de dépressions. Tous ces éléments conduisent à considérer *E. lemairei* comme synonyme de *S. guisei*. Ce spécimen est d'ailleurs la seule occurrence de cette espèce en dehors du Royaume-Uni.

Stenodactylina guisei n'étant connu que par sa carapace, les comparaisons se limitent aux espèces de *Stenodactylina* dont la carapace est connue elle aussi (*S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta*, *S. walkerae*). La région branchiale très haute, enflée avec cet aspect ventru de *S. guisei* est unique au sein du genre. De plus, la faible longueur du sillon postcervical distingue cette espèce de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti* et *S. walkerae*. De fait, seul *S. triglypta* possède un postcervical très court lui aussi, mais il est sinueux alors que celui de *S. guisei* est subrectiligne ou faiblement incurvé. Le fait d'avoir les deux zones ω et χ bombées permet aussi de distinguer *S. guisei* de *S. australis*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Néanmoins, le fort bombement de la zone ω observé chez *S. guisei* n'a pas d'équivalent chez les autres espèces.

Stenodactylina insignis (Oppel, 1862)

Fig. 135

Eryma insignis Oppel, 1862 : 33, pl. 10, fig. 1. — Van Straelen 1925 : 264. — Förster 1966 : 110.

Eryma anisodactylus Krause, 1891 : 207, pl. 13, fig. 4. — Van Straelen 1925 : 270. — Förster 1966 : 116.

Eryma ornata — Étallon 1861 : 166, pl. 8, fig. 2.

Erymastacus insignis — Beurlen 1928 : 175. — Glaessner 1929 : 162. — Secrétan 1964 : 74. — Hyžný *et al.* 2015 : 376.

Erymastacus anisodactylus — Beurlen 1928 : 175. — Glaessner 1929 : 162.

Eryma bedelta — Glaessner 1969 : 455, fig. 259 3.

Eryma anisodactylum — Schweitzer *et al.* 2010 : 23.

Erymastacus anisodactylina — Hyžný *et al.* 2015 : 376.

Stenodactylina insignis — Devillez *et al.*2016 : 524, tab. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Moulage de l'holotype MNHN.F.A24613.

LOCALITÉ TYPE. — Localité inconnue, département de Haute-Saône, Bourgogne, France.

AGE TYPE. — Oxfordien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Oxfordien (Allemagne, France, Russie, Suisse), Kimméridgien (Allemagne, France).

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 6 spécimens : GPIT 10646, un autre spécimen non numéroté ; IRSNB tiroir et spécimen non numérotés ; MFN 2236 P1283/2 MB.A.1536 (holotype d'*Eryma anisodactylus*) ; NMB F730 ; un spécimen conservé par un amateur russe.

Fig. 135 : *Stenodactylina insignis* (Oppel, 1862). **A**, holotype d'*Eryma insignis* de l'Oxfordien de Haute-Saône (France) ; **B**, holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.1536 d'*Eryma anisodactylus* Krause, 1891 du Kimméridgien d'Holzen (Allemagne) ; **C**, spécimen IRSNB non numéroté du Kimméridgien de La Rochelle (France). Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes (A), J. Devillez (B, C).
Fig. 135: *Stenodactylina insignis* (Oppel, 1862). **A**, holotype of *Eryma insignis* from the Oxfordian of Haute-Saône (France); **B**, holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.1536 of *Eryma anisodactylus* Krause, 1891 from the Kimmeridgian of Holzen (Germany); **C**, specimen IRSNB without number from the Kimmeridgian of La Rochelle (France). Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes (A), J. Devillez (B, C).

DESCRIPTION.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, trapézoïdal, légèrement globuleux le long de sa partie médiane ; bourrelet articulaire du dactyle enflé ; doigts des P1 allongés ; dactyle s'amincissant progressivement dans sa moitié proximale, infléchi à mi-longueur, fin dans sa moitié distale, terminé par un crochet ; index

large à sa base, s'amincissant progressivement dans son tiers proximal, fortement infléchit au niveau de son tiers proximal, fin et sinueux dans ses deux tiers distaux ; marge occlusale avec des dents coniques courtes.
Ornementation. — Propode et doigts couverts de petits tubercules.

DISCUSSION. — L'holotype d'*Eryma insignis* Oppel, 1862, une pince de P1, est aujourd'hui perdu, mais un moulage est présent dans les collections du MNHN. Si cette espèce fut considérée par certains auteurs comme un représentant d'*Eryma* (Van Straelen 1925 ; Förster 1966), d'autres l'ont assignée à *Erymastacus* (Beurlen 1928 ; Glaessner 1929 ; Secrétan 1964 ; Hyžný *et al.* 2015), qui regroupait alors les pinces d'Erymidae isolées dont les doigts sont très allongés. Le fait qu'*Erymastacus* soit en réalité un synonyme d'*Eryma* car son espèce type appartient à ce genre, ne fait pas de toutes les formes attribuées à *Erymastacus* (Hyžný *et al.* 2015) des représentants d'*Eryma*. Ainsi, Devillez *et al.* (2016), s'appuyant sur le propode allongé, la forte longueur des doigts, leur finesse et leurs inflexions et sinuosités, ont placé *E. insignis* dans le genre *Stenodactylina*.

Eryma anisodactylus Krause, 1891 a une histoire similaire à celle d'*E. insignis* : tour à tour considérée comme *Eryma* (Van Straelen 1925 ; Förster 1966 ; Schweitzer *et al.* 2010) et *Erymastacus* (Beurlen 1928 ; Glaessner 1929 ; Secrétan 1964 ; Hyžný *et al.* 2015), Devillez *et al.* (2016) ont finalement reconnu les affinités de cette espèce avec le genre *Stenodactylina*, et même avec *S. insignis*. En effet, les deux espèces sont considérées comme synonymes car la forme du propode ainsi que la longueur et la forme des doigts sont très similaires.

Assez méconnus, quelques spécimens inédits pouvant être rattachés à cette espèce ont été identifiés dans les collections de certaines institutions (Fig. 135C) ou collections privées dont les photos sont disponibles sur Internet.

Stenodactylina insignis n'est connue que par des pinces de P1 isolées et ne peut donc être comparée qu'à *S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. strambergensis* et *S. triglypta*. La base large suivie de l'inflexion caractéristique de l'index sont diagnostiques de cette espèce et la distingue de toutes les autres. De plus, l'ornementation ne comportant pas de tubercules grossiers ni d'épines sur le propode permet de distinguer *S. insignis* de *S. armata*, *S. australis*, *S. falsani*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. strambergensis* et *S. triglypta*.

Stenodactylina lagardettei (Hyžný, Schlögl, Charbonnier, Schweigert, Rulleau & Gouttenoire, 2015)

Figs 136-137

Erymastacus lagardettei Hyžný *et al.*, 2015 : 376, fig. 3F-G, figs 5-11.

Stenodactylina lagardettei — Devillez *et al.* 2016 : 524.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype PF Aal 345, 1 paratype PF Aal 346.

LOCALITÉ TYPE. — Belmont-d'Azergues, département du Rhône, Rhône-Alpes, France.

AGE TYPE. — Aalénien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 10 spécimens : KGP-MH/BE-003, BE-005, BE-008, BE-009, BE-011, BE-012 ; MHNL 20 103063, 103064 ; PF Aal 129, 182

Fig. 136 : *Stenodactylina lagardettei* (Hyžný *et al.*, 2015) de l'Aalénien de Belmont-d'Azergues (France). **A**, holotype PF Aal 345 ; **B**, paratype PF Aal 346 ; **C-D**, spécimen MHNL 20 103064 : vue latérale (C), schéma (D) ; **E**, spécimen original du moulage KGP-MH/BE-003 ; **F**, spécimen KGP-MH/BE-008 blanchit au chlorure d'ammonium. Échelles : 1 cm. Photographies : M. Hyžný. Schéma : J. Devillez.

Fig. 136: *Stenodactylina lagardettei* (Hyžný *et al.*, 2015) from the Aalenian of Belmont-d'Azergues (France). **A**, holotype PF Aal 345; **B**, paratype PF Aal 346; **C-D**, specimen MHNL 20 103064: lateral view (C), schema (D); **E**, original specimen of cast KGP-MH/BE-003; **F**, specimen KGP-MH/BE-008 whitened with ammonium chloride. Scale bars: 1 cm. Photographs: M. Hyžný. Line drawing: J. Devillez.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre dépourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; sillon cervical large et profond, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire profond ; sillon gastro-orbitaire court, oblique, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque sub-parallèles ; sillon postcervical profond et légèrement incurvé, s'élargissant dans sa moitié dorsale, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque large et profond, non joint à la marge dorsale et joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zones ω et χ légèrement bombées ; sillon inférieur très large et profond, joint au sillon hépatique.

Appendices céphaliques. — Epistome large, avec un contact linéaire avec la carapace ; mandibules lisses, sub-rectangulaires.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces massives, de forme I ou II ; propode des P1 de forme I massif et légèrement globuleux, sub-rectangulaire ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé ; déviation de la marge externe à la base de l'index ; doigts des P1 de forme I minces et allongés, pouvant être légèrement sinueux, faiblement incurvés vers le bas, aux extrémités crochues ; marge occlusale avec des dents courtes, étroites, acérées, espacées ; propode des P1 de forme II massif et légèrement globuleux, trapézoïdal ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé ; déviation de la marge externe à la base de l'index ; doigts des P1 de forme II allongés, rectilignes, index élargit à sa base ; marge occlusale avec des dents courtes et coniques ; carpus des P1 court et triangulaire ; mérus des P1 allongé, avec un processus modérément allongé à l'extrémité ventrale externe distale.

Ornementation. — Carapace couverte de petits tubercules précédés de dépressions ; plaque intercalaire ornée de deux rangées de petits tubercules ; région gastrique avec une rangée de tubercules grossiers parallèle à la plaque intercalaire, avec quelques tubercules grossiers disposés de manière irrégulière ; propode des P1 densément couvert de petites dépressions, avec des tubercules grossiers organisés en rangées longitudinales sur les surfaces dorsales et ventrales, marge interne avec de courtes épines dirigées vers l'avant; dactyle orné de deux épines proximales dirigées vers l'avant ; carpus des P1 orné d'épines sur sa marge supérieure, de tubercules grossiers éparses et de fins tubercules précédés de dépressions ; mérus des P1 couvert de petites dépressions, marge inférieure ornée d'épines.

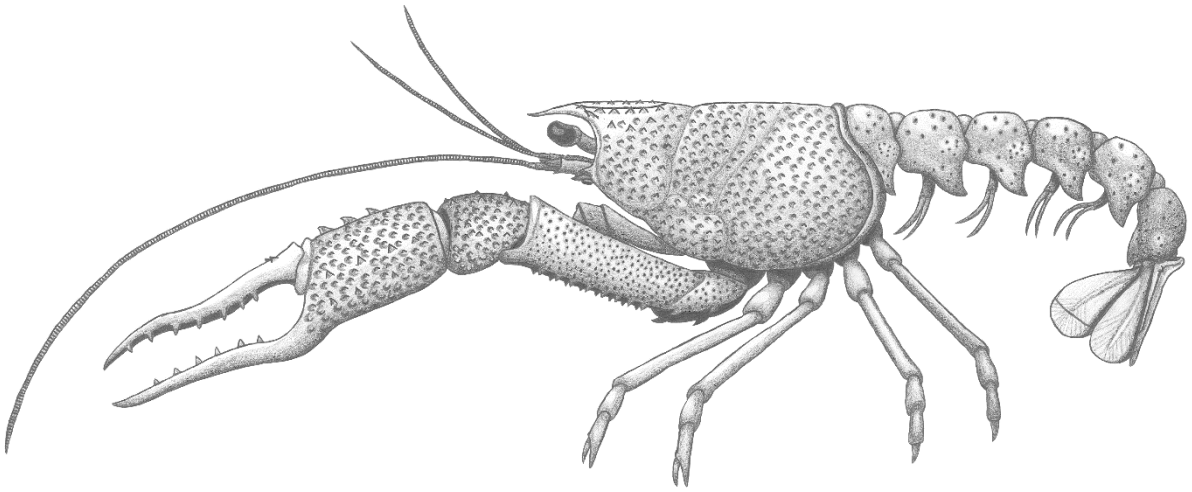


Fig. 137 : Reconstitution de *Stenodactylina lagardettei* Hyžný *et al.*, 2015. Dessin: J. Devillez.
Fig. 137: Reconstruction dofe *Stenodactylina lagardettei* Hyžný *et al.*, 2015. Drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — La description de cette espèce a conduit à la réinstauration du genre *Erymastacus* par Hyžný *et al.* (2015) qui n'avaient pas considéré l'espèce type du genre comme un *Eryma*. Les fossiles de Belmont présentant des carapaces en connexion avec les pinces des P1, ont permis aux auteurs de constater la proximité de ces pinces avec celles correspondant au genre *Stenodactylina* (n'incluant à l'époque que deux espèces, chacune connue par une unique pince de P1 : *S. liasina* et *S. rogerfurzei*). La confusion concernant l'assignation générique de l'espèce-type d'*Erymastacus* les a alors conduits à considérer *Stenodactylina* comme synonyme d'*Erymastacus*, et à réassigner à ce genre plusieurs espèces provenant de différents genres d'Erymidae.

Les fossiles d'*E. lagardettei* peuvent être rattachés à *Stenodactylina* sur la base des pinces des P1 : propode allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux, présence d'une déviation de la marge externe à la base de l'index, aux doigts fins très allongés et parfois sinueux (Fig. 136A). L'association de ces pinces avec les carapaces a permis d'identifier l'architecture des sillons du genre *Stenodactylina* qui demeurait totalement inconnue jusque-là.

L'examen des pinces a aussi permis à Hyžný *et al.* (2015) de mettre en évidence deux morphologies de pinces des P1 chez *S. lagardettei* (Fig. 136E-F). Cette hétérochélie n'est pas observée chez un même individu, qui porte des pinces de morphologies identiques, mais s'exprime d'un individu à un autre.

Stenodactylina lagardettei étant une des rares espèces de *Stenodactylina* dont on connaît la carapace et les pinces, il est possible de la comparer à toutes les autres espèces. La fine ornementation de *S. lagardettei*, faite à la fois de tubercules et de dépressions, ne se retrouve pas chez *S. australis*, *S. deslongchampsi*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. La présence d'une rangée de tubercules grossiers parallèle à la plaque intercalaire distingue *S. lagardettei* de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. pseudoventrosa*, *S. shotoverigiganti* et *S. walkerae*. *Stenodactylina lagardettei* possède aussi une rangée orbitaire, contrairement à *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. guisei* et *S. triglypta*. Au niveau des sillons, le postcervical de *S. lagardettei* est plus allongé que celui de *S. guisei* et *S. triglypta*, et est plus incliné et moins incurvé que celui de *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, et *S. walkerae*. Le bombement des zones ω et χ est un autre élément de distinction de *S. lagardettei* par rapport à *S. australis*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Au niveau des pinces des P1, quel que soit leur morphologie, le fait d'avoir quelques rangées longitudinales de tubercules grossiers au milieu d'une ornementation fine sur le propode distingue *S. lagardettei* de *S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. insignis*, *S. liasina*, *S. strambergensis* et *S. triglypta*.

Stenodactylina liasina Beurlen, 1928

Fig. 138

Stenodactylina liasina Beurlen, 1928 : 176, pl. 6, fig. 4. — Glaessner 1929 : 380. — Förster & Rieber 1982 : 377. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26. — Schweigert 2013 : 410, fig. 1. — Hyžný *et al.* 2015 : 376, fig. 3D.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype SMNS 7785.

LOCALITÉ TYPE. — Holzmaden, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Toarcien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; forte déviation de la marge externe à la base de l'index ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé ; index mince et subrectiligne, de largeur constante sur toute sa longueur.
Ornementation. — Propode couvert de petits tubercules espacés ; forts tubercules organisés en une rangée longitudinale sur la partie médiane du propode ; marge interne avec une rangée d'épines dirigées vers l'avant.

DISCUSSION. — L'espèce type du genre n'est connue que par une unique pince, incomplète, des P1. Celle-ci possède toute les caractéristiques des P1 d'un genre resté longtemps monotypique (jusque la description de *S. rogerfurzei* Schweigert, 2013) : un propode légèrement globuleux dans sa partie médiane, allongé et sub-rectangulaire, avec une déviation de la marge externe à la base de l'index, un bourrelet articulaire du dactyle enflé, un index très fin, de largeur constante sur sa longueur.

Fig. 138 : Holotype SMNS 7785 de *Stenodactylina liasina* Beurlen, 1928 du Toarcien d'Holzmaden (Allemagne). Échelle : 1 cm. Photographie : J. Devillez.
Fig. 138 : Holotype SMNS 7785 of *Stenodactylina liasina* Beurlen, 1928 from the Toarcian of Holzmaden (Germany). Scale bar: 1 cm. Photograph: J. Devillez.

Les comparaisons de *S. liasina* avec les autres espèces se limitent à celles dont les pinces des P1 sont connues (*S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. strambergensis*, *S. triglypta*). Parmi toutes celles-là, *S. liasina* se distingue aisément par la très forte déviation de la marge externe du propode au niveau de la base de l'index. De plus, la présence d'une seule rangée longitudinale de tubercules grossiers sur le propode permet de distinguer *S. liasina* de toutes les autres espèces dont les pinces sont connues.

Stenodactylina pseudoventrosa (Beurlen, 1928) n. comb.

Fig. 139

Eryma pseudoventrosa Beurlen, 1928 : 158. — Beurlen 1933 : 90. — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Eryma modestiformis (pars.) — Förster 1966 : 118.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype GPIT Ar/294/3.

LOCALITÉ TYPE. — Hülben, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Kimméridgien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; rostre pourvu d'épines ; plaque intercalaire fusiforme ; zone post-orbitaire étroite ; sillon cervical large et profond, fortement incliné dans sa moitié dorsal, infléchi à mi-hauteur de la carapace, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire large et profond ; sillon gastro-orbitaire oblique, court, assez large et profond, démarrant au niveau de l'inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles, légèrement incurvés, séparés par une fine crête ; sillon postcervical profond, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque profond, fortement incliné, non joint à la marge dorsale.

Ornementation. — Carapace couverte de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant ; région céphalique avec une rangée orbitaire oblique de tubercules.

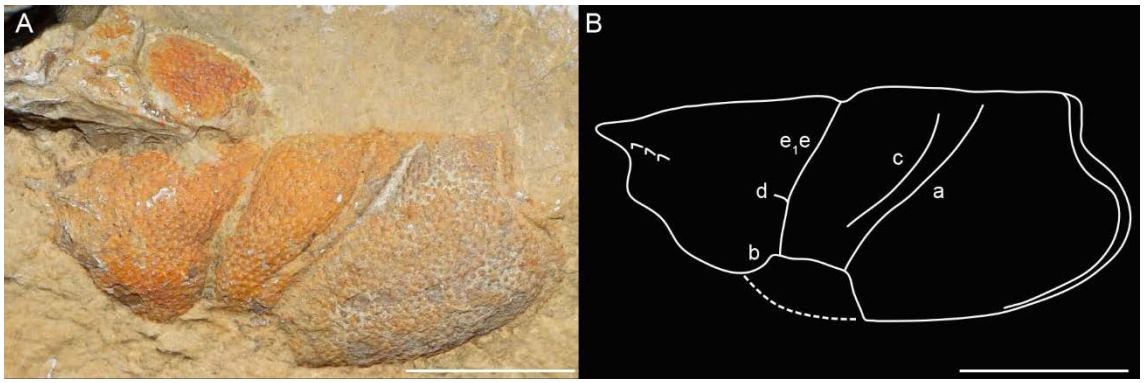


Fig. 139 : *Stenodactylina pseudoventrosa* (Beurlen, 1928) du Toarcien de Hülben (Allemagne). **A-B**, holotype GPIT Ar/294/3 : vue générale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographie : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.
Fig. 139: *Stenodactylina pseudoventrosa* (Beurlen, 1928) from the Toarcian of Hülben (Germany). **A-B**, holotype GPIT Ar/294/3: general view (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Photograph: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — Cette espèce décrite et assignée au genre *Eryma* par Beurlen (1928) sur la base de l'empreinte d'une unique carapace associée à un fragment de P1, a été intégrée à la synonymie d'*E. modestiforme* par Förster (1966), alors que le genre *Stenodactylina* n'était pas considéré comme étant partie des Erymidae. L'examen de l'holotype montre clairement l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque. De plus, le sillon postcervical est interrompu dans la région hépatique. Cette architecture des sillons est caractéristique de *Stenodactylina*. En conséquence, la nouvelle combinaison *Stenodactylina pseudoventrosa* est ici proposée.

Les P1 et le pléon de *S. pseudoventrosa* étant méconnus, cette espèce ne peut être comparée qu'à celles dont la carapace est connue (*S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta*, *S. walkerae*). La forte proximité des sillons postcervical et branchio-cardiaque permet de différencier *S. pseudoventrosa* de *S. burgundiaca* et *S. delphinensis*. Le développement du sillon postcervical de *S. pseudoventrosa*, qui descend bas sur la carapace (nettement sous le

niveau du sillon gastro-orbitaire), est plus important que chez *S. burgundiaca*, *S. guisei*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Pour ce qui est de l'ornementation, le fait d'avoir une rangée orbitaire distingue cette espèce de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. guisei* et *S. triglypta*. Enfin, la finesse de l'ornementation, qui n'intègre aucun élément grossier et des dépressions, permet de différencier *S. pseudoventrosa* de *S. australis*, *S. deslongchampsi*, *S. lagardettei*, *S. shotoverigiganti*, *S. triglypta* et *S. walkerae*.

Stenodactylina rogerfurzei Schweigert, 2013

Fig. 140

Stenodactylina rogerfurzei Schweigert, 2013 : 411, fig. 3. — Hyžný *et al.* 2015 : 376, fig. 3E.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype SMNS 70043.

LOCALITÉ TYPE. — Colline de Scheffheu, Bade-Wurtemberg, Allemagne.

AGE TYPE. — Aalénien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, faiblement comprimé dorso-ventralement ; forte déviation de la marge externe à la base de l'index ; bourrelet articulaire du dactyle étroit et enflé ; index mince et subrectiligne. *Ornementation*. — Propode des P1 couvert de petits tubercules précédés de dépressions en forme de croissant ; tubercules grossiers organisés en une rangée longitudinale oblique sur la partie médiane de la face ventrale ; tubercules grossiers organisés en 4 rangées longitudinales obliques sur la face dorsale ; marge interne avec des tubercules grossiers disposés en quinconce.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par un unique fragment de pince de P1 est assignée à *Stenodactylina* en raison de son propode sub-rectangulaire, allongé et anguleux, légèrement globuleux, de son bord interne plus comprimé que son bord externe, de la déviation de la marge externe à la base de l'index et de son bourrelet articulaire du dactyle marqué.

Les comparaisons avec les autres espèces se limitent à celles dont les pinces des P1 sont connues (*S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. spinosa*, *S. strambergensis*, *S. triglypta*). La présence de plusieurs rangées longitudinales de tubercules grossiers et espacés permet de différencier *S. rogerfurzei* de toutes les espèces rapportées à *Stenodactylina* dont les pinces sont connues, à l'exception de *S. lagardettei* et *S. spinosa*. *Stenodactylina rogerfurzei* se différencie de ces deux espèces par une déviation de la marge externe du propode nettement plus prononcée.

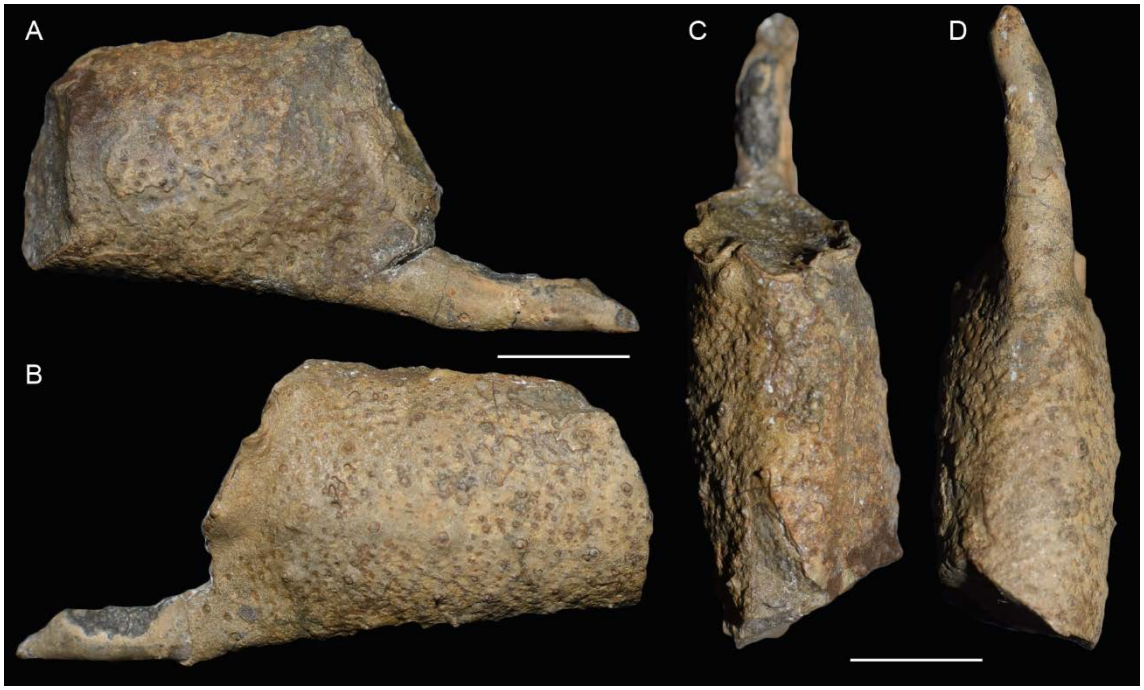


Fig. 140 : Holotype SMNS 70043 de *Stenodactylina rogerfurzei* Schweigert, 2013 de l'Aalénien de la colline de Scheffheu (Allemagne). **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale ; **C**, vue interne ; **D**, vue externe. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.
Fig. 140: Holotype SMNS 70043 of *Stenodactylina rogerfurzei* Schweigert, 2013 from the Aalenian of Scheffheu Hill (Germany). **A**, ventral view; **B**, dorsal view; **C**, internal view; **D**, external view. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

Stenodactylina shotoverigiganti n. sp.

Fig. 141

Eryma cf. *bedelta* — Woods 1930 : pl. 21, fig. 2.

ÉTYMOLOGIE. — Le nom spécifique dérive du latin « *Gigantes* », signifiant géant, associé au nom de la localité type, Shotover. Ce nom fait référence au géant de Shotover, un géoglyphe mentionné au XVII^{e} siècle par Jean Aubrey, aujourd'hui disparu.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype NHMUK 24559.

LOCALITÉ TYPE. — Shotover, Oxfordshire, Royaume-Uni.

AGE TYPE. — Oxfordien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.

Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; plaque intercalaire fusiforme ; large région cardiaque ; sillon cervical large et profond, s'élargissant dans sa moitié ventrale, légèrement sinueux au niveau de son inflexion médiane, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire très large et profond ; sillon gastro-orbitaire oblique, court, peu profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles, légèrement incurvés ; sillon postcervical large et profond, non joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque large et profond, s'élargissant vers sa jonction avec le sillon hépatique, joint à la marge dorsale, joint à l'extrémité postérieure de sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, large, joint au sillon cervical ; zone ω légèrement bombée, délimitée ventralement par une dépression peu profonde s'entendant entre les sillons cervical et hépatique ; zone χ plate ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.

Ornementation. — Carapace couverte de tubercules arrondis ; plaque intercalaire ornée de petits tubercules irrégulièrement disposés ; région gastrique avec une rangée oblique de tubercules terminée par une épine orbitaire.

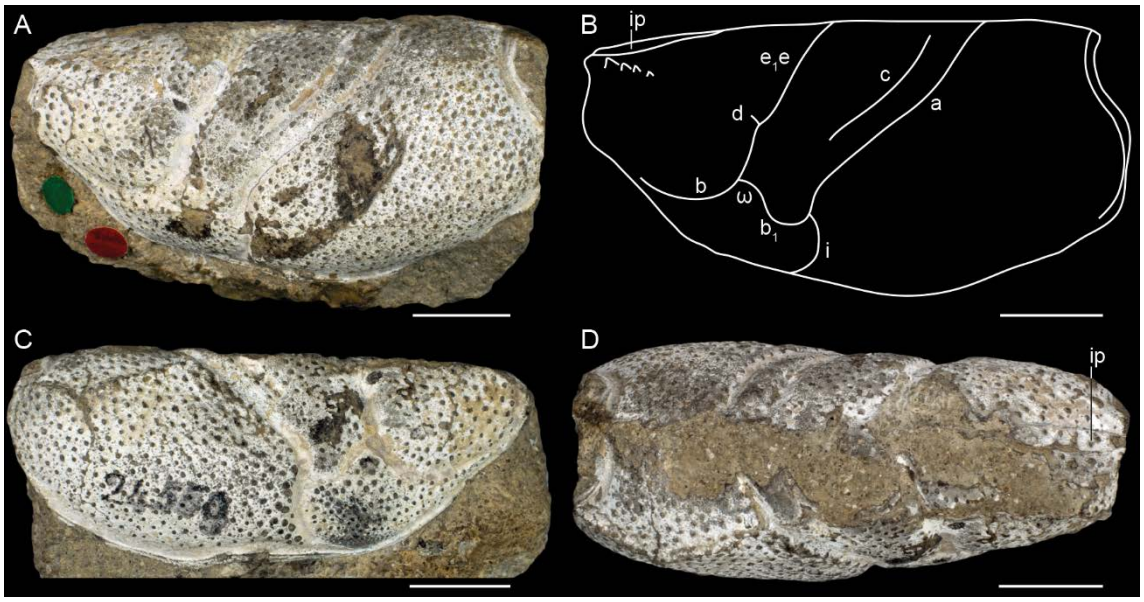


Fig. 141 : Holotype NHMUK 24559 de *Stenodactylina shotoverigiganti* n. sp. de l'Oxfordien de Shotover (Royaume-Uni). **A-B**, vue latérale gauche (A), schéma (B) ; **C**, vue latérale droite ; **D**, vue dorsale. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schéma : J. Devillez.

Fig. 141: Holotype NHMUK 24559 of *Stenodactylina shotoverigiganti* n. sp. from the Oxfordian of Shotover (United Kingdom). **A-B**, left lateral view (A), schema (B); **C**, right lateral view; **D**, dorsal view. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawing: J. Devillez.

DISCUSSION. — *Stenodactylina shotoverigiganti* est connue par une unique carapace mentionnée et figurée par Woods (1930) sous le nom *Eryma* cf. *bedelta*. L'examen du spécimen montre que les sillons postcervical et branchio-cardiaque sont disjoints, que le postcervical est interrompu dans la partie supérieure de la région hépatique tandis que le branchio-cardiaque rejoint l'extrémité postérieure du sillon hépatique. Cette disposition des sillons est caractéristique de *Stenodactylina*, genre auquel le spécimen est ici assigné. De plus, certaines caractéristiques permettent de distinguer cette espèce parmi celles assignées au même genre et

dont la carapace est connue. Ainsi, la faible longueur du sillon postcervical ne se retrouve pas chez *S. australis*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. lagardettei*, *S. pseudoventrosa* et *S. walkerae*. De même, la très faible incurvation de ce même sillon ne se retrouve pas non plus chez *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. granulifera*, *S. triglypta* et *S. walkerae*. Le fait d'avoir une zone ω bombée permet aussi de distinguer le spécimen des espèces ne présentant pas de relief notable à cet endroit (*S. australis*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*) et de celles dont à la fois ω et χ présentent un tel bombement (*S. burgundiaca*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei*). L'ornementation du spécimen est fine sur l'ensemble de la carapace et exclusivement composée de tubercules, contrairement à *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei* et *S. pseudoventrosa*. Enfin, la présence d'une rangée orbitaire ne se retrouve pas chez tous les autres représentants du genre : *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. guisei* et *S. triglypta* en sont en effet dépourvus. Les éléments précédemment énoncés indiquent que le spécimen représente une nouvelle espèce : *Stenodactylina shotoverigiganti*.

Stenodactylina spinosa (Étallon, 1861) n. comb.

Fig. 142

Macrourites spinosus Étallon, 1861 : 170, pl. 1, fig. 10. — Förster & Rieber 1982 : 777.

Palaeastacus spinosus — Van Straelen 1925 : 288. — Glaessner 1929 : 290. — Förster 1966 : 129, pl. 17, fig. 5. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 174. — Garassino & Schweigert 2006 : 11. — Schweitzer *et al.* 2010 : 26.

MATÉRIEL TYPE. — Perdu (Förster 1966).

LOCALITÉ TYPE. — Les Nans, département du Jura, Franche-Comté, France.

AGE TYPE. — Toarcien, Jurassique inférieur.

DISTRIBUTION. — Toarcien (France).

DESCRIPTION.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 allongé, sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; bord externe arrondi avec une légère déviation à la base de l'index ; index fin ; bourrelet articulaire du dactyle faiblement marqué.
Ornementation. — Propode des P1 couvert de fins tubercules, avec deux rangées longitudinales de tubercules grossiers sur la face ventrale et des épines dirigées vers l'avant disposées en quinconces sur le bord interne.

DISCUSSION. — L'holotype de cette espèce, une pince de P1, est perdu (Förster 1966). Sur la figure originale on constate que le propode, allongé, est légèrement globuleux, que la marge externe est déviée à la base de l'index et que celui-ci est fin. Ces caractéristiques sont comparables à celles des pinces de P1 de *Stenodactylina*. Pour cette raison, cette espèce est ici assignée à ce genre et la nouvelle combinaison *S. spinosa* est ici proposée.

Förster (1966) a attribué quelques autres fossiles à cette espèce, alors assignée à *Palaeastacus*. Le premier est un propode similaire à celui du type (Fig. 142C). En revanche, les fossiles de l'Aalénien issus des collections de la FSL, des pinces des P1 là encore, ont des caractéristiques qui les rattachent au genre *Eryma* : un propode fortement comprimé dorso-ventralement, des doigts incurvés vers l'intérieur, plus large à leur base et qui s'amincissent progressivement.

Seules les pinces des P1 de *S. spinosa* sont connues, ce qui limite les comparaisons avec les autres espèces dont les pinces des P1 sont connues elles aussi (*S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. strambergensis*, *S. triglypta*). *Stenodactylina spinosa* se différencie de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. liasina*, *S. strambergensis* et *S. triglypta* de par ses rangées longitudinales de tubercules grossiers sur le propode. Le fait que le propode de *S. spinosa*, en plus des rangées de tubercules précédemment évoquées, soit couvert de tubercules fins et dépourvu de dépressions distingue cette espèce de *S. armata*, *S. australis*, *S. lagardettei*, *S. rogerfurzei* et *S. strambergensis*.

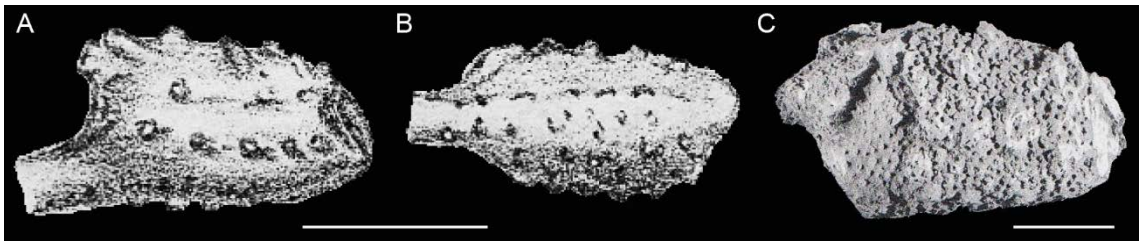


Fig. 142 : *Stenodactylina spinosa* (Étallon, 1861) du Toarcien de France. **A-B**, holotype : figures originales d'Étallon (1861 : pl. 1, fig. 10) de Les Nans ; **C**, figure originale de Förster (1966 : pl. 17, fig. 5) d'un spécimen de Perrigny. Échelles : 1 cm.
Fig. 142: *Stenodactylina spinosa* (Étallon, 1861) from the Toarcian of France. **A-B**, original figures of Étallon (1861: pl. 1, fig. 10) of the holotype from Les Nans; **C**, original figure of Förster (1966: pl. 17, fig. 5) of a specimen of Perrigny. Scale bars: 1 cm.

Stenodactylina strambergensis (Bachmayer, 1959)

Fig. 143

Erymastacus strambergensis Bachmayer, 1959 : 940, pl. 2, fig. 2.

Phlyctisoma strambergensis — Förster 1966 : 144, pl. 18, fig. 8.

Eryma strambergensis — Schweitzer *et al.* 2010 : 24.

Stenodactylina strambergensis — Devillez *et al.* 2016 : 524.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype NMW 344/1959.

LOCALITÉ TYPE. — Stramberg, Moravie-Silésie, République Tchèque.

AGE TYPE. — Tithonien, Jurassique supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

MATÉRIEL ADDITIONNEL. — 1 spécimen figuré par Bachmayer (1959) sans informations.

DESCRIPTION.

Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 sub-rectangulaire, légèrement globuleux dorso-ventralement ; bord interne fortement comprimé ; bord externe arrondi avec une légère déviation à la base de l'index ; index fin ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé.

Ornementation. — Propode des P1 couverts de tubercules grossiers arrondis et espacés ; présence d'une rangée d'épines disposées sur le bord interne.

DISCUSSION. — Cette espèce n'est connue que par des propodes de P1. D'abord assignée à *Erymastacus*, déplacée dans les genres *Phlyctisoma* (Förster 1966) et *Eryma* (Schweitzer *et al.* 2010), cette espèce a finalement été assignée à *Stenodactylina* par Devillez *et al.* (2016) en raison de la compression plus forte du bord interne que du bord externe, la rangée de tubercules grossiers sur le bord interne (courante au sein du genre), un bourrelet articulaire du dactyle bien enflé et la base très fine de l'index.

En raison de la nature du matériel rapporté à cette espèce, *S. strambergensis* ne peut être comparée qu'à celles dont on a retrouvé des pinces de P1 (*S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei*, *S. spinosa*, *S. triglypta*). *Stenodactylina strambergensis* a la particularité d'avoir un propode très court par rapport aux autres espèces. De plus sont ornementation est homogène, uniquement faite de tubercules grossiers, ce qui n'est pas le cas des autres espèces, à l'exception de *S. armata* et *S. triglypta*.

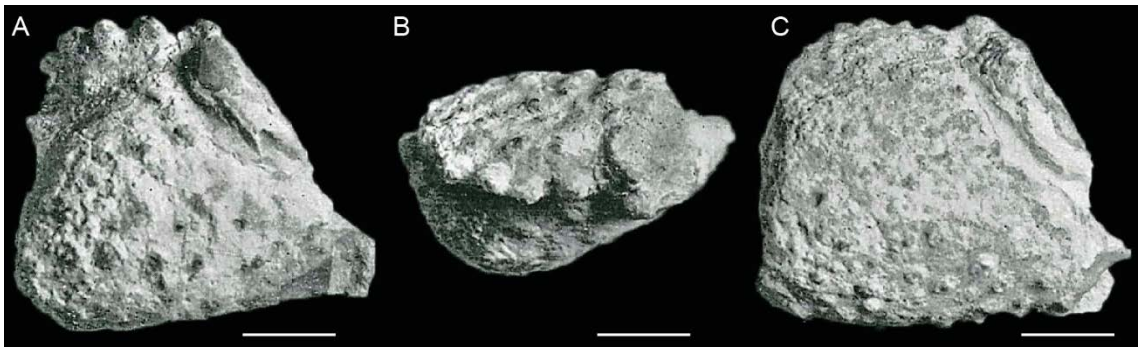


Fig. 143 : *Stenodactylina strambergensis* (Bachmayer, 1959) du Tithonien de Stramberg (République Tchèque). **A-B**, holotype : figures originales de Bachmayer (1959 : pl. 2, fig. 2b, c) ; **C**, figure originale de Bachmayer (1959 : pl. 2, fig. 2a). Échelles : 1 cm.

Fig. 143: *Stenodactylina strambergensis* (Bachmayer, 1959) from the Tithonian of Stramberg (Czech Republic). **A-B**: original figures de Bachmayer (1959: pl. 2, fig. 2b, c) of the holotype; **C**, original figure of Bachmayer (1959: pl. 2, fig. 2a). Scale bars: 1 cm.

Stenodactylina triglypta (Stenzel, 1945)

Fig. 144

Enoploclytia triglypta Stenzel, 1945 : 415, pl. 37, figs 1-3. — Secrétan 1964 : 95. — Feldmann 1981 : tab. 1. — Schweitzer *et al.* 2010 : 22. — Vega *et al.* 2013 : 209, 211.

Palaeastacus triglyptus — Förster 1966 : 135. — Taylor 1979 : 25, 27, 32, fig. 10g. — Schweitzer & Feldmann 2001 : 176.

Stenodactylina triglypta — Devillez *et al.* 2016 : 524 ; 2017 : 780, 782, 786, 792, 793, tabs 1-2, fig. 1D-H ; 2018 : 146.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype NPL BEG 21127 désigné par Devillez *et al.* (2017), 2 paralectotypes NPL BEG 21124, BEG 21125.

LOCALITÉ TYPE. — Savoy, Texas, États-Unis.

AGE TYPE. — Coniacien, Crétacé supérieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; sillon cervical large et profond, sub-rectiligne, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon gastro-orbitaire court, peu profond, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; sillons postcervical et branchio-cardiaque subparallèles, faiblement inclinés ; sillon postcervical profond, sinueux, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique au-dessus du niveau du sillon gastro-orbitaire ; sillon branchio-cardiaque profond, plus large que le sillon postcervical, légèrement incurvé, joint à la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concavo-convexe, peu profond, joint au sillon cervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur profond, joint au sillon hépatique.
Appendices thoraciques. — P1 munis de pinces de forme I ; propode des P1 sub-rectangulaire, fortement comprimé dorso-ventralement ; légère déviation de la marge externe à la base de l'index ; bourrelet articulaire du dactyle large et enflé ; index mince et subrectiligne.
Ornementation. — Carapace densément couverte de petits tubercules ; région gastrique avec une rangée de tubercules grossiers parallèle à la plaque intercalaire ; région antennaire avec quelques tubercules grossiers ; région cardiaque avec une rangée oblique de tubercules grossiers ; propode couvert de tubercules grossiers ; marge interne avec une rangée de fortes épines dirigées vers l'avant.

DISCUSSION. — Cette espèce a été décrite à partir de plusieurs fragments de carapaces et d'un fragment de pince de P1 et assignée à *Enoploclytia*. Dans la bibliographie l'assignation générique de l'espèce fait débat. Selon les auteurs, elle a été assignée soit à *Enoploclytia* soit à *Palaeastacus*. Néanmoins, après la découverte de *S. lagardettei* qui a révélé l'architecture des sillons de la carapace de *Stenodactylina* (Hyžný *et al.* 2015), Devillez *et al.* (2016) y ont placé *Enoploclytia triglypta* en s'appuyant sur l'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque et la jonction de ce dernier à l'extrémité postérieure du sillon hépatique.

Le fait de connaître à la fois la carapace et les pinces de P1 de *S. triglypta* permet de la comparer à toutes les autres espèces de *Stenodactylina*. Au niveau des sillons de la carapace, *S. triglypta* se démarque de toutes les autres formes dont la carapace est connue par la très forte verticalité des sillons cervical, postcervical et branchio-cardiaque, ainsi que par son sillon postcervical très court (comparable à celui de *S. guisei*) et franchement sinueux. Pour ce qui est

de l'ornementation de la carapace, *S. triglypta* et *S. australis* sont les seules espèces à avoir des tubercules grossiers dans la région cardiaque. Pour le reste, le fait que la carapace de *S. triglypta* soit couverte exclusivement de petits tubercules la distingue de *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei* et *S. pseudoventrosa*. Les pinces des P1 de *S. triglypta* sont couvertes de tubercules grossiers disposés de manière désordonnée, ce qui diffère de *S. armata*, *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. deslongchampsi*, *S. falsani*, *S. insignis*, *S. lagardettei*, *S. liasina*, *S. rogerfurzei* et *S. spinosa*.

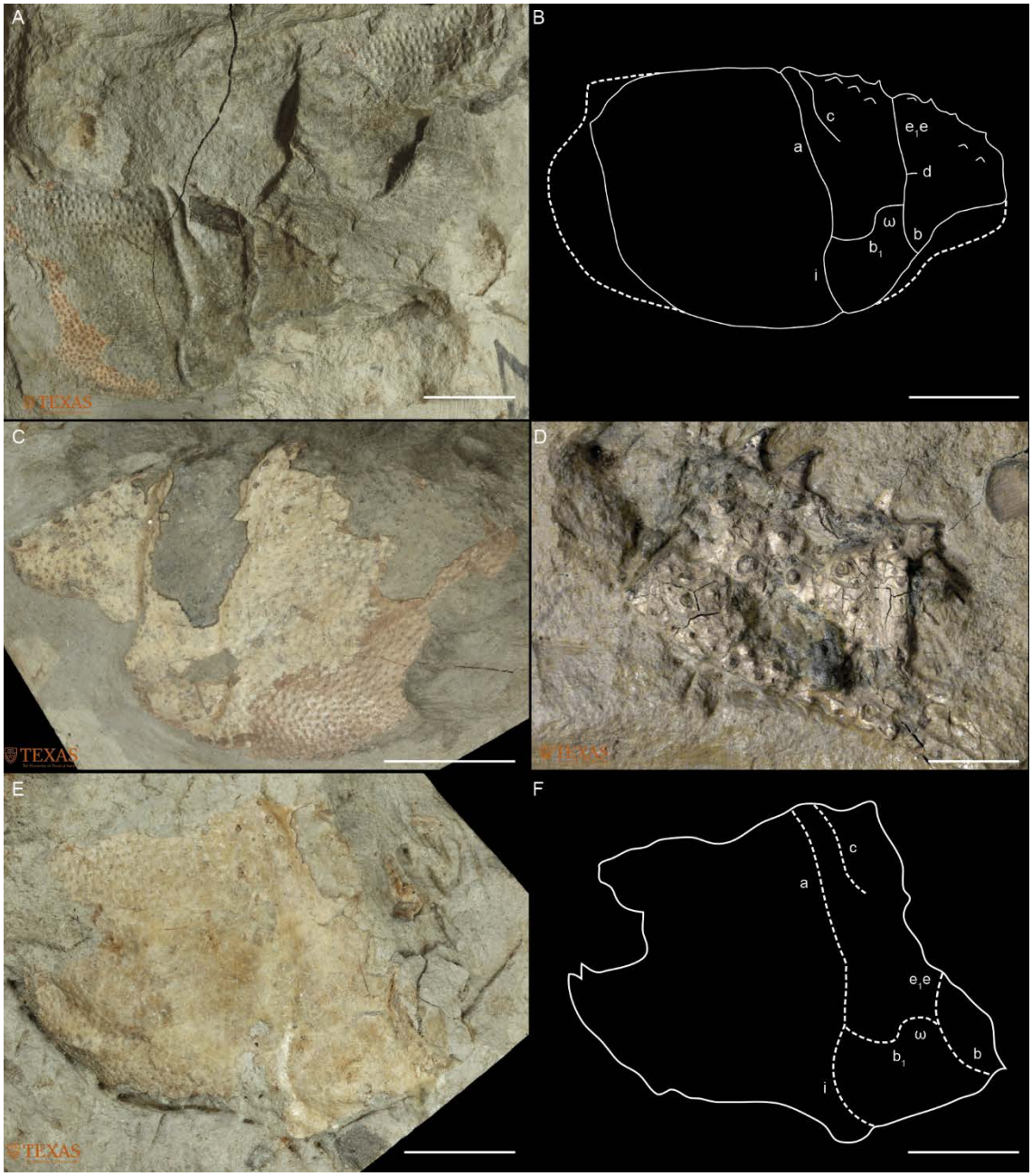


Fig. 144 : *Stenodactylina triglypta* (Stenzel, 1945) du Coniacien de Savoy (États-Unis). **A-C**, lectotype TMM-BEG 21127 : empreinte (A), schéma (B) ; carapace (C) ; **D**, paralectotype TMM-BEG 21124 ; **E-F**, paralectotype TMM-BEG 21125 : vue générale (E), schéma (F). Échelles : 1 cm. Photographies : Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin. Schémas : J. Devillez.

Fig. 144: *Stenodactylina triglypta* (Stenzel, 1945) from the Coniacian of Savoy (USA). **A-C**, lectotype TMM-BEG 21127: conterpart (A), schema (B); carapace (C); **D**, paralectotype TMM-BEG 21124; **E-F**, paralectotype TMM-BEG 21125: general view (E), schema (F). Scale bars: 1 cm. Photographs: Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin. Line drawings: J. Devillez.

Stenodactylina walkerae (Feldmann & Haggart, 2008)

Fig. 145

Eryma walkerae Feldmann & Haggart, 2008 : 1792, fig. 2. — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Stenodactylina walkerae — Devillez *et al.* 2016 : 524 ; 2017 : 792.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype RBCM.EH2007.005.0001.

LOCALITÉ TYPE. — McDonnell Lake, Colombie-Britanique, Canada.

AGE TYPE. — Bajocien-Callovien, Jurassique moyen.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-cylindrique ; échancrure orbitaire légèrement incurvée ; zone post-orbitaire étroite ; sillon cervical large et profond, fortement incurvé, joint à la marge dorsale et au sillon antennaire ; sillon antennaire étroit ; sillon gastro-orbitaire court, démarrant au niveau de la légère inflexion médiane du sillon cervical ; lobe gastro-orbitaire inférieur bombé ; sillons postcervical et branchio-cardiaque profonds et subparallèles ; sillon postcervical étroit, légèrement incurvé vers l'avant, joint à la marge dorsale et interrompu dans la région hépatique ; sillon branchio-cardiaque aussi large que le postcervical, joint à la marge dorsale, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique peu profond, concavo-convexe, joint au sillon cervical ; zone ω bombée ; zone χ plate ; sillon inférieur large et profond, joint au sillon hépatique.
Ornementation. — Carapace densément couverte de petits tubercules ; région gastrique avec une rangée orbitaire située au sommet d'une carène oblique ; région antennaire avec une épine antennaire.

DISCUSSION. — Cette espèce, connue par un unique fossile, a été assignée au genre *Eryma* par Feldmann & Haggart (2008) alors que les genres *Erymastacus* et *Stenodactylina* étaient respectivement synonymes d'*Eryma* et mal connu. En parallèle de la réinstauration de *Stenodactylina*, Devillez *et al.* (2016) ont assigné l'espèce à ce genre sur la base de l'architecture des sillons de la carapace : sillon gastro-orbitaire court, sillon hépatique sinueux, sillons postcervical et branchio-cardiaque non joints, sillon postcervical interrompu dans la région hépatique, sillon branchio-cardiaque joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique.

Stenodactylina walkerae est la plus ancienne espèce d'Erymoidea connue en Amérique du Nord. N'étant connue que par une carapace, cette espèce ne peut être comparée qu'à celles dont la carapace est également connue. *Stenodactylina walkerae* est la seule espèce du genre à posséder une carène orbitaire. De plus, la présence d'une rangée orbitaire la distingue de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. deslongchampsi*, *S. granulifera*, *S. guisei* et *S. triglypta*. L'ornementation de *S. walkerae* est aussi plus fine que celle de *S. shotoverigiganti* et n'est pas constituée en partie de dépressions au contraire de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis*, *S. granulifera*, *S. guisei*, *S. lagardettei* et *S. pseudoventrosa*. De plus, *S. walkerae* ne dispose pas des tubercules plus grossiers dans sa partie dorsale que l'on observe

chez *S. australis* et *S. triglypta*. Du point de vue des sillons, les sillons postcervical et branchio-cardiaque de *S. walkerae* sont plus faiblement incurvés que ceux de *S. australis*, *S. burgundiaca*, *S. delphinensis* et *S. triglypta*. Enfin, *S. walkerae* est la seule espèce avec *S. granulifera* à posséder un lobe gastro-orbitaire inférieur bombé.

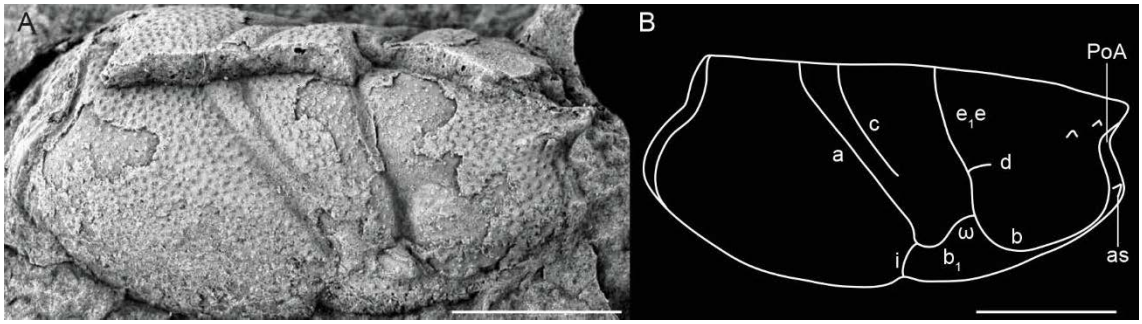


Fig. 145 : *Stenodactylina walkerae* (Feldmann & Haggart, 2008) du Jurassique moyen de McDonnell Lake (Canada). **A-B**, holotype : figure originale de Feldmann & Haggart (2008 : fig. 2) (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Schéma : J. Devillez.

Fig. 145: *Stenodactylina walkerae* (Feldmann & Haggart, 2008) from the Middle Jurassic of McDonnell Lake (Canada). **A-B**, original figure of Feldmann & Haggart (2008: fig. 2) of the holotype (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Line drawing: J. Devillez.

Fragments rapportés à *Stenodactylina*

Fig. 146

Un seul spécimen issu des calcaires lithographiques du Kimméridgien de Nusplingen (Allemagne) rattaché à *Erymastacus* sp. par Schweigert & Garassino (2003) pourrait s'apparenter au genre *Stenodactylina*. Il s'agit d'une pince de P1 présentant un propode allongé et des doigts très fins, dont l'index est clairement sinueux. Ces caractéristiques correspondent aux pinces de forme I de *Stenodactylina*, genre au sein duquel cette pince est ici incluse.

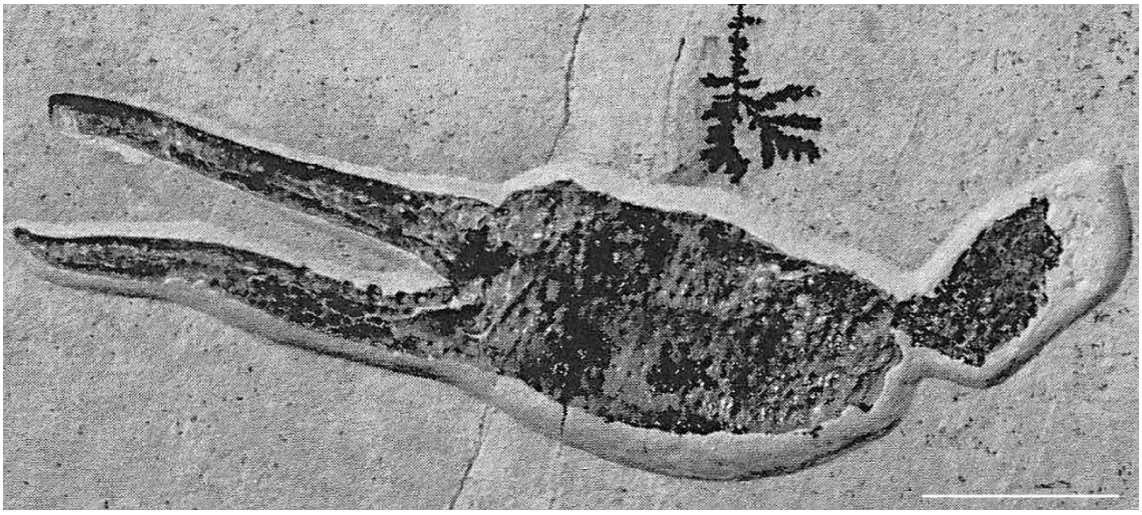


Fig. 146 : Figure originale de *Stenodactylina* sp. du Kimméridgien de Nusplingen (Allemagne) de Schweigert & Garassino (2003 : fig. 2b) du spécimen SMNS 64872. Échelle : 1 cm.

Fig. 146: Original figure of *Stenodactylina* sp. from the Kimmeridgian of Nusplingen (Germany) of Schweigert & Garassino (2003: fig. 2b) of specimen SMNS 64872. Scale bar: 1 cm.

Sous-famille Tethysastacinae nouvelle sous-famille

GENRE TYPE. — *Tethysastacus* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016.

GENRE INCLUS. — *Tethysastacus* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016.

Distribution. — Crétacé inférieur (France).

DIAGNOSE. — Sillon gastro-orbitaire absent ; sillon postcervical joint à l'extrémité postérieure du sillon hépatique ; sillon branchio-cardiaque absent ; sillon hépatique concave.

DISCUSSION. — Cette nouvelle sous-famille est supportée par la topologie de l'arbre de consensus strict résultant de l'analyse phylogénétique (Fig. 22). On y voit en effet que *Tethysastacus tithonius* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 est externe au clade contenant *Eryma*, *Palaeastacus* et *Stenodactylina* (Fig. 22 nœud 4). Cela vient du fait que l'architecture des sillons de la carapace de *Tethysastacus* est plus simple que celle des trois autres genres précédemment cités (voir discussion du genre *Tethysastacus* pour plus de détails).

Genre *Tethysastacus* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016

Tethysastacus Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016 : 536, fig. 1M.

ESPÈCE-TYPE. — *Eryma tithonia* Van Straelen, 1936 par monotypie.

ESPÈCES INCLUSES. — Genre monospécifique.

DISTRIBUTION. — Valanginien (France), Barrémien-Aptien (France).

DIAGNOSE ORIGINALE DE DEVILLEZ *ET AL.* (2016). — Fusiform intercalated plate; straight ocular incision; wide post-orbital area; wide and deep cervical groove; no gastro-orbital groove; wide postcervical groove, straight, strongly inclined, joined to hepatic groove; concave hepatic groove, joined to cervical groove; dense heterogeneous ornamentation, branchial region with small tubercles and small depression, gastric region with pits, frontal region with strong tubercles and pits.
Traduction littérale : Plaque intercalaire fusiforme ; échancrure orbitaire droite ; large zone post-orbitaire ; large et profond sillon cervical ; sillon gastro-orbitaire absent ; large sillon postcervical, rectiligne, fortement incliné, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique concave, joint au sillon cervical ; ornementation dense et hétérogène, région branchiale avec de petits tubercules et de petites dépressions, région gastrique avec des dépressions, région frontale avec des forts tubercules et des dépressions (Fig. 147).

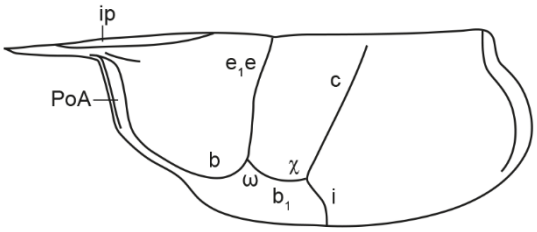


Fig. 147 : Schéma des sillons de la carapace typiques de *Tethysastacus*.
Fig. 147: Line drawing of typical carapace grooves of *Tethysastacus*.

DISCUSSION. — La présence d'une plaque intercalaire a amené Devillez *et al.* (2016) à considérer *Tethysastacus* comme un Erymidae. Plus récemment, la phylogénie a confirmé cette assignation, ajoutant la présence d'une zone post-orbitaire comme critère d'appartenance à cette famille, dont la diagnose a été revue (voir la partie 3). *Tethysastacus* diffère des autres genres d'Erymidae (*Eryma*, *Palaeastacus*, *Stenodactylina*) par la simplicité de l'architecture des sillons de la carapace. En effet, les sillons gastro-orbitaire et branchio-cardiaque sont absents, le sillon postcervical est sub-rectiligne alors qu'il est incurvé ou infléchi chez les autres genres et le sillon hépatique est concave tandis qu'il est sinueux chez les autres genres. Considérant ces particularités morphologiques et la topologie de l'arbre phylogénétique des érymides, *Tethysastacus* est placé dans une sous-famille distincte, Tethysastacinae.

Tethysastacus n'est connu que par deux spécimens du Crétacé inférieur conservés au sein des collections paléontologiques du MNHN. Dans les deux cas seule la carapace est préservée.

Tethysastacus tithonius (Van Straelen, 1936)

Fig. 148

Eryma tithonia Van straelen, 1936 : 8, pl. 2, figs 1-2. — Roger 1946 : 42. — Förster 1966 : 123. — Feldmann & Titus 2006 : 64.

Eryma tithonium — Schweitzer *et al.* 2010 : 25.

Tethysastacus tithonius — Devillez *et al.* 2016 : 536, tab. 1, fig. 10A-D ; 2017 : tab. 2, fig. 8.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype MNHN.F.J03351.

LOCALITÉ TYPE. — Laciterne-Boisset près de Moulès-et-Baucels, Hérault, Languedoc-Roussillon, France.

AGE TYPE. — Valanginien, Crétacé inférieur.

DISTRIBUTION. — Uniquement connu dans la localité type.

DESCRIPTION.
Carapace. — Carapace sub-rectangulaire en vue latérale ; rostre allongé, dépourvu d'épines ; marge dorsale de la région céphalique incurvée vers le bas ; plaque intercalaire présente ; échancrure orbitaire sub-rectiligne ; large zone post-orbitaire ; sillon cervical large et profond, probablement joint à la marge dorsale et joint au sillon antennaire ; sillon antennaire moins

profond que le sillon cervical, atteignant la zone post-orbitaire ; sillon gastro-orbitaire absent ; sillon postcervical sub-rectiligne, oblique, aussi large et profond que le sillon cervical, joint au sillon hépatique ; sillon hépatique légèrement concave, plus étroit que les sillons cervical et postcervical, joint au sillon cervical ; sillon inférieur incurvé, joint à la marge ventrale en arrière du niveau de sa jonction avec le sillon hépatique, aussi large et profond que le sillon hépatique. *Ornementation*. — L'ornementation est dense sur l'ensemble de la carapace ; régions branchiale, cardiaque et hépatique couvertes de petits tubercules intercalés de profondes dépressions circulaires ; l'ornementation de la région ptérygostomiale est similaire mais avec des dépressions plus petites et moins profondes ; région céphalique avec une ornementation hétérogène : région gastrique couverte de dépressions circulaires et région frontale avec des tubercules plus grossiers et de petites dépressions ; zone post-orbitaire avec de petits tubercules irrégulièrement disposés ; courte carène oblique à proximité de la base du rostre.

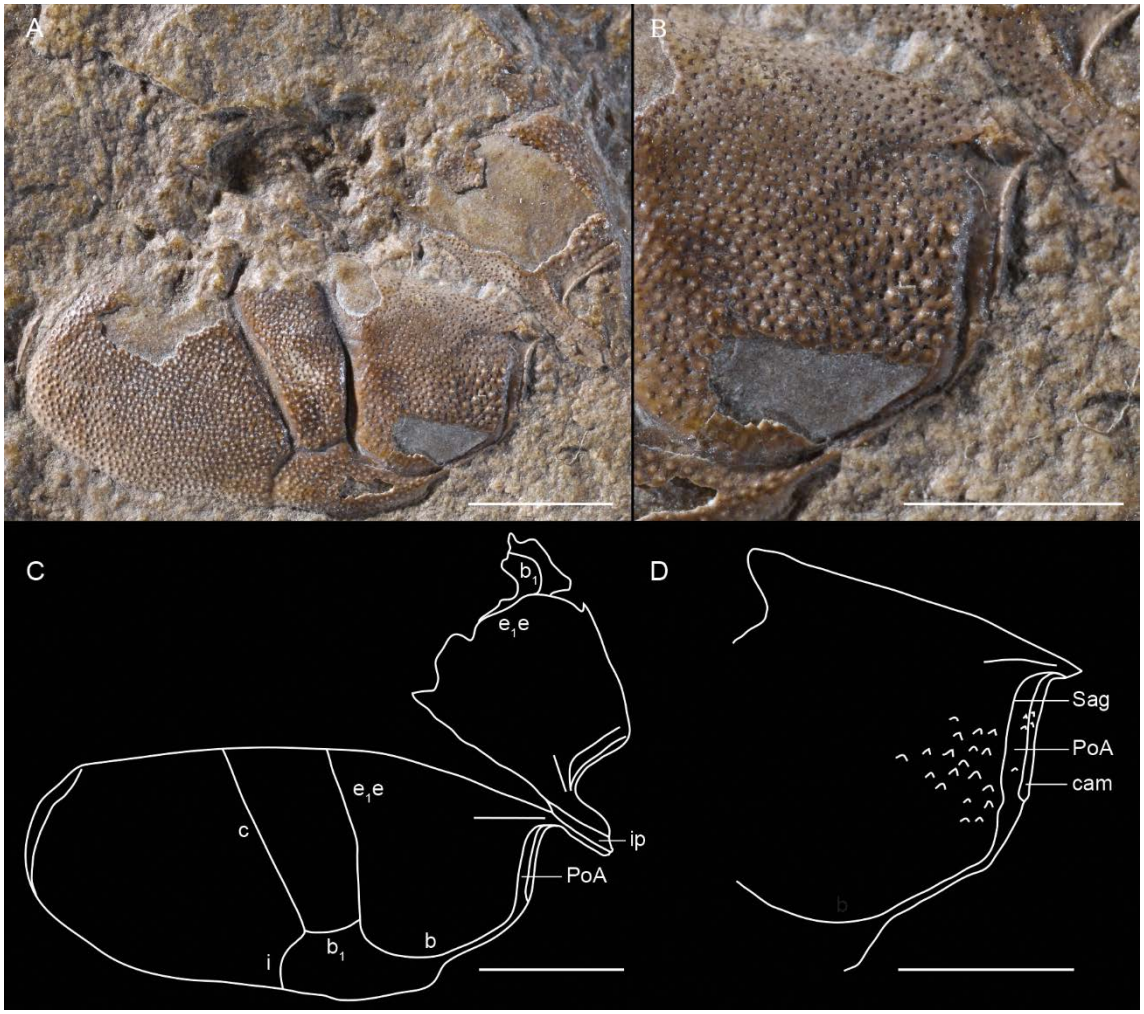


Fig. 148 : *Tethysastacus tithonius* (Van Straelen, 1936) du Valanginien de Laciterne-Boisset (France). **A-D**, holotype MNHN.F.J03351 : vue générale (A), détail de la région céphalique (B), schéma général (C), schéma de la région céphalique (D). Échelles : 0,5 cm. Photographies : L. Cazes.
Fig. 148: *Tethysastacus tithonius* (Van Straelen, 1936) from the Valanginian of Laciterne-Boisset (France). **A-D**, holotype MNHN.F.J03351: general view (A), details of cephalic region (B), general schema (C), schema of cephalic region (D). Scale bars: 0.5 cm. Photographs: L. Cazes.

DISCUSSION. — Van Straelen (1936) a décrit *Eryma tithonia* sur la base d'un unique spécimen dont seule la carapace est préservée. Si Van Straelen (1936) a bien relevé l'absence de sillon gastro-orbitaire, il est étonnant de constater la mention d'un sillon branchio-cardiaque

« profond et bien marqué » en plus du sillon postcervical. L'examen du fossile démontre en effet clairement l'absence du sillon branchio-cardiaque. Dans sa révision des érymides, Förster (1966) a réalisé une brève description du fossile, probablement à partir de la photo de Van Straelen (1936 : pl. 2, fig. 1) car le spécimen n'avait pu être retrouvé à l'époque. L'examen attentif du fossile par Devillez *et al.* (2016) a clairement mis en lumière l'absence de sillon branchio-cardiaque, il ne s'agit donc pas d'un représentant du genre *Eryma*. Devillez *et al.* (2016) ont aussi souligné la simplicité de l'architecture des sillons de la carapace, unique au sein des érymides : sillons gastro-orbitaire et branchio-cardiaque absents, sillon postcervical sub-rectiligne et sillon hépatique concave. Le spécimen est donc le représentant d'un genre à part, actuellement monotypique, baptisé *Tethysastacus*.

Tethysastacus sp.

Fig. 149

La collection d'Orbigny du MNHN renferme l'empreinte d'une mue de crustacé de l'Urgonien (Barrémien-Aptien), dont l'étiquette ne mentionne pas la provenance géographique. Il est cependant probable que ce spécimen provienne du sud-est de la France. La simplicité de l'architecture des sillons (à savoir l'absence de sillons gastro-orbitaire et branchio-cardiaque, le sillon hépatique concave et le sillon postcervical sub-rectiligne) est caractéristique du genre *Tethysastacus*. Si le moulage permet d'apercevoir de manière ponctuelle l'ornementation de la carapace, cela n'est pas suffisant pour une identification au niveau spécifique. De plus, le spécimen est plus récent que *T. tithonius* (Valanginien). Ces éléments rendent l'assignation de ce fossile à *T. tithonius* hasardeuse, il est donc préférable de ne pas donner d'identification au niveau spécifique.

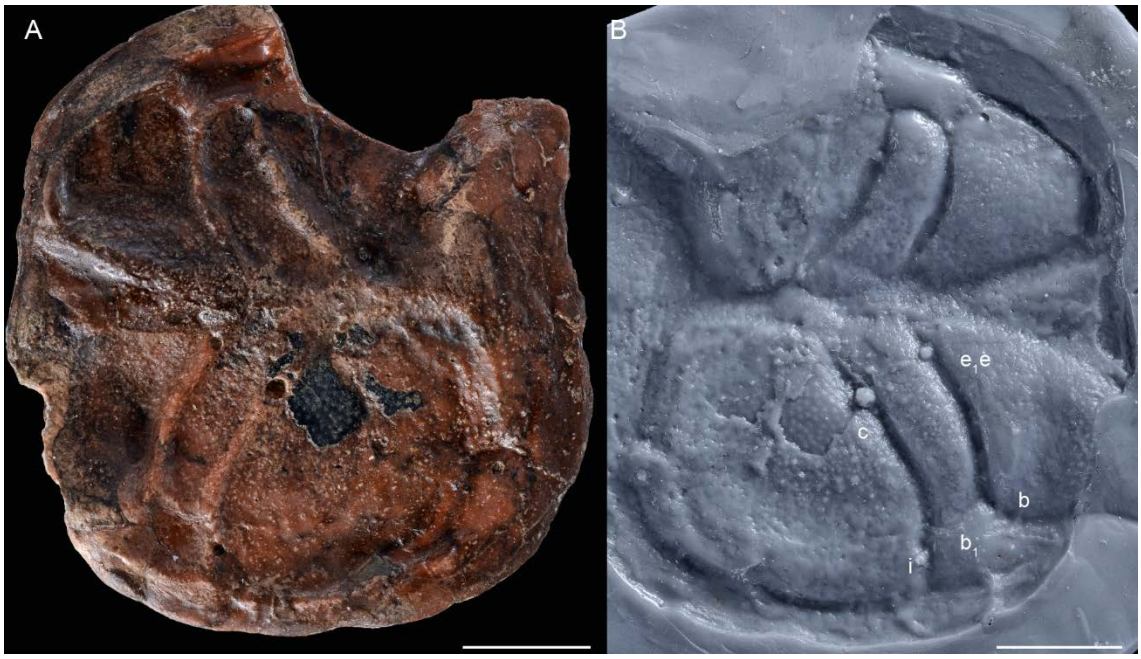


Fig. 149 : *Tethysastacus* sp., de l'Urgonien. **A**, **e**mpreinte MNHN.F.A70286 du spécimen ; **B**, contre-empreinte artificielle du spécimen montrant clairement les sillons de la carapace. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes.
Fig. 149: *Tethysastacus* sp., from the Urgonian. **A**, mold MNHN.F.A70286 of the specimen; **B**, artificial cast of the specimen showing the carapace groove. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes.

Bilan de la révision systématique

L'étude de la littérature démontre qu'au moins 171 épithètes spécifiques ont été attribuées à un genre ou un autre d'Erymoidea depuis le XIX^{e} siècle. Parmi elles, 19 correspondent à des formes qui, en réalité, n'appartiennent pas aux Erymoidea. Les 152 autres sont effectivement des représentants de cette super-famille.

Le travail de révision systématique présenté ici reconnaît 75 de ces 152 espèces décrites comme étant valides, soit environ la moitié. Si l'on compare les résultats de la présente étude à la liste réalisée par Schweitzer *et al.* (2010) on constate que le nombre total d'espèces incluses dans les genres aujourd'hui reconnu a été diminué d'environ un tiers (Tab. 6). Si le nombre d'espèces de *Pustulina* est resté stable, celui d'*Enoploclytia* et de *Palaeastacus* (divisé par 2) et, plus encore, celui d'*Eryma* (divisé par 3) ont été réduit de manière significative. Certaines de ces espèces, préalablement assignées à *Enoploclytia*, *Eryma* et *Palaeastacus*, ont été réassignées à *Stenodactylina*. Ce qui explique la forte progression du nombre d'espèces attribuée à ce genre. Si plusieurs espèces assignées à *Eryma* sont passée dans d'autres genres, on constate qu'*E. ventrosum* regroupe désormais un total de 23 espèces synonymes. Ces doublons et la méconnaissance relative du genre *Stenodactylina* expliquent la forte diminution du nombre d'espèces d'*Eryma*.

Tableau 6 : Nombres d'espèces considérées comme valides dans les 6 genres d'érymides reconnus dans la présente étude.
Table 6: Numbers of valid species within the 6 genera recognized to be erymids in the present study.

Genres	Dernière révision par Förster (1966)	Liste de Schweitzer *et al.* (2010)	Présente étude
Enoploclytia	9	19	10
Eryma	36	60	22
Palaeastacus	13	24	14
Pustulina	8	12	11
Stenodactylina	-	1	18
Tethysastacus	-	-	1
Total	**66**	**116**	**75**

Parmi les espèces d'Erymoidea considérée comme valides, environ les deux tiers (46 espèces) sont connue par moins de 5 spécimens et parmi elles plus de la moitié (27 espèces) n'est connue que par un unique spécimen. Finalement, l'abondance de ces crustacés dans le registre fossile du Mésozoïque, en particulier en Europe, n'est due qu'à quelques espèces emblématiques. En effet, seules 6 espèces sont connues par plus de 50 spécimens : *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964, *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822), *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822), *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835), *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim, 1822), *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). Parmi ces 6 formes, seule *E. collignoni* est une espèce extra-européenne, et *E. modestiforme* et *P. fuciformis* sont des formes abondantes uniquement dans les calcaires lithographiques de Solnhofen.

6. PALÉOBIODIVERSITÉ

La paléobiodiversité des Erymoidea peut être étudiée à plusieurs niveaux taxinomiques (famille, genre, espèce) et temporels (système, série, étage). La prise en compte d'informations géographiques permet aussi de dégager des zones de paléobiodiversité remarquable. Etant donné qu'une seule espèce est présente à la fin du Permien et au Paléocène et qu'aucun érymide n'a été trouvé dans le Trias à ce jour, cette partie se focalisera sur le Jurassique et le Crétacé.

Evolution de la diversité des érymides au cours du Mésozoïque

Avec 43 espèces reconnues, un plus grand nombre d'érymides est recensé au Jurassique qu'au Crétacé (31 espèces) (Fig. 150). Cependant, si l'on considère « l'effet Lagerstätten » du Jurassique supérieur, illustré par Klompmaker *et al.* (2013), et que l'on retire les 8 espèces d'érymides issues de ce type de gisement (en l'occurrence Solnhofen) on se retrouve avec 35 espèces au Jurassique, soit un nombre équivalent à celui du Crétacé. En revanche, la part respective des Erymidae et des Enoploclytidae varie significativement d'un système à l'autre. En effet, les Erymidae, nettement plus diversifié du point de vue spécifique au Jurassique, ne représentent plus que la moitié des espèces décrite au Crétacé où l'on constate un essor des Enoploclytidae.

En se plaçant au niveau des genres, on constate qu'au Jurassique qu'*Eryma* et *Stenodactylina* sont les genres les plus diversifiés avec respectivement 16 espèces (dont 4 issues de Solnhofen) et 15 espèces, soit les trois quart des formes reconnues au Jurassique (Fig. 151). Au Crétacé c'est *Enoploclytia* qui comporte le plus d'espèces (9) et *Pustulina* est le seul genre déjà présent au Jurassique dont le nombre d'espèces augmente au Crétacé (4 au Jurassique, 7 au Crétacé). En effet, entre le Jurassique et le Crétacé *Eryma* passe de 16 espèces à 5, *Palaeastacus* passe de 8 espèces à 6, et *Stenodactylina* passe de 15 espèces à 3.

En regardant de manière plus fine l'évolution de la diversité des érymides au Mésozoïque, c'est-à-dire en considérant l'échelle de la série voire de l'étage et en excluant les formes provenant de Solnhofen, on remarque la présence de plusieurs pics de diversité (Fig. 152). Le premier se situe au Toarcien – Aalénien où *Stenodactylina* atteint son maximum de diversité spécifique. Après le Bajocien, marqué par une apparente diminution du nombre d'espèces d'Erymoidea, le nombre d'espèces raugmente au Bathonien jusqu'à atteindre un autre maximum de diversité au Callovien – Oxfordien. C'est à cette période qu'*Eryma* atteint son maximum de diversité spécifique. Le Bathonien est aussi marqué par l'émergence d'*Eryma ventrosum* en Europe occidentale, espèce devenant courante par la suite, tandis qu'*Eryma compressum*, courante depuis le Toarcien, ne perdure pas.

La fin du Jurassique est marquée par une nouvelle diminution progressive du nombre d'espèces d'érymides. On passe en effet de 7 espèces présentes à l'Oxfordien à 6 au Kimméridgien puis 4 au Tithonien. Cette diminution perdure au début du Crétacé inférieur avec trois espèces présentes au Berriasien. Ce bas niveau de diversité est une constante du Crétacé inférieur, jusqu' à l'Aptien. Très peu présent au Jurassique, le genre *Pustulina* atteint son maximum de diversité au Crétacé inférieur avec 5 espèces recensées.

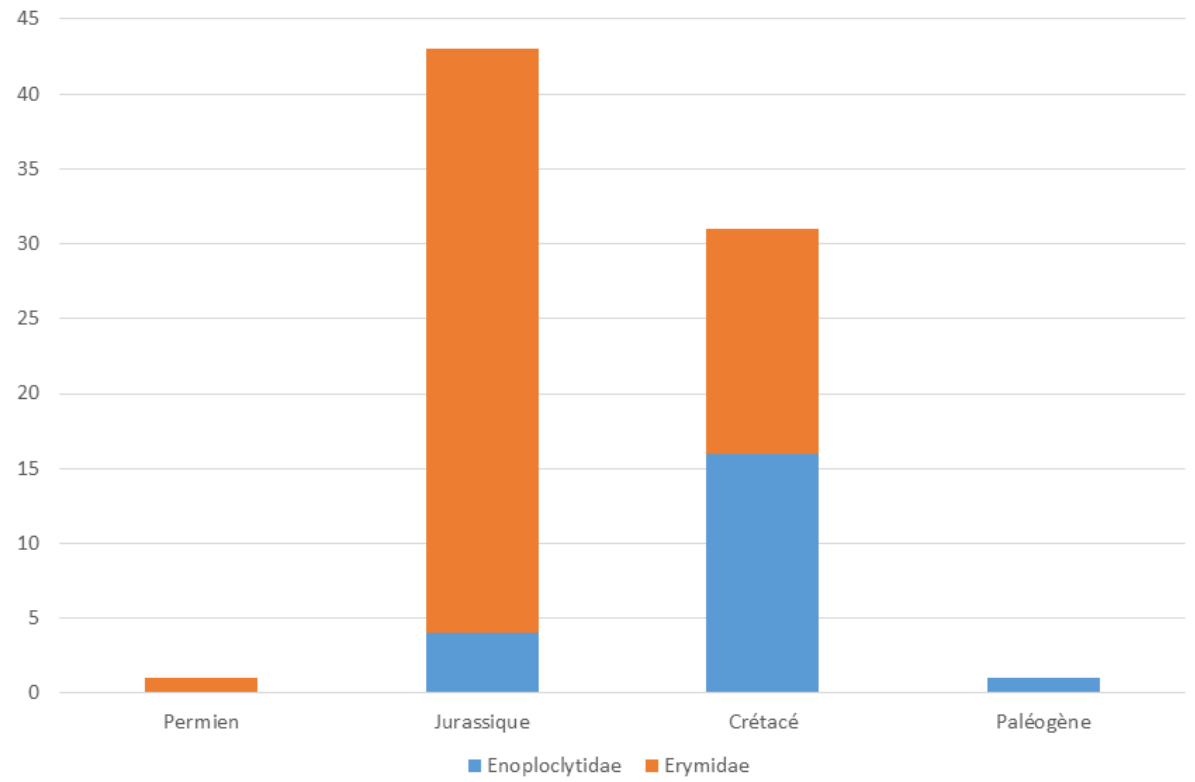


Fig. 150 : Nombre d'espèces d'Erymidae et d'Enoploclytidae en fonction des systèmes.
Fig. 150: Number of species of Erymidae and Enoploclytidae according to the systems.

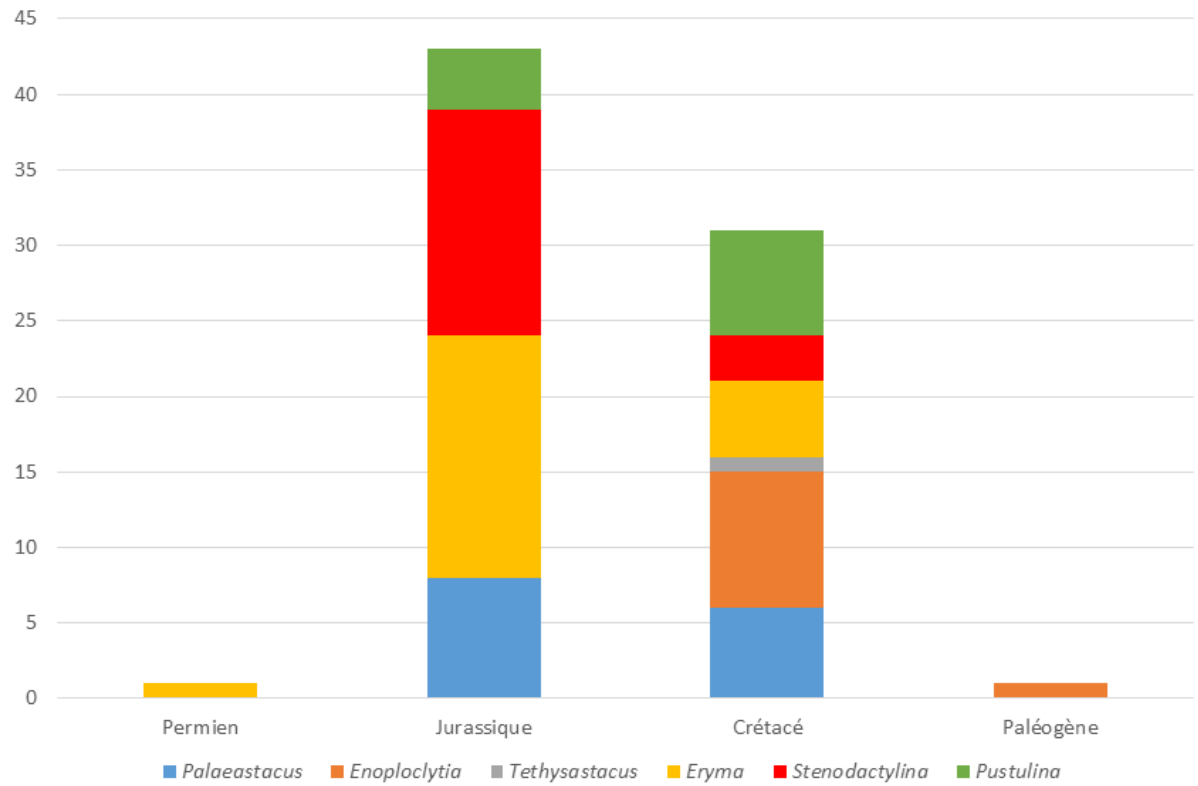


Fig. 151 Nombre d'espèces d'Erymoidea en fonction des genres et des systèmes.
Fig. 151: Number of species of Erymoidea according to genera and systems.

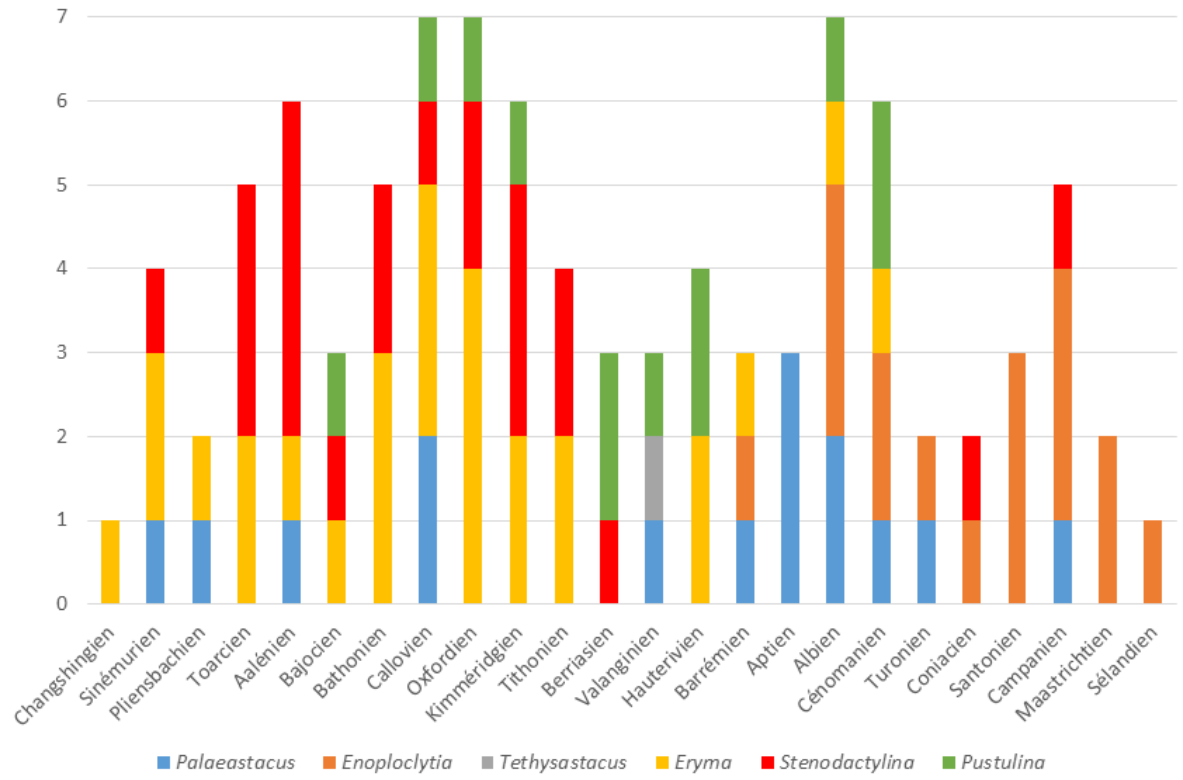


Fig. 152 : Nombre d'espèces d'Erymoidea en fonction des genres et des étages.
Fig. 152: Number of species of Erymoidea according to genera and stages.

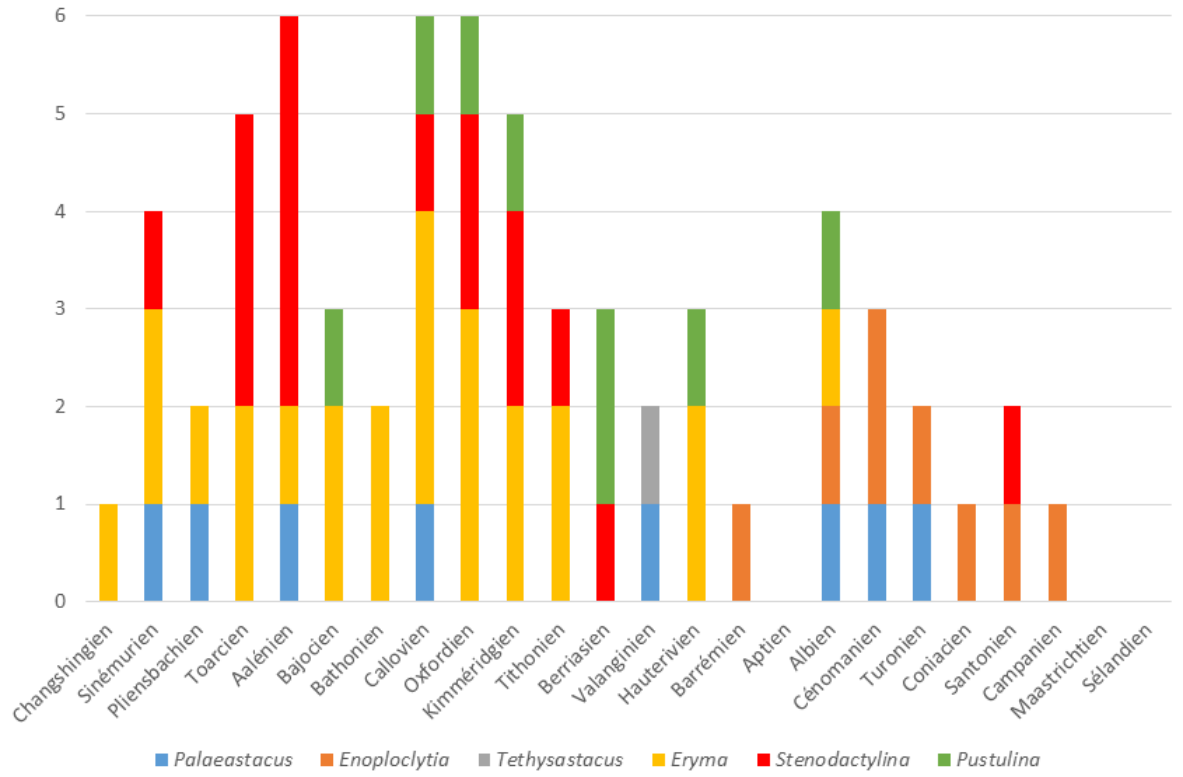


Fig. 153 : Nombre d'espèces d'Erymoidea en fonction des genres et des étages en Europe.
Fig. 153: Number of species of Erymoidea according to genera and stages in Europe.

Un nouveau pic important est atteint à l'Albien – Cénomanien. Alors que cette période se caractérise par les dernières occurrences d'*Eryma*, *Enoploclytia*, déjà présent à l'Oxfordien et au Barrémien, prend réellement son essor pour devenir le genre le plus diversifié tout au long du Crétacé supérieur. En regardant plus précisément l'évolution de la diversité spécifique des érymides au Crétacé supérieur en Europe et dans le reste du monde, on constate une diminution progressive du nombre d'espèces en Europe (Fig. 153). Plus aucun érymide n'y est d'ailleurs reporté après le Campanien. Dans le reste du monde, les faunes les plus diversifiées sont présentes à partir de l'Aptien (Fig. 154). Sur cette période, la contribution des faunes nord-américaines prend une assez grande importance grâce à des érymides aussi diversifiés qu'en Europe.

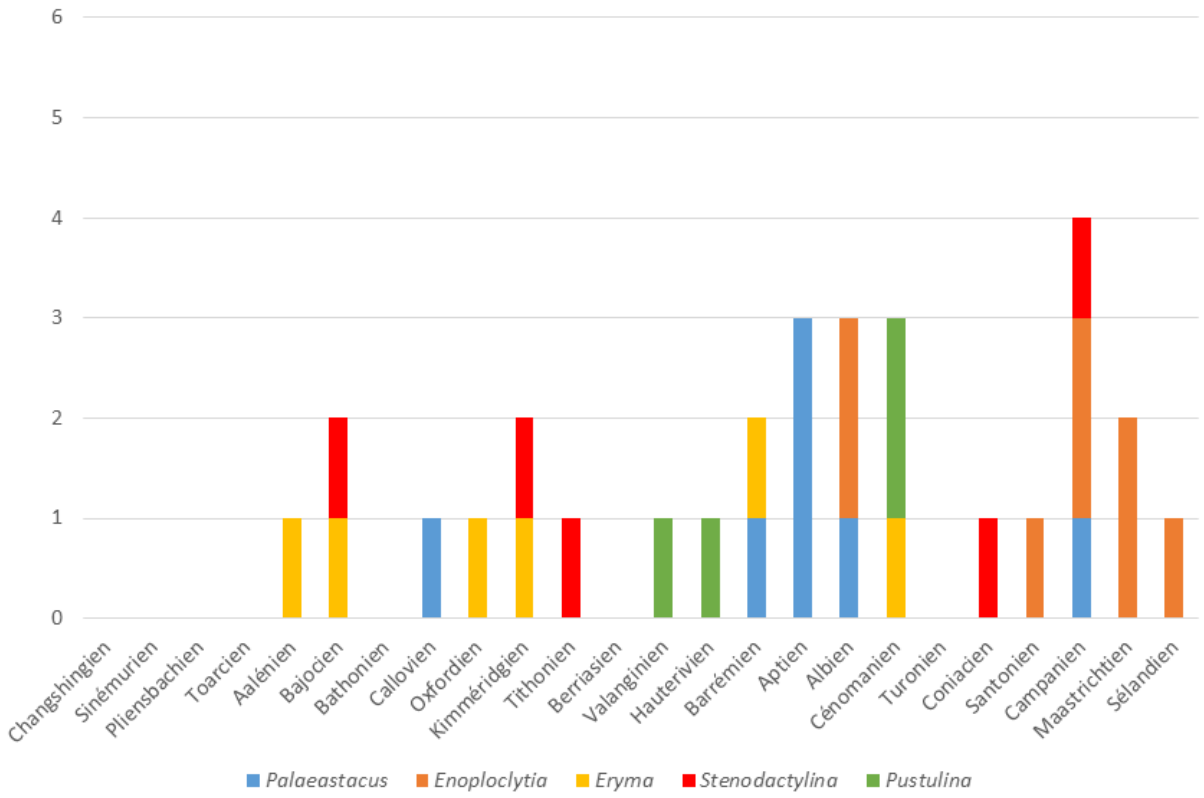


Fig. 154 : Nombre d'espèces d'Erymoidea en fonction des genres et des étages en dehors de l'Europe.
Fig. 154: Number of species of Erymoidea according to genera and stages out of Europe.

Régions aux faunes remarquables

Certaines régions du monde, à certaines périodes, semblent avoir été favorables à l'installation, à la diversification et/ou à la préservation des faunes d'érymides. De fait, les calcaires lithographiques du Kimméridgien – Tithonien de Solnhofen ont livré une importante faune de crustacés (Garassino & Schweigert 2006 ; Charbonnier & Garassino 2012), dont neuf espèces d'érymides : *Eryma modestiforme*, *E. major*, *E. veltheimii*, *E. westphali*, *Palaeastacus fuciformis*, *P. punctatus*, *P. rothgaengerae*, *Pustulina minuta*, *P. suevica*. Les systèmes récifaux présents au sud de cette région ont permis l'émergence de lagons protégé des tempêtes et d'autres évènements violents (Barthel *et al.* 1990 ; Etter 2002). Ce milieu calme et assez

stable a vraisemblablement été propice à l'installation d'une faune d'érymides diversifiée. Néanmoins, toutes les espèces citées plus haut ne sont pas toujours représentée par un grand nombre d'individus. Les formes les plus courantes sont, de loin *E. modestiforme* (Fig. 155) et *P. fuciformis*. Si, *P. minuta* est aussi relativement bien connue, les six autres espèces sont rares, connues par une poignée de fossiles. En plus d'un environnement favorable, les érymides ont trouvé dans le sud de l'Allemagne des conditions de sédimentation et de préservations exceptionnelles, à même de donner un bon aperçu de la diversité des faunes ayant vécu à cet endroit, ou à proximité.

Fig. 155 : Spécimen MFN 2236 P1383/2 MB.A.1121 d'*Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822). Échelle : 1cm. Photographie : J. Devillez.
Fig. 155: Specimen MFN 2236 P1383/2 MB.A.1121 of *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822). Scale bar: 1cm. Photograph: J. Devillez.

Outre les Lagerstätten du Jurassique, le Crétacé a permis l'émergence de quelques faunes remarquables. Ainsi, au Crétacé inférieur, le Bassin du sud-est de la France est la région du monde ayant livré la faune d'érymides la plus diversifiée. En effet, au cours de cette période cinq des six genres d'Erymoidea sont représentés à travers huit espèces dans cette zone réduite (environ 350 km par 300 km ; Devillez *et al.* 2016 ; Fig. 156) : *Eryma*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina* et *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016. Ce dernier genre n'est d'ailleurs présent nulle part ailleurs. De plus, avec trois espèces de *Pustulina*, c'est aussi l'endroit où ce genre est le plus diversifié de son histoire.

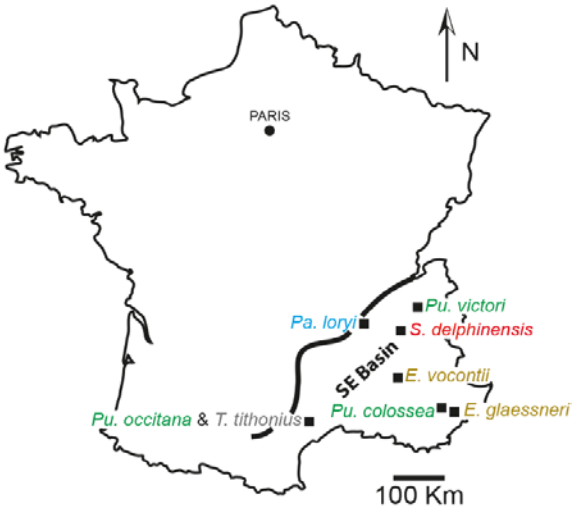


Fig. 156 : Localisation des érymides du Crétacé inférieur du Bassin du sud-est. *Pa.* : *Palaeastacus* Bell, 1850 ; *Pu.* : *Pustulina* Quenstedt, 1857. Schéma : J. Devillez.
Fig. 156: Location of Early Cretaceous erymids in South-east Basin. *Pa.*: *Palaeastacus* Bell, 1850; *Pu.*: *Pustulina* Quenstedt, 1857. Line drawing: J. Devillez.

L'immersion d'une bonne partie de l'Europe et du pourtour du Golfe du Mexique, accompagnée de la mise en place de la Western Interior Seaway, en Amérique du Nord à partir de l'Albien et qui a perduré pendant la majeure partie du Crétacé supérieur (Scotese 2014a, b), a abouti à la mise en place d'environnements nouveaux. Ces derniers auraient alors pu être propices à l'installation et à la diversification de nouvelles faunes d'érymides, qui pourraient expliquer le pic de diversité observé à l'Albien – Cénomanien. En Europe, la mer de la craie, de faible à moyenne profondeur (maximum 600 m ; Reid 1973 ; Hancock 1975 ; Kennedy & Garrison 1975), a vu l'installation des deux espèces emblématiques du Crétacé européen : *Enoploclytia leachii* et *Palaeastacus sussexiensis*. Ces deux formes sont abondantes dans les dépôts de craie. Si à l'Albien – Cénomanien, on a aussi *Enoploclytia seitzi*, celle-ci est anecdotique car connue par un très faible nombre de fossiles. L'absence quasi-totale d'autres Erymoidea dans des dépôts ayant par ailleurs fourni de nombreux fossiles relativement

bien préservés de deux espèces suggère que ces deux formes ont largement occupée les fonds de la mer de la craie, peut-être au détriment d'autres espèces dont les populations seraient restées assez réduites. Dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord on ne retrouve pas d'espèces qui perdurent sur plusieurs étages comme en Europe. Néanmoins, c'est le genre *Enoploclytia* qui y est le plus diversifié.

Madagascar constitue un îlot de diversité dans l'hémisphère sud. C'est en effet le seul endroit de cet hémisphère pour lequel des érymides ont été décris au Jurassique et au Crétacé. Sur les cinq espèces présentes, trois sont des *Stenodactylina*. Ceci est inhabituel car dans le reste du monde, les genres les plus diversifiés sont *Eryma*, *Enoploclytia* et *Palaeastacus*. Cependant, les fossiles de *Stenodactylina* sont peu nombreux à Madagascar, comme en Europe ou en Amérique du Nord, tandis que les fossiles d'*Enoploclytia collignoni* sont très nombreux. Cette sous-représentation de *Stenodactylina* peut s'expliquer de deux façons : (1) le fait que l'on ne retrouve souvent que les pinces des P1 est peut-être la conséquence d'une plus faible calcification de la carapace (Beurlen 1928) et/ou (2) le faible nombre d'individus retrouvés en comparaison des nombreux fossiles que l'on a pour d'autres genres pourrait résulter d'une plus grande rareté de *Stenodactylina*, dont les populations étaient peut-être moins abondantes que celles d'autres genres.

Limites du registre fossile des érymides

Entre la première occurrence et la dernière, le registre fossile a livré des représentants de la superfamille des Erymoidea de manière assez continue, sauf au Trias. Cette période est en effet vierge de fossile décrit pour ce groupe et constitue un vide important (55 Ma ; Fig. 157) dans l'histoire évolutive du groupe.

L'étude de la répartition stratigraphique du groupe au niveau générique illustre le caractère discontinu et fragmentaire du registre fossile des érymides et, des crustacés en général (Bishop 1986, Krause Jr. *et al.* 2011). Parmi les discontinuités les plus importantes, on a d'abord l'absence de fossile d'*Enoploclytia* sur 25 Ma, entre l'Oxfordien et le Barrémien (Devillez *et al.* 2018), celle qui marque l'absence de fossiles d'*Eryma* sur 55 Ma, entre le Permien et le Jurassique inférieur, et enfin, la plus forte discontinuité concerne le genre *Stenodactylina* absent du registre fossile sur près de 60 Ma au Crétacé, entre le Berriasien et le Coniacien.

Ces discontinuités inhérentes au registre fossile sont un frein à la compréhension de l'histoire évolutive des érymides et de leur paléobiogéographie, qui fait l'objet de la partie suivante. Elles résultent sans doute de la combinaison d'importants biais de collecte, de rapport et de préservation. En effet, la paléontologie est née en Europe occidentale. C'est naturellement cette partie du monde qui a fait l'objet du plus grand nombre d'études paléontologiques, soutenue par les très nombreuses collectes réalisée par les paléontologues professionnels et amateurs qui se sont succédé depuis le XIX^{e} siècle, au moins. Par conséquent, les collections paléontologiques des grandes institutions européennes, comme le MNHN (Paris), le NHMUK (Londres) ou le MFN (Berlin), sont parmi les plus importantes au monde, que se soit en termes de volume ou d'intérêt historique. Sans surprise, ces mêmes institutions renferment la majorité des fossiles d'érymides découverts jusqu'à présent. Il n'est, dès lors, pas surprenant que la plupart des espèces décrites à ce jour ont été découverte en Europe. De plus, les fossiles de crustacés décapodes ne sont pas aussi abondants que ceux d'autres groupes comme les ammonites, les lamellibranches, etc. Cela est sans doute la conséquence d'un potentiel de

préservation moins élevé et peut-être de populations numériquement moins importantes. Ainsi l'absence de certains genres sur plusieurs Ma peut s'expliquer par leur rareté. C'est vraisemblablement le cas d'*Enoploclytia* (Fig. 157). En effet, un représentant de ce genre, relativement abondant au Crétacé, n'a été trouvé que très récemment dans le Jurassique (Devillez *et al.* 2018). De même, parmi les érymides, les fossiles de *Stenodactylina* sont rares. Cette rareté explique certainement le hiatus de 50 Ma dans l'enregistrement fossile de ce genre au Crétacé. Le cas de la lacune du genre *Eryma* est un peu plus complexe. L'absence de ce genre au Trias peut-être dû :

- à sa rareté, en Europe ou ailleurs, qui fait que les fossiles, s'ils existent, n'ont pas encore été trouvés ;
- à sa présence dans des environnements particuliers qui n'ont pas bénéficié de processus de préservation.
- une erreur de datation du fossile du Permien, la région où il a été découvert a beaucoup de terrains jurassiques autour des terrains permiens.

Si l'on excepte la dernière possibilité, la rareté et/ou la présence des érymides dans des milieux particuliers pourraient être le résultat de la crise biologique marquant la transition Permien – Trias. Il est très possible que cette crise a pu affecter les érymides qui n'auraient alors subsisté que dans des zones d'extension réduite.

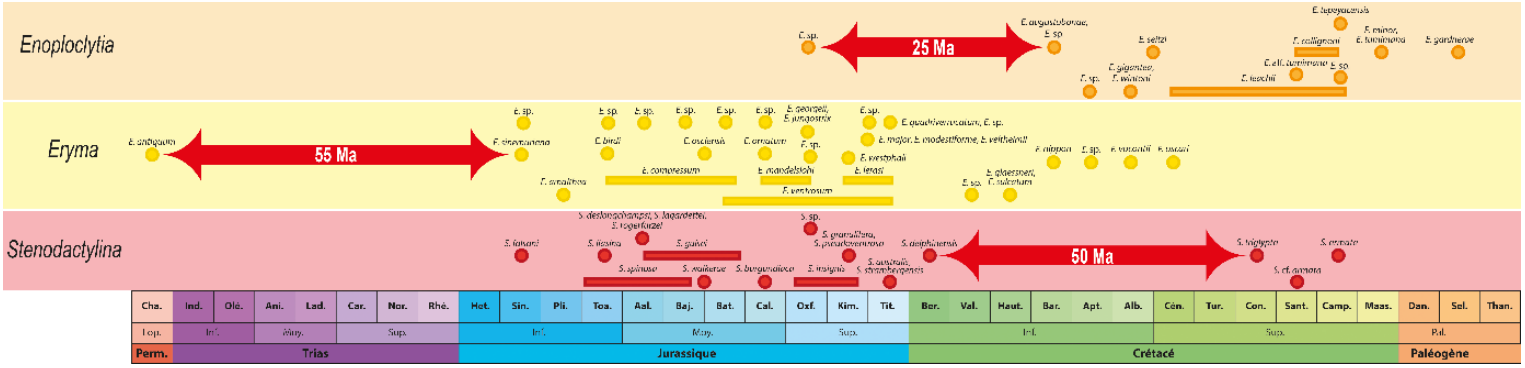


Fig. 157 : Répartition stratigraphique des genres *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Eryma* Meyer, 1840, et *Stenodactylina* Beurlen, 1928. Les flèches rouges marquent les lacunes majeures du registre fossile.
Fig. 157: Stratigraphic repartition of *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Eryma* Meyer, 1840, and *Stenodactylina* Beurlen, 1928. Red arrows shows major gaps of fossil record.

7. PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

Le registre fossile des Erymoidea étant très fragmentaire et discontinu, les interprétations paléobiogéographiques sont limitées et les hypothèses deviennent rapidement spéculatives et doivent être considérées avec beaucoup de prudence. Seule la découverte de nouveaux spécimens dans des régions dont les faunes érymidiennes sont peu ou pas connue, en particulier dans l'hémisphère sud, permettrait d'aller plus loin et d'affiner les interprétations paléobiogéographiques.

Paléozoïque et Trias

La seule occurrence d'Erymoidea à la fin du Permien (*Eryma antiquum*) et l'absence de représentants de ce groupe tout au long du Trias ne permettent pas de dégager de réelles informations paléobiogéographiques pour ces périodes.

Jurassique

Au Jurassique inférieur, les Erymoidea sont connus uniquement en Europe occidentale (Allemagne, France, Italie, Royaume-Uni). Seuls les genres d'Erymidae *Eryma*, *Palaeastacus* et *Stenodactylina* sont présents dès le Sinémurien et dans les quatre pays précédemment cités. À la fin du Jurassique inférieur a aussi été mentionné au Royaume-Uni le plus ancien spécimen attribué à *Pustulina*. Cette partie de l'Europe étant la région du monde la plus étudiée du point de vue paléontologique depuis le XIX^{e} siècle, le biais de collecte y est sans doute très marqué. Il est donc spéculatif de considérer que cet endroit, parce que c'est le seul pour lequel nous avons des fossiles, a pu constituer un centre de peuplement à partir duquel les Erymidae ont essaimé dans le reste de l'Europe et du monde par la suite.

Au Jurassique moyen les Erymoidea connus se trouvent exclusivement dans hémisphère nord, en Europe, au nord-ouest et au nord-est de l'Afrique ainsi qu'au nord-ouest de l'Amérique du Nord (Fig. 158A). Si les deux espèces d'Enoploclytidae, en l'occurrence *Pustulina calloviensis* et *P. elegans*, se cantonnent à l'Europe occidentale, les Erymidae sont très répandus, et en particulier *Eryma compressum*, une espèce courante en Europe à cette époque. C'est d'ailleurs à cette espèce que l'occurrence d'érymide située la plus au sud se rapporte. Cette espèce a vraisemblablement colonisée l'ensemble de la partie européenne de la Téthys, la marge est de l'Atlantique central (Bajocien), qui débute son ouverture au début du Jurassique moyen (Scotese 2014c), et la marge nord-africaine du sud de la Téthys (Aalénien). *Eryma ornatum*, une autre espèce bien présente en Europe occidentale, repousse quant à elle l'extension géographique du genre vers l'est de l'Europe.

Les Erymidae sont aussi présents au nord-ouest de l'Amérique du Nord, alors ennoyée, via la présence de *Stenodactylina walkerae* et *Palaeastacus foersteri*. La présence de ces formes à cet endroit laisse penser qu'elles pourraient résulter de la migration de populations européennes. En, effet ces deux genres sont uniquement présents en Europe occidentale depuis le Jurassique inférieur. L'Europe est aussi la région la plus proche pour atteindre le nord-ouest de l'Amérique du Nord via l'océan Boréal.

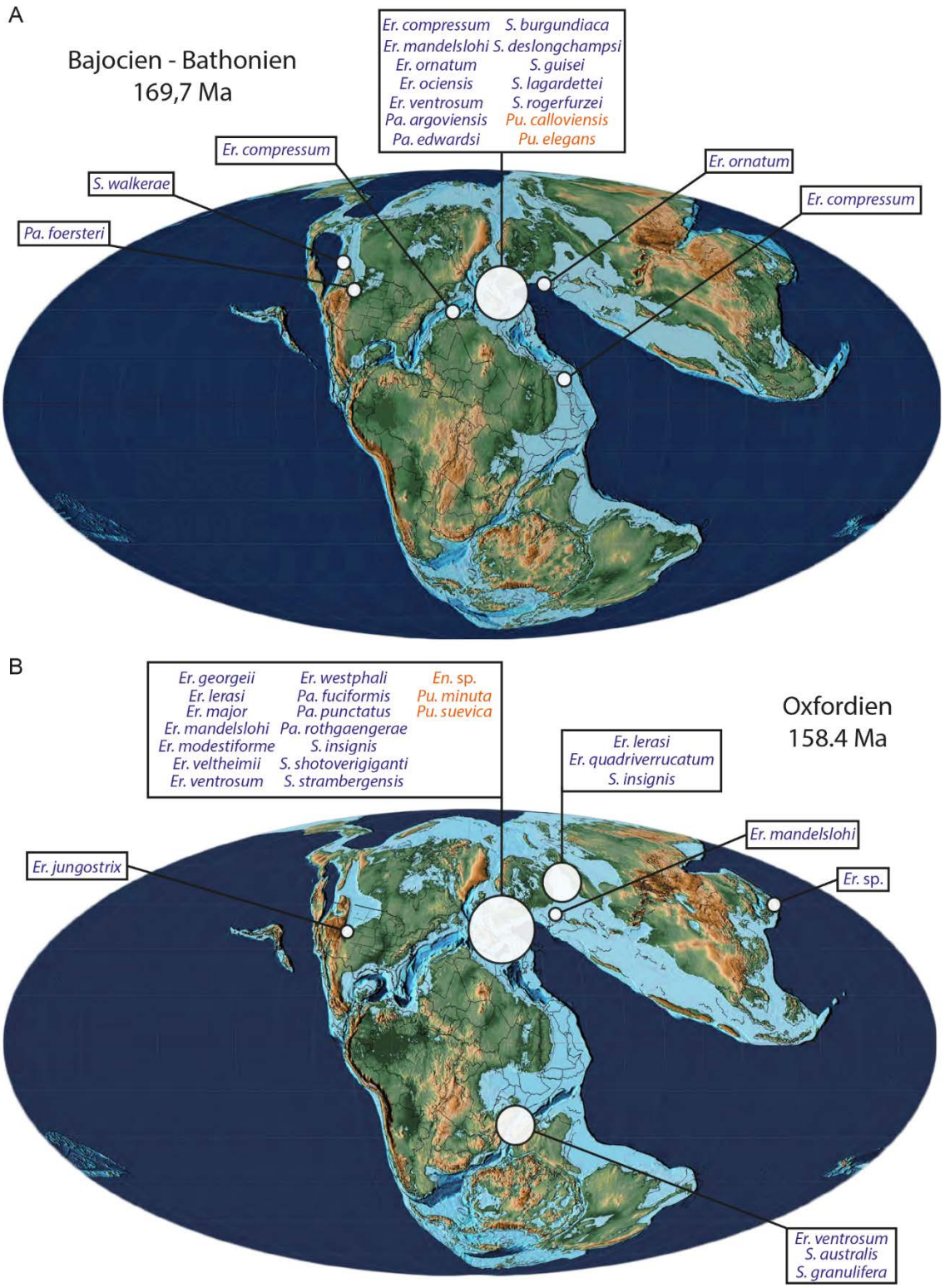


Fig. 158 : Répartition des Erymoidea au Jurassique. **A**, paléobiogéographie au Jurassique moyen ; **B**, paléobiogéographie au Jurassique supérieur. En bleu : Erymidae ; en orange : Enoploclytidae. Abbréviations : *En.* : *Enoploclytia* ; *Er.* : *Eryma* ; *Pal.* : *Palaeastacus* ; *Pu.* : *Pustulina*. Cartes : Scotese 2014c.
Fig. 158: Repartition of Erymoidea during the Jurassic. **A**, paleobiogeography of Middle Jurassic; **B**, paleobiogeography of Late Jurassic. In blue: Erymidae; in orange: Enoploclytidae. Abbreviations: *En.*: *Enoploclytia*; *Er.*: *Eryma*; *Pal.*: *Palaeastacus*; *Pu.*: *Pustulina*. Maps: Scotese 2014c.

Au Jurassique supérieur, la distribution géographique des Erymoidea paraît plus large que celle du Jurassique moyen. Alors que les quelques représentants des Enoploclytidae restent cantonnés à l'Europe occidentale, les Erymidae sont présents à la fois dans l'hémisphère nord

(Amérique du Nord, Asie, Europe) mais aussi dans l'hémisphère sud au sud-est de l'Afrique, en Tanzanie et à Madagascar (Fig. 158B). *Eryma*, toujours très présent en Europe, est aussi présent au nord-ouest de l'Amérique du Nord, avec *E. jungostrix* qui assure la continuité de la présence de la famille dans cette partie du globe après le Jurassique moyen, en Extrême-Orient (Japon) et en Tanzanie avec *E. ventrosum*. Cette dernière espèce, déjà présente en Europe occidentale depuis le Bathonien, étend plus au sud encore la distribution du genre que ne l'avait fait *E. compressum* au Jurassique moyen. La présence de cette espèce en Tanzanie montre clairement l'existence de mouvements de populations d'érymides depuis l'Europe occidentale vers l'hémisphère sud. Ces mouvements sont d'ailleurs peut-être à l'origine de la présence de *Stenodactylina* à Madagascar au Kimméridgien – Tithonien. En effet, si au Jurassique moyen ce genre est présent en Europe occidentale et en Amérique du Nord, le bras de mer d'Amérique du Nord constitue un cul-de-sac vers le sud qui n'est connecté qu'à l'océan Boréal, au nord, au Jurassique moyen et au Pacifique, à l'ouest, au Jurassique supérieur.

Crétacé

Avec des occurrences en Europe, en Amérique du Nord et du Sud, au Japon, à Madagascar, en Antarctique et en Australie, les érymides semble poursuivre l'extension de leur distribution géographique dans l'hémisphère sud même si la large majorité des spécimens connus et des espèces décrites sont issues de l'hémisphère nord.

Comme pour le Jurassique, la plupart des espèces connues au Crétacé inférieur sont présentes en Europe Occidentale (13 espèces sur 20). Cependant la part d'Enoploclytidae est nettement plus importante qu'au Jurassique, avec presqu'autant d'espèces de cette famille que d'Erymidae décrites en Europe et en Amérique du Nord. Si la présence d'*Eryma nippon* Karasawa *et al.*, 2008 tend à indiquer le maintien d'une population stable d'*Eryma* en Extrême-Orient depuis au moins le Kimméridgien – Tithonien (Kato *et al.* 2010 ; Fig. 159A), le Crétacé inférieur est surtout marqué par la présence d'Erymidae à l'extrême sud du globe. On a en effet les premières occurrences de cette famille en Australie (Etheridge Jr. 1914 ; Woods 1957 ; Förster 1966), en Antarctique (Taylor 1979 ; Aguirre-Urreta 1989) et au sud de l'Argentine, en Patagonie (Aguirre-Urreta & Ramos 1981 ; Aguirre-Urreta 1982, 1989). Il s'agit essentiellement de *Palaeastacus*, un genre dont la diversité spécifique devient proche de celle d'*Eryma* au Crétacé. Parmi eux, *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) semble occuper tout l'hémisphère sud du fait de sa présence à l'est de l'Australie, en Antarctique et à l'extrême sud de l'Amérique du Sud dès le Barrémien.

Pour le Crétacé supérieur la seule faune connue dans l'hémisphère sud provient des dépôts campaniens de Madagascar (Secrétan 1964 ; Charbonnier *et al.* 2012a ; Devillez *et al.* 2017 ; Fig. 159B). Secrétan (1964) avait relevée les affinités entre les faunes malgaches et d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Australie. Elle en déduit la présence de routes migratoires permettant des échanges de faunes entre Madagascar et les autres continents. La présence en France d'un P1 attribué à *Stenodactylina* cf. *armata* par Devillez *et al.* (2017 ; Fig. 127E-F) tend à confirmer l'existence de ces échanges faunistiques entre l'Europe et Madagascar pendant le Crétacé supérieur comme ce fut sans doute déjà le cas au Jurassique supérieur.

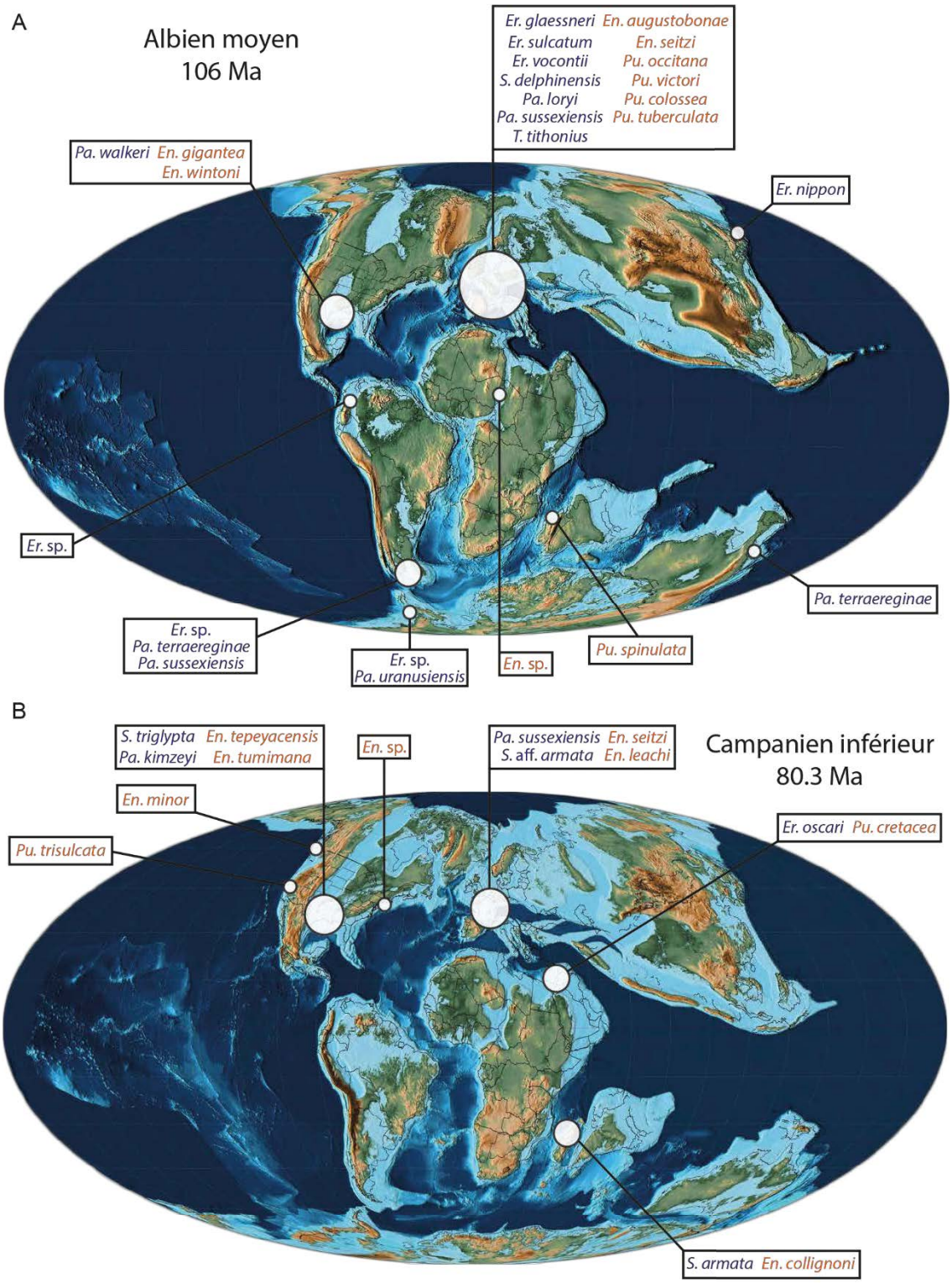


Fig. 159 : Répartition des Erymoidea au Crétacé. **A**, paléobiogéographie au Crétacé inférieur ; **B**, paléobiogéographie au Crétacé supérieur. En bleu : Erymidae ; en orange : Enoploclytidae. Abbréviations : *En.* : *Enoploclytia* ; *Er.* : *Eryma* ; *Pal.* : *Palaeastacus* ; *Pu.* : *Pustulina*. Cartes : Scotese 2014a, b.

Fig. 159: Rpartition of Erymoidea during the Cretaceous. **A**, paleobiogeography of Early Cretaceous; **B**, paleobiogeography of Late Cretaceous. In blue: Erymidae; in orange: Enoploclytidae. Abbreviations: *En.*: *Enoploclytia*; *Er.*: *Eryma*; *Pal.*: *Palaeastacus*; *Pu.*: *Pustulina*. Maps: Scotese 2014a, b.

Le changement assez spectaculaire dans la répartition des faunes d'érymide intervient au Crétacé supérieur. La diminution apparente de la diversité spécifique du groupe s'accompagne du déplacement du pôle de diversité spécifique des érymides de l'Europe vers l'Amérique du Nord. L'ennoiement du sud des États-Unis et du nord-est du Mexique depuis le Crétacé inférieur (Scotese 2014a, b) pourrait avoir constitué un environnement propice à l'installation et la diversification de faunes d'érymides tandis qu'en Europe occidentale, le développement de la mer de la craie puis le maintien de conditions assez stables a pu être un frein à la diversification du groupe. En effet, cette stabilité aurait permis à des formes bien adaptées, en l'occurrence *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) et *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822), de perdurer sans subir de pression concurrentielle de la part de formes émergentes.

Au court du Mésozoïque, la présence d'érymides en Amérique du Nord apparaît discontinue (Devillez *et al.* 2017). Trois occurrences sont connues au Jurassique moyen et supérieur : *P. foersteri* (Callovien), *E. jungostrix* (Oxfordien) et *S. walkerae* (Bajocien – Callovien inf.), puis plus aucun fossile n'est rapporté sur une période de 50 Ma s'étalant entre l'Oxfordien et l'Albien. A la fin du Crétacé inférieur et au Crétacé supérieur, la plupart des formes nord-américaines (*Enoploclytia gigantea* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016, *E. tumimana*, *E. wintoni*, *Palaeastacus kimzeyi*, *P. walkeri* (Whitfield, 1883), *Stenodactylina triglypta*) proviennent du Nord du Golfe du Mexique, qui incluait le sud immergé des États-Unis (Texas, Louisiane, Mississippi, Alabama, Géorgie, Floride). Cette lacune du registre fossile des érymides entre l'Oxfordien et l'Albien peut s'expliquer par (1) un biais de collecte/rapport ou par (2) une véritable absence de ces crustacés en Amérique du Nord. Dans le cadre de la seconde hypothèse, l'installation d'une nouvelle faune d'érymides dans le nord du Golfe du Mexique pourrait résulter de la migration de populations depuis les continents les plus proches à la fin du Crétacé inférieur : l'Eurasie ou l'Amérique du Sud. Dans l'état actuel des connaissances, seules les faunes d'Eurasie comportaient des espèces d'*Enoploclytia*, *Palaeastacus* et *Stenodactylina* au cours du Crétacé inférieur (seul *Palaeastacus* était représenté à l'extrême sud de l'Amérique du Sud). De plus, il n'existait pas de connexion entre l'Amérique du Nord et du Sud pendant cette période, tandis que la partie nord de l'Atlantique n'était pas complètement ouverte (Scotese 2014a). De fait, des migrations d'érymides eurasiatiques vers l'ouest, via le nord de l'Atlantique, puis vers le sud, le long de la côte est nord-américaine jusqu'au Golfe du Mexique detait être possible.

Devillez *et al.* (2017) ont souligné l'absence de fossiles d'érymides dans les dépôts de la Western Interior Seaway (WIS). Cette mer épicontinentale a commençée à ennoyer l'Amérique du Nord pendant l'Aptien et a connectée l'océan Boréal avec l'océan Atlantique pratiquement tout le Crétacé supérieur (Gill & Cobban 1966, 1973 ; Molenaar & Rice 1988 ; Eicher & Diner 1989 ; Scotese 2014a, b). Cette absence d'érymides dans la WIS alors que 5 espèces sont présentes à son extrémité sud-est (Texas) est probablement liée à des biais de collecte/rapport. En effet, la connexion entre la WIS et le Golfe du Mexique est restée relativement stable au cours du Crétacé supérieur (Sageman & Arthur 1994 ; Robinson Roberts & Kirschbaum 1995 ; Scotese 2014a), de telle sorte qu'aucune barrière géographique n'aurait pu empêcher l'installation de faunes d'érymides dans la WIS.

Enfin, les deux autres espèces nord-américaines (*Enoploclytia minor*, *P. trisulcata*) proviennent de la côte est des États-Unis et du Canada, dans l'océan Pacifique.

Paléogène

La seule espèce d'Erymoidea présente au Paléogène est *Enoploclytia gardnerae*. Elle provient du Paléocène du sud des États-Unis (Alabama ; Rathbun 1935) et du nord du Mexique (Vega *et al.* 2007 ; Martínez-Díaz *et al.* 2017). En l'état actuel des connaissances, c'est donc le Golfe du Mexique qui aurait abrité les dernières populations d'érymides.

8. ONTOGÉNIE

Le développement et la croissance des crustacés décapodes fossiles sont pratiquement totalement inconnus. En effet, la petite taille et la faible épaisseur de la carapace des jeunes individus ne sont pas propices à la fossilisation et/ou à la collecte. De plus, la grande majorité des érymides ne sont connus que par un très faible nombre de spécimens Cependant les gisements à conservation exceptionnelle peuvent constituer une manne importante en spécimens juvéniles et adultes de taille variable du fait des conditions extrêmement favorables à la fossilisation que l'on y rencontre.

À l'état larvaire

Parmi les nombreux fossiles d'érymides issus des calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne, certains, de petite taille (environ 1,5 cm du bout du rostre jusqu'à l'extrémité du telson), se distinguent par leurs caractéristiques génériques et spécifiques peu marquées. Ces individus sont probablement des juvéniles qui n'ont pas encore franchis le stade larvaire de leur cycle de vie.

Le développement post-embryonnaire des décapodes consiste en une série de stades larvaires, dont le nombre varie selon les espèces, entre lesquels les larves se métamorphosent et dont les modes de vie changes de manière plus ou moins importante (Williamson 1969). Les premiers stades larvaires au cours desquels les larves ont un mode de vie pélagique, à faible profondeur, et omnivore, peuvent être regroupés sous le terme « zoea ». Ces larves possèdent des exopodes natatoires sur certains ou tous leurs appendices thoraciques. Au cours des derniers stades, la larve migre vers le fond afin d'y trouver un substrat favorable et effectue une métamorphose à la suite de laquelle elle acquiert des pléopodes fonctionnels et un mode de vie benthique. Ces stades larvaires, parfois malencontreusement appelés « stades post-larvaires », sont appelés « mégalopa ».

Deux stades potentiels ont été identifiés parmi les quelques spécimens d'érymides juvéniles examinés. Au stade le moins avancé (spécimen BSPG AS VIII 83 ; Fig. 160A-B), la larve présente une carapace courte, dorsalement arrondie et avec un rostre large et allongé sur lequel de petites épines sont déjà présentes. En plus de la suture dorsale, certains sillons sont également présents : le cervical et le postcervical. Les P1 sont déjà bien développés, quoique relativement fins et sont terminés par des pinces dont les contours du propode sont arrondis. Les doigts sont aussi longs que le propode et sont terminés par un fort crochet. Les somites du pléon sont rectangulaires, avec des pleurites triangulaires très minces et pointus. En comparant le spécimen BSPG AS VIII 83 à des spécimens correspondant aux différents stades larvaires de l'actuel *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758) tels qu'ils sont présentés et décrit dans les travaux récents de Rötzer & Haug (2015 ; Fig. 161), le développement des P1, la présence de certains sillons et la présence d'épines sur le rostre le rapprochent de la larve zoea de stade III (*sensu* Williamson 1969). Chez *H. gammarus* ce stade est le dernier au cours duquel l'individu a un mode de vie pélagique. Au dernier stade larvaire (Fig. 161, stade IV), le stade megalopa, *H. gammarus* acquiert un mode de vie benthique. La plupart des fossiles considérés ici comme des juvéniles sont probablemant des larves megalopa (Figs 160C-D, 162). Leur aspect général est proche de celui des adultes et permet une identification au niveau spécifique. L'absence de jonction entre les sillons postcervical et branchio-cardiaque ainsi que la présence de tubercules

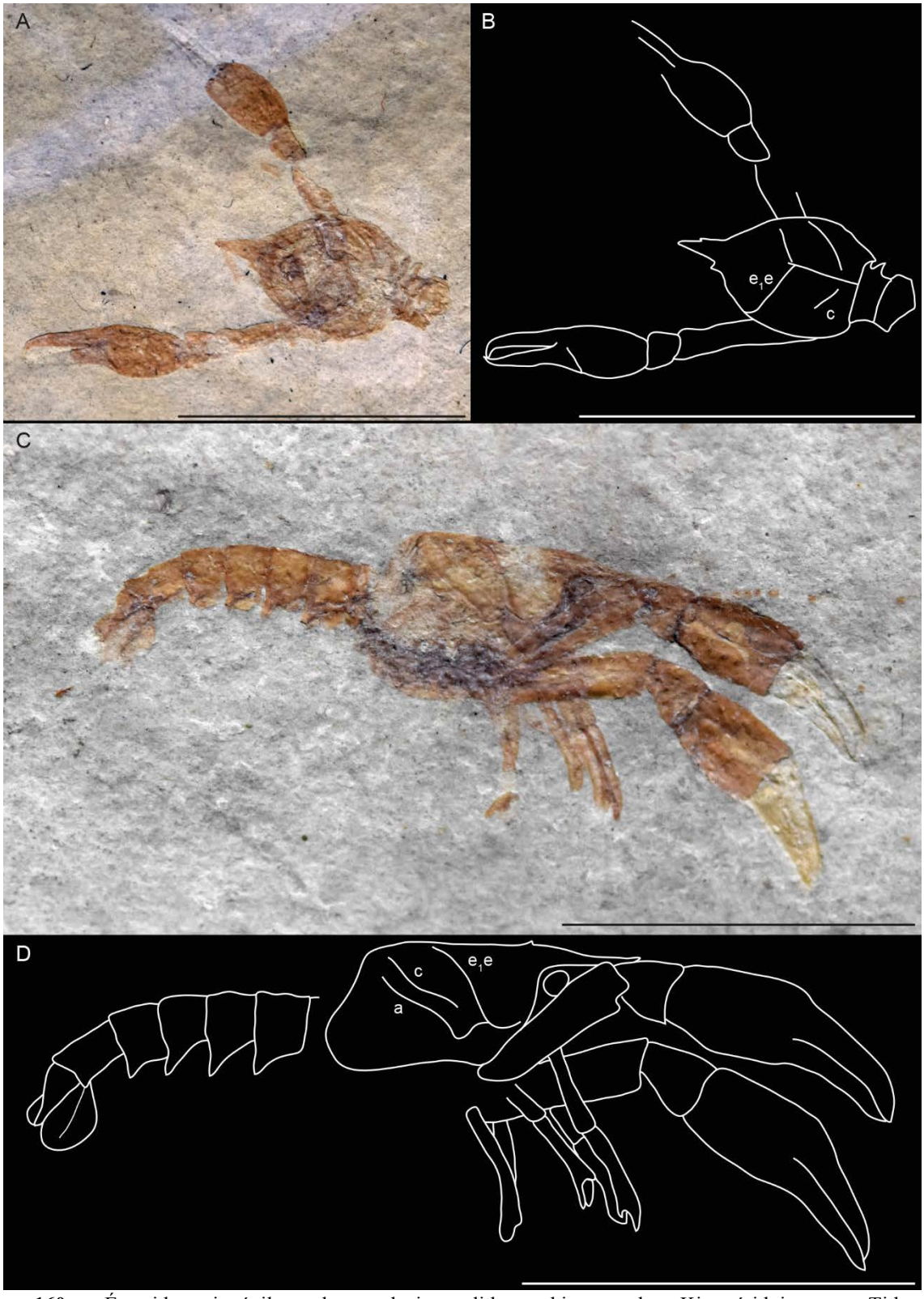


Fig. 160 : Érymides juvéniles des calcaires lithographiques du Kimméridgien – Tithonien d'Eischstätt (Allemagne). **A-B**, spécimen BSPG AS VIII 83 au stade larvaire III : vue générale (A), schéma (B) ; **C-D**, spécimen BSPG AS VI 18 au stade larvaire IV : vue générale (A), schéma (B). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez. Schémas : J. Devillez.

Fig. 160: Juvenile erymids from the lithographic limestones of the Kimmeridgian – Tithonian of Eischstätt (Germany). **A-B**, specimen BSPG AS VIII 83 at larval stage III: general view (A), schema (B); **C-D**, specimen BSPG AS VI 18 at larval stage IV: general view (A), schema (B). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez. Line drawings: J. Devillez.

grossiers et sub-épineux indiquent qu'il s'agit probablement de jeunes *Palaeastacus fuciformis*. Au stade megalopa, les individus de cette espèce ont de grands yeux, une carapace avec un rostre très allongé et muni d'épines et sur laquelle les sillons cervical, postcervical, branchio-cardiaque et hépatique sont présents. Les P1 sont déjà massifs : les pinces font pratiquement la même longueur que la carapace. Elles restent cependant bien différentes de celles des adultes. En effet, les pinces de P1 des adultes sont assez courtes, avec un propode rectangulaire, des doigts larges et aussi longs que le propode et une ornementation épineuse marquée. Au contraire, au stade megalopa, les pinces des P1 conservent un propode aux contours légèrement arrondis, des doigts plus allongés que le propode et une ornementation assez discrète, faite de rangées de tubercules sub-épineux. Le pléon est quant à lui fin, avec des pleurites triangulaires étroits, assez courts et avec une terminaison acérée. Chez les spécimens adultes, les pleurites sont plus larges, avec un bord antérieur légèrement arrondi qui donne un aspect de pointe émoussée à leur terminaison.Il est enfin intéressant de noter que les uropodes sont bien présents au stade megalopa. Il est probable qu'ils soient en place dès le stade III comme c'est le cas chez *H. gammarus* (Rötzer & Haug 2015).

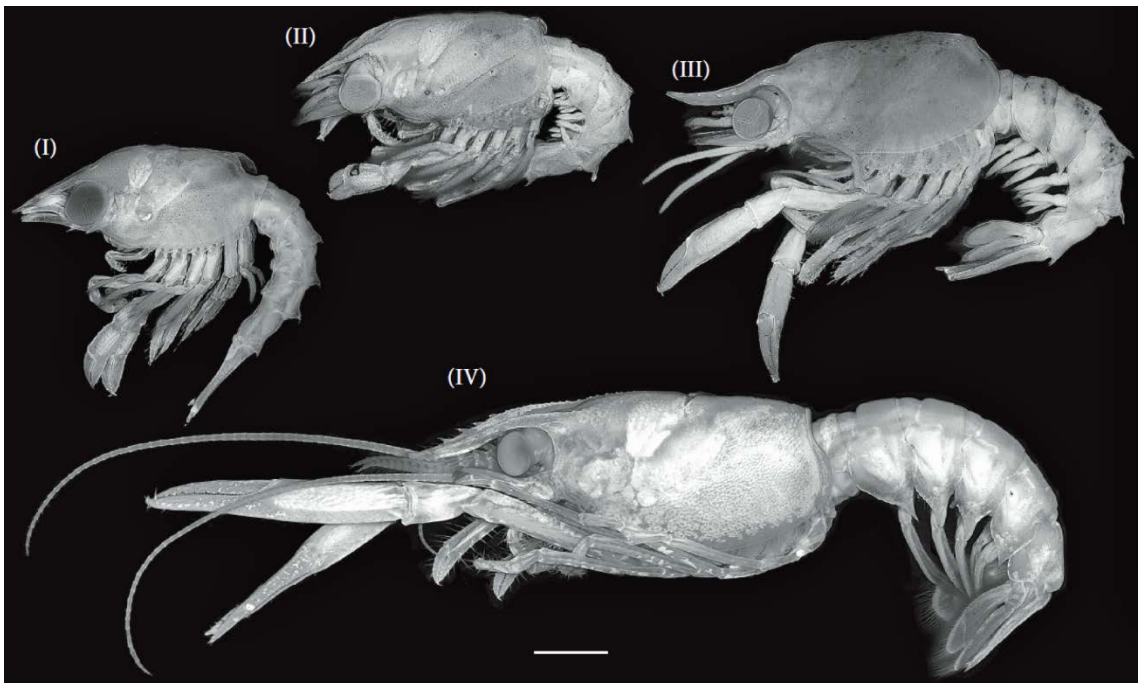


Fig. 161 : Figure originale de Rötzer & Haug (2015 : fig. 1) des stades larvaires chez *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758). I - IV : stades larvaires. Échelle : 2 mm.
Fig. 161: Original figure of Rötzer & Haug (2015: fig. 1) of larval stages of *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758). I – IV: larval stages. Scale bar: 2 mm.

À l'état adulte

Afin de comprendre comment grandissaient les érymides après le dernier stade larvaire, Förster (1966) a étudié les allométries de croissance sur *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822). Cette espèce a été sélectionnée car de nombreux fossiles sont disponibles et qu'ils sont souvent très complets car ils proviennent des calcaires lithographiques allemands. Il a ainsi effectué ce travail sur 225 spécimens.
En établissant des classes de spécimens selon la longueur de leur céphalothorax (de 9 à 18 mm), Förster (1966) a effectué plusieurs mesures sur les régions des carapaces, les péréiopodes et les

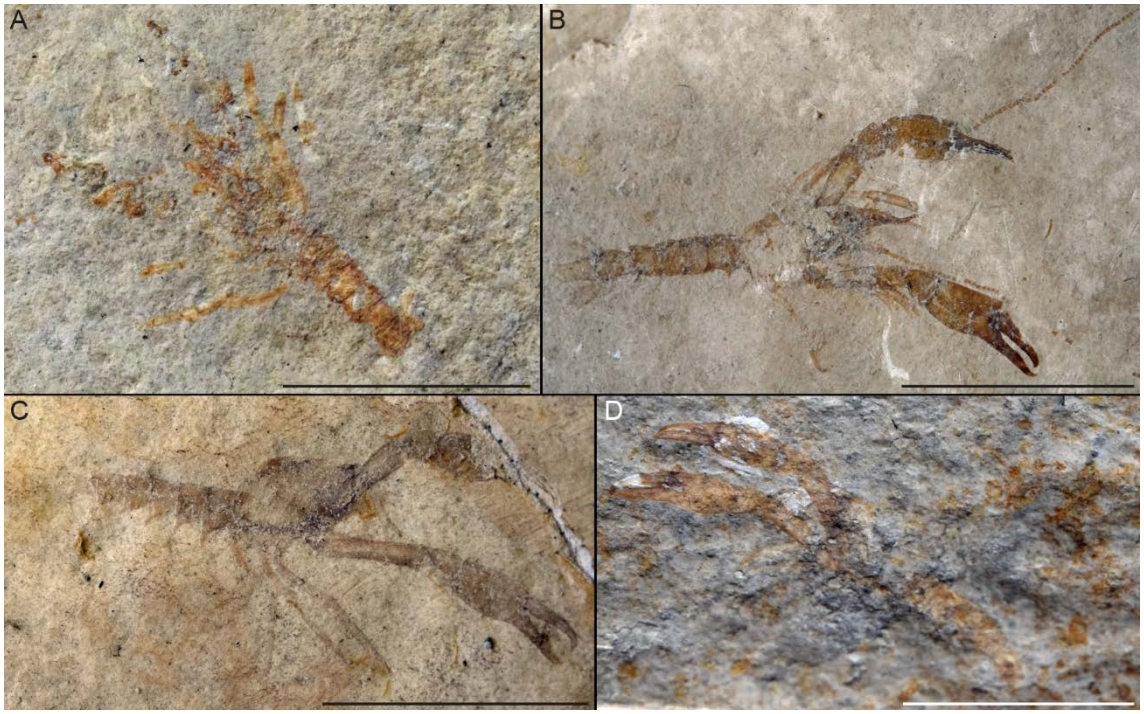


Fig. 162 : Spécimens juvéniles au stade larvaire IV des calcaires lithographiques d'Allemagne. **A**, spécimen BSPG AS VII 191 d'Eischstätt ; **B**, spécimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.2998 de Solnhofen ; **C**, spécimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.0410 d'Eischstätt ; **D**, spécimen BSPG AS VII 192 de Solnhofen. Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 162: Young specimens at larval stage IV from the lithographic limestones of Germany. **A**, specimen BSPG AS VII 191 from Eischstätt; **B**, specimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.2998 from Solnhofen; **C**, specimen MFN 2236 P1383/7 MB.A.0410 from Eischstätt; **D**, specimen BSPG AS VII 192 from Solnhofen. Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

différents éléments qui les composent qu'il a ensuite mis en rapport les uns avec les autres. Du fait du matériel utilisé, certaines mesures et rapports utilisés par Förster (1966) sont assez douteux. En effet, les spécimens étudiés sont tous de petite taille et se présentent sous la forme de compressions. Ce mode de préservation induit nécessairement une certaine déformation et l'identification des limites de certaines structures comme le carpus ou le mérus est souvent assez délicate voire impossible. Les résultats de l'étude de Förster (1966) sont donc à prendre avec certaines réserves, et seuls les principaux sont exposés ci-après.

Les principaux résultats de Förster indiquent que les proportions entre les différentes régions du céphalothorax varient très peu en fonction de la taille, et donc de l'âge, des individus. Il en va de même pour la plaque intercalaire. Au niveau des péréiopodes, on constate que pour la première paire les pinces grandissent plus rapidement que le carpus, qui lui-même grandit plus vite que le mérus. Dans le cas des P2-P3, les pinces et le mérus grandissent tous les deux plus rapidement que le carpus. Plus précisément, concernant les pinces des P1, les proportions du propode et du dactyle restent identiques. Enfin, si les P2-P5 conservent à peu près les mêmes proportions par rapport à la taille de la carapace, cette dernière a tendance à devenir plus petite par rapport à la taille de la première paire de péréiopodes.

En conclusion, d'après les travaux de Förster (1966), en grandissant, les pinces des P1 d'*E. modestiformis* tendent à devenir plus grandes par rapport à la carapace et au carpus et mérus des P1. S'il est possible d'émettre l'hypothèse que ce résultat puisse être généralisé à l'ensemble des érymides, il est impossible de la vérifier chez d'autres espèces et d'autres genres faute de fossiles assez complets suffisamment nombreux. Néanmoins, des études de la croissance allométrique réalisées sur des espèces de décapodes actuelles, comme le homard

Homarus americanus (Astacidea ; Cadrin 1995), la langoustine *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) (Astacidea ; Farmer 1974), la galathée *Munida rugosa* (J. C. Fabricius, 1775) (Anomura Macleay, 1838 ; Claverie & Smith 2009), les mâles de l'écrevisse *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Astacidea ; Aiken & Waddy 1992) ou encore le crabe *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Brachyura Linnaeus, 1758 ; Negreiros-Fransozo *et al.* 2003), semblent indiquer que l'accroissement de la taille relative des pinces de P1 par rapport à la carapace se retrouve chez les représentants de différents infraordres. Cela suggère que cette croissance allométrique est assez courante chez les décapodes. Il n'est donc pas surprenant de constater que ce phénomène ce produisait aussi chez *E. modestiforme* et probablement chez les autres érymides.

Mode de croissance

Que ce soit aux stades larvaires ou à l'état adulte, les crustacés décapodes grandissent toute leur vie par mues successives, et les érymides ne font pas exception (Van Straelen 1925 ; Glaessner 1969 ; Charbonnier *et al.* 2012b ; Rötzer & Haug 2015). De fait, plus les individus d'une espèce donnée sont de grande taille, plus ils sont vieux.

Plusieurs spécimens ont une disposition de leurs différents éléments caractéristique des exuvies. Dans ce cas, les deux flancs de la carapace sont séparés le long de la suture dorsale. Cette séparation est généralement associée à un décalage de la partie postérieure des deux flancs, qui restent souvent liées l'un à l'autre dans leur partie antérieure (Fig. 163A). Parfois, les deux flancs liés dans leur partie postérieure effectuent une rotation aboutissant à une disposition plane, ce qui donne au fossile un aspect en ailes de papillon caractéristique (Fig. 163D-E). Sur d'autres spécimens on constate aussi une désolidarisation de la carapace et du sternum (Fig. 163C). Dans le cas d'une exuvie, le pléon est lui aussi séparé de la carapace (Fig. 163B).

La position des différents éléments des exuvies des Erymoidea permet de retracer le déroulement de la mue chez ces crustacés éteints (Fig. 164). Celle-ci commence par la rupture dorsale de la jonction de la carapace et du premier somite abdominal (Fig. 164-1). Tandis que l'animal commence à s'extraire de son ancien tégument par l'arrière de la carapace, le pléon se détache du reste de l'exosquelette, la suture dorsale de la carapace se rompt et le sternum commence à se désolidariser dans sa partie postérieure (Fig. 164-2). Alors que l'animal achève sa mue, le pléon est soit complètement détaché de la carapace, soit encore rattaché ventralement au sternum. Celui-ci n'est plus maintenu à l'ancienne carapace que dans sa partie antérieure. La carapace a quant à elle poursuivi son basculement vers le haut et l'avant, la suture dorsale est rompue jusqu'au niveau de la plaque intercalaire de sorte que le décalage des deux flancs s'est accentué postérieurement (Fig. 164-4). Une fois la mue achevée, l'animal abandonne son exuvie (Fig. 164-4) qui sera par la suite éventuellement fossilisée entièrement ou partiellement. Ce mode d'exuviation pouvant être déduit des fossiles est très similaire à celui des Astacidea actuels.

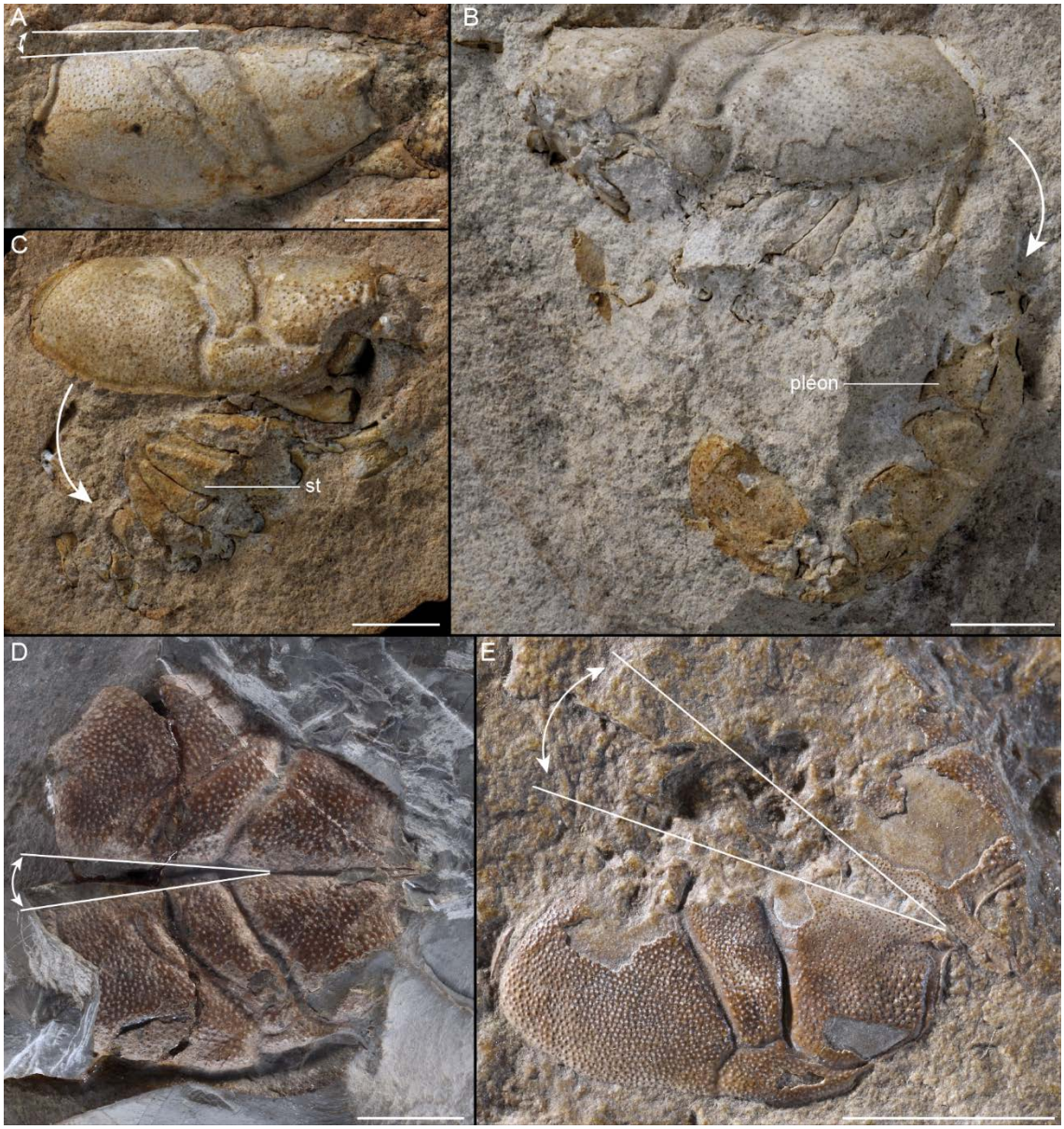


Fig. 163 : Différents aspects d'exuvies d'érymides. **A**, spécimen MNHN.F.A29472 d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) de l'Oxfordien de Montcey (France) ; **B**, spécimen MNHN.F.A29468 d'*E. ventrosum* de l'Oxfordien de Mailley (France) ; **C**, spécimen MNHN.F.A29476 d'*E. ventrosum* de l'Oxfordien de Haute-Saône (France) ; **D**, holotype OSUG.UJF-ID 11152 de *Stenodactylina delphinensis* (Moret, 1946) du Berriasien de Noyarey (France) ; **E**, holotype MNHN.F.J03351 de *Tethysastacus tithonius* Devillez *et al.*, 2016 du Valanginien de Laciterne-Boisset (France). Les traits marquent l'alignement de la suture dorsale et les flèches le mouvement des différents éléments. Échelles : 1 cm. Photographies : C. Lemzaouda (A, C), L. Cazes (B, D, E).

Fig. 163: Different aspects of erymids molts. **A**, specimen MNHN.F.A29472 of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from the Oxfordian of Montcey (France); **B**, specimen MNHN.F.A29468 of *E. ventrosum* from the Oxfordian of Mailley (France); **C**, specimen MNHN.F.A29476 of *E. ventrosum* from the Oxfordian of Haute-Saône (France); **D**, holotype OSUG.UJF-ID 11152 of *Stenodactylina delphinensis* (Moret, 1946) from the Berriasian of Noyarey (France); **E**, holotype MNHN.F.J03351 of *Tethysastacus tithonius* Devillez *et al.*, 2016 from the Valanginian of Laciterne-Boisset (France). The lines shows the alignment of dorsal suture and the arrows show the movement of the different elements. Scale bars: 1 cm. Photographs: C. Lemzaouda (A, C), L. Cazes (B, D, E).

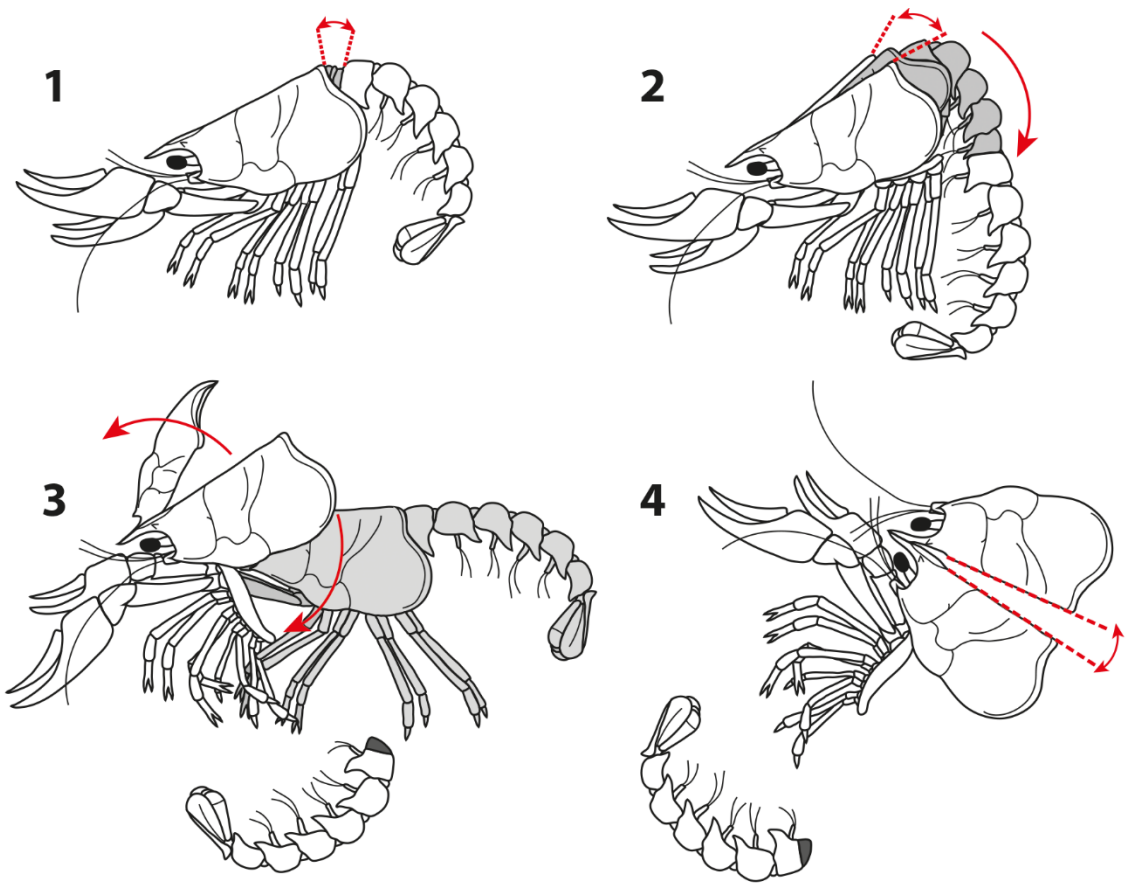


Fig. 164 : Déroulement de l'exuviation chez les érymides. Schémas : J. Devillez.
Fig. 164: Stages of the molting process of erymids. Line drawings: J. Devillez.

9. MODE DE VIE ET HABITATS

Mode de vie

Les Erymoidea étant aujourd'hui éteints, il est difficile d'en connaître le mode de vie. Il est cependant raisonnable de supposer que le mode de vie des Astacidea actuels était assez proche.

Les érymides sont des animaux exclusivement marins dont les individus juvéniles des calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne permettent de confirmer que leur cycle de vie est d'abord planctonique avant de devenir benthique.

Concernant les individus adultes, leur morphologie reflète certaines adaptations assez évidentes apportant quelques éléments au sujet de leur mode de vie. En effet, les appendices céphaliques que sont les yeux les antennes et les antennules de ces crustacés sont d'une grande importance dans la perception de leur environnement. Les yeux, visibles généralement chez certains individus issus de Lagerstätten, sont pédonculés, globuleux et composés de nombreuses ommatidies. La rareté de leur préservation ne permet pas d'établir l'existence d'une relation entre la taille des yeux et la profondeur du milieu de vie des individus. Cependant, leur présence indique que les érymides devaient vivre plutôt à des profondeurs auxquelles parvient la lumière du Soleil. De plus, deux fossiles d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) issus de gisements différents ont leurs yeux préservés. L'un de ces spécimens vient de l'environnement bathyal de La Voulte (Fig. 165A) et le second est de provenance inconnue (Fig. 165B). Ce dernier a une gangue marneuse qui suggère un environnement de dépôt assez calme qui pourrait être comparable à celui des argiles du Crétacé inférieur de Speeton (Royaume-Uni). Ces argiles ont notamment livré le néotype d'*Eryma sulcatum* Harbort, 1905, dont les yeux sont eux aussi préservés (Fig. 86A). Ces argiles se sont vaisemblablement déposées dans un environnement de plate-forme peu profonde, sans doute de moins de 100 m, assez éloignée du littoral et soumise à de très faibles courants (Kaye 1964 ; Neale 1968). Il apparaît que le spécimen de La Voulte a des yeux proportionnellement plus grands que ceux de l'autre spécimen et d'*E. sulcatum*. Cette différence de taille relative des yeux pourraient peut-être s'expliquer par la bathymétrie.

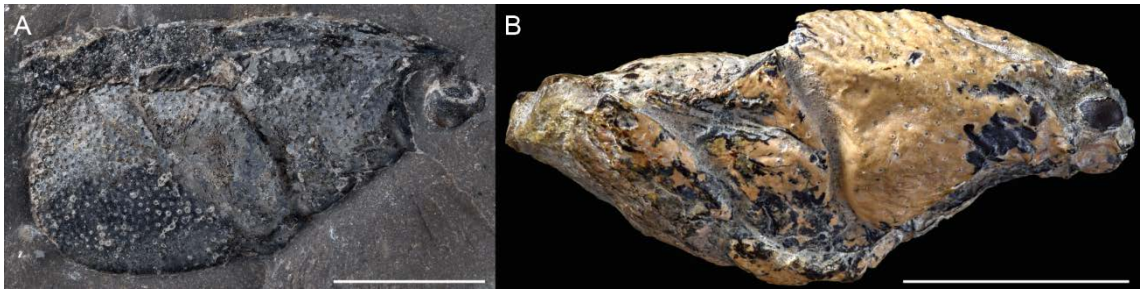


Fig. 165 : Spécimens d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) dont les yeux sont préservés. **A**, spécimen MNHN.F.A59527 du Callovien de La Voulte (France) ; **B**, spécimen MNHN.F.A59528 de provenance inconnue. Échelles : 1 cm. Photographies : L. Cazes.

Fig. 165: Specimens of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) preserved with their eyes. **A**, specimen MNHN.F.A59527 from the Callovian of La Voulte (France); **B**, specimen MNHN.F.A59528 of unknown provenance. Scale bars: 1 cm. Photographs: L. Cazes.

Les antennes et antennules des érymides sont identiques à ceux des Astacidea actuels, leur rôle est donc probablement identique. Ils permettent de percevoir l'environnement par le toucher et font office de chimiorécepteurs. Les pores observés à la surface des pinces de P1 d'*Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 qui pouvaient servir d'insertion à des soies sensorielles (Fig. 32) avaient d'ailleurs sans doute un rôle similaire à ceux des antennes et antennules dans la perception de l'environnement et des individus.

La morphologie des pinces des P1 est sans doute aussi le reflet de modes de vie et d'alimentation différents. Si la fonction de couper et de broyer est communément retenue pour expliquer l'hétérochélie des pinces des actuels *Homarus* Weber, 1795 (Elner & Campbell 1981) ou du fossile *Notahomarus hakelensis* (Fraas, 1878) (Charbonnier *et al.* 2017) par exemple, des rôles similaires pourraient être attribués aux pinces de la plupart des Erymoidea, bien qu'ils ne présentent généralement pas d'hétérochélie. Néanmoins, les pinces d'*Enoploclytia* M'Coy, 1849 semblent très spécialisées. En effet, les pinces d'*Enoploclytia* avec leurs doigts fins, très allongés, rectilignes et armés de fines dents ne paraissent pas adaptées à une fonction de broyage ou de découpage. D'après les observations réalisées sur *E. collignoni*, les pinces de ces érymides étaient aussi couvertes de soies sensorielles. Enfin, parmi les érymides, *Enoploclytia* a aussi la particularité de posséder un processus articulaire à l'extrémité distale externe du mérus allongé. Les résultats des travaux de Claverie & Smith (2007) sur les pinces de la galathée *Munida rugosa* (J. C. Fabricius, 1775) indiquent que la vitesse de fermeture des pinces munies de doigts rectilignes est plus rapide que celle des pinces munies de doigts incurvés, mais en parallèle la pression exercée est moins forte. Toutes ces caractéristiques peuvent rendre compte d'un possible rôle de capture pour les pinces d'*Enoploclytia*. En effet, la grande longueur des doigts permet de couvrir une zone assez large en avant de l'animal. Le mouvement d'une proie potentielle à proximité serait détecté par les soies sensorielles et un éventuel contact avec elles pourrait déclencher une fermeture réflexe de la pince. Les nombreuses dents des bords occlusaux des doigts empêcheraient alors la proie de s'échapper. L'allongement du processus articulaire du mérus aurait pu avoir pour fonction de bloquer les éventuels mouvements violents des P1 vers l'extérieur que pourraient provoquer une proie se débattant pour tenter de s'échapper.

Contrairement à *Enoploclytia*, *Palaeastacus* avait des pinces munies de doigts larges munis de dents larges et coniques (Fig. 166B). De telles pinces semblent bien adaptées à une fonction de broyage.

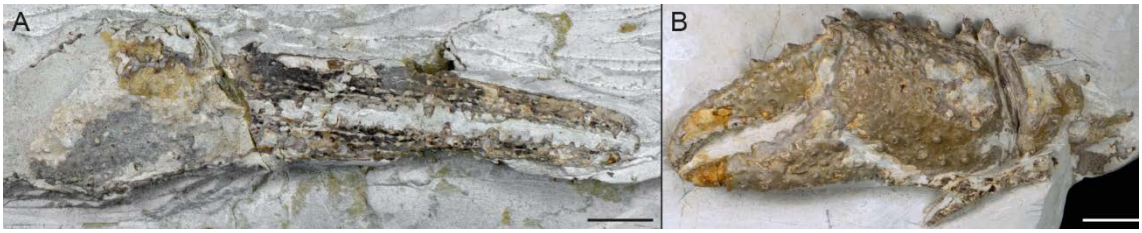


Fig. 166 : Pinces de P1 typiques d'*Enoploclytia* M'Coy, 1849 et de *Palaeastacus* Bell, 1850 du Crétacé supérieur du Royaume-Uni. **A**, spécimen NHMUK non numéroté d'*E. leachii* (Mantell, 1822) ; **B**, spécimen NHMUK I.1976 de *P. sussexiensis* (Mantell, 1824). Échelles : 1 cm. Photographies : J. Devillez.

Fig. 166: Typical P1 chelae of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 and *Palaeastacus* Bell, 1850 from the Late Cretaceous of United Kingdom. **A**, specimen NHMUK without number of *E. leachii* (Mantell, 1822); **B**, specimen NHMUK I.1976 of *P. sussexiensis* (Mantell, 1824). Scale bars: 1 cm. Photographs: J. Devillez.

Il est donc possible que les représentants d'*Enoploclytia* aient été des prédateurs se nourrissant de proies potentiellement rapides dépourvues de carapace externe – comme des poissons – ou

ayant une carapace de faible épaisseur – des crustacés nageurs comme des crevettes – ou encore des mollusques dépourvus de coquilles. La plupart des autres érymides, et en particulier *Palaeastacus,* devaient quant à eux être plus à même de se nourrir de proies possédant un exosquelette externe résistant – comme des oursins, des gastropodes ou d'autres crustacés. L'exploitation de ressources alimentaires différentes, et donc l'absence de compétition, est sans doute un des principaux éléments ayant permis à *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) et *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) de cohabiter et de prospérer dans la mer de la craie au Crétacé supérieur.

D'une manière générale, il est vraisemblable que les érymides, à l'image d'*Homarus* Weber, 1795 et *Nephrops* Leach, 1814 aient été des organismes opportunistes, autant chasseurs que charognards (Loo *et al.* 1993 ; Cristo 1998 ; Cristo & Cartes 1998).

Indépendamment de la morphologie de leurs pinces, la plupart des Erymoidea présentent un bombement au niveau de l'insertion des muscles mandibulaires (zone ω). Cela laisse supposer que les muscles contrôlant les mouvements des mandibules pouvaient être assez puissants, sans doute capables de broyer des aliments assez résistants.

Le fait d'avoir un pléon allongé muni de pléopodes suggère que les Erymoidea, comme les autres Pleocyemata Burkenroad, 1963, portaient leurs œufs fixés sur leurs pléopodes. De plus, il est probable que pour échapper rapidement à une attaque de puissantes et rapides contractions du pléon pouvaient être effectuées. Il a aussi été observé que ces mouvements du pléon peuvent être utilisés pour attaquer des congénères (Cushing & Reese 1998) chez *Enoplometopus* A. Milne-Edwards, 1862, qui est un homard aggressif.

Si les homards sont généralement des animaux territoriaux n'effectuant pas de grandes migrations, vivant dans un – ou quelques – terrier (Ennis 1984) pouvant se montrer agressifs avec les intrus, en particulier lorsqu'ils sont du même sexe (Cushing & Reese 1998), il est impossible de savoir s'il en allait de même pour les érymides, même si cela est probable.

Milieux de vie

Les érymides se sont répandus dans le monde entier, s'implantant dans des environnements très variés de par leur profondeur, leur température ou la nature du substrat (Schweitzer & Feldmann 2014).

La présence à presque toutes les latitudes de ces crustacés au cours du Mésozoïque témoigne de leur faculté d'adaptation à différentes températures. De plus, la tolérance environnementale des érymides se retrouve à travers leur présence relativement importante dans des dépôts de natures très différentes. Ainsi, les calcaires lithographiques du sud de l'Allemagne proviennent d'environnements calmes de type lagon ou de plate-forme carbonatée très peu profonde bordées de récifs sans doute plus agités (Frickhinger 1994 ; Garassino & Schweigert 2006) et les faunes d'érymides du Crétacé supérieur de Madagascar proviennent de formations gréseuses à grains fins mais assez anguleux témoignant de la proximité du littoral.

Eryma ventrosum (Meyer, 1835) est quant à elle présente dans :

- des vasières ouvertes au large mais sous influence d'apports du litoral dans le Callovo-Oxfordien de Normandie (France ; Rioult *et al.* 1989) ;
- du Terrain à Chailles de Haute-Saône (France) issu d'un milieu de plate-forme assez profonde (100 -150 m ; Charbonnier *et al.* 2012b) ;

- du gisement à conservation exceptionnelle de la Voulte avec son environnement bathyal profond d'au moins 200 m (les faunes d'octopodes cirrates et vampyromorphes laissant même supposer une profondeur d'au moins 400 ou 500 m ; Charbonnier 2009)

La présence d'une même espèce dans ces gisements issus de différents environnements démontrent la faible influence du type de substrat et de la profondeur sur sa répartition.

Enfin, les spécimens de *Palaeastacus sussexiensis* et d'*Enoploclytia leachii* se sont répandus sur les fonds de la mer de la craie du Crétacé supérieur, dont la profondeur pouvait aller de 50 à 600 m (Reid 1973 ; Hancock 1975 ; Kennedy & Garrison 1975).

Il semblerait que les érymides étaient assez faiblement affectés par les contraintes environnementales liées à la profondeur, la température ou au substrat. Cette grande tolérance environnementale se retrouve chez des Astacidea actuels. En effet, si *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758) se trouve jusqu'à 150 m de profondeur et n'est présent que dans des eaux assez froides (Prodöhl *et al.* 2006), son proche parent américain *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 et *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) peuvent se retrouver à plus de 700 m de profondeur (Cooper & Uzmann 1971 ; Figueiredo 1988 ; Abelló *et al.* 1988).

10. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Conclusions

Cette nouvelle étude sur les érymides a abouti à une profonde transformation de la conception du groupe. Cette refondation s'appuie sur une révision des quelques 120 espèces regroupées jusqu'à présent au sein d'une unique famille, les Erymidae (Schweitzer *et al.* 2010). Le travail de révision systématique avec l'identification de la zone post-orbitaire, caractéristique de certains érymides, et la mise au clair de la définition des genres et espèces a fourni la base solide nécessaire à l'étude phylogénétique du groupe. La phylogénie indique que les érymides sont de proches parents des homards et écrevisses actuels et constituent un groupe particulier au sein de l'infra-ordre des Astacidea : les Erymoidea. La topologie de l'arbre de strict consensus au sein de cette superfamille met en évidence une systématique plus complexe que ce qui était reconnu jusqu'à présent. De fait, les six genres appartenant à cette superfamille se répartissent dans deux familles caractérisées par la présence ou non d'une zone post-orbitaire. Les Enoploclytidae n. fam. incluent les genres *Enoploclytia* M'Coy, 1849 et *Pustulina* Quenstedt, 1857, tous deux dépourvus de zone post-orbitaire. Les Erymidae, désormais définis par la présence de la zone post-orbitaire se subdivisent en deux sous-familles, les Eryminae Van Straelen, 1925 incluant *Eryma* Meyer, 1840, *Palaeastacus* Bell, 1850 et *Stenodactylina* Beurlen, 1928 et les Tethysastacinae n. s.-fam. incluant uniquement *Tethysastacus* Devillez *et al.* 2016, caractérisé par la simplicité de l'architecture des sillons de sa carapace. Un autre résultat important de l'analyse phylogénétique est que l'actuel *Enoplometopus* A. Milne-Edwards, 1862 ne fait pas partie des Erymoidea malgré la présence d'une potentielle plaque intercalaire. Les érymides sont donc bel et bien éteints et la présence d'une plaque intercalaire chez ces crustacés et *Enoplometopus* ne serait probablement que le résultat d'une convergence.

Avec 75 espèces reconnues à l'issu de ce travail, toutes marines, les érymides sont présents dès la fin du Paléozoïque et sont répartis pratiquement dans le monde entier au Jurassique à travers les Eryminae. Les Enoploclytidae prennent ensuite de l'importance au cours du Crétacé et persistent jusqu'au Paléocène alors que les dernières occurrences d'Eryminae ne dépassent pas le Campanien. La présence de ces crustacés sur près de 200 Ma et le fait qu'ils aient franchi trois crises biologiques reconnues comme majeures (limite Paléozoïque – Mésozoïque, fin du Trias, limite Mésozoïque – Cénozoïque) témoignent du succès évolutif important de ces crustacés.

Une des clés de ce succès est sûrement liée au fait que les érymides devaient avoir une tolérance assez importante vis-à-vis de leur environnement. Cela leur a permis de conquérir des milieux de profondeurs, températures et de substrats variés, allant des lagons peu profonds du sud de l'Allemagne jusqu'à l'environnement bathyal de La Voulte. Cette tolérance importante, constatée jusqu'à l'échelle de l'espèce grâce à l'étude d'*Eryma ventrosum*, rendait les érymides assez résistants aux modifications de leur milieu de vie.

L'étude morphométrique des sillons de la carapace d'*E. ventrosum* a aussi permis de conforter leur intérêt taxinomique chez les érymides. Leur position est en effet très stable dans le temps et est très peu soumise aux variabilités intraspécifiques. Ceci va dans le sens du constat de Förster (1966) : les érymides ont une morphologie très conservatrice au cours du temps. Le fait qu'une morphologie perdure dans le temps peut être interprété comme une autre conséquence du succès évolutif des érymides.

La morphologie conservatrice des érymides est cependant à relativiser. En effet, contrairement aux sillons de la carapace, l'étude d'*E. ventrosum* et de *Palaeastacus sussexiensis* a permis de mettre en évidence une variabilité intraspécifique marquée au niveau des pinces des P1. Il apparaît donc évident que pour les érymides la variabilité intraspécifique ne s'exprime pas avec la même intensité selon les éléments anatomiques considérés.
Les différentes morphologies des pinces des P1 des genres d'érymides sont peut-être aussi le reflet de modes de vie différents, en particulier pour ce qui concerne l'exploitation des ressources alimentaires. Parmi ces différentes morphologies, celles des pinces d'*Enoploclytia* sont marquantes car très particulières. En effet, les pinces des autres genres d'érymides semblent plutôt faites pour couper ou broyer, supposant une alimentation incluant des organismes possédant un exosquelette résistant, alors que celles d'*Enoploclytia* pourraient avoir un rôle de capture de proies potentiellement assez vives et faiblement protégées. Ainsi, l'occupation de différentes niches écologiques par les érymides est sans doute une autre clé du succès de ces crustacés, qui leur a assuré une place de premier plan au sein des faunes carcinologiques du Mésozoïque.

Perspectives

Ce travail a permis de mettre à jour les connaissances sur les érymides apportées par la littérature ancienne et d'éliminer de nombreuses confusions qui s'y sont glissées et ont persistées depuis le XIX^{e} siècle. Ce nouveau regard sur le groupe a de plus été l'occasion d'apporter de nouveaux éléments systématiques, phylogénétiques et écologiques. Cependant, le mode de vie des érymides demeure largement méconnu et les comparaisons avec les Astacidea actuels ont leurs limites. Des scans par microtomographie aux rayons X effectués à la plate-forme AST-RX du Muséum sur des spécimens de La Voulte préservés en trois dimensions n'ont pas pu être traités au cours de cette thèse, faute de temps. Ces données, inédites sur ces crustacés, pourraient apporter des informations sur leurs yeux et leur anatomie interne. De fait, l'éventuelle préservation d'organes internes, de contenus stomacaux ou de fibres musculaires seraient une source importante d'informations à même d'améliorer notre compréhension du mode de vie et du succès évolutif des érymides.

La nature fragmentaire et discontinue du registre fossile des érymides est un frein important aux interprétations paléobiogéographiques et empêche aussi de retracer une histoire évolutive précise du groupe. Ainsi, l'absence de fossiles d'érymides connus au Trias pose question. Où étaient-ils ? De même, le nombre relativement faible de fossiles d'érymides rend difficile l'évaluation de l'impact des crises traversées au cours de leur histoire. De nouveaux fossiles, en particulier en dehors de l'Europe, seraient donc nécessaires pour combler les lacunes actuelles et compléter nos connaissances sur ces crustacés.

Enfin, les raisons de la disparition des érymides demeurent elles aussi énigmatiques. En effet, leur longue histoire évolutive et leur répartition suggèrent d'importantes facultés d'adaptation. Est-ce que l'émergence de nouvelles formes telles qu'*Hoploparia* M'Coy, 1849 ou *Oncopareia* Bosquet, 1854 à partir du Crétacé pourraient avoir contribué à une compétition plus rude ayant affaibli les érymides ? Une étude de l'évolution de la diversité des différents groupes de homards au cours du Mésozoïque tenant compte des grands changements environnementaux pourrait être un moyen d'apporter une réponse à cette question.

11. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABELLÓ P., VALLADARES F. J. & CASTELLÓN A. 1988. — Analysis of the structure of decapod crustacean assemblages off the Catalan coast (North-West Mediterranean). *Marine Biology* 98: 39-49.

ABRÀMOFF, M. D., MAGALHÃES, P. J. & RAM, S. J. 2004. — Image Processing using ImageJ. *Biophotonics International* 11 (7): 36-42.

ADKINS W. S. 1928. — Handbook of Texas Cretaceous fossils. *University of Texas Bulletin* 2838: 5-385.

AGUIRRE-URRETA M. B. 1982. — Crustaceos Decapodos Barremianos de la region del Tucu-Tucu, Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina* 19 (3-4): 303-317.

AGUIRRE-URRETA M. B. 1989. — The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. *Palaeontology* 32 (3): 499-552.

AGUIRRE-URRETA M. B. & RAMOS V. A. 1981. — Crustaceos Decapodos del Cretacico Inferior de la Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur* 2: 599-623.

AHYONG S. T. 2006. — Phylogeny of the clawed lobsters (Crustacea: Decapoda: Homarida). *Zootaxa* 1109: 1-14.

AHYONG S. T., CHAN T.-Y. & BOUCHET P. 2010. — Mighty claws: a new genus and species of lobster from the Philippine deep sea (Crustacea, Decapoda, Nephropidae). *Zoosystema* 32 (3): 525-535.

AHYONG S. T. & O'MEALLY D. 2004. — Phylogeny of the Decapoda Reptantia: resolution using three molecular loci and morphology. *The Raffles Bulletin of Zoology* 52 (2): 673-693.

AIKEN D. E. & WADDY S. L. 1992. — The growth process in crayfish. *Reviews in Aquatic sciences* 6: 335–381.

ALBRECHT, H. 1981. — Zur Deutung der Carapaxfurchen der Astacidea (Crustacea, Decapoda). *Zoologica Scripta* 10: 265-271.

AMATI L., FELDMANN R. M. & ZONNEVELD J.-P. 2004. — A new family of Triassic lobsters (Decapoda: Astacidea) from British Columbia and its phylogenetic context. *Journal of Paleontology* 78 (1): 150-168.

ANDERSON, M. J. 2001. — A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.

ASSMANN P. 1927. — Die Decapodenkrebse des deutschen Muschelkalks. *Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt* 48: 332-356.

ASTROP T. I. 2011. — Phylogeny and evolution of Mecochiridae (Decapoda: Reptantia: Glypheoidea): an integrated morphometric and cladistic approach. *Journal of Crustacean Biology* 31 (1): 114-125.

BACHMAYER F. 1959. — Neue Crustaceen aus dem Jura von Stramberg (ČSR). *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1. Biologie, Mineralogie, Erdkunde, und verwandte Wissenschaften* 168: 937-944.

BACHMAYER F. & MALZAHN E. 1983. — Der erste Nachweis eines decapoden Krebses im niederrheinischen Kupferschiefer. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 85, A: 99-106.

BARRIENTOS Y. & LAVERACK M. S. 1986. — The larval crustacean dorsal organ and its relationship to the trilobite median tubercle. *Lethaia* 19: 309-313.

BARTHEL K. W., SWINBURNE N. H. M. & CONWAY MORRIS S. 1990. — Solnhofen: A study in Mesozoic palaeontology. Cambridge University press, Cambridge, 236 p.

BEAN W. 1839. — A catalogue of the fossils found in the Cornbrash Limestone of Scarborough. *Magazine of Natural History* 3: 57-62.

BEIKIRCH D. W. & FELDMANN R. M. 1980. — Decapod crustaceans from the Pflugerville Member, Austin Formation (Late Cretaceous: Campanian) of Texas. *Journal of Paleontology* 54 (2): 309-324.

BELL T. 1850. — Notes on the Crustacea of the Chalk Formation, *in* DIXON F. (ed.), The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. Longman, Brown, Green and Longmans, Londres: 344-345.

BELL T. 1857. — Crustacea of the London clay, *A monograph of the fossil malacostracous Crustacea of Great Britain*, Part I. Palaeontographical Society Monograph, Londres, 40 p.

BELL T. 1863. — Crustacea of the Gault and Greensand, *A monograph of the fossil malacostracous Crustacea of Great Britain*, Part II. Palaeontographical Society Monograph, Londres, 40 p.

BEURLEN K. 1927. — Zur Stammesgeschichte der jurassischen Macruren. *Paläontologische Zeitschrift* 8: 98–105.

BEURLEN K. 1928. — Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. *Palaeontographica* 70: 115-278.

BEURLEN K. 1933. — Crustacea Decapoda aus den Tendaguru-Schichten. *Palaeontographica* Suppl. **7** (2): 89-94.

BEURLEN K., GLAESSNER M. F. 1930. Systematik der Crustacea auf stammesgeschichtlicher Grundlage. *Zoologische Jahrbüch* 60: 49-84.

BILL P. C. 1914. — Über Crustaceen aus dem Voltziensandstein des Elsasses. *Mitteilungen der Geologischen Landesanstalt von Elsass-Lothringen* 8 (3): 289-338.

BIRSHTEIN J. A. 1956. — Desyatinogie rakobrznye paleogena Fergany. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva ispytatelei prirody* 61: 63-75.

BIRSHTEIN J. A. 1958. — Ein Vertreter der ältesten Ordo der Crustacea Decapoda Protoclitiopsis antiqua gen. nov. sp. nov. aus dem Permo West-Sibiriens. *Doklady Akademii Nauk, SSSR* 122: 477-480.

BISHOP G. A. 1986. — Taphonomy of the North American Decapods. *Journal of Crustacean Biology* 6 (3): 326-355.

BOAS J. E. V. 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtskabforhold. *Mémoires de l'Académie Royale de Copenhague* 6. B. Lunos, Copenhague, 210 p.

BOOKSTEIN F. L. 1991. — Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.

BOOKSTEIN F. L. 1997. — Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1 (3): 225-243.

BORRADAILE M. A. 1907. — On the classification of the Decapod Crustaceans. *The Annals and Magazine of Natural History* 7 (114): 457-486.

BOSQUET J. A. H. 1854. — Monographie des crustacés fossiles du terrain crétacé du Duché de Limbourg. A. C. Kruseman, Haarlem, 137 p.

BOUVIER E.-L. 1897. — Sur l'origine homarienne des crabes: étude comparative des Dromiacés vivants et fossiles. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 8 (8) : 34-110.

BRACKEN-GRISSOM H. D., AHYONG S. T., WILKINSON R. D., FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., BREINHOLT J. W., BENDALL M., PALERO F., CHAN T.-Y., FELDER D. L., ROBLES R., CHU K.-H., TSANG L.-M., KIM D., MARTIN J. W. & CRANDALL K. A. 2014. — The emergence of lobsters: phylogenetic relationships, morphological evolution and divergence time comparisons of an ancient group (Decapoda: Achelata, Astacidea, Glypheidea, Polychelida). *Systematic Biology* 63 (4): 457-479.

BRAVI S., GARASSINO A., BARTIROMO A., AUDO D., CHARBONNIER S., SCHWEIGERT G., THÉVENARD F. & LONGOBARDI C. 2014. — Middle Jurassic Monte Fallano Plattenkalke (Campania, southern Italy): first report on terrestrial plants, decapod crustaceans and fishes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 272 (1): 79-107.

BREITHAUPT T. & TAUTZ J. 1990. — The sensitivity of crayfish mechanoreceptors to hydrodynamic and acoustic stimuli, *in* WIESE K., KRENZ W. D., TAUTZ J., REICHERT H., MULLONEY B. (eds), Frontiers in Crustacean Neurobiology. Advance in Life Sciences. Birkhäuser, Bâle: 114-120.

BRONN H. G. 1849. — Index Palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. Schweizerbart, Stuttgart, 980 p.

BRONN H. G. 1851-1852. — Vierte Periode. Kreide-Gebirge, *in* H. G. BRONN & F. ROEMER, Eds., Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen bezeichendstein Versteinerungen, part. 4. E. Schweizerbart, Stuttgart, 412 p.

BRÜNNICH M. T. 1772. — Zoologiae Fundamenta praelectionibus academicis accomodata. Grunde i Dyrelaeren. Hafniae & Lipsiae, Copenhague et Leipzig, 254 p.

BURKENROAD M. D. 1963. — The evolution of the Eucarida, (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record. *Tulane Studies in Geology* 2 (1): 3-17.

CADRIN S. X. 1995. — Discrimination of American lobster stocks off southern New England based on secondary sex character allometry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 52 (12): 2712-2723.

CANNON, G. 1960. — Leptostraca, *in* BRONNS, H.G. (ed.), Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Arthropoda, Crustacea, Leptostraca, 5, 1-81. Geest & Portig, Leipzig.

CARPENTIER C., BRETON G., HUAULT V. & LATHUILIERE B. 2006. — Crustacés décapodes du Kimméridgien de Bure (Lorraine, France). *Geobios* 39 : 617-629.

CARRIOL R.-P. 1991. — Types et figurés de crustacés fossiles du Muséum d'Histoire naturelle de Boulogne-sur-Mer. *Bulletin de la Société Académique du Boulonnais* 2 : 222-225.

CARTER J. E. 1886. — On the Decapod Crustaceans of the Oxford Clay. – *The Quaterly Journal of the Geological Society of London* 42: 542-559.

CHARBONNIER S. 2009. — Le Lagerstätte de La Voulte un environnement bathyal au Jurassique. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 199, 272 p.

CHARBONNIER S. 2010. — Les gisements à conservation exceptionnelle dans les collections : l'exemple de La Voulte et de Montceau-les-Mines (France), *in* J.-P. SAINT MARTIN, S. SAINT MARTIN, G. OAIE, A. SEGHEDI & D. GRIGORESCU, Eds., Le patrimoine paléontologique - des trésors du fond des temps. Institut national de géologie et géoécologie marine, Bucarest, 296p.

CHARBONNIER S., AUDO D., CAZE B. & BIOT V. 2014a. — The La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte (Middle Jurassic, France). *Comptes rendus Palevol* 13 : 369-381.

CHARBONNIER S., AUDO D., GARASSINO A. & HYZNÝ M. 2017. — Fossil Crustacea of Lebanon. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 210, 252 p.

CHARBONNIER S., AUDO D., BARRIEL V., GARASSINO A., SCHWEIGERT G. & SIMPSON M. 2015. — Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. *Cladistics* 31: 231-249.

CHARBONNIER S. & GARASSINO A. 2012. — The marine arthropods from the Solnhofen Lithographic Limestones (Late Jurassic, Germany) in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. *Geodiversitas* 34 (4): 857-871.

CHARBONNIER S., GARASSINO A. & PASINI, G. 2012a. — Revision of Mesozoic decapod crustaceans from Madagascar. *Geodiversitas* 34 (2): 313-357.

CHARBONNIER S., GARASSINO A., SCHWEIGERT G., AUDO D. & FERNANDEZ S. 2014b. — New look at the lobster *Eryma greppini*, Oppel, 1861 (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Middle Jurassic of France and Switzerland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 272 (3): 331-339.

CHARBONNIER S., GARASSINO A., SCHWEIGERT G. & SIMPSON M. 2013. — A worldwide review of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda, Glypheoidea). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 205, 304 p.

CHARBONNIER S., PÉRÈS D. & LETENNEUR C. 2012b. — Exceptionally preserved crustaceans from the Oxfordian of eastern France (Terrain à Chailles Formation, Haute-Saône). *Geodiversitas* 34 (3): 531-568.

CHARBONNIER S., VANNIER J., HANTZPERGUE P. & GAILLARD C. 2010. — Ecological significance of the arthropod fauna from the Jurassic (Callovian) La Voulte Lagerstätte. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (1): 111-132.

CHARMANTIER G. 1998. — Ontogeny of osmoregulation in crustaceans: a review. *Invertebrate Reproduction and Development* 33: 177-190.

CLAVERIE T. & SMITH I. P. 2007. — Functional significance of an unusual chela dimorphism in a marine decapod: specialization as a weapon? *Proceedings of the Royal Society* 274: 3033-3038.

CLAVERIE T. & SMITH I. P. 2009. — Morphological maturity and allometric growth in the squat lobster *Munida rugosa*. *Proceedings of the Royal Society* 274: 3033-3038.

COOPER R. A. & UZMANN J. R. 1971. — Migrations and growth of deep-sea lobsters, *Homarus americanus*. *Science* 171: 288-290.

COPELAND M. J. 1960. — *Erymastacus bordenensis* a new Mesozoic decapod from the Canadian Arctic. *Geological Survey of Canada Bulletin* 60: 55-57.

CRISTO M. 1998. — Feeding ecology of *Nephrops norvegicus* (Decapoda: Nephropidae). *Journal of Natural History* 32: 1493-1498.

CRISTO M. & CARTES J. 1998. — A comparative study of the feeding ecology of norvegicus (L.), (Decapoda: Nephropidae) in the bathyal Mediterranean and the adjacent Atlantic. *Scientia Marina* 62 (1): 80-90.

CRÔNIER C. & COURVILLE P. 2004. — A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of north-east France. *Palaeontology* 47 (4): 999-1014.

CUSHING B. S. & REESE E. 1998. — Hawk-like aggression in the Hawaiian red lobster *Enoplometopus occidentalis*. *Behaviour* 135 (7): 863-877.

DANA J. D. 1852. — Crustacea Part. 1. United States exploring expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Volume 13. Sherman, Philadelphia: 685 p.

DE GRAVE S., PONTCHEFF N. D., AHYONG S. T., CHAN T.-Y., CRANDALL K. A., DWORSCHAK P. C., FELDER D. L., FELDMANN R. M., FRANSEN C. H. M., GOULDING L. Y. D., LEMAITRE R., LOW M. E. Y., MARTIN J. W., NG P. K. L., SCHWEITZER C. E., TAN S. H., THSUDY D. & WETZER R. 2009. — A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles Bulletin of Zoology*, supplement 21: 1-109.

DE GREGORIO A. 1884. Nuovi Decapodi titonici. *Il Naturalista Siciliano* 3: 134.

DERBY C. D. 1982. — Structure and function of cuticular sensilla of the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* 2 (1): 1-21.

DESMAREST A.-G. 1817. — Crustacés fossiles. P. 495-519 in : Société de Naturalistes et d'Agriculteurs (eds.), Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Appliquée aux Arts, à l'Agriculture, à l'Économie rurale et Domestique, à la Médecine, etc. Tome 7. Deterville, Paris.

DESMAREST A.-G. 1822. — Les crustacés proprement dits. P. 67-142 in: BRONGNIART A., DESMAREST A.-G. (eds.), Histoire naturelle des crustacés fossiles sous les rapports zoologiques et géologiques. F.-G. Levrault, Paris.

DEVILLEZ J. & CHARBONNIER S. 2017. — The genus *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications. *Bulletin de la Société Géologique de France* 188 (3) : 1-10.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S. & PEZY J.-P. 2018. — First Jurassic occurrence of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Crustacea: Decapoda: Erymidae). *Annales de Paléontologie* 104 : 143-148.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., HYŽNÝ M. & LEROY L. 2016. — Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. – *Geodiversitas* 38 (4): 515-541.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., KOCOVÁ VESELSKÁ M. & PEZY J.-P. 2017. — Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. *Proceedings of the Geologists' Association* 128: 779-797.

DOLLFUS A. 1863. — La faune kimméridgienne du Cap de la Hève, essai d'une révision paléontologique. Savy, Paris, 102 p.

DUMORTIER E. 1867. — Études paléontologique sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône, deuxième partie, Lias Inférieur. F. Savy, Paris, 252 p.

EICHER D. L. & DINER R. 1989. — Origin of the Cretaceous Bridge Creek cycles in the Western Interior, United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 74: 127-146.

ELNER R. W. & CAMPBELL A. 1981. — Force, function and mechanical advantage in the chelae of the American lobster *Homarus americanus* (Decapoda: Crustacea). *Journal of Zoology* 193: 269-286.

ENNIS G. P. 1984. — Territorial behavior of the american lobster *Homarus americanus*. *Transactions of the American Fisheries Society* 113 (3): 330-335.

ÉTALLON A. 1857. — Esquisse d'une description géologique du Haut-Jura et en particulier des environs de St-Claude avec une carte géologique et une planche de coupes. J.-B. Baillière et fils, Paris, 108 p.

ÉTALLON A. 1859. — Description des crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bulletin de la Société géologique de France* 16 : 169-205.

ÉTALLON A. 1861. — Notes sur les crustacés jurassiques du bassin du Jura. *Recueil agronomique, industriel et scientifique publié par la Société d'Agriculture de la Haute-Saône* 9: 129-171.

ÉTALLON A. & THURMANN J. 1862. — Lethea Bruntrutana ou études paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura bernois et en particulier les environs de Porrentruy. Schwartz, Luxeuil, 500 p.

ETTER W. 2002. — Solnhofen: Plattenkalk preservation with *Archaeopteryx*, *in* BOTTJER D. J. ETTER W., HAGADORN J. W. & TANG C. M. (eds.), Exceptionnal fossil preservation. A unique view on the evolution of marine Life: 327-352.

ETTER W. 2004. — Decapod crustaceans from the Middle Jurassic Opalinus Clay of northern Switzerland, with comments on crustacean taphonomy. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 97: 381-392.

ETHERIDGE JR. R. 1914. — The genus *Enoploclytia* in the Cretaceous rocks of Queensland. *Records of the Australian Museum* 10: 271-273.

EUDES-DESLONGCHAMPS E. 1842. — Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Crustacés fossiles. *Mémoire de la Société Linnéenne de Normandie* 7: 53-60.

EUDES-DESLONGCHAMPS E. 1878. — Études paléontologiques des divers niveaux jurassiques de la Normandie comprenant la description et l'iconographie de tous les fossiles vertébrés et invertébrés qu'ils renferment. Volume 2. Savy, Paris, 78 p.

FABRICIUS J. C. 1775. — Systema entomologiae : sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. Flansburgi et Lipsiae, 832 p.

FABRICIUS O. 1780. — Fauna Groenlandica, systematice sistens Animalia groenlandiae occidentalis hactenus indagata, quoad nomen specificum, triviale, vernaculumque ; synonyma auctorum plurium, descriptionem, locum, victum, generationem, mores, usum, capturamque singuli, prout detegendi occasio fuit, maximaque parte secundum proprias observationes. Hafniae et Lipsiae, 452 p.

FANTESCU O. D., FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., LAZĂR L. & STOICA M. 2018. — New lobsters and lobster-like decapods (Crustacea) from the Jurassic and Cretaceous of Romania. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 287 (1): 45-60.

FARMER A. S. 1974. — Relative growth in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *Journal of Natural History* 8: 605-620.

FELDMANN R. M. 1979. — *Eryma foersteri*, a new species of lobster (Decapoda) from the Jurassic (Callovian) of North America. *American Museum Novitates* 2668: 1-5.

FELDMANN R. M. 1981. — Paleobiogeography of North American lobsters and shrimps (*Crustacea*, *Decapoda*). *Geobios* 14 (4): 449-468.

FELDMANN R. M. 1984. — Decapod crustaceans from the Late Cretaceous and the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Journal*: 4-5.

FELDMANN R. M. & COPELAND M. J. 1988. — A new species of erymid lobster from Lower Jurassic strata (Sinemurian/Pliensbachian), Fernie Formation, Southwestern Alberta. *Contributions to Canadian paleontology* 379: 93-101.

FELDMANN R. M., CRISP G. & PIRRIE D. 2002. — A new species of glypheoid lobster, *Pseudoglyphea foersteri* (Decapoda: Astacidea: Mecochiridae) from the Lower Jurassic (Pliensbachian) of Raasay, Inner Hebrides, UK. *Palaeaontology* 45 (I): 23-32.

FELDMANN R. M. & GAŹDZICKI A. 1998. — Cuticular ultrastructure of fossil and living homolodromiid crabs (Decapoda: Brachyura). *Acta Palaeontologica Polonica* 43 (1): 1-19.

FELDMANN R. M. & HAGGART J. W. 2008. — A new species of lobster (Astacidea, Erymidae) from the Smithers Formation (Middle Jurassic) of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 44: 1791-1796.

FELDMANN R. M. & MCPHERSON C. B. 1980. — Fossil decapod crustaceans of Canada. *Geological Survey of Canada Paper* 79-16: 1-20.

FELDMANN R. M. & SCHWEITZER C. E. 2013. — A new Early Jurassic lobster (Decapoda: Glypheoidea: Glypheidae) from Lyme Regis, England. *Bulletin of the Mizunami Museum* 39: 1-5.

FELDMANN R. M. & SCHWEITZER C. E. 2017. — Collecting fossil decapods and other large crustaceans. *Journal of Crustacean Biology* 37 (2): 220-227.

FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., HU S., ZHANG Q., ZHOU C., XIE T., HUANG J., WEN W. 2012. Macrurous Decapoda from the Luoping biota (Middle Triassic) of China. *Journal of Paleontology* 86 (3): 425-441.

FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E. & KARASAWA H. 2015. — Crustacea, *in* SELDEN P. A. (ed.), *Treatise online*, Part R (Revised), *Arthropoda* 4 (1), Chapter 8I: 1-28.

FELDMANN R. M. & TITUS A. L. 2006. — *Eryma jungostrix* n.sp. (Decapoda; Erymidae) from the Redwater Shale of the Stump Formation (Jurassic; Oxfordian) of Utah. *Journal of Crustacean Biology* 26 (1): 63-68.

FERRY M. DE 1861. — Note sur l'étage Bajocien des environs de Mâcon (Saône et Loire).
Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, 12 : 1-46.

FERRY M. DE 1865. — Note sur les crustacés et les spongiaires de la base de l'étage Bathonien des environs de Mâcon. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 9 : 365-376.

FIGUEIREDO M. J. 1988. — Some decapod crustaceans captured by trawl in Nephrops grounds off the Portuguese south and southwest coasts. *International Council for the Exploration of the Sea*: C. M. 1988/k:2, 7 p.

FISCHER J.C. 2003. — Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 89 : 223-252.

FOREST J. & SAINT LAURENT M. DE 1989. — Nouvelle contribution à la connaissance de *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, à propos de la description de la femelle adulte. *Résultats des campagnes de Murorstom* 5: 75-92.

FÖRSTER R. 1965. — Decapoden der Neuburger Bankkalke (Mittel-Tithon) von Neuburg an der Donau. *Mitteilungen der Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 5: 137-149.

FÖRSTER R. 1966. — Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. *Palaeontographica* A125 (4-6): 61-175.

FÖRSTER R. 1967. — Die Reptanten Decapoden der Trias. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 128: 136-194.

FÖRSTER R. 1971. — Die Mecochiridae, eine spezialisierte Familie der mesozoischen Glypheoidea (Crustacea, Decapoda). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 137 (3): 396-421.

FÖRSTER R. & RIEBER H. 1982. — Der älteste Vertreter der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea, Decapoda), *Palaeastacus argoviensis* n. sp., aus dem unteren Dogger der Nordschweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae* 75 (3): 773-778.

FÖRSTER R. & SEYED-EMAMI K. 1982. — First occurrence of *Eryma bedelta* (QUENSTEDT) (Crustacea, Decapoda) from the Aalenian of Iran. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 22: 41-45.

FOX-STRANGEWAYS C. 1892. — The Jurassic rocks of Britain. Volume 2, Yorkshire – Tables of fossils. Eyre & Spottiswoode, Londres, 250 p.

FRAAS O. 1855. — Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Würtemberg* 11: 77-107.

FRAAS O. 1878. — Geologische aus dem Libanon.. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Würtemberg* 34: 257-391.

FRENTZEN K. 1937. — Über einige Decapoden aus dem Lias Delta Schmabens. *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland* 2 (1): 106-115.

FRICKHINGER K. A. 1994. — Die Fossilen von Solnhofen (The Fossils of Solnhofen). Goldschneck, Korb, 336 p.

FRITSCH A. 1878. — Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. F. Rivnac, Prague, 44 p.

FRITSCH A. 1889. — Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. 4. Die Teplitzer Schichten. *Das Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen*. F. Rivnac, Prague, 119 p.

FRITSCH A. 1893. — Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. 5. Priesener Schichten. *Das Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen*. F. Rivnac, Prague, 134 p.

FRITSCH A. & KAFKA J. 1887. — Die Crustaceen der Böhmischen Kreideformation. Prague, 53 p.

GARASSINO A. 1994. — The macruran decapod crustaceans of the Upper Cretaceous of Lebanon. *Paleontologia Lombarda*, nuova serie 3: 1-27.

GARASSINO A. 1996. — The family Erymidae Van Straelen, 1924 and the superfamily Glypheoidea Zittel, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano* 135: 333-373.

GARASSINO A., ARTAL P. & PASINI G. 2009. — New records of decapod macrurans from the Cretaceous of Catalonia and the Province of Castellón (Spain). *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 35: 87-95.

GARASSINO A. & FERRARI R. 1992. — I crostacei fossili de Trebiciano, sul Carso triestino. *Paleocronache* 2: 40-44.

GARASSINO A. & KROBICKI M. 2002. — *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 29: 51-59.

GARASSINO A. & RIGO R. 2008. — *Pseudoglyphea friulana* n. sp. (Decapoda, Astacidea, Mecochiridae) from the Upper Triassic (Carnian) of Dogna (Udine, Friuli-Venezia Giulia, NE Italy). *Atti della Societá italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia natural in Milano* 149 (1): 69-76.

GARASSINO A. & SCHWEIGERT G. 2006. — The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I. Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. *Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 34 (1): 1-64.

GAYET M., BELOUZE A. & ABI SAAD P. 2003. — Les poissons fossiles (Liban, Mémoire du temps). Déslris, Méloans-Revel, 158 p.

GEINITZ H. B. 1839-1842. — Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges. Dresde und Leipzig, 116 p.

GEINITZ H. B. 1849. — Das Quadersandsteingebirge oder Kreidegebirge in Deutschland. Craz and Gerlach, Freiburg: 292 p.

GEINITZ H. B. 1875. — Das Elbthalgebirge in Sachsen. *Palaeontographica* 20: 1-320.

GERASIMOV P. A. 1955. — The principles fossils of the Mesozoic in the central region of the European part of the USSR. Partie 2. Maison d'édition scientifique et technique gouvernementale sur la géologie et la protection nucléaire, Moscou, 89 p.

GERASIMOV P. A, MITTA V. V. & KOCHANOVA M.D. 1995. — Fossiles de l'étage Volgien de Russie centrale. VNIGNI, Moscou, 114 p.

GERASIMOV P. A, MITTA V. V., KOCHANOVA M.D. & TESAKOVA E. M. 1996. — Fossiles de l'étage Callovien de Russie centrale. VNIGNI, Moscou, 126 p.

GERMAR E. F. 1827. — Ueber die Versteinerungen von Solenhofen. Teutschland geognostisch-geologisch dargestellt und mit Charten und Zeichnungen erläutert. Keferstein, Weimar: 89-110.

GILL J. R. & COBBAN W. A. 1966 — The Red Bird Section of the Upper Cretaceous Pierre Shale in Wyoming, *with a section on* a new echinoid from the Cretaceous Pierre Shale of Eastern Wyoming, by P. M. Kier. *Geological Survey Professional Paper* 393-A: 1-72.

GILL J. R. & COBBAN W. A. 1973 — Stratigraphy and geologic history of the montana group and equivalent rocks, Montana, Wyoming, and North and South Dakota. *Geological Survey Professional Paper* 776: 1-37.

GLAESSNER M. F. 1929. — Crustacea Decapoda, *in* POMPECKJ J. F. (ed.), *Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 41*: 1-464.

GLAESSNER M. F. 1931. — Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 81 (3-4): 467-486.

GLAESSNER M. F. 1932. — Neue Krebsreste aus der Kreide. *Jahrbuch der Preussischen geologischen Landesanstalt* 53: 577-586.

GLAESSNER M. F. 1960. — The fossil decapod Crustacea of New Zealand and the evolution of the order Decapoda. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 31: 1-63.

GLAESSNER M. F. 1969. — Decapoda, *in* MOORE R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, *Arthropoda* 4 (2): 399-533.

GOLOBOFF P. A., FARRIS J. S. & NIXON K. C. 2008. — Tree analysis using new technology version 1.1. *Willi Henning Society*.

GOSSELET J. 1881. — Esquisse géologique du Nord de la France et des contrées voisines. Terrains secondaires. 2nd fascicle. Six-Horemans, Lille, 277 p.

GOSSELET J. 1883. — Esquisse géologique du Nord de la France et des contrées voisines. Terrains tertiaires. 3rd fascicule. Six-Horemans, Lille, 19 plates.

GÜMBEL C. W. 1868. — Geognostische Beschreibung des ostbayerischen Grenzgebirges oder des bayerischen und oberpfälzer Waldgebirges. J. Perthes, Gotha: 968 p.

HAGEN H. A. 1870. — Illustrated catalogue of the museum of comparative zoology at Harvard college. Monograph of the North American Astacidae n°3. Sever & Francis, Cambridge, 109 p.

HALLEZ P. 1869. — Note sur les pattes thoraciques d'un crustacé (*Hoploparia* ?), trouvées dans les carrières de craie de Lezennes. *Mémoires de la Société impériale des sciences de l'agriculture et des arts de Lille* 3 (7): 297-300.

HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001. — PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9 p.

HANCOCK J. M. 1975. — The petrology of the Chalk. *Proceedings of the Geologists' Association* 86 (4): 499-535.

HANSEN H. J. 1921. — On the postembryonic occurrence of the median "dorsal organ" in crustacea malacostraca, *in* HANSEN H. J. (ed.), Studies on Arthropoda I. B. Luno, Copenhague : 66-80.

HARBORT E. 1905. — Die Fauna der Schaumburg-Lippechden Kreidemulde. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt*, Neue Folge 45: 10-22.

HAUFF B. 1953. — Das Holzmadenbuch. Wolf, Öhringen, 54 p.

HÉE A. 1924. — Catalogue critique des crustacés jurassiques du Calvados et de l'Orne. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* (**7**), 6: 126-157.

HYŽNÝ M., SCHLÖGL J., CHARBONNIER S., SCHWEIGERT G., RULLEAU L. & GOUTTENOIRE M. 2015. — Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Belmont (Beaujolais, France). *Geobios* 48: 371-384.

ICZN 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. *International Trust for Zoological Nomenclature*. The Natural Museum, Londres, v-xxix, 1-306.

ILYIN I. V. 2000. — Histoire de l'étude des décapodes fossiles du Cénozoïque et du Mésozoïque de l'Eurasie du Nord. *Proceedings of the undergraduate and postgraduate student international conference on fundamental sciences* 5: 151-156.

JAGT W. M. & FRAAIJE R. H. B. 2002. — The erymid lobster *Enoploclytia leachii* (MANTELL, 1822) from the Upper Campanian of northeast Belgium. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 72: 91-95.

JAGT W. M., JAGT-YAZYKOVA E. A. & KIJOK R. 2015. — Notes on Turonian decapod crustacean body fossils and ichnotaxa from Odra Nowa quarry, Opole (Southwest Poland). *Nature Journal* 48: 101-113.

JOLEAUD L. & HSU T.-Y. 1935. — Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergou, Niger français). *Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 13 (6): 99-110.

KARASAWA H., OHARA M. & KATO H. 2008. — New records for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 60 (1): 101-110.

KARASAWA H., SCHWEITZER C. E. & FELDMANN R. M. 2013. — Phylogeny and systematics of extant and extinct lobsters. *Journal of Crustacean Biology* 33 (1): 78-123.

KATO H., TAKAHASHI T. & TAIRA M. 2010. — Late Jurassic decapod crustaceans from northeast Japan. *Palaeontology* 53 (4): 761-770.

KAYE P. 1964. — Observations on the Speeton Clay (Lower Cretaceous). *Geological Magazine* 101 (4): 340-356.

KENNEDY W. J. & GARRISON R. E. 1975. — Morphology and genesis of nodular chalks and hardgrounds in the Upper Cretaceous of southern England. *Sedimentology* 22: 311-386.

KLINGENBERG, C. P. 2011. — MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Ressources* 11: 353-357.

KLOMPMAKER A. A. 2013. — Extreme diversity of decapod crustaceans from the mid-Cretaceous (Late Albian) of Spain: Implications for Cretaceous decapod paleoecology. *Cretaceous Research* 41: 150-185.

KLOMPMAKER A. A. & FRAAIJE R. H. B. 2011. — The oldest (Middle Triassic, Anisian) lobsters from the Netherlands: taxonomy, taphonomy, paleoenvironment, and paleoecology. *Palaeontologia electronica* 14 (1): 1-16.

KLOMPMAKER A. A., HYZNÝ M. & JAKOBSEN S. L. 2015. — Taphonomy of decapod crustacean cuticle and its effect on the appearance as exemplified by new and known taxa from the Cretaceous-Danian crab *Caloxanthus*. *Cretaceous Research* 55: 141-151.

KLOMPMAKER A. A., SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M. & KOWALEWSKI M. 2013. — The influence of reefs on the rise of Mesozoic marine crustaceans. *Geology* 41 (11): 1179-1182.

KRAUSE H. P. G. 1891. — Die Decapoden des norddeutschen Jura. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 43: 171-225.

KRAUSE JR. R. A., PARSONS-HUBBARD K. & WALKER S. E. 2011. — Experimental taphonomy of a decapod crustacea: Long-term data and their implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 312: 350-362.

KUHN O. 1961. — Die Tier- und Pflanzenwelt des Solnhofener Schiefers mit vollständigem Artem- und Schriftenverzeichnis. *Geologica bavarica* 48: 5-68.

LAHUSEN J. 1894. — Über die russischen Krebsreste aus den jurassischen Ablagerungen und der unteren Wolgastufe. *Verhandlungen der Russischen Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft* 31 (2): 313-324.

LATREILLE P. A. 1802. — Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes. Tome 3. Dufart, Paris, 468 p.

LATREILLE P. A. 1829. — Les crustacés, les arachnides et les insectes, distribués en familles naturelles. Tome 1. Déterville & Crochard, Paris, 584 p.

LAVERACK M. S. & BARRIENTOS Y. 1985. — Sensory and other superficial structures in living marine Crustacea. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 123-136.

LEACH W. E. 1814. — Crustaceology, *in* BREWSTER D., LAND F. R. S & EDIN M. R. L. A. (eds.), The Edinburgh Encyclopaedia. Volume VII. Londres, 437 p.

LEONHARD R. 1897. — Die Fauna der Kreideformation in Oberschlesien. *Palaeontographica* 44: 11-70.

LINNAEUS C. 1758. — Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. – L. Salvii, Stockholm, 824 p.

LISSAJOUS M. 1907. — Sur un crustacé du Bathonien inférieur du Mâconnais. *Bulletin Trimestriel de la Société d'Histoire naturelle de Mâcon* 3 : 65-67.

LISSAJOUS M. 1923. — Etude sur la faune du Bathonien des environs de Mâcon : mémoire posthume. Première partie. Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon, Lyon, 112 p.

LOO L.-O., PHILBADEN S. & ULMESTRAND M. 1993. — Suspension feeding in adult *Nephrops norvegicus* (L.) and *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda). *Netherlands Journal of Sea Research* 31 (3): 291-297.

MACLEAY W. S. 1838. — On the brachyurous decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith *in* SMITH A. (ed.), Illustrations of the Annulosa of South Africa; being a portion of the objects of natural history chiefly collected during an expedition into the interior of South Africa, under the direction of Dr. Andrew Smith, in the years 1834, 1835. and 1836. London, Smith, Elder, et cie.: 53–71.

MADDISON W. P. & MADDISON D. R. 2017. — Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2. http://mesquiteproject.org

MANTELL G. A. 1822. — The Fossil of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex. Lupton Relfe, Londres, 327 p.

MANTELL G. A. 1824. — Outlines of the natural history, of the environs of Lewes, *in* HORSFIELD T. W. (ed.), *The History and antiquities of Lewes and its vicinity*. J. Baxter, Lewes, 344 p.

MANTELL G. A. 1833. — The Geology of the South-East of England. Longman, Rees, Orme, Brow, Green & Longman, Londres, 415 p.

MANTELL G. A. 1844. — The Medals of Creation; or, First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains, Volume II. Henry G. Bohn, Londres: 459-1016.

MARTILL D. M. 1991. — Other invertebrates. In: MARTILL D. M., HUDSON J. D. (eds.), Fossils of the Oxford Clay. The Palaeontological Association, Londres, 286 p.

MARTIN J. W. & DAVIS G. E. 2001. — An updated classification of the recent crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 39: 1-124.

MARTIN J. W. & LAVERACK M. S. 1992. — On the distribution of the crustacean dorsal organ. *Acta Zoologica* 73 (5): 357-368.

MARTÍNEZ-DÍAZ J. L., AGUILLÓN- MARTÍNEZ M. C., LUQUE J. & VEGA F. J. 2017. — Paleocene decapod Crustacea from northeastern Mexico: Additions to biostratigraphy and diversity. *Journal of South American Earth Sciences* 74: 67-82.

M'COY F., 1849. — On the classification of some british fossil crustacea, with notices of new forms in the university collection at Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology* 4 (2): 330-335.

M'COY F., 1854. — Contributions to British Palaeontology, or first descriptions of three hundred and sixty species and several genera of fossil Radiata, Articulata, Mollusca, and Pisces from the Tertiary, Cretaceous, Oolitic, and Palaeozoic strata of Great Britain. Macmillan and co., Cambridge, 272 p.

MACLEOD, N. 2013. — Landmarks and semilandmarks: differences without meaning and meaning without difference. *Palaeontology Newsletter* 82: 32-43.

MÉCHIN A. 1901. — Sur quelques formes nouvelles du genre *Eryma* (Astacomorpha fossiles) du Jurassique de Lorraine. *Bulletin des Séances de la Société des Sciences de Nancy* 3 (2) : 73-84.

MERILL G. P. 1905. — Catalogue of the type and figured specimens of fossils, minerals, rocks and ores in the department of geology, United States National Museum, Part I, Fossil Invertbrates. *Bulletin of the United States National Museum* 53: 1-704.

MERTENS H. 1833. — Beobachtungen und Untersuchungen über die Beroëartigen Akalephen. *Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St.-Pétersbourg* 6 (2) : 479-543.

MERTIN H. 1941. — Decapode Krebse aus dem subhercynen und Braunschweiger Emscher und Untersenon. *Nova Acta Leopoldina* 68 (10): 149-264.

MESCHENMOSER M. 1989. — Ultrastructure of the embryonic dorsal organ of *Orchestia cavimana* (Crustacea, Amphipoda); with a note on localization of chloride and on the change in calcium-deposition before the embryonic moult. *Tissue and Cell* 21 (3): 431-442.

MEYER H. VON 1835. — Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde*: 328-329.

MEYER H. VON 1836. — Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde*: 55-61.

MEYER H. VON 1840a. — Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde*: 576-587.

MEYER H. VON 1840b. — Neue Gattungen fossiler Krebse aus Gebilden vom bunten Sandstein bis in die Kreide. Schweizerbart, Stuttgart, 28 p.

MEYER H. VON 1844. — Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Peterfaktenkunde*: 564-567.

MEYER H. VON 1851. — Fische, Crustaceen, Echinodermen und andere Versteinerungen aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. *Palaeontographica* 1: 216-279.

MILNE EDWARDS H. 1834. — Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux, Tome 1. Roret, Paris, 468 p.

MILNE EDWARDS H. 1837. — Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Tome 2. Roret, Paris, 225 p.

MILNE-EDWARDS A. 1862. — Faune carcinologique de l'île de la Réunion : annexe F. P. 1-16 in: MAILLARD L. (ed.), Notes sur l'île de la Réunion. Dentu, Paris.

MOLENAAR C. M. & RICE D. D. 1988. — Cretaceous rocks of the Western Interior Basin, *in* SLOSS L. L. (ed.), *Sedimentary Cover* – North American Craton. The Geology of North America D-2: 77-82.

MONACO P. & GARASSINO A. 2000. — Burrows and body fossil of decapod crustaceans in the Calcari Grigi, Lower Jurassic, Trento Platform (Italy). *Geobios* 34 (3): 291-301.

MORET L. 1946. — *Eryma delphinensis* nouvelle espèce de Crustacé Décapode du Berriasien de Noyarey (Isère). *Travaux du Laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences de Grenoble* 25: 49-51.

MORIERE J. 1883. — Note sur quelques crustacés fossiles. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 4 (2): 136-143.

MORIERE J. 1888. — Note sur quelques crustacés fossiles. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie* 4 (1) : 137-143.

MORRIS J. 1854. — A catalogue of british fossils: comprising the genera and species hitherto described; with references to their geological distribution and to the localities in which they have been found. Second edition. J. Morris, Londres, 372 p.

MORRIS S. F. 1980. — Catalogue of the type and figured specimens of fossil crustacea (excl. Ostracoda), Chelicerata, Myriapoda and Pycnogonida in the British Museum (Natural History). British Museum (Natural History), Londres, 53p.

MORRIS S. F. 1987. — Arthropods, *in* SMITH A. B. (ed.), *Fossils of the Chalk*. The Palaeontological Association, Londres, 306 p.

MÜNSTER G. & GRAF ZU 1839. — Decapoda Macrura. Abbildung und Beschreibung der Fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. *Beiträge zur Petrefaktenkunde* 2: 1-88.

NEALE J. W. 1968. — Biofacies and lithofacies of the Speeton Clay D Beds, E. Yorkshire. *Proceedings oft he Yorkshire Geological Society* 96 (18): 309-335.

NEGREIROS- FRANSOZO M. L., DELEVATI COLPO K. & COSTA T. M. 2003. — Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. *Journal of Crustacean Biology* 23 (2): 273-279.

OLESEN J. 1996. — External morphology and phylogenetic significance of the dorsal/neck organ in the Conchostraca and the head pores of the cladoceran family Chydoridae (Crustacea, Branchiopoda). *Hydrobiologia* 330: 213-226.

OPPEL A. 1853. — Der mittlere Lias Schwabens mit vier litographirten Tafeln. Ebner & Seubert, Stuttgart, 92 p.

OPPEL A. 1854. — Der mittlere Lias Schwabens. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 10: 39-136.

OPPEL A. 1861. — Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Pseudastacus*, *Magila* und *Etallonia*. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 17: 355-361.

OPPEL A. 1862. — Ueber jurassische Crustaceen (Decapoda Macrura). *Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des koeniglich Bayerischen Staates* 1: 1-120.

ORAVECZ J. 1962. — Der erste Macrurenfunden Paraclytiopsis hungaricus nov. gen. nov. sp. aus dem ungarischen Karn. *Földani Közlöny* 92 (3): 324-329.

ORTMANN A. E. 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zoologische Jahrbücher – Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere* 9 (3): 409-453.

PHILLIPS J. 1871. — Geology of Oxford and the Valley of the Thames. Clarendon, Oxford, 523 p.

PHILLIPS J. 1875. — Illustration of the geology of Yorkshire; or, a description of the strata and organic remains. Part I, The Yorkshire coast. 3rd edition. J. Murray, Londres, 354 p.

PLOTNICK R. E. 1986. — Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. *Palaios* 1 (3): 286-293.

PORTER M. L., PÉREZ-LOSADA M. & CRANDALL K. A. 2005. — Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 355-369.

PRODÖHL P. A., JØRSTAD K. E., TRIANTAF YLLIDIS A., KATSARES V. & TRIANTAPHY LLIDIS C. 2006. — European lobster – *Homarus gammarus*, *in* CROSETTI D., LAPÈGUE S., OLESEN I. & SVAASAND T. (eds), Genetic effects of domestication, culture and breeding of fish and shellfish, and their impacts on wild populations. GENIMPACT project: Evaluation of genetic impact of aquaculture activities on native populations. A European network. WP1 workshop "Genetics of domestication, breeding and enhancement of performance of fish and shellfish", Viterbo, Italy, 12-17th June, 2006, 6 p.

PUSCH A. 1838. — Über einen fossilen Krebs aus Polen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie*: 130-135.

QUENSTEDT F. A. 1850. — Ueber *Mecochirus* im braunen Jura ζ bei Gammelshausen und einige andere Krebse. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 10: 186-361.

QUENSTEDT F. A. 1851. — Das Flözgebirge Württembergs: mit besonderer Rücksicht auf den Jura. H. Laupp, Tübingen, 578 p.

QUENSTEDT F. A. 1852. — Handbuch der Petrefaktenkunde. H. Laupp, Tübingen, 792 p.

QUENSTEDT F. A. 1856-1857. — Der Jura. H. Laupp, Tübingen, 842 p.

QUENSTEDT F. A. 1867. — Handbuch der Petrefaktenkunde. 2nd edition. H. Laupp, Tübingen, 982 p.

QUENSTEDT F. A. 1885. — Handbuch der Petrefaktenkunde. 3rd edition. H. Laupp, Tübingen, 1239 p.

RAFINESQUE C. S. 1815. — Analyse de la nature ou tableau de l'univers et des corps organisés. J. Barravecchia, Palerme, 224 p.

RANDALL J. W. 1840. — Catalogue of the Crustacea brought by Thomas Nuttall and J. K. Townsend, from the West Coast of North America and the Sandwich Islands, with descriptions of such species as are apparently new, among which are included several

species of different localities, previously existing in the collection of the Academy. *Journal of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 8 (1): 106-147.

RATHBUN M. J. 1900. — Results of the Branner-Agassiz expedition to Brazil. I. The decapod and stomatopod Crustacea. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 2: 133–156.

RATHBUN M. J. 1923. — Decapod Crustaceans from the Upper Cretaceous of North Carolina. *North Carolina Geological and Economic Survey* 5: 403-408.

RATHBUN M. J. 1926a. — Arthropoda, *in* WADE B. (ed.), The Fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. *Professional Paper* 137: 184-191.

RATHBUN M. J. 1926b. — The fossil stalk-eyed crustacea of the Pacific Slope of North America. *Smithsonian Institution United States National Museum Bulletin* 138: 1-155.

RATHBUN M. J. 1935. — Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America Special Papers* 2: 1-160.

REID R. E. H. 1973. — The Chalk Sea. *The Irish Naturalists' Journal* 17 (11): 357-375.

REUSS A. E. 1845. — Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Schweizerbart, Stuttgart: 148 p.

REUSS A. E. 1854. — Über *Klytia Leachi*, einen langschwänzigen Decapoden der Kreideformation. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 6: 1-10.

RICHARDSON JR. E. S. 1955. — A new variety of Cretaceous Decapod from Texas. *Fieldana: Zoology* 37: 445-448.

RIOULT M., COUTARD J. P., DE LA QUERIERE P., HELLUIN M., LARSONNEUR C. & PELLERIN J. 1989. — Notice explicative de la feuille Caen à 1/50 000. BRGM, Orléans, 104 p.

RISSO A. 1826. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles de Nice et des Alpes Maritimes, tome 5. F.-G. Levrault, Paris, 400 p.

ROBERTS H. B. 1962. — The Upper Cretaceous decapod crustaceans of New Jersey and Delaware, *in* COOKE C. W., GARNER H. F., HOWELL B. F., JELETZKY J. A., MILLER A. K., MILLER JR. H. W., RAMSDELL R. C., RICHARDS H. G., REESEIDE JR. J. B., ROBERTS H. B. & WELLS J. W. (eds.), The Cretaceous Fossils of New Jersey. *Geological Survey of New Jersey Bulletin* 61 (2): 163-191.

ROBERTSON S. 2013. — The dorsal organ: what is it and what is it for? *The Plymouth Student Scientist* 6 (1): 412-422.

ROBINEAU-DESVOIDY J.-B. 1849. — Mémoire sur les crustacés du terrain Néocomien de Saint-Sauveur-en-Puisaye (Yonne). *Annales de la Société Entomologique de France* 7 : 95-141.

ROBINSON ROBERTS L. N. & KIRSCHBAUM M. A. 1995. — Paleogeography of the Late Cretaceous of the Western Interior of middle North America – coal distribution and sediment accumulation. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 1561: 1-115.

ROEMER F. A. 1841. — Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Hahn, Hannover, 145 p.

ROGER J. 1946. — Les invertébrés des couches à poissons du Crétacé supérieur du Liban. *Mémoires de la Société Géologique de France* 51 : 1-92.

ROHLF F. J 2017a. — tps Utility program version 1.74. *Ecology and Anthropology, Stony Brook University*.

ROHLF F. J 2017b. — tpsDig2 version 2.30. *Ecology and Anthropology, Stony Brook University*.

ROHLF, F. J. & SLICE, D. 1990. — Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39 (1): 40-59.

RÖTZER M. A. I. N. & HAUG J. 2015 — Larval development of the European Lobster and how small heterochronic shifts lead to a more pronounced metamorphosis. *International Journal of Zoology*, volume 2015: 1-17.

SAGEMAN B. B. & ARTHUR M. A. 1994. — Early Turonian Paleogeographic/Paleobathymetric map, Western Interior, U.S, *in* CAPUTO M. V., PETERSON J. A. & FRANCZYK K. J. (eds.) Mesozoic Systems of the Rocky Mountain Region, USA. The Rocky Mountain Section, Denver: 457-469.

SAINT LAURENT M. 1988. — Enoplometopoidea, nouvelle superfamille de crustacés décapodes Astacidea. *Comptes rendus de l'Académie des sciences* 307 (3) : 59-62.

SAMOUELLE G. 1819. — The entomologist's useful compendium; or an introduction to the knowledge of British insects, comprising the best means of obtaining and preserving them, and a description of the apparatus generally used; together with the genera of Linné, and the modern method of arranging the classes Crustacea, Myriapoda, Spiders, Mites and Insects, from their affinities and structure, according to the views of Dr. Leach. Also an explanation of the terms used in entomology; a calendar of the times of appearance and usual situations of near 3,000 species of British insects; with instructions for collecting and fitting up objects for the microscope. London, 496 p.

SAUVAGE H. E. 1891. — Note sur les crustacés des terrains jurassiques supérieurs du Boulonnais. *Annales des Sciences naturelles (Zooogie)* 7 (13) : 83-96.

SCHLOTHEIM E. F. VON 1822. — Beiträge zur näheren Bestimmung der versteinerten und fossilen Krebsarten. *Nachträge zur Petrefaktenkunde*. Becker, Gotha: 17-37.

SCHLÜTHER C. 1862. — Die Macruren Decapoden der Senon- und Cenoman-Bildungen Westphalens. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 14: 702-749.

SCHLÜTER C. 1879. — Neue und weniger bekannte Kreide- und Tertiär-Krebse des nördlichen Deutschlands. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 31: 586-615.

SCHLÜTER C. & VON DER MARCK W. 1868. — Neue Fische und Krebse aus der Kreide von Westphalen. *Palaeontographica* 15: 269-304.

SCHRAM F. R. 2001. — Phylogeny of decapods: moving towards a consensus. *Hydrobiologia* 449: 1-20.

SCHRAM F. R. & DIXON C. J. 2004. — Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistics data set. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 31: 1-19.

SCHWEIGERT G. 2013. — A new record of the enigmatic lobster genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from the Middle Jurassic of south-western Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 87: 409-413.

SCHWEIGERT G., DIETL G. & RÖPER M. 2000. — Die Panzerkrebse des Familie Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* B (285): 1-25.

SCHWEIGERT G. & GARASSINO, A. 2003. — New studies of decapod crustaceans from the Upper Jurassic lithographic limestones of southern Germany. *Contributions to Zoology* 72: 173-179.

SCHWEIGERT G. & RÖPER M. 2001. — Neue Krebse der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea: Decapoda: Erymidae) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Serie B (Geologie und Paläontologie) 313: 1-10.

SCHWEITZER C. E. & FELDMANN R. M. 2001. — New Cretaceous and Tertiary decapod crustaceans from western North America. *Bulletin of Mizunami Fossil Museum* 28: 173-210.

SCHWEITZER C. E. & FELDMANN R. M. 2014. — Lobster (Decapoda) diversity and evolutionary patterns through time. *Journal of Crustacean Biology* 34 (6): 173-210.

SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M., GARASSINO A., KARASAWA H. & SCHWEIGERT G. 2010. — Systematic list of fossil decapod crustacean species. *Crustaceana Monographs* 10: 1-222.

SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M. & IULIANA L. 2009. — Fossil Crustacea (excluding Cirripedia and Ostracoda) in the University of Bucharest collections, Romania, including two new species. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 35: 1-14.

SCOTESE C. R. 2014a. — Atlas of Late Cretaceous Maps. *PALEOMAP Atlas for ArcGIS*, vol.2, The Cretaceous, Maps 16-22, Mollweide Projection. PALEOMAP Project, Evanston, Illinois.

SCOTESE C. R. 2014b. — Atlas of Early Cretaceous Maps. *PALEOMAP Atlas for* ArcGIS, vol.2, The Cretaceous, Maps 23-31, Mollweide Projection. PALEOMAP Project, Evanston, Illinois.

SCOTESE C. R. 2014c. — Atlas of Jurassic paleogeographic maps. *PALEOMAP Atlas for ArcGIS*, vol.4, The Jurassic and Triassic, Maps 32-42, Mollweide Projection. PALEOMAP Project, Evanston, Illinois.

SECRÉTAN S. 1964. — Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C, Sciences de la Terre* 14 : 1-226.

SECRÉTAN S. 1972. — L'évolution segmentaire squelettique descCrustacés supérieurs, *in 24th International Geological Congress, Canada, 1972*, section 7, Paleontology: 612-620.

SECRÉTAN S. 1984. — Présence d'*Eryma bedelta* (Crustacea Decapoda) dans le Bajocien du Maroc oriental. *Geobios* 17 (4) : 515-518.

SENEVIRATNA D. & TAYLOR H. H. 2006. — Ontogeny of osmoregulation in embryos of intertidal crabs (*Hemigrapsus sexdentatus* and *H. crenulatus*, Grapsidae, Brachyura): putative involvement of the embryonic dorsal organ. *The Journal of Experimental Biology* 209: 1487-1501.

SOWERBY G. B. 1826. — Description of a new species of *Astacus* found in a fossil state at Lyme Regis, in Dorsetshire. *Zoological Journal* 2: 493-494.

STENZEL H. B. 1945. — Decapod Crustacea from the Cretaceous of Texas. *Texas University Publications* 4401: 401-476.

STIMPSON, W. 1856. — Description of some new marine invertebrates. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7 (10): 385-394.

SWOFFORD D. L. 2002. PAUP*. — Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts.

TAUTZ J. & SANDEMAN D. C. 1980. — The detection of waterborne vibration by sensory hairs on the chelae of the crayfish. *Journal of Experimental Biology* 88: 351-356.

TAYLOR B. J. 1979. — Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports* 81: 1-39.

TRAUTSCHOLD H. 1866. — Zur Fauna des russischen Jura. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 1 : 1-24.

TSHUDY D. & BABCOCK L. E. 1997. — Morphology-based phylogenetic analysis of the clawed lobsters (family Nephropidae and the new family Chilenophoberidae). *Journal of Crustacean Biology* 17 (2): 253-263.

TSHUDY D. M., FELDMANN R. M. & WARD P. D. 1989. — Cephalopods; biasing agents in the preservation of lobsters. *Journal of Paleontology* 63 (5): 621-626.

VANNIER J., BOISSY P. & RACHEBŒUF P. R. 1997. — Locomotion in *Nebalia bipes*: a possible model for Palaeaozoic phyllocarid crustaceans. *Lethaia* 30: 89-104.

VAN STRAELEN V. 1921. — Sur des crustacés du Jurassique de la Nièvre. *Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie* 30 : 139-142.

VAN STRAELEN V. 1922. — Les crustacés décapodes du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris 175 : 1224-1226.

VAN STRAELEN V. 1923. — Description de crustacés décapodes macroures nouveaux des terrains secondaires. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 53 : 84-93.

VAN STRAELEN V. 1925. — Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique* 7 : 1-462.

VAN STRAELEN V. 1928. — Sur les crustacés décapodes triasiques et sur l'origine d'un phylum de Brachyoures. M. Lamertin, Bruxelles, 21 p.

VAN STRAELEN V. 1936. — Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 12 (45) : 1-50.

VEGA F. J., AHYONG S. T., ESPINOSA B., FLORES-VENTURA J., LUNA L. & GONZÁLEZ-GONZÁLEZ A. H. 2018. — Oldest record of Mathildellidae (Crustacea: Decapoda: Goneplacoidea) associated with Retroplumidae from the Upper Cretaceous of NE Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 82: 1-14.

VEGA F. J., GARASSINO A. & JAIME R. Z. 2013. — *Enoploclytia tepeyacensis* n. sp. (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Cretaceous (Campanian) of Coahuila, NE Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 65 (2): 207-211.

VEGA F. J., NYBORG T., FRAAIJE H. B. & ESPINOSA B. 2007. — Paleocene Decapod Crustacea from the Rancho Nuevo Formation (Parras Basin-Difunta Group), Northeastern Mexico. *Journal of Paleontology* 81 (6): 1432-1441.

VESELSKÁ M. 2010. — Revision of selected groups of decapods (infraorder Astacidea Latreille, 1802 and Glypheidea Winckler, 1882) from the Bohemian Cretaceous Basin. *Geoscience Research Reports* 43: 172–174.

VIALLE A. 1948. — Révision des décapodes jurassiques du Laboratoire de Géologie. Mémoire de DES présenté à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon, 70 p.

WANDERER K. 1908. — Ein Vorkommen von *Enoploclytia leachi* Mant. sp. im Cenoman von Sachsen. *Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft ISIS in Dresden*: 23-24.

WANNIER M. & PANCHAUD R. 1977. — Catalogue des fossiles originaux conservés dans les collections de l'Ecole cantonale de Porrentruy et du Progymnase de Delémont. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 70 (3) : 919-932.

WEBER F. 1795. — Nomenclator entomologicus secundum entomologiam systematicum ill. Fabricii, adjectis speciebus recens detectis et varietatibus. Chiloni et Hamburg, Bohn, 171 p.

WHICHER J., COLLINS J. S. H., CHANDLER R. B., DODGE M. & DAVEY S. 2016. — The fossil macrurous Crustacean *Glyphea* from within *Thalassinoides* burrows in the Inferior Oolite

Formation of Frogden Quarry, Oborne, Dorset, UK. *Proceedings of the Geologists' Association* 127: 189-195.

WHITEAVES J. F. 1886. — On some Cretaceous fossils from British Columbia, the North West Territory and Manitoba, *in* WHITEAVES J. F., F.G.S., F.R.C.S., & c. (eds), Contributions to Canadian Palaeontology. Volume 1. Dawson brothers, Montréal, 436 p.

WHITEAVES J. F. 1903. — On some additional fossils from the Vancouver Cretaceous, with a revised list of the species therefrom, *in* WHITEAVES J. F., F.G.S., F.R.C.S., & c. (eds), Mesozoic Fossils. Volume 1. Part. V. Dawson, Ottawa, 415 p.

WHITFIELD R. P. 1883. — Articulata, *in* HAYDEN F. V. (ed.), Contribution to invertebrate paleontology, 2: Cretaceous fossils of the Western States and Territories. *12th Annual Report of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories: a report of progress of the exploration in Wyoming and Idaho for the year 1878*, Part I: 37-38.

WHITNEY F. L. 1913. — Fauna of the Buda Limestone. *Bulletin of the University of Texas* 184: 1-28.

WILLET H. 1871. — Catalogue of the Cretaceous Fossils in the Brighton Museum. W. J. Smith, Brighton, 66 p.

WILLIAMSON D. I. 1969. — Names of larvae in the Decapoda and Euphausiacea. *Crustaceana* 16 (2): 210-213.

WITTLER, F. 1998. — *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell) und *Enoploclytia leachi* (Mantell), zwei seltene Krebse aus dem Turon des Dortmunder Stadtgebietes. *Arbeitskreis Paläontologie Hannover* 26: 15-21.

WOODS H. 1925-1931. — A monograph of the fossil macrurous crustacea of England. The Palaeontographical Society, Londres: 1-122.

WOODS J. T. 1957. — Macrurous Decapods from the Cretaceous of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 13 (3): 155-175.

WOODWARD H. 1873. — Seventh report of the committee appointed for the purpose of continuing researches in fossil Crustacea. *The Geological Magazine* 10: 520-524.

WOODWARD H. 1877. — A catalogue of British fossil Crustacea with their synonyms and the range in time of each genus and order. Taylor and Francis, Londres, 155 p.

WOODWARD H. 1878. — Notes on the Crustacea of the Chalk Formation by Professor Thomas Bell, F.R.S. revised by Dr. Henry Woodward, *in* DIXON F. (ed.), The geology of Sussex; *or* the geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. 2nd edition. W. J. Smith, Brighton: 377-380.

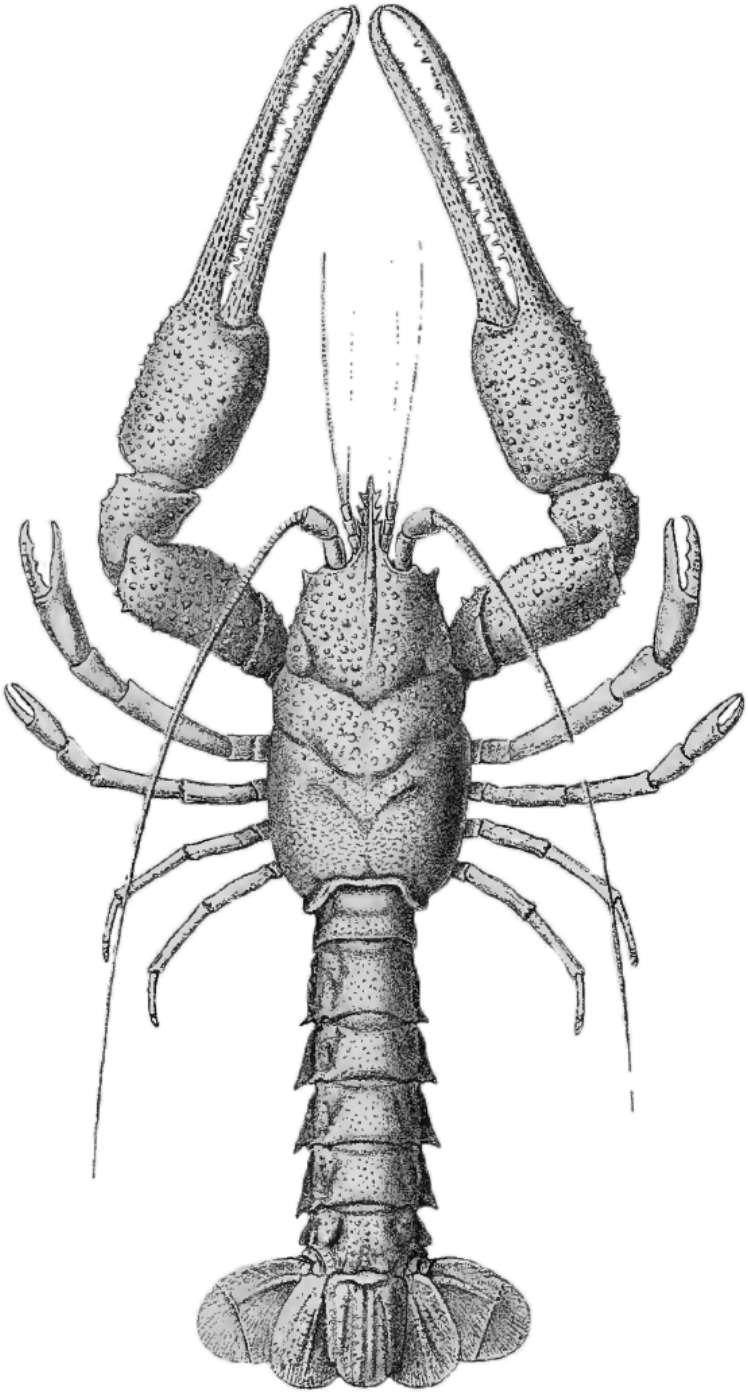
WOODWARD H. 1900. — Further notes on podophthalmous crustaceans from the Upper Cretaceous formation of British Columbia. *Geological Magazine* 7: 302-401 and 433-435.

WRIGHT T. 1860. — On the subdivisions of the Inferior Oolite in the South of England, compared with the equivalent beds of that formation on the Yorkshire coast. *The Quaterly Journal of the Geological Society of London* 16 (1): 1-48.

WRIGHT T. 1881. — On a new Astacomorphous crustacean from the middle coral reef of Leckhampton Hill. *Proceedings of th Cotteswold naturalists' Field Club* 8: 56-59.

WÜST E. 1903. — Untersuchungen über die Decapodenkrebse des germanischen Trias. G. Fischer, Jena, 20 p.

ZITTEL K. A. VON 1885. — *Handbuch der Palaeontologie* 1 (2) (Arthropoda, Decapoda): 523-721.



Reconstitution d'*Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) présentée par Fritsch & Kafka (1887)

12. ANNEXES

ANNEXE 1

S. STRAUCH, Mémoire de Master 1 SEP – Encadrement **J. Devillez** & S. Charbonnier 2018. — Morphométrie appliquée à l'étude des variations intra-spécifiques chez un homard typique du Jurassique européen : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Crustacea, Decapoda, Erymidae).

S. STRAUCH, Mémoire de Master 1 SEP – Encadrement **J. Devillez** & S. Charbonnier 2018. — Documents annexes.

ANNEXE 2

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., HYŽNÝ M. & LEROY L. 2016. — Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. – *Geodiversitas* 38 (4): 515-541.

ANNEXE 3

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., KOCOVÁ VESELSKÁ M. & PEZY J.-P. 2017. — Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. *Proceedings of the Geologists' Association* 128: 779-797.

ANNEXE 4

DEVILLEZ J. & CHARBONNIER S. 2017. The genus *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications. *Bulletin de la Société Géologique de France* 188 (3) : 1-10.

ANNEXE 5

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S. & PEZY J.-P. 2018. — First Jurassic occurrence of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Crustacea: Decapoda: Erymidae). *Annales de Paléontologie* 104 : 143-148.

ANNEXE 6

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S. & BARRIEL V. soumis. — An attempt to clarify phylogenetic affinities of erymid lobsters (Crustacea, Decapoda) using morphological characters. *Arthropod Systematics and Phylogeny*.

Annexe 1

S. STRAUCH, Mémoire de Master 1 SEP – Encadrement **J. Devillez** & S. Charbonnier 2018. — Morphométrie appliquée à l'étude des variations intra-spécifiques chez un homard typique du Jurassique européen : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Crustacea, Decapoda, Erymidae).

S. STRAUCH, Mémoire de Master 1 SEP – Encadrement **J. Devillez** & S. Charbonnier 2018. — Documents annexes.

Parcours

SYSTÉMATIQUE, ÉVOLUTION,
PALÉOBIODIVERSITÉ

Master
Sciences de l'Univers,
Environnement, Ecologie

Master
Evolution, Patrimoine naturel et
Sociétés

Année 2017-2018

Mémoire de Master 1 SEP

Salomé Strauch

Morphométrie appliquée à l'étude des variations intra-spécifiques chez un homard typique du Jurassique européen : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Crustacea, Decapoda, Erymidae)

Sous la direction de : Julien DEVILLEZ (CR2P/MNHN/UMR 7207)

Sylvain CHARBONNIER (CR2P/MNHN/UMR 7207)

Laboratoire d'accueil : Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (UMR 7207), MNHN, Paris

— Remerciements —

J'adresse tout d'abord mes remerciements au Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, pour m'avoir permis d'y effectuer mon stage. Je tiens à remercier tout particulièrement Julien Devillez pour ses excellents conseils et explications, sa patience et le temps qu'il m'a accordé. Je remercie également Sylvain Charbonnier pour cette opportunité et son aide pour la rédaction de ce mémoire.

Un grand merci également à Jean-Michel Pacaud pour son accueil chaleureux, mais aussi pour m'avoir montré la méthode de révélation des motifs colorés chez les gastéropodes fossiles. Je tiens aussi à remercier Clément Jauvion pour ses précieuses explications et son aide à propos des tests statistiques menés dans cette étude.

Je remercie notamment Lilian Cazes, Philippe Loubry, Yohan Despres et Charlène Letenneur pour leur travail de préparation, de photographie et de dessin des spécimens sur lesquels j'ai travaillé. Enfin, je remercie, bien évidemment, toute l'équipe du Muséum National d'Histoire Naturelle pour l'accueil bienveillant qui m'a été réservé.

Crédits dessin de couverture : Charlène Letenneur (MNHN).

Reconstitution d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835)

— Sommaire —

Introduction 1

Matériel et méthodes 2

1. Description du matériel 2
   1.1 Taxons étudiés et phylogénie 2
   1.2 Description des échantillons 3
2. Morphométrie géométrique et position des landmarks 4
   2.1 Définition de la morphométrie géométrique 4
   2.2 Etude de la variation intra et interspécifique 6
   2.3 Analyse morphométrique : prise de mesures 7
3. Biostatistiques 8

Résultats 12

1. Variation interspécifique de l'architecture des sillons 12
   1.1 Le sous-ordre Pleocyemata Burkenroad, 1963 12
   1.2 Le genre Eryma Meyer, 1840 13
2. Variation intraspécifique de l'architecture des sillons 14

Discussion 14

1. La morphométrie géométrique comme outil de distinction des taxa 14
2. Influence de la localisation et de l'âge des spécimens 18
3. Mise en évidence de la variation de l'architecture des sillons du céphalothorax 19

Conclusion et perspectives 20

Références bibliographiques 21

Résumé 26

Introduction

Le genre *Eryma* Meyer, 1840 regroupe le plus grand nombre d'espèces au sein de la famille des Erymidae Van Straelen, 1925, soit une soixantaine (Schweitzer et al. 2010). Il est présent de la fin du Paléozoïque (Devillez et Charbonnier 2017) jusqu'au Cénomanien (Charbonnier et al. 2017). C'est à partir du Jurassique moyen, avec une diversification rapide (Förster 1966), que la distribution du genre est devenue mondiale : en Europe (Meyer 1840a, b ; Oppel, 1861 ; Van Straelen 1925 ; Förster 1966 ; Devillez et al. 2016, 2017), en Afrique (Secrétan 1984), en Amérique (Aguirre-Urreta 1989 ; Feldmann et Titus 2006), au Japon (Karasawa et al. 2008 ; Kato et al. 2010 ; Devillez et al. 2016), en Antarctique (Taylor 1979) et au Moyen-Orient (Förster et Seyed-Emani 1982 ; Charbonnier et al. 2017). Néanmoins, seulement quatre espèces sont connues au Crétacé inférieur (Devillez et al. 2016). Ce genre est courant dans les dépôts jurassiques, comme dans le gisement à conservation exceptionnelle de Solnhofen (Allemagne, Kimméridgien-Tithonien ; Garassino et Schweigert 2006 ; Charbonnier et Garassino 2012).

Eryma ventrosum (Meyer, 1835) est une espèce représentative de la faune arthropodienne du Jurassique moyen et supérieur, présente du Bathonien (Van Straelen 1925) au Kimméridgien (Carpentier 2006) et courante en Europe occidentale durant la seconde moitié du Jurassique (surtout en Allemagne, France, et Royaume-Uni ; Förster 1966). Elle est d'ailleurs retrouvée en abondance dans les terrains à chailles, comme en Haute-Saône (France, Oxfordien ; Meyer 1840b ; Etallon 1859 ; Charbonnier et al. 2012), mais aussi dans d'autres gisements, notamment dans le Doubs (France, Oxfordien, plateforme moyenne ; Etallon 1861), le Calvados (France, Oxfordien-Callovien, plateforme assez profonde ; Crônier et Courville 2004) et le Konservat-Lagerstätte de La Voulte (France, Callovien, plateforme profonde/milieu bathyal ; Charbonnier 2009).

Les fossiles d'Erymidae se présentent la plupart du temps sous forme de carapaces et de pinces isolées. Ainsi, les diagnoses des genres reposent en grande partie sur la morphologie des grandes pinces et sur l'architecture des sillons de la carapace, tandis que les espèces sont déterminées selon l'ornementation de l'exosquelette et la variation de trajectoire des sillons (Van Straelen 1925 ; Förster 1966 ; Glaessner 1969, Feldmann et al. 2015).

L'analyse quantitative de la variation intraspécifique de la trajectoire et des connexions des sillons des crustacés décapodes a été réalisée chez d'autres taxa fossiles, comme *Aegla longirostri* Bond-Buckup et Buckup, 1994 (Marchiori et al. 2013), ou actuels, comme *Panulirus echinatus* Smith, 1869 (Vianna 1986). Cependant, cette variation intraspécifique n'a jamais été caractérisée au sein des Erymidae, ce qui pose des problèmes de subjectivité dans la définition des espèces. De plus, *Eryma ventrosum* est présente sur une longue période de temps et dans des environnements différents, mais la variation intraspécifique au sein de cette espèce n'a pas fait l'objet d'études. Ainsi, l'objectif est ici de visualiser une éventuelle variabilité dans l'architecture des sillons du céphalothorax chez *Eryma ventrosum*, mais également chez d'autres membres du sous-ordre Pleocyemata Burkenroad, 1963. Pour cela, une approche morphométrique sera utilisée, afin de déterminer quelles parties seraient les plus susceptibles de varier, et si cette approche peut servir d'outil systématique et taxinomique à la distinction d'espèces ou de groupes taxinomiquement plus élevés.

Matériel et méthodes

1. Description du matériel

1.1 Taxons étudiés et phylogénie

Les Erymoidea Van Straelen, 1925 sont, d'après les derniers travaux de J. Devillez, S. Charbonnier et V. Barriel (Devillez et al., sous presse) des Astacidea Latreille, 1802 plus proches des homards et des langoustes actuels que des Glypheidea Zittel, 1885 (figure 1). *Eryma ventrosum* présente un céphalothorax large avec un rostre pointu (Charbonnier et al. 2012 ; figure 2). Le pléon de forme allongée et la carapace sub-cylindrique sont caractéristiques des Astacidea, tout comme le fait que l'exopode des uropodes possède une diérèse. La carapace porte la plaque intercalaire propre aux Erymoidea. La ligne dorsale est rectiligne et la zone post-orbitaire, typique des Erymidae, est également présente (Devillez et al. 2016). Le céphalothorax comporte une jonction entre les sillons post-cervical et branchio-cardiaque, tandis que le sillon gastro-orbitaire est court et le sillon hépatique, sinueux : ces observations sont caractéristiques des *Eryma*. *Eryma ventrosum* montre des sillons majoritairement profonds et trois paires de pinces, dont la première est massive et très longue, avec des doigts de même longueur (Carter 1886).

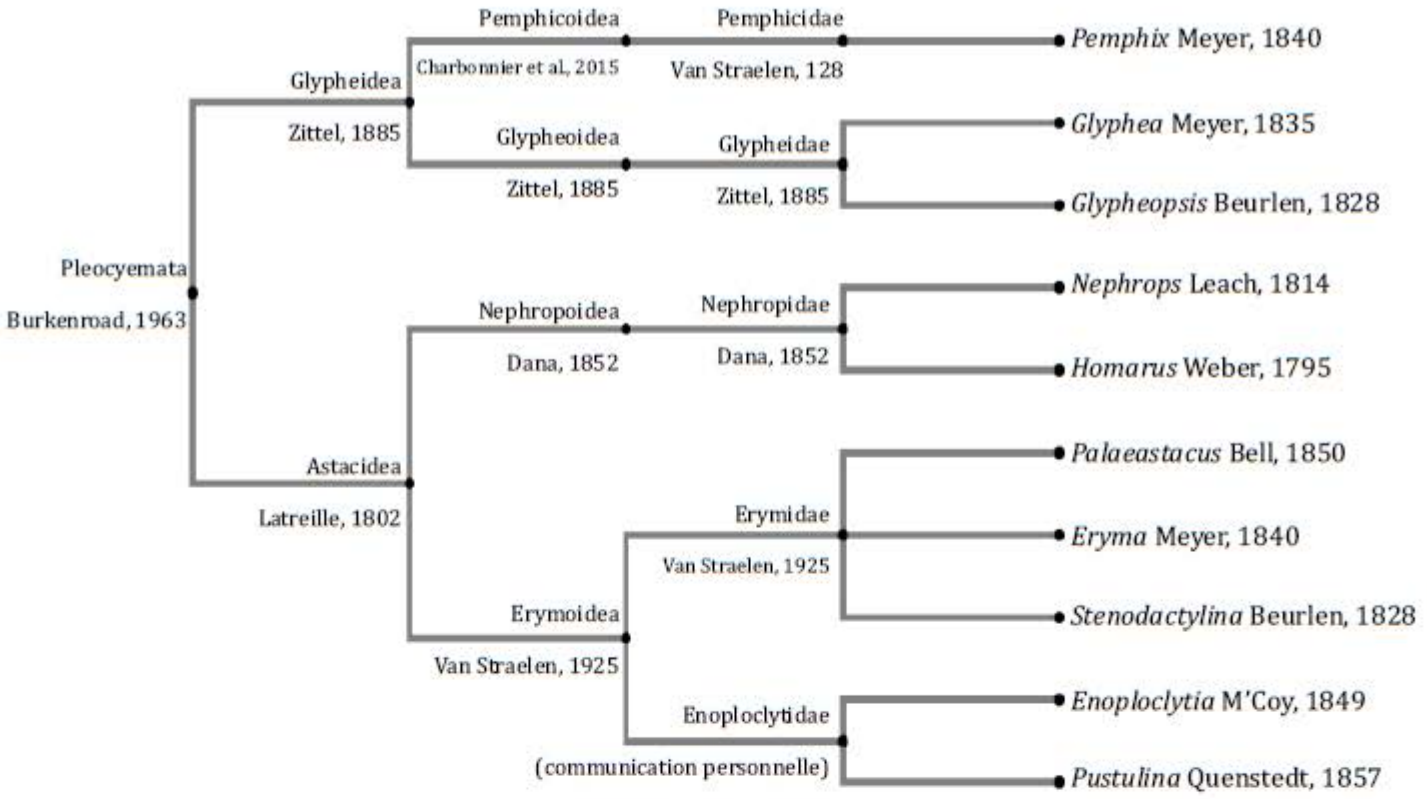


Figure 1 : Relations phylogénétiques des Erymoidea.

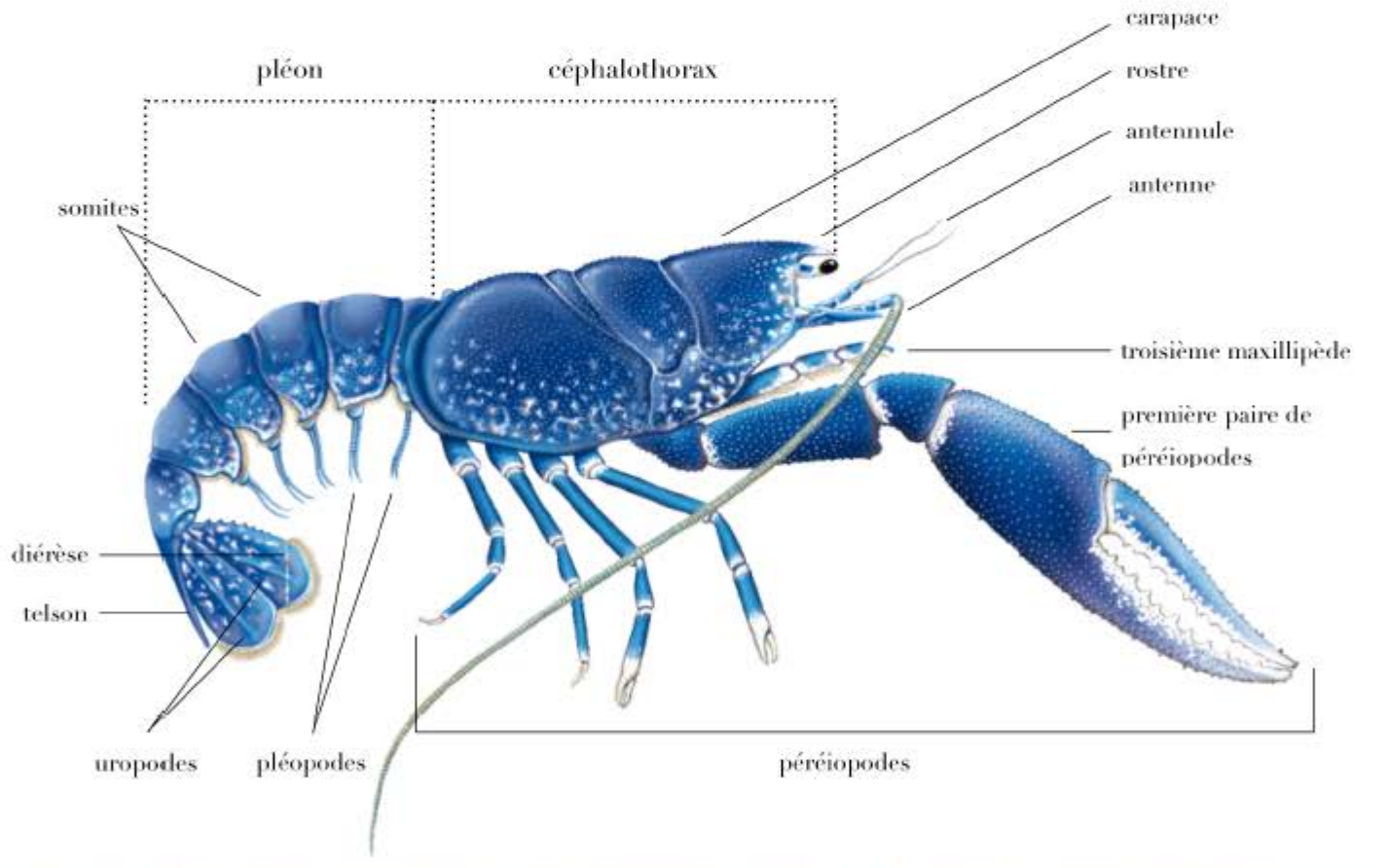


Figure 2 : Reconstitution et anatomie d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835). Dessin : Charlène Letenneur (MNHN)

1.2 Description des échantillons

Le matériel étudié inclut un ensemble de 49 spécimens (tableau 1 ; annexes), composé principalement de carapaces isolées et dont la majorité provient des

collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Le plus petit spécimen d'*Eryma ventrosum* mesure 1,71 cm de longueur (spécimen non identifié), contre 7,42 cm pour le plus grand (MNHN.F.A29584).

Les spécimens des terrains à chailles sont préservés dans des nodules silicifiés (figure 3), où l'on ne rencontre pas ou très peu de déformation de l'anatomie des spécimens (Charbonnier et al. 2012). Cette propriété a d'autant plus d'intérêt pour cette étude que les échantillons complets et non déformés sont très rares chez ces crustacés décapodes. Il est en effet essentiel, pour l'approche morphométrique de cette étude, que les échantillons ne présentent aucune déformation, puisque cette méthode se base principalement sur les formes.

Abréviations institutionnelles :

MNHN.F : Collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France)
UJF-ID : Université Joseph Fournier, Institut Dolomieu, Grenoble (France)
OSUG : Observatoire des Sciences de l'Univers, Grenoble (France)
UCBL : Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne (France)
MHNL : Musée des Confluences, Lyon (France)
MAN : Muséum-Aquarium, Nancy (France)
NHMUK : Natural History Museum, Londres (Royaume-Uni)
MSJN : Musée Jurassien des Sciences Naturelles, Porrentruy (Suisse)
USNM : National Museum of Natural History, Washington (Etats-Unis)
QM : Queensland Museum, Brisbane (Australie)
NM : Musée National, Prague (République tchèque)

2. Morphométrie géométrique et position des landmarks

2.1 Définition de la morphométrie géométrique

La morphométrie géométrique est une méthode basée sur la notion de forme (la géométrie) et de taille (l'échelle), permettant ainsi l'analyse multivariée de la variation des morphologies (Bookstein 1997). La caractérisation quantitative de la forme et de ses variations s'appuie surtout sur la position de landmarks (points de méthode homologues d'un individu à un autre) sur l'échantillon, donnant ainsi une idée de sa géométrie (Adams et al. 2004). Cette méthode a ainsi, contrairement à la morphométrie traditionnelle, l'avantage de ne pas perdre l'information de forme : elle permet donc de percevoir quantitativement la variation relative de celle-ci (Rohlf et Marcus 1993). Il existe trois types de landmarks (MacLeod 2013) : les types I et II sont des points mathématiques dont l'homologie géométrique est donnée, respectivement, par des

Tableau 1 : Liste des spécimens examinés

Taxon	Matériel examiné	Etage	Localité
Eryma ventrosum (Meyer, 1835)	UCBL 170529	Kimméridgien	France
	MNHN.F.A29462, A29464, A29466, A29468, A29469, A29471, A29472, A29475, A29476, A29478 A et B, A29479, A29480, A29483, A29485, A29486, A29549, A29584 (syntype de *Bolina ventrosa major*), A30217, A30232, A32394, B12484 (moulage, type de *Klytia ventrosa*) ; 1 spécimen non référencé	Oxfordien	France
	NHMUK In.27134, In.27146		Royaume-Uni
	2 spécimens non référencés ; OSUG-UJF-ID-11544	Callovien	France
Eryma girodi (Étallon, 1859)	MNHN.F.A29783 (syntype de *Bolina girodi*)	Bathonien	France
	MSJN Col.Del.475 (lectotype d'*Eryma greppini*)		Suisse
Eryma birdi Woods, 1930	Holotype NHMUK In.27125	Toarcien	Royaume-Uni
Eryma bedeltum (Quenstedt, 1857)	NHMUK In.27131	Bathonien	Royaume-Uni
Eryma glaessneri Van Straelen, 1936	Holotype MNHN.F.R10204	Hauterivien	France
Eryma jungostrix Feldmann et Titus, 2006	Holotype USNM 530027	Oxfordien	Etats-Unis
Eryma sulcatum Harbort, 1905	NHMUK In.27837	Hauterivien	Royaume-Uni
Eryma affinis Ferry, 1865	Syntype MNHN.F.A29727	Bathonien	France
Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1833)	NHMUK 59668	Cénomanien, Turonien	Royaume-Uni
Palaeastacus terraereginae (Etheridge Jr., 1914)	Holotype QM 3234	Barrémien	Royaume-Uni
Stenodactylina guisei (Wright, 1882)	NHMUK In.27142	Bajocien	Royaume-Uni
Stenodactylina lagardettei (Hyžný et al., 2015)	MHNL 20 103064	Aalénien	France
Stenodactylina sp.	Holotype NHMUK 24559	Oxfordien	Royaume-Uni
Pustulina occitana Devillez et al., 2016	Holotype MNHN.F.A57460	Berriasien	France
Pustulina elegans Förster, 1966	MAN 2016.0.620	Bajocien	France
Enoploclytia augustobonae Devillez et al., 2016	Holotype MNHN.F.B14557	Barrémien	France
Enoploclytia leachii (Mantell, 1822)	NM O7125	Turonien	Rep. tchèque
Pemphix sueurii (Desmarest, 1822)	MNHN.F.A59979	Anisien	Allemagne
Glyphea regleyana (Desmarest, 1822)	MNHN.F.A29516	Oxfordien	France
Glypheopsis robusta (Feldmann et McPherson, 1980)	Moulage de l'holotype MNHN.F.R62042	Bajocien	Canada

motifs biologiques uniques, et par des critères géométriques. Le type III est un point mathématique dont la localisation est notamment dépendante de celle d'autres landmarks de type I ou II (Bookstein 1991 ; Dumoncel 2017). Les landmarks de type I, également dits « fonctionnels » ou « anatomiques » (Barceló 2010), ne sont disposés qu'en fonction de la biologie de la forme elle-même, et peuvent de plus correspondre à des points homologues biologiquement. Ils sont parfois considérés comme ayant plus fiable d'un point de vue morphométrique, car leur définition est plus restrictive que pour les autres types de landmarks (MacLeod 1999).

L'analyse procrustéenne est une méthode statistique qui permet d'obtenir, pour chaque échantillon, la même échelle, la même position et la même orientation (Rohlf et Slice 1990). Cela permet d'avoir le meilleur alignement possible entre les échantillons, sans modifier les formes ; les différences restantes entre les spécimens correspondent aux résidus procrustes, sur lesquels se basent les analyses statistiques. Plus la forme de deux spécimens diffère et plus la distance procrustéenne qui les sépare sera grande. La distance procrustéenne correspond à la distance entre les formes avant leur superposition : c'est donc la racine carrée de la somme des distances, au carré, entre les landmarks de deux formes. La grille de transformation de Thompson (1917) permet de percevoir, en morphométrie traditionnelle, la variation de la forme d'un objet par rapport à un autre. Cette technique a depuis été adaptée à la morphométrie géométrique en se basant sur la théorie des plaques (Rohlf et Slice 1990). La déformation continue de la grille, sur laquelle sont appliquées des contraintes, est fonction de la variation observée entre les différentes configurations de chaque landmark dans le jeu de données (Bookstein, 1991 ; Adams 1999 ; Manimegalai et al. 2009).

2. 2 Etude de la variation intra et interspécifique

Afin de déterminer quantitativement la variation intraspécifique de l'architecture des sillons du céphalothorax chez *Eryma ventrosum*, 14 landmarks ont été considérés (tableau 2 ; figure 4) : une grande majorité d'entre eux correspond à des terminaisons ou des jonctions de sillons, et sont donc des landmarks de type I. Ces landmarks ont été placés en utilisant des photographies haute-résolution des échantillons. Concernant l'analyse de la variation interspécifique, 8 spécimens supplémentaires ont été considérés, appartenant à d'autres espèces du genre. Les 14 landmarks ont été

conservés car ils sont homologues géométriquement au sein de ce taxon. Ainsi, l'analyse s'est focalisée sur l'espèce et le genre, et a également été étendue à 12 représentants de Pleocyemata : 5 échantillons d'Erymidae, 4 Enoploclytidae (Devillez et al., sous presse), 2 Glypheidae Zittel, 1885 et 1 Pemphicidae Van Straelen, 1928). Pour cette étude, seuls dix landmarks ont été conservés (tableau 2), puisque les points 11 à 14 placés sur les spécimens d'*Eryma* ne présentaient pas d'homologie géométrique pour l'ensemble des individus du sous-ordre considérés (figure 5).

2.3 Analyse morphométrique : prise de mesures

Le logiciel ImageJ (Abràmoff 2004) a été utilisé pour obtenir les coordonnées des landmarks sur les photographies de chaque échantillon. Pour cela, il a fallu déterminer

Figure 3 : Nodules de la Formation du Terrain à Chailles (Oxfordien, Haute-Saône, France) contenant des céphalothorax isolés d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835), vue latérale. **A :** MNHN.F.A32394, Chariez. **B :** MNHN.F.A29483, localité inconnue. **C :** MNHN.F.A30217, Maizières. **D :** MNHN.F.A29549, localité inconnue. Barres d'échelle : 1 cm. Photographies : P. Loubry.

l'échelle de la photographie à partir de celle du spécimen, puis placer un point pour chaque landmark considéré, en suivant toujours le même ordre pour toutes les photographies. Les coordonnées des points ont ensuite été récupérées pour chaque échantillon, et incluses dans un fichier texte, au format TPS. Afin de pouvoir analyser la variation de la trajectoire des sillons, un identifiant a été attribué à chaque spécimen, contenant quinze caractères, qui codaient pour la famille, le genre, l'espèce, la commune, la région, le pays, la période, l'époque, et un numéro propre à l'échantillon. Si un spécimen comprenait deux photographies (gauche et droite), le codage de l'échantillon était constitué d'un identifiant pour le spécimen et d'un autre pour la photographie. Le codage « NA » était notamment utilisé pour les localisations inconnues. Ces neuf données correspondent ainsi aux paramètres (la notion de groupe correspondant aux différents états de ces paramètres) considérés pour l'analyse de la variation de l'architecture des sillons.

3. Biostatistiques

MorphoJ (Klingerberg 2011) est un logiciel qui permet l'analyse des données morphométriques. Pour chaque étude et à partir du fichier TPS correspondant, il permet de déterminer les individus aberrants et de vérifier les points qui varient le plus. Une analyse procrustéenne a été réalisée, afin de comparer les formes. Le logiciel permet également la création de classes d'échantillons à partir de leur identifiant. Cette fonctionnalité a été utilisée pour créer une classe par paramètre considéré et les inclure à l'analyse.

L'analyse en composantes principales, réalisée ici à partir d'une matrice de covariance, est une méthode statistique descriptive appartenant aux analyses multivariées. Elle permet essentiellement de présenter l'information du fichier TPS, de dimension importante, sous forme simplifiée (Benzécri 1973). Cette méthode considère des jeux de données contenant plusieurs variables et permet de hiérarchiser l'information contenue dans la matrice (Groupe Articque 2012). Les variables initiales corrélées sont transformées en nouvelles variables décorrélées et donc orthogonales. A chaque nouvelle variable est associé un axe : ce sont les composantes principales. Ainsi, les composantes principales sont les vecteurs propres, et la variance des résultats de la projection des échantillons sur chaque composante est la valeur propre correspondante

(Strauss 2010). La construction des axes vectoriels est réalisée de façon à rendre compte le mieux possible de la dispersion des données de la matrice (Groupe Articque 2012). Les deux premières composantes principales sont généralement celles qui expliquent le plus la variation phénotypique observée dans le jeu de données ; la meilleure représentation plane des individus est donc construite en fonction de ces deux premières composantes. A partir de cela, il est possible de colorer les individus en fonction de la classe d'intérêt sur MorphoJ, par exemple en fonction de leur genre. De

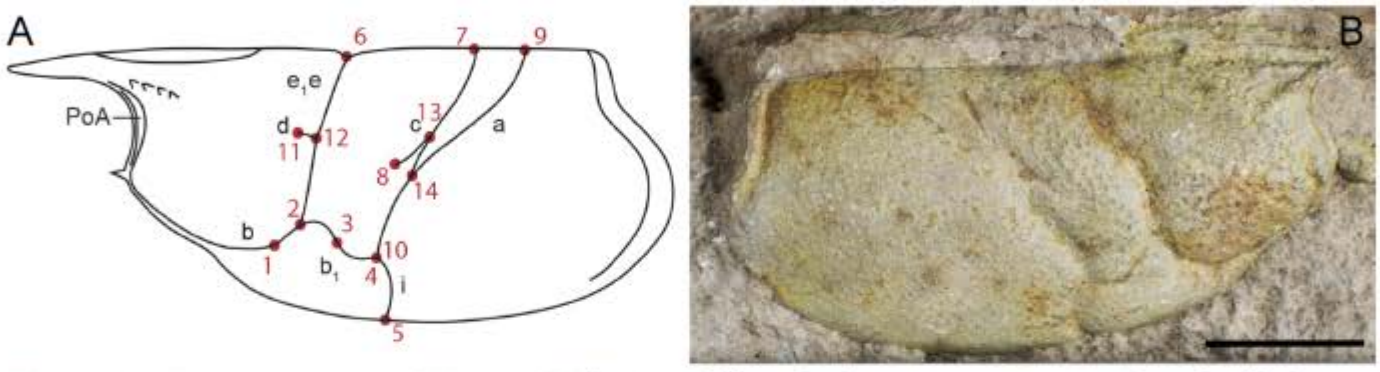


Figure 4 : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1935). **A :** Schéma de la carapace. **B :** Moulage de l'holotype MNHN.F.B12484 (Oxfordien, Calmoutier, France). Abréviations : a : sillon branchio-cardiaque ; b : sillon antennaire ; b1 : sillon hépatique ; c : sillon post-cervical ; d : sillon gastro-orbitaire ; e1e : sillon cervical ; i : sillon inférieur ; PoA : zone post-orbitaire ; points rouges numérotés : landmarks. Barre d'échelle : 1 cm. Dessin et photographie : J. Devillez.

Tableau 2 : Liste des landmarks considérés avec leur utilisation dans les analyses sur *Eryma* et la sélection de Pleocyemata

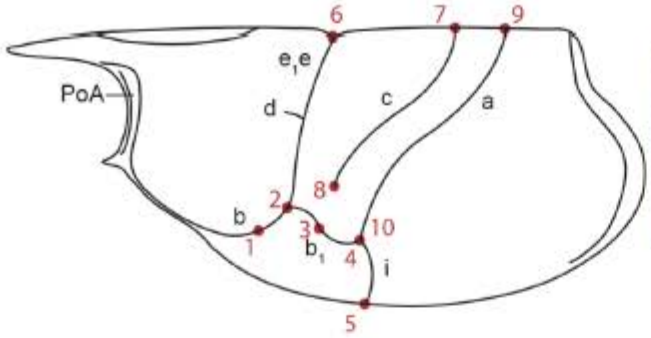
Landmarks	Type	Correspondance sur l'échantillon	Homologie géométrique : Eryma	Pleocyemata
1	II	maximum de courbure du sillon antennaire	oui	oui
2	I	jonction des sillons antennaire et hépatique	oui	oui
3	II	inversion de la courbure du sillon hépatique	oui	oui
4	I	jonction des sillons hépatique et inférieur	oui	oui
5	I	terminaison ventrale du sillon inférieur	oui	oui
6	I	terminaison dorsale du sillon cervical	oui	oui
7	I	terminaison dorsale du sillon post-cervical	oui	oui
8	I	terminaison ventrale du sillon post-cervical	oui	oui
9	I	terminaison dorsale du sillon branchio-cardiaque	oui	oui
10	I	terminaison ventrale du sillon branchio-cardiaque	oui	oui
11	I	terminaison postérieure du sillon gastro-orbitaire	oui	non
12	I	terminaison antérieure du sillon gastro-orbitaire	oui	non
13	I	division du sillon post-cervical	oui	non
14	I	jonction des sillons branchio-cardiaque et post-cervical	oui	non

même, le graphique « Lollipop » est construit pour chaque composante principale. La position moyenne de chacun des landmarks est considéré par un point numéroté (ils correspondent alors à la forme consensus) et la variation de position de chaque point observée au sein du jeu de données est quant à elle symbolisée par une barre : plus cette dernière est grande et plus la différence observée (les résidus procrustes) est importante. L'inclusion d'une plaque de déformation au graphique « Lollipop » permet de visualiser la déformation globale de la grille en fonction de la variation de coordonnées de chaque landmark.

Le logiciel PAST (Hammer et al. 2001) a été utilisé au cours de cette étude pour vérifier statistiquement les résultats issus de l'analyse en composantes principales effectuée sur MorphoJ. Le fichier TPS a été importé dans le logiciel, et les neuf classes correspondant aux paramètres analysés ont à nouveau été créés. Le test PERMANOVA à un facteur, qui a été utilisé pour cette étude, correspond au test statistique multivarié MANOVA, en non paramétrique. Il permet de tester la différence entre plusieurs groupes, qui sont ici déterminés en fonction de l'un des neuf paramètres considérés (Anderson 2001). Ainsi, ce test ne prend en compte qu'un seul facteur de variabilité à la fois et permet d'éviter la transformation des données. Le test MANOVA n'a pas pu être utilisé car il nécessite plusieurs individus par groupe considéré, ce qui n'est pas toujours le cas ici. La distribution normale des données n'est pas un pré-requis pour ce test. Afin de calculer la p-value associée à l'hypothèse nulle (H_0 : il n'y a pas de différences significatives entre les groupes considérés), le test PERMANOVA a utilisé 9999 permutations des observations. L'hypothèse H_0 est rejetée si la p-value p est inférieure à $\alpha = 0,05$. Ainsi, la variation de l'architecture des sillons est significativement différente en fonction d'un paramètre donné si les différents groupes qu'il définit comportent des

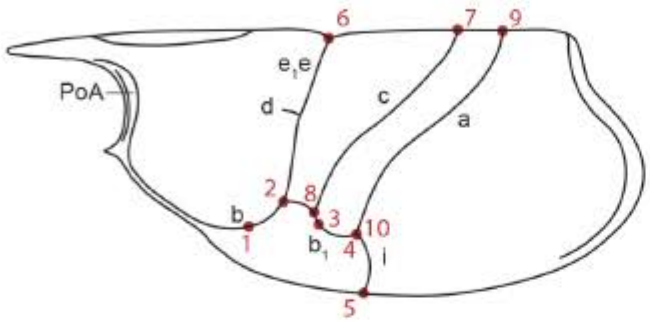
Figure 5 : Représentants des différents genres de Pleocyemata Burkenroad, 1963 sélectionnés. **A :** Schéma de la carapace de *Stenodactylina* Beurlen, 1928. **B :** Holotype de *Stenodactylina* sp. (NHMUK 24559, Shotover, Royaume-Uni, Oxfordien), vue latérale. **C :** Schéma de la carapace de *Palaeastacus* Bell, 1850. **D :** Holotype de *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914 ; QM 3234, localité inconnue, Royaume-Uni, Barrémien), vue latérale. **E :** Schéma de la carapace de *Pustulina* Quenstedt, 1857. **F :** Holotype de *Pustulina occitana* (Devillez et al., 2016 ; MNHN.F.A57460, Laciterne-Boisset, France, Berriasien), vue latérale. **G :** Schéma de la carapace d'*Enoploclytia* M'Coy, 1849. **H :** Holotype d'*Enoploclytia augustobonae* Devillez et al., 2016 (MNHN.F.B14557, Amance, France, Barrémien), vue latérale. **I :** Schéma de la carapace de *Glpyhea* Meyer, 1835. **J :** Spécimen MNHN.F.A29516 de *Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822 ; Andelarrot, France, Oxfordien), vue latérale. **K :** Schéma de la carapace de *Pemphix* Meyer, 1840. **L :** Spécimen MNHN.F.A59979 de *Pemphix sueurii* (Desmarest, 1822 ; Crailsheim, Allemagne, Anisien). Abréviations : a: sillon branchio-cardiaque ; b : sillon antennaire ; b_1 : sillon hépatique ; c : sillon post-cervical ; d : sillon gastro-orbitaire ; e_1e : sillon cervical ; i : sillon inférieur ; PoA : zone post-orbitaire ; 1-10 : landmarks. Barre d'échelle : 1 cm. Schémas : J. Devillez (A, C, E, G, I) et S. Strauch (K). Photographies : J. Devillez (B), P. Waddington (D) et L. Cazes (F, J, L).

A



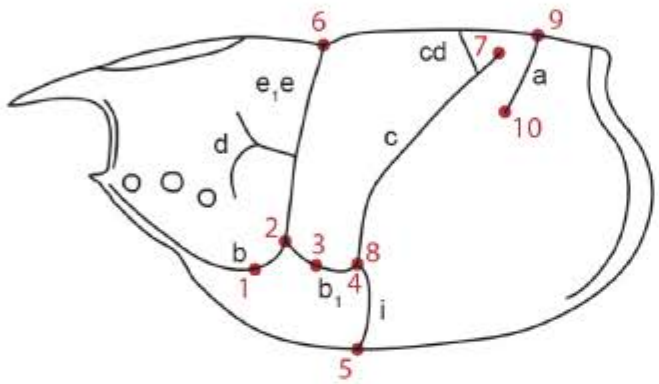
B

C



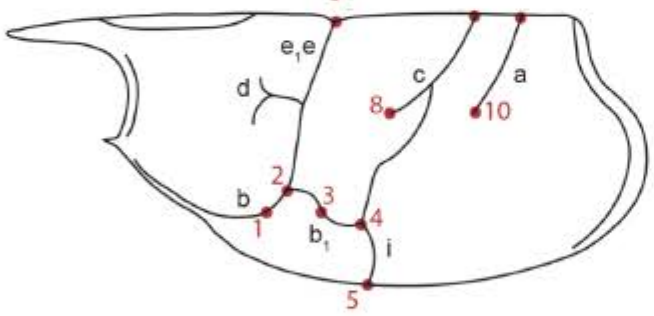
D

E



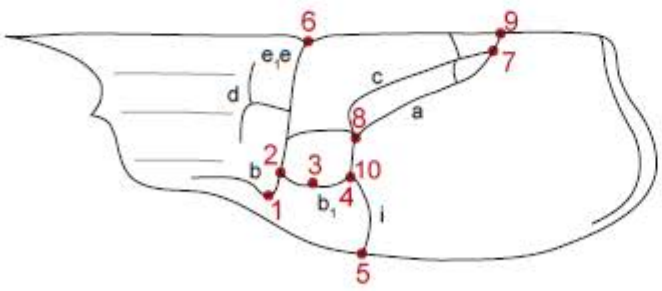
F

G



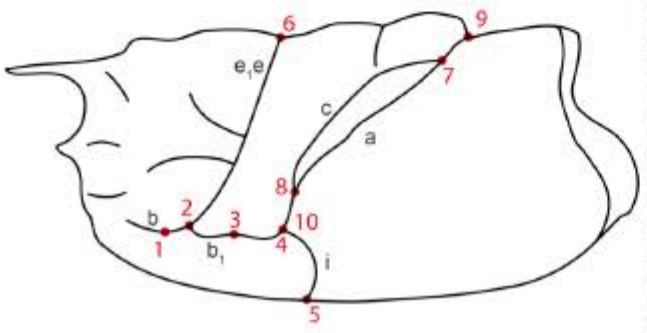
H

I



J

K



L

spécimens dont les landmarks ont des coordonnées cartésiennes suffisamment proches pour être distinguées de celles de spécimens d'un autre groupe.

Résultats

1. Variation interspécifique de l'architecture des sillons

1.1 Le sous-ordre Pleocyemata Burkenroad, 1963

L'analyse en composantes principales a permis d'observer la variation, au sein des Pleocyemata sélectionnés, de la trajectoire et des connexions des sillons du céphalothorax des spécimens, au travers notamment du graphique « Lollipop », construit ici à partir de la première composante principale, car plus informative. Ce sont ici les landmarks 4, 8 et 10 qui ont la plus grande barre, et donc la plus grande variation entre les spécimens : l'architecture globale de la forme ne varie donc pas ou très peu, hormis pour ces landmarks et la région qu'ils caractérisent. Les autres landmarks ne présentent aucune variation : pour ceux-ci, les spécimens correspondent à la forme consensus. La terminaison ventrale du sillon post-cervical (landmark 8) présente une grande variation au sein des différentes familles, puisqu'elle est par exemple confondue avec la jonction des sillons hépatique et inférieur (landmark 4) chez les Enoploclytidae, ou jointe au sillon branchiocardiaque chez les Glypheidea. La terminaison ventrale du sillon branchiocardiaque (landmark 10) est sujette au même problème, car elle est dorsalement située chez les Enoplocytidae et, chez les Erymidae et les Glypheidea, confondue avec la jonction des sillons hépatique et inférieur.

Les deux premières composantes principales de l'analyse expliquent respectivement 55 et 18% de la variance, soit 73% de la variation phénotypique observée dans le jeu de données. Le graphique formé par les deux premières composantes principales, où les différents échantillons sont représentés en fonction des coordonnées cartésiennes de leurs landmarks (figure 6), présente notamment un nuage homogène de points contenant la majorité des Erymidae. Les individus considérés comme les plus aberrants par MorphoJ appartiennent aux genres *Pustulina* (MAN 2016.0.620 ; MNHN.F.A57460), *Eryma* (MNHN.F.A29479 ; MNHN.F.A29476) et *Pemphix* (MNHN.F.A59979), bien que les spécimens MNHN.F.A59979 et MNHN.F.A29479 appartiennent au nuage de points. Les deux représentants du genre *Palaeastacus* (NHM 59668 et QM 3234) et les Enoploclytidae autres que *Pustulina* sont hors de ce nuage, tout en n'étant pas considérés comme aberrants par le logiciel.

Les tests statistiques réalisés par PERMANOVA montrent que les différences qui existent entre l'architecture des sillons du céphalothorax n'est pas significativement différente entre deux familles ($p = 0,4618 > \alpha = 0,05$). Les genres sont au contraire des taxa qui sont bien discernés les uns des autres car ils présentent des différences significatives au niveau des sillons ($p = 0,0023 < \alpha = 0,05$), tout comme les espèces ($p = 0,0071 < \alpha = 0,05$). De même, les spécimens présentent des différentes significatives en fonction de la région ($p = 0,0001 < \alpha = 0,05$), mais pas selon la commune ($p = 0,2328 > \alpha = 0,05$) ou du pays ($p = 0,3992 > \alpha = 0,05$). Enfin, l'étage duquel les spécimens sont datés est un paramètre pour lequel ils sont significativement différenciés par l'architecture de leurs sillons ($p = 0,0189 < \alpha = 0,05$), contrairement à la période ($p = 0,1387 > \alpha = 0,05$).

1.2 Le genre *Eryma* Meyer, 1840

Au sein du genre, l'étude de la variation de l'architecture des sillons au sein du genre a nécessité 14 landmarks et montre que les points 13 et 14 présentent la plus grande variation (figures 7A, 7B). La variation interspécifique est expliquée à 37% par la première composante principale, et à 19% par la deuxième. Le graphique des deux composantes principales présente à nouveau un nuage de points relativement uniforme,

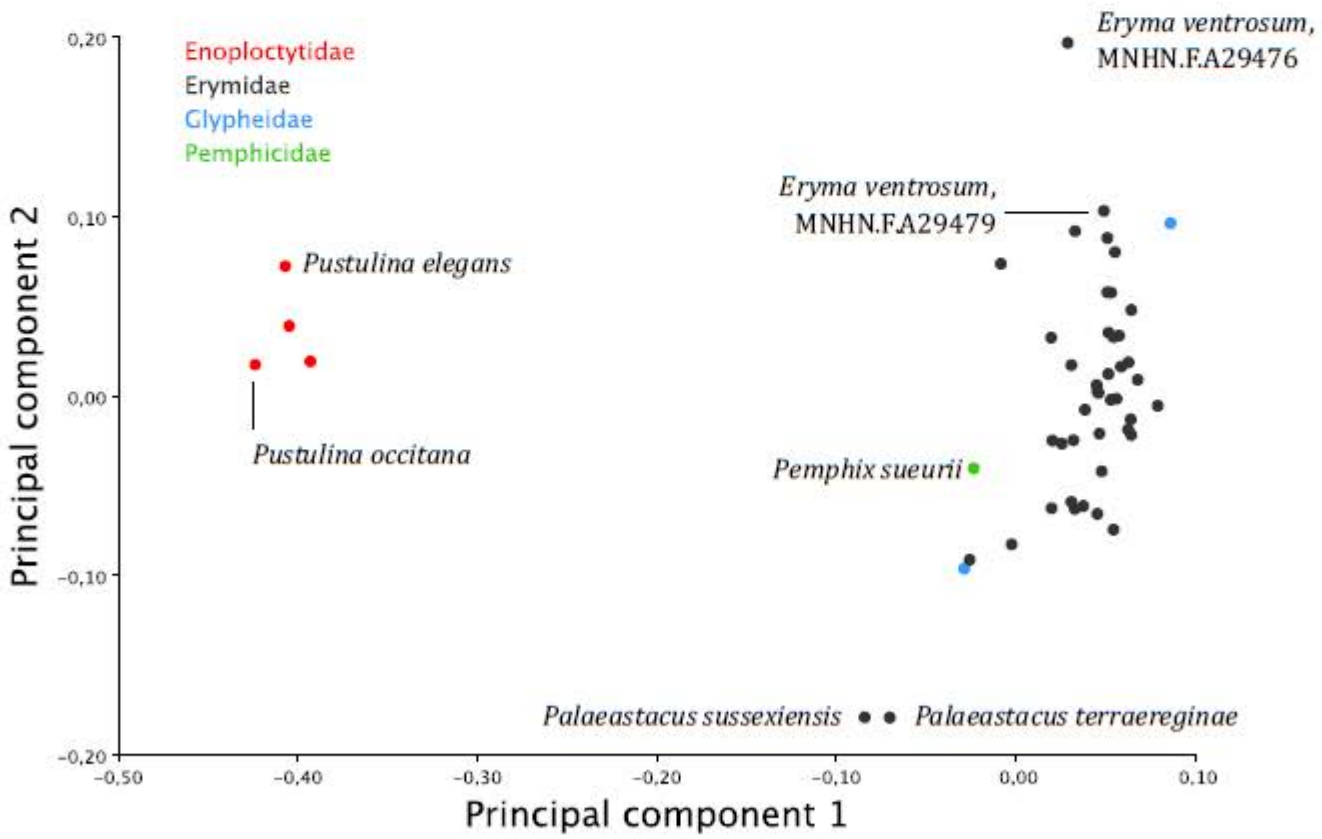


Figure 6 : Résultats de l'analyse en composantes principales de 49 spécimens sélectionnés de Pleocyemata Burkenroad, 1963. Regroupement des spécimens en fonction des coordonnées cartésiennes de leurs 10 landmarks, pour chaque famille considérée, selon les deux premières composantes principales.

en dehors duquel sont retrouvés les spécimens MNHN.F.A29476, NHM ln.27146, et un spécimen non référencé (Villers-sur-mer, Callovien). Ils sont considérés comme des spécimens aberrants, tout comme MNHN.F.A29464, qui est cependant placé au sein du nuage de points.

Les différences de trajectoire et de connexions des sillons ne sont pas significativement différentes selon l'espèce ($p = 0,0826 > \alpha = 0,05$; figure 7C). De même, l'étage ($p = 0,5851 > \alpha = 0,05$) et la période ($p = 0,325 > \alpha = 0,05$) desquels sont datés les échantillons ne permettent pas de différencier significativement les individus. La commune n'est pas non plus un paramètre pour lequel on observe des différences significatives de l'architecture des sillons sur les spécimens ($p = 0,3097 > \alpha = 0,05$), contrairement à la région ($p = 0,0003 < \alpha = 0,05$) et au pays ($p = 0,0001 < \alpha = 0,05$).

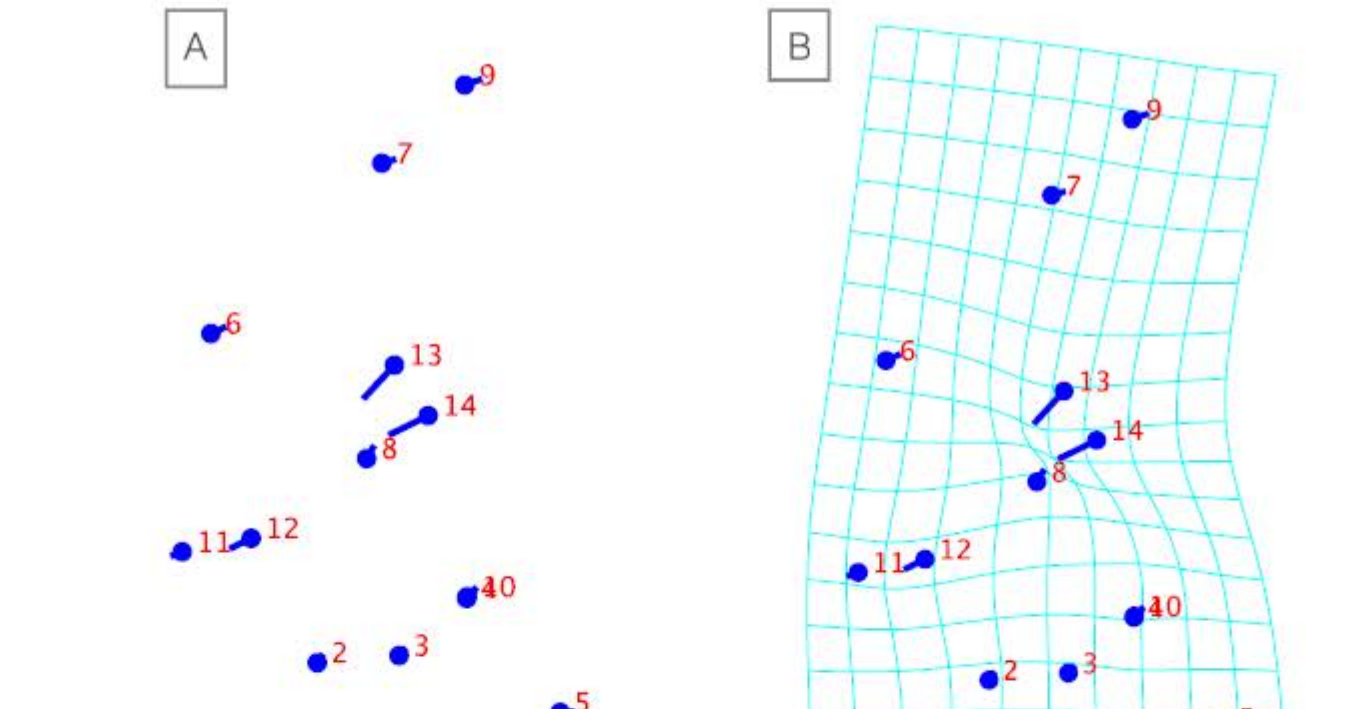
2. Variation intraspécifique de l'architecture des sillons

L'analyse en composantes principales de la variation intraspécifique montre que, tout comme pour le genre, les landmarks 13 et 14 sont ceux qui varient le plus (figures 8A, 8B). Les deux premières composantes principales générées par cette analyse expliquent respectivement 42 et 20% de la variance, et donc 62% de la variation phénotypique observée dans le jeu de données. Le graphe formé par ces deux composantes montre encore un nuage de points, avec plusieurs individus nettement en dehors (NHM ln.27146, MNHN.F.A29476 et A29464, un spécimen non référencé (Villers-sur-Mer, Callovien)). Ils sont d'ailleurs considérés comme aberrants par le logiciel. Les échantillons présentent des différences significatives d'architecture des sillons selon la commune ($p = 0,0001 < \alpha = 0,05$), la région ($p = 0,0013 < \alpha = 0,05$; figure 8) et le pays ($p = 0,0003 < \alpha = 0,05$) où ils ont été retrouvés. Cependant, l'étage stratigraphique de chaque spécimen ne permet pas de les différencier significativement ($p = 0,6429 > \alpha = 0,05$).

Discussion

1. La morphométrie géométrique comme outil de distinction des taxa

Les tests statistiques menés sur les individus sélectionnés de Pleocyemata ont montré que les genres et les espèces sont bien différenciés, contrairement aux familles. Ces tests sont cependant soumis à des problèmes d'échantillonnage, puisque le jeu de données contenait 29 *Eryma ventrosum*, 8 échantillons supplémentaires du même genre



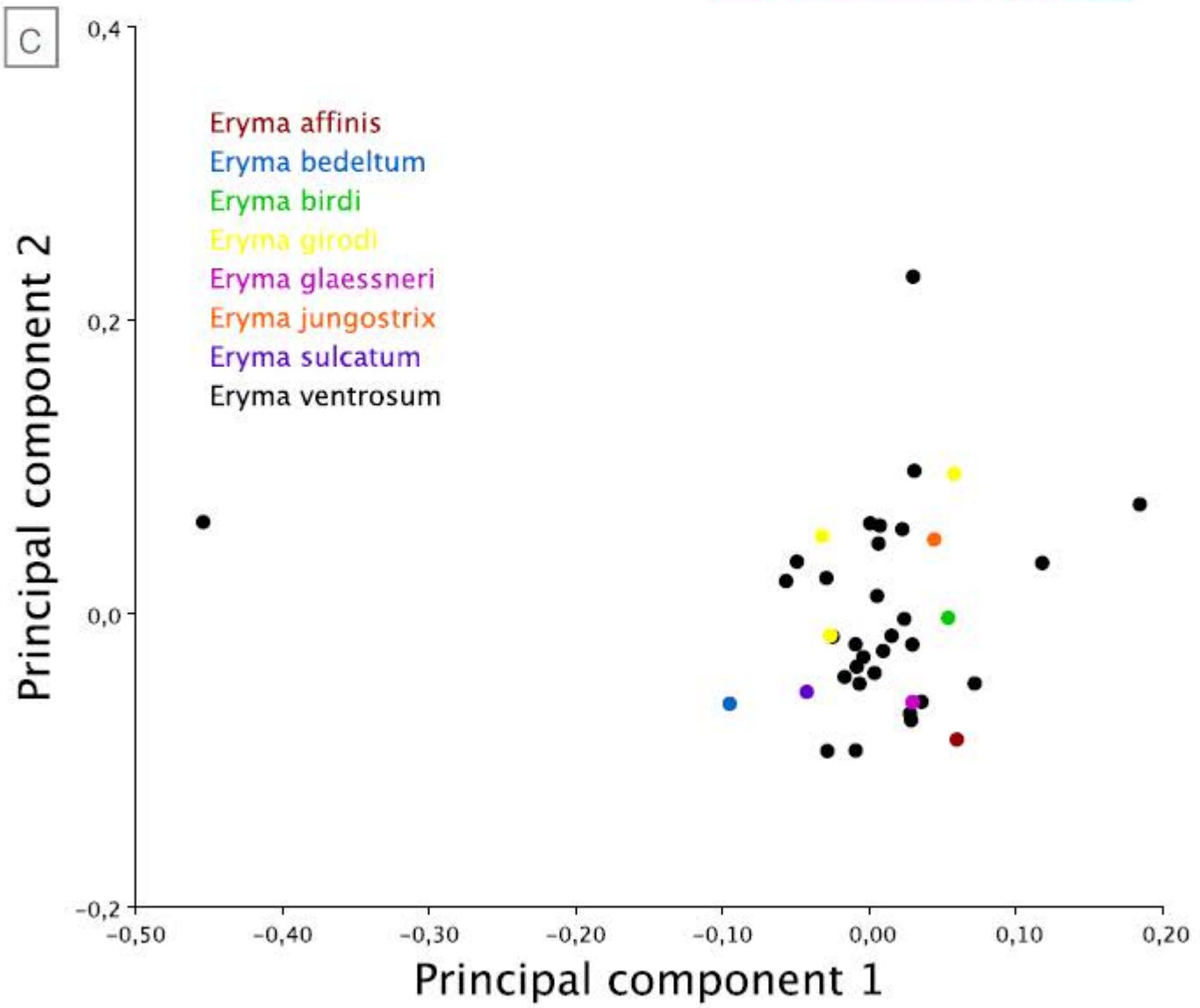


Figure 7 : Résultats de l'analyse en composantes principales de 37 spécimens sélectionnés d'*Eryma* Meyer, 1840. **A :** Graphique Lollipop construit en fonction de la première composante principale. **B :** Graphique Lollipop intégré à une plaque de déformation. **C :** Regroupement des spécimens en fonction des coordonnées cartésiennes des 14 landmarks, pour chaque espèce considérée, selon les deux premières composantes principales.

et 5 spécimens additionnels de la même famille. Les autres taxa étaient donc sous-représentés (4 Enoploclytidae, 2 Glypheidae et 1 Pemphicidae) et les analyses statistiques sur ce taxon ne seront ainsi considérées qu'en tant que tendances. Cependant, la figure 6 montre que les Enoploclytidae sont clairement distingués des autres familles, bien que les Erymidae par exemple ne semblent pas pouvoir être différenciés, d'un point de vue morphométrique, des Glypheidae ou des Pemphicidae.

Au sein d'*Eryma*, il y a également (dans une moindre mesure néanmoins) un problème d'échantillonnage, puisqu'*Eryma ventrosum* est représentée par 29 spécimens, (dont 4 aberrants) tandis que les autres espèces considérées ne comptent chacune qu'un ou deux échantillons. Les espèces ne peuvent d'ailleurs être différenciées, au sein du genre, en fonction de leur morphologie : cela est corroboré par le fait que la variation de l'architecture des sillons du céphalothorax est sensiblement la même pour le genre et l'espèce la mieux représentée, *Eryma ventrosum*. Il n'est, de plus, pas possible de déterminer ici quelles sont les espèces que l'on peut distinguer des autres par la morphométrie géométrique, du fait du faible échantillonnage des taxa autres qu'*Eryma ventrosum* (sept espèces considérées au sein du genre sur une soixantaine reconnue).

La morphométrie est, à priori, un bon outil statistique pour définir des différences morphologiques entre des taxa et les distinguer mathématiquement. Les variations détectées sont ainsi plus précisément déterminées et caractérisées. Les études menées sur des Mecochiridae Van Straelen, 1925 (Astrop, 2011), *Thenus* Leach, 1815 (Burton et Davie 2007) et *Cherax* Erichson 1846 (Austin et Knott 1996) ont notamment utilisé la morphométrie dans un but de distinction d'espèces. Chaque taxa n'a pas pu être différencié de tous les autres, bien que certains groupes présentaient des différences significatives par rapport à d'autres.

Au sein des Pleocyemata, la morphométrie peut ainsi permettre de différencier certains taxa en fonction d'autres, mais ne serait pas un outil qui peut être utilisé exclusivement pour mener des recherches systématiques et phylogénétiques. De plus, les espèces considérées ici étant fossiles, les biais d'échantillonnage sont particulièrement importants et réduisent considérablement la fiabilité des résultats. La prise de mesure constitue également un biais, chaque landmarks étant déposé manuellement pour chaque spécimen. La qualité de préservation de ces derniers participe de fait à ce biais, puisqu'elle rend la pose de points plus complexe et subjective

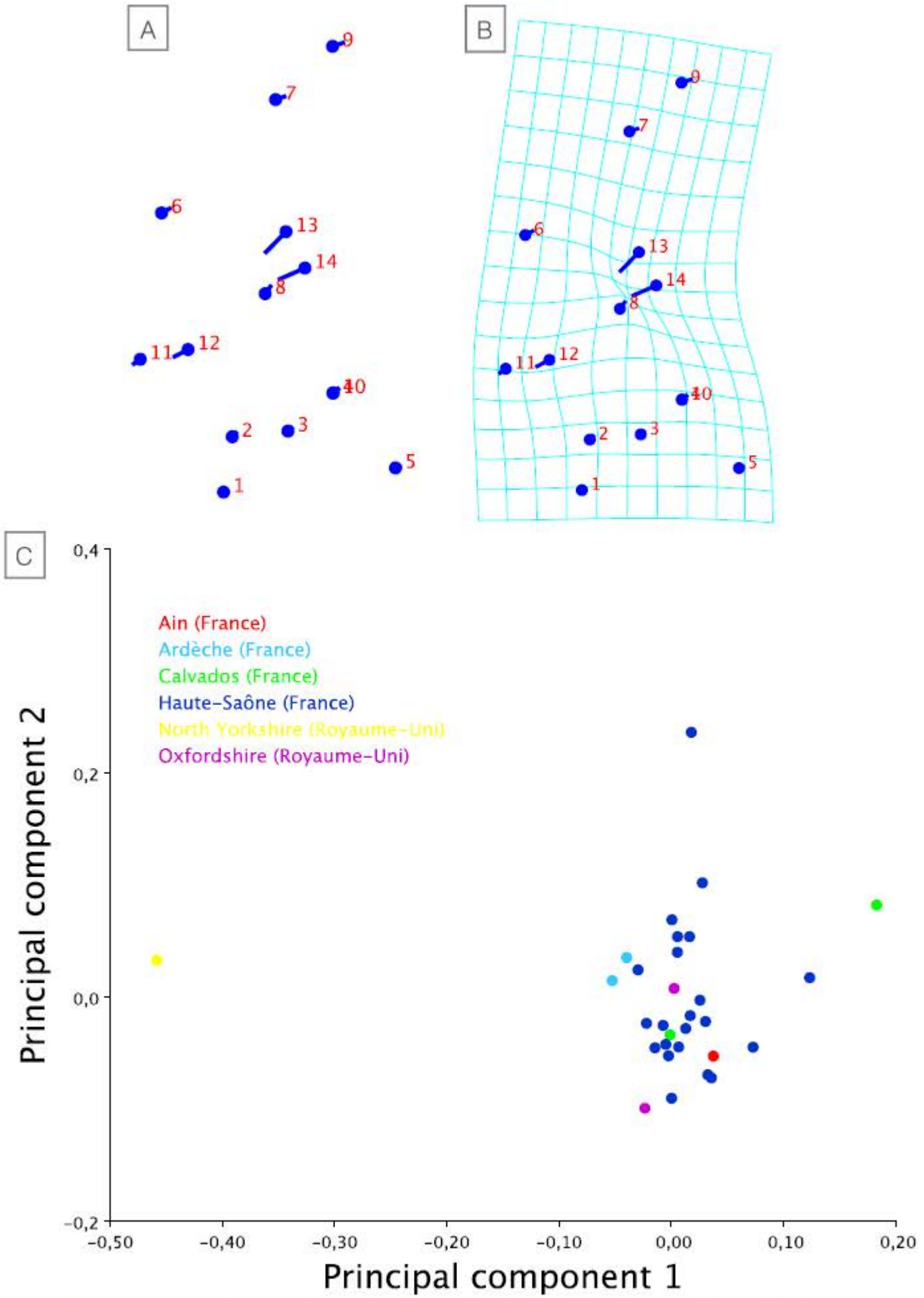


Figure 8 : Résultats de l'analyse en composantes principales de 29 spécimens sélectionnés d'Eryma ventrosum (Meyer, 1835). **A :** Graphique Lollipop construit en fonction de la première composante principale. **B :** Graphique Lollipop intégré à une plaque de déformation. **C :** Regroupement des spécimens en fonction des coordonnées cartésiennes de leurs 14 landmarks, pour chaque région considérée, selon les deux premières composantes principales.

(Dumoncel 2017). Cela limite également le nombre d'échantillons utilisables et la forme des spécimens peut, de plus, être altérée (Förster 1985 ; Bishop 1986 ; Plotnick 1986).

2. Influence de la localisation et de l'âge des spécimens

Seuls les landmarks 13 et 14, qui définissent chez *Eryma ventrosum* la division du sillon post-cervical et la jonction de son extension avec le sillon branchio-cardiaque, présentent une variation relativement importante. Les individus sélectionnés dans l'étude d'*Eryma* vont du Toarcien (*Eryma birdi*) à l'Hauterivien (*Eryma glaessneri, Eryma sulcatum*), et donc sur au moins 53 millions d'années, sans que cela n'influe significativement sur la morphologie de leurs sillons. Cela appuie donc particulièrement les travaux de Förster (1966), pour qui la morphologie des Erymidae, et en particulier d'*Eryma*, est relativement conservatrice et constante au cours du temps. Hormis les 29 spécimens d'*Eryma ventrosum*, seuls 8 échantillons de 7 espèces différentes ont été considérés : l'analyse effectuée ici présente un biais d'échantillonnage et ses résultats doivent être considérés avec une certaine réserve.

Au sein de l'espèce, la nature conservatrice et constante de la morphologie de l'architecture de ses sillons, est également vérifiée par cette étude. En effet, la répartition stratigraphique des spécimens va du Bathonien au Kimméridgien : la variation des sillons, sur plus de 16 millions d'années, est extrêmement faible et ne permet pas de distinguer significativement les échantillons d'un étage de tous les autres. Ainsi, les observations de Förster sont également vérifiées pour *Eryma ventrosum*.

La région où ont été retrouvés les spécimens considérés est le seul paramètre pour lequel l'architecture des sillons présente des différences significatives à la fois pour l'espèce et le genre, mais aussi pour le sous-ordre. Si l'on considère qu'une région correspond à un environnement, cela signifierait donc que les sillons du céphalothorax de ces crustacés décapodes varient en fonction du milieu. Cette variation est cependant très faible, et l'analyse en composantes principales ne permet pas de distinguer nettement chaque espèce de toutes les autres en fonction de son environnement (figure 8). Au sein de l'espèce, les spécimens sont également significativement différenciés en fonction de leur commune et de leur pays par les tests statistiques, bien que ces deux échelles soient respectivement trop réduite et trop large pour rendre compte convenablement du milieu et de ses caractéristiques géologiques et environnementales.

Seuls 29 spécimens ont été inclus dans l'étude de la variation intraspécifique, ce qui peut être considéré comme un échantillonnage faible qui peut diminuer la fiabilité des tests. Parmi eux, 20 spécimens proviennent des nodules de la Formation du Terrain à Chailles, en Haute-Saône, ce qui constitue à nouveau un biais d'échantillonnage pour l'étude de la localisation chez *Eryma ventrosum*.

3. Mise en évidence de la variation de l'architecture des sillons du céphalothorax

Chez les Pleocyemata sélectionnés, la variation des landmarks 8 et 10 est essentiellement due à la position extrêmement variable des terminaisons ventrales des sillons post-cervical et branchio-cardiaque entre les différents spécimens. La variation du landmark 4, qui correspond à la jonction des sillons hépatique et inférieur, est moins nette à l'oeil nu, mais est sûrement impactée par la variation de la hauteur relative de la carapace au sein des spécimens : la carapace des Glypheidae est par exemple moins haute par rapport à sa longueur que celle des Erymidae. La variation de l'architecture des sillons au sein d'*Eryma* est très faible et concerne principalement les landmarks 13 et 14 ; elle correspond, de plus, à celle observée pour *Eryma ventrosum*. Cela appuie le fait que les sillons varient extrêmement peu, tant au sein de l'espèce que du genre, et que leur morphologie est constante et conservatrice au cours du temps (Förster 1966).

Bien que la variation soit mise en évidence grâce à la morphométrie, il n'est pas possible de déterminer précisément le ou les facteurs qui en sont à l'origine (Geist 1992), et donc de savoir si la variation observée chez *Eryma ventrosum* est strictement intraspécifique. En effet, les différents facteurs de variation individuelle et de développement allométrique notamment, sont à considérer comme participant à la variation observée. Le dimorphisme sexuel n'est pas un paramètre de variation à prendre en compte ici, puisqu'il ne s'exprime pas sur les sillons de la carapace : si cela avait été le cas, deux ensembles distincts auraient été observés au sein d'*Eryma ventrosum*. Il y a également le biais du registre fossile, impliquant que tous les spécimens n'ont pas été préservés de la même façon, mais aussi le biais de la photographie. En effet, les spécimens considérés comme aberrants dans cette étude présentent, pour la plupart, une inclinaison du céphalothorax sur les photographies, ce qui fausse les distances observées entre les landmarks notamment.

Les pinces d'*Eryma ventrosum* présentent visiblement une plus grande variabilité que les sillons, peut-être due au dimorphisme sexuel (Charbonnier et al. 2012). Il serait donc intéressant de pouvoir prendre en compte à la fois la morphologie des pinces et des sillons du céphalothorax, mais le fait que l'on ne retrouve que des carapaces ou des pinces isolées, qui sont rarement complètes, implique que cela est presque impossible.

Conclusion et perspectives

L'étude de la variation intra et interspécifique de l'architecture des sillons du céphalothorax a montré que leur morphologie était particulièrement conservatrice et constante au cours du temps au sein des taxa considérés, comme l'a énoncé Förster (1966) ; le dimorphisme sexuel ne s'applique pas ici sur la variation d'architecture des sillons. Les paramètres analysés, tant géographiques que temporels, ne permettraient donc pas de différencier significativement les spécimens. L'utilisation de la morphométrie géométrique en tant qu'outil de distinction des taxa, au sein des spécimens de Pleocyemata sélectionnés et d'*Eryma*, n'a pas été concluante avec les landmarks qui ont été utilisés ici : seuls les Enoploclytidae ont été clairement distingués des autres familles. Ce n'est donc pas une méthode assez fiable, du moins pour les décapodes fossiles, pour être utilisée de façon exclusive et systématique dans cette optique. Cette analyse est, de plus, entachée de nombreux biais, dont la plupart est inhérente au registre fossile. Quel que soit le rang taxinomique étudié, les spécimens n'ont pu être homogénéiquement échantillonnés. Ils subissent de plus des déformations et des compressions lors de la fossilisation, ce qui fausse les résultats obtenus.

Pour aller plus loin, une possibilité serait de considérer la forme générale du céphalothorax (et non seulement celle des sillons) car elle présente elle-même, visiblement, de la variation. En effet, cela avait mené Etallon (1859 ; 1861) à distinguer deux variétés d'*Eryma ventrosum* en fonction notamment de ces différences, qui seraient aujourd'hui considérées comme du dimorphisme sexuel (Charbonnier et al., 2012) ; ce dernier n'a néanmoins aucune incidence sur la variation des sillons. Pour caractériser cette variation, il aurait fallu utiliser une méthode s'appuyant sur des semilandmarks, des points définissant des courbes et dépendant d'autres landmarks. (MacLeod 2013 ; Dumoncel 2017), sur les contours du céphalothorax, ce qui aurait cependant nécessité un travail plus lourd.

Références bibliographiques

Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J. et Ram, S. J. (2004). Image Processing using ImageJ. *Biophotonics International*, 11 (7) : 36 - 42.

Adams, D. C. (1999). Methods for shape analysis of landmark data from articulated structures. *Evolutionary Ecology Research*, 1 : 959 – 970.

Adams, D. C., Rohlf, F. J. et Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71 (1) : 5 - 16.

Aguirre-Urreta, M. B. (1989). The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. *Palaeontology*, 32 (3) : 499 – 552.

Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26 : 32 - 46.

Astrop, T. I. (2011). Phylogeny and Evolution of Mecochiridae (Decapoda : Reptantia : Glypheoidea) : an Integrated Morphometric and Cladistic Approach. *Journal of Crustacean Biology*, 31 (1) : 114 - 125.

Austin, C. M et Knott, B. (1996). Systematics of the Freshwater Crayfish Genus Cherax Erichson (Decapoda : Parastacidae) in South-western Australia: Electrophoretic, Morphological and Habitat Variation. *Australian Journal of Zoology*, 44 : 223 - 258.

Barceló, J. A. (2010). Visual Analysis in Archaeology : An Artificial Intelligence Approach. In : Elewa, A. M. T. (Ed.). *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Lecture Notes in Earth Sciences, 124 : 93 - 156.

Bell, T. (1850). Notes on the Crustacea of the Chalk Formation. In : F. Dixon (Ed.), *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. Brown, Green, and Longmans, London : 344 - 345.

Benzécri, J. P. (1973). *Analyse des données, tome 2 : l'analyse des correspondances*. Dunod, Paris Bruxelles Montréal : 619 p.

Beurlen, K. (1928). Die Decapoden des schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. *Palaeontographica*, 70 : 115 - 278.

Bishop, G. A. (1986). Taphonomy of the North American Decapods. *Journal of Crustacean Biology*, 6 (3) : 326 - 355.

Bond-Buckup, G. et Buckup, L. (1994). A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32 : 159 – 346.

Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data : geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge : 435 p.

Bookstein, F. L. (1997). Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1 (3) : 225 - 243.

Burkenroad, M. D. (1963). The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record. *Tulane Studies in Geology*, 2 : 3 - 17.

Burton, T.E. et Davie, P. J. F. (2007). A revision of the shovel-nosed lobsters of the genus *Thenus* (Crustacea : Decapoda ; Scyllaridae), with descriptions of three new species. *Zootaxa*, 1429 : 1 - 38.

Carpentier, C., Breton, G., Huault, V. et Lathuilière, B. (2006). Crustacés décapodes du Kimmeridgian de Bure (Lorraine, France). *Geobios*, 29 : 617 - 629.

Carter, J. (1886). On the decapod crustaceans of the Oxford Clay. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 42 : 542 - 559.

Charbonnier, S. (2009). Le Lagerstätte de La Voulte : un environnement bathyal au Jurassique. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 199 : 272p.

Charbonnier, S. et Garassino, A. (2012). The marine arthropods from the Solnhofen Lithographic Limestones (Late Jurassic, Germany) in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. *Geodiversitas,* 34 (4) : 857 - 871.

Charbonnier, S., Pérès, D. et Letenneur, C. (2012). Exceptionally preserved crustaceans from the Oxfordian of eastern France (Terrain à Chailles Formation, Haute-Saône). *Geodiversitas*, 34 (3) : 531 - 568.

Charbonnier, S., Audo, D., Barriel, V., Garassino, A., Schweigert, G. et Simpson, M. (2015). Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. *Cladistics*, 31 : 231 – 249.

Charbonnier, S., Audo, D., Garassino, A. et Hyžný, M. (2017). Fossil Crustacea of Lebanon. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle*, 210 : 252p.

Crônier, C. et Courville, P. (2004). A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the middle Jurassic of North-East France. *Paleontology*, 47 (4) : 999 - 1014.

Dana, J. D. (1852). *Parts I and II, Crustacea. Exploring Expedition During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the Command of Charles Wilkes, U.S.N.* C. Sherman, Philadelphia, 13 : 1618 p.

Desmarest, A. G. (1822). Les crustacés proprement dits. *Histoire naturelle des crustacés fossiles, sous les rapports zoologiques et géologiques* : 67 - 142.

Devillez, J., Charbonnier, Hyžný, M., Leroy, L. (2016). Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea : Decapoda) from the Western Tethys. *Geodiversitas*, 38 (4) : 515 - 541.

Devillez, J. et Charbonnier, S. (2017). The genus Eryma Meyer, 1840 (Crustacea : Decapoda : Erymidae) : new synonyms, systematic and stratigraphic implications. *Bulletin de la Société géologique de France*, 188 (3) : 15.

Devillez, J., Charbonnier, S., Veselská, M. K. et Pezy, J.-P. (2017). Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. Proceedings of the Geologists' Association, 128 : 779 - 797.

Devillez, J., Charbonnier, S. et Barriel, V. (sous presse). An attempt to clarify phylogenetic affinities of erymid lobsters (Crustacea, Decapoda) using morphological characters. *Arthropod Systematics and Phylogeny*.

Dumoncel, J. (2017). *Analyse morphométrique 3D de structures anatomiques pour la paléoanthropologie.* Thèse de doctorat, Université de Toulouse.

Erichson, W. F. (1846). Uebersicht der Arten der Gattung, Astacus. *Archiv für Naturgeschichte* 12 : 86 – 103.

Etallon, A. (1859). Description des crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bulletin de la Société géologique de France,* 16 : 169 - 205.

Etallon, A. (1861). Notes sur les crustacés jurassiques du bassin du Jura. *Recueil agronomique, industriel et scientifique publié par la Société d'Agriculture de la Haute-Saône*, 9 : 129 - 171.

Etheridge Jr., R. (1914). The genus *Enoploclytia* in the Cretaceous rocks of Queensland. *Records of the Australian Museum*, 10 : 271-273.

Feldmann, R. M. et McPherson, C. B. (1980). Fossil decapod crustaceans of Canada. *Geological Survey of Canada*, 79 (16), 1 – 20.

Feldmann, R. M. et Titus, A. L. (2006). *Eryma jungostrix*, n. sp. (Decapoda ; Erymidae) from the Redwater Shale Member of the Stump Formation (Jurassic ; Oxfordian) of Utah. *Journal of Paleontology*, 26 : 63 - 68.

Feldmann, R. M., Schweitzer, C. E. et Karasawa, H. (2015). Part R, Revised, Volume 1, Chapter 81 : Systematic descriptions : Infraorder Glypheidea. *Treatise Online*, 68 : 1 - 28.

Ferry, M. de (1865). Note sur les crustacés et les spongiaires de la base de l'étage Bathonien des environs de Mâcon. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie,* 9 : 365 – 376.

Förster, R. (1966). Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. *Palaeontographica* A125 (4–6), 61 - 175.

Förster, R. et Seyed-Emami, K. (1982). First occurence of Eryma bedelta (Quenstedt) (Crustacea, Decapoda) from the Aalenian of Iran. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, 22 : 41 - 45.

Förster, R. (1985). Evolutionary trends and ecology of Mesozoic decapod crustaceans. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh,* 76 : 299 - 304.

Garassino, A. et Schweigert, G. (2006). The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna : review of the types from old descriptions. Part I Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. *Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano,* 34 (1) : 1 – 64.

Geist, V. (1992). Endangered species and the law. *Nature*, 357 : 274 - 276.

Glaessner, M. F. (1969). Decapoda. In : Moore, R. C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4 (2)*. Lawrence, Kansas, Geological Society of America, Boulder, Colorado, and University of Kansas Press : R399 – R651.

Groupe Articque (2012). Analyse en composantes principales. In : *Guide de l'utilisateur de Cartes & Données 5.0* : 107-110.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T. et Ryan, P. D. (2001). PAST : Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1) : 9p.

Harbort, E. (1905). Die Fauna der Schaumburg-Lippeschen Kreidemulde. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge,* 45 : 10 – 22.

Hyžný, M., Schlögl, J., Charbonnier, S., Schweigert, G., Rulleau, L. et Gouttenoire, M. (2015). Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Belmont (Beaujolais, France). *Geobios*, 48 (5) : 371 - 384.

Karasawa, H., Masaaki, O. et Hisayoshi, K. (2008). New records for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. *Boletin de la Sociedad Geológica Mexicana*, 60 (1), 101 - 110.

Kato, H., Takahashi, T. et Taira, M. (2010). Late Jurassic Decapod Crustaceans from Northeast Japan. *Palaeontology*, 53 (4) : 761 - 770.

Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ : an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Ressources*, 11 : 353 - 357.

Latreille, P. A. (1802). *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Tome 3*. F. Dufart, Paris : 468 p.

Leach, W. E. (1814). *The zoological miscellany ; being descriptions of new, or interesting animals. Illustrated with colored figures, drawn from nature, by R. P. Nodder.* Volume 1. Nodder, London : 144p.

Leach, W. E. (1815). A tabular view of the external characters of four classes of animals, which Linné arranged under Insecta ; with the distribution of the genera composing three of these Classes into Orders. &c. and descriptions of several new genera and species. *Transactions of the Linnean Society of London*, 11 : 306 – 400.

M'Coy, F. (1849). On the classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection at Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology*, 4 (2) : 330 – 335.

MacLeod, N. (1999). Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology*, 25 (1) : 107 - 138.

MacLeod, N. (2013). Landmarks and Semilandmarks : Differences without Meaning and Meaning without Difference. *Palaeontology Newsletter*, 82 : 32 - 43.

Manimegalai, K., Arunachalam, M. et Udayakumari, R. (2009). Morphometric geometric study of wing shape in *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae) from Tamil Nadu, India. *Journal of Threatened Taxa,* 1 (5) : 263 - 268.

Mantell, G. A. (1822). *The fossils of the South Downs ; or illustrations of the geology of Sussex.* Lupton Relfe, London : 327 p.

Mantell, G. A. (1833). *The geology of the South-East England*. Longman, Rees, Orme, Brown, Green and Longman, London : 435 p.

Marchiori, A. B., Bartholomei-Santos, M. L. et Santos, S. (2013). Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation ? *Biological Journal of the Linnean Society*, 112 : 31–39.

Meyer, H. von (1835). Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde :* 328 – 329.

Meyer, H. von (1840a). Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde :* 576 – 587.

Meyer, H. von (1840b). *Neue Gattungen fossiler Krebse aus Gebilden vom bunten Sandstein bis in die Kreide*. Stuttgart : E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung : 28 p.

Oppel, A. (1861). Die Arten der Gattungen Eryma, Pseudastacus, Magila und Etallonia. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 17 : 355 – 361.

Plotnick, R. E. (1986). Taphonomy of a Modern Shrimp : Implications for the Arthropod Fossil Record. *PALAIOS*, 1 (3) : 286 - 293.

Quenstedt, F. A. (1857). *Der Jura*. H. Laupp, Tübingen : 842 p.

Rolf, F. J. et Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, 39 (1) : 40 - 59.

Rohlf, F. J. et Marcus L. F. (1993). A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 (4) : 129 - 132.

Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., Garassino, A., Karasawa, H. et Schweigert, G. (2010). Systematic list of fossil decapod crustacean species. *Crustaceana Monographs*, 10 : 1 – 222.

Secrétan, S. (1984). Présence d'Eryma bedelta (Crustacea Decapoda) dans le basochien du Maroc oriental. *Geobios*, 17 (4) : 515 - 518.

Smith, S. L. (1869). Notice of the Crustacea collected by Prof. C. F. Hartt on the coast of Brazil, in 1867. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 2 : 1 - 41.

Strauss, R. E. (2010). Discriminating Groups of Organisms. In : Elewa, A. M. T. (Ed.). *Morphometrics for Nonmorphometricians*. Lecture Notes in Earth Sciences, 124 : 73 - 91.

Taylor, B. J. (1979). Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, 81 : 1 – 39.

Thompson, D. W. (1917). *On Growth and Form*. Cambridge University Press, London : 793 p.

Van Straelen, V. (1925). Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique*, 7 : 1 – 462.

Van Straelen, V. (1928). Sur les Crustacés Décapodes Triasiques et sur l'origine d'un phylum de Brachyoures. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 14 : 496-516.

Van Straelen, V. (1936). Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 12 (45) : 1 – 50.

Vianna, M. L. (1986). On the ecology and intraspecific variation in the spiny lobster Panulirus echinatus Smith, 1869, (Decapoda, Palinuridae) from Brazil. *Crustaceana*, 51 (1) : 25 - 37.

Weber, F. (1795). *Nomenclator entomologique secundum entomologie systematicam ill*. Favricii. C. E. Bohn, Chilonii et Hamburgi. I-VIII : 1 - 171.

Woods, H. (1925-1931). A monograph of the fossil macrurous Crustacea of England. *Monograph of the Palaeontographical Society*, 80 (5) : 65 - 72.

Wright, T. (1882). On a new astacomorphous crustacean from the middle coral reef of Leckhampton Hill (*Eryma guisei*). *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*, 8 : 56 - 59.

Zittel, K. A. von (1885). Handbuch der Palaeontologie 1 (2) (Arthropoda, Decapoda). *R. Oldenbourg, Münich and Leipzig* : 523 – 721.

Résumé

Les Erymidae Van Straelen, 1925 sont une famille de crustacés décapodes qui s'étend du Trias au Crétacé et qui sont notamment caractérisés par la trajectoire et les connexions des sillons sur le céphalothorax et la morphologie de grandes pinces, sur lesquels sont principalement fondées les diagnoses de genres et d'espèces. Ici, la morphométrie géométrique a été utilisée pour mettre en évidence la variation intra et interspécifique de l'architecture des sillons du céphalothorax, à l'aide notamment du placement de points d'intérêts, ou landmarks. Les informations géographiques et temporelles associées à chaque spécimen ont été prises en compte et plusieurs rangs taxinomiques ont été étudiés : les super familles de Pleocyemata Burkenroad, 1963 (Erymoidea Van Straelen, 1925, Glypheoidea Zittel, 1885, Pemphicoidea Charbonnier et al., 2015), le genre *Eryma* Meyer, 1840 et l'espèce *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835).

La variation, tant inter qu'intraspécifique, est très faible et dépend principalement du sillon post-cervical. Seuls les Enoploclytidae (Devillez et al., sous presse) ont pu être différenciés des autres familles étudiées. Les spécimens semblent cependant présenter une variation significative en fonction de la région où ils ont été retrouvés. La morphologie des sillons chez Eryma et Eryma ventrosum est particulièrement conservatrice au cours du temps. La fiabilité des résultats obtenus doit cependant être remise en question à cause de nombreux biais, notamment dus à l'échantillonnage des spécimens et de la qualité de leur préservation.

Master
Sciences de l'Univers,
Environnement, Ecologie

Parcours

SYSTÉMATIQUE, ÉVOLUTION,
PALÉOBIODIVERSITÉ

Master
Evolution, Patrimoine naturel et
Sociétés

Année 2017-2018

Mémoire de Master 1 SEP

Salomé Strauch

Documents annexes

Morphométrie appliquée à l'étude des variations intra-spécifiques chez un homard typique du Jurassique européen : *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Crustacea, Decapoda, Erymidae)

Sous la direction de : Julien DEVILLEZ (CR2P/MNHN/UMR 7207)

Sylvain CHARBONNIER (CR2P/MNHN/UMR 7207)

Laboratoire d'accueil : Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (UMR 7207), MNHN, Paris

— Liste des annexes —

Figure 1 : Représentants d’Eryma ventrosum (Meyer, 1835) étudiés

Figure 2 : Représentants d’Eryma ventrosum (Meyer, 1835) étudiés

Figure 3 : Représentants d’Eryma ventrosum (Meyer, 1835) étudiés

Figure 4 : Représentants d’Eryma Meyer, 1840 étudiés

Figure 5 : Représentants des Erymoidea Van Straelen, 1925 étudiés

Figure 6 : Représentants des Glypheidea Zittel, 1885 étudiés

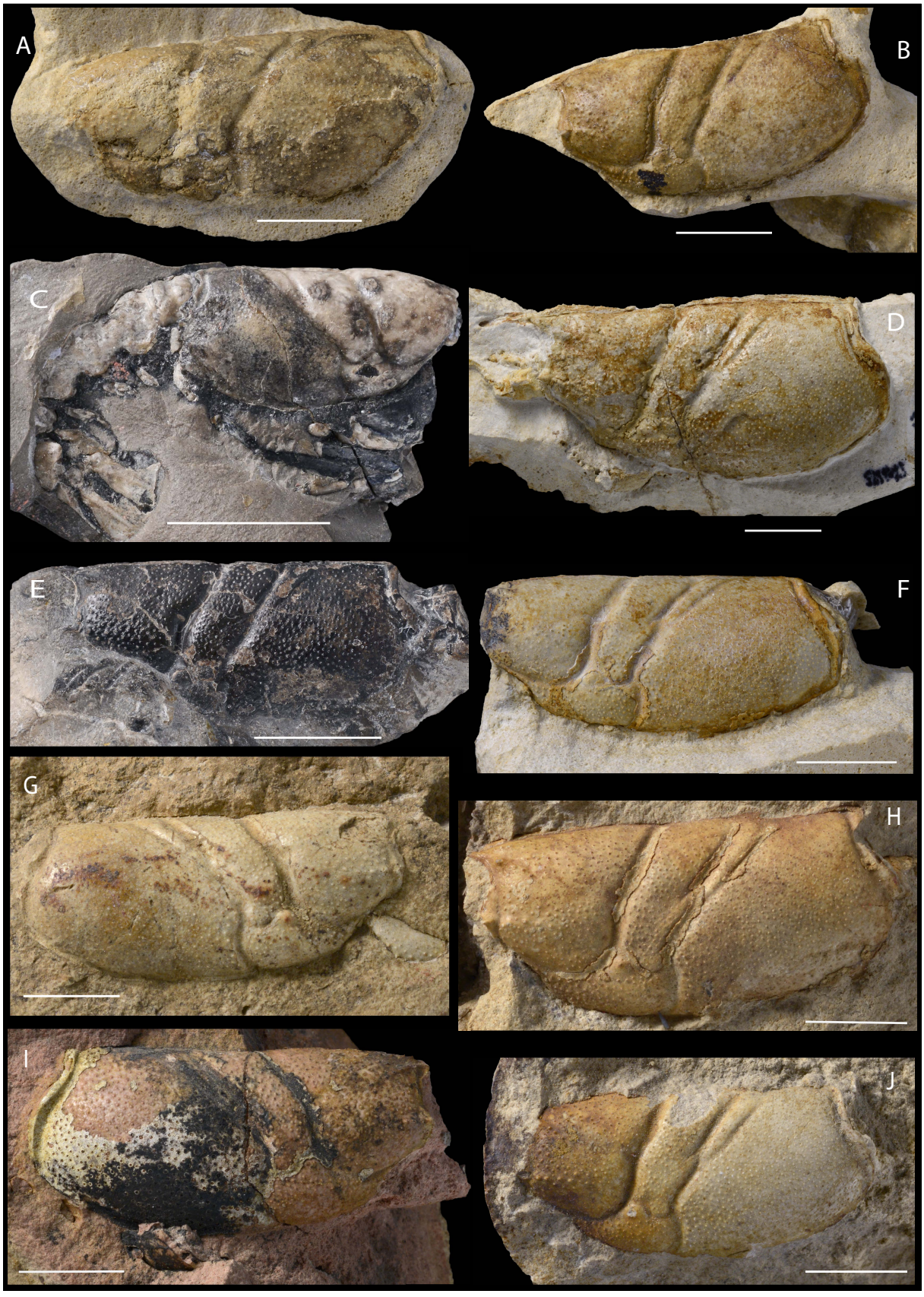


Figure 1 : Représentants d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) étudiés. **A :** MNHN.F.A29478 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale gauche. **B :** MNHN.F.A29478 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale gauche. **C :** spécimen non référencé (La Voulte, France, Callovien), vue latérale. **D :** MNHN.F.A29475 (Le Vernois, France, Oxfordien), vue latérale. **E :** spécimen non référencé (Villerville, France, Oxfordien), vue latérale. **F :** MNHN.F.A29479 (Montcey, France, Oxfordien), vue latérale. **G :** MNHN.F.A30217 (Maizières, France, Oxfordien), vue latérale. **H :** MNHN.F.A29549 (localité inconnue, Haute-Saône, France, Oxfordien), vue latérale. **I :** MNHN.F.A29464 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale. **J :** MNHN.F.A29462 (Calmoutier, France, Oxfordien), vue latérale. Photographies : P. Loubry.

Figure 2 : Représentants d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) étudiés. **A :** UJF-ID-11544 (La Voulte, France, Callovien), vue latérale. **B :** MNHN.F.A29483 (localité inconnue, Haute-Saône, France, Oxfordien), vue latérale. **C :** MNHN.F.A29485 (localité inconnue, Haute-Saône, France, Oxfordien), vue latérale. **D :** MNHN.F.A30232 (localité inconnue, Haute-Saône, France, Oxfordien), vue latérale. **E :** MNHN.F.A29471 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale. **F :** UCBL 170529 (Nantua, France, Kimméridgien), vue latérale. **G :** MNHN.F.A29466 (Montcey, France, Oxfordien), vue latérale. **H :** MNHN.F.A32394 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale. **I :** MNHN.F.A29468 (Mailley, France, Oxfordien). **J :** MNHN.F.A29480 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale. Photographies : L. Cazes (A, I), P. Loubry (B, C, D, F, H, J) et C. Lemzaouda (E, G).

Figure 3 : Représentants d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) étudiés. **A :** MNHN.F.A29469 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale. **B :** MNHN.F.A29486 (Chariez, France, Oxfordien), vue latérale. **C :** MNHN.F.A29584 (localité inconnue, Haute-Saône, France, Oxfordien), vue latérale. **D :** MNHN.F.A29472 (Montcey, France, Oxfordien), vue latérale. **E :** MNHN.F.A29476 (localité inconnue, Haute-Saône, France, Oxfordien), vue latérale. **F :** Moulage de l'holotype MNHN.F.B12484 d'*Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Calmoutier, France, Oxfordien), vue latérale. **G :** spécimen non référencé (Villers sur Mer, France, Callovien), vue latérale. **H :** NHMUK ln.27146 (Scarborough, Royaume-Uni, Oxfordien), vue latérale. **I :** NHMUK ln.27134 (Headington, Royaume-Uni, Oxfordien), vue latérale droite. **J :** NHMUK ln.27134 (Headington, Royaume-Uni, Oxfordien), vue latérale gauche. Photographies : C. Lemzaouda (A, B, C, D, E), J. Devillez (F, H, I, J), L. Cazes (G) et J.-P. Pezy (G).

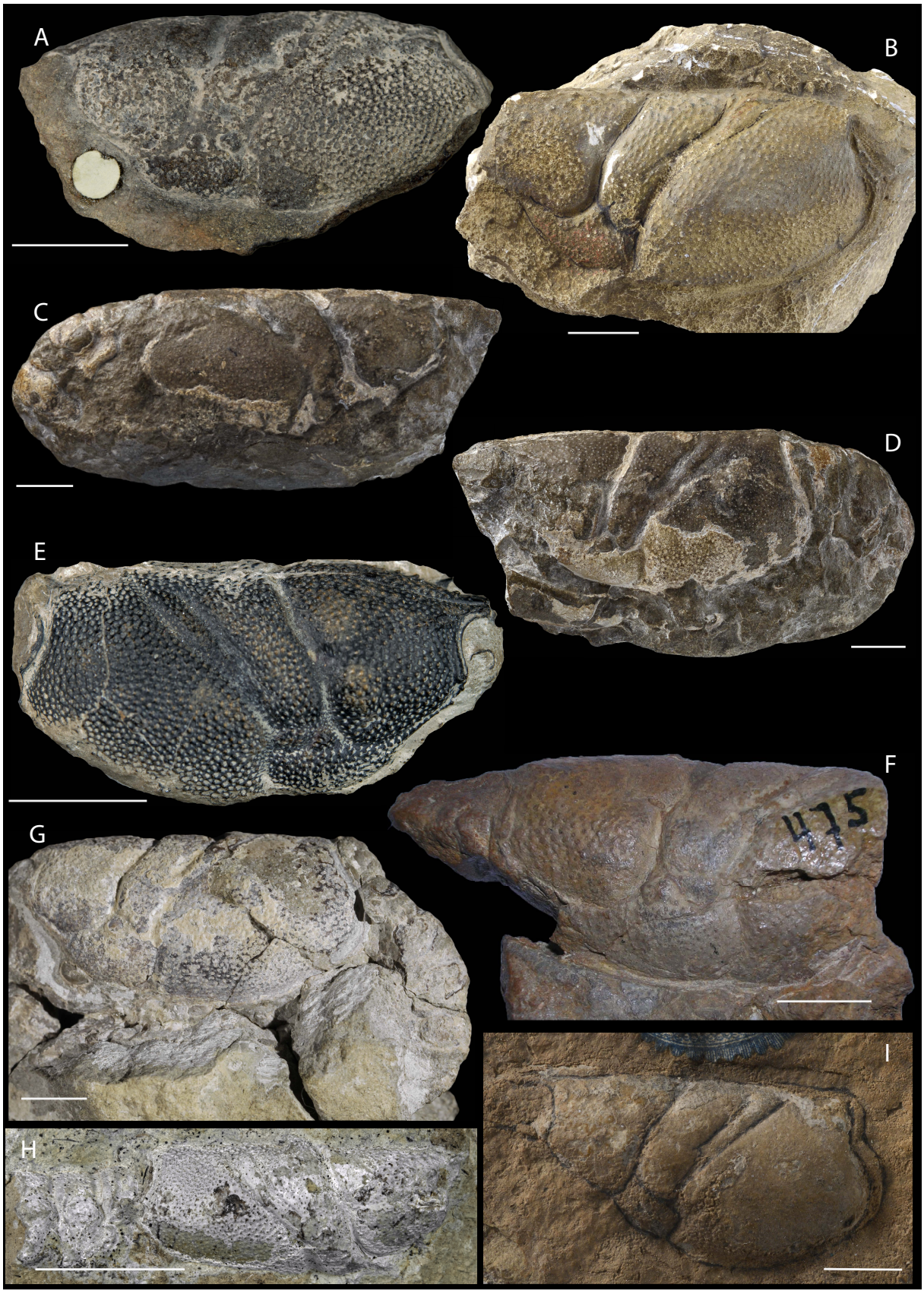


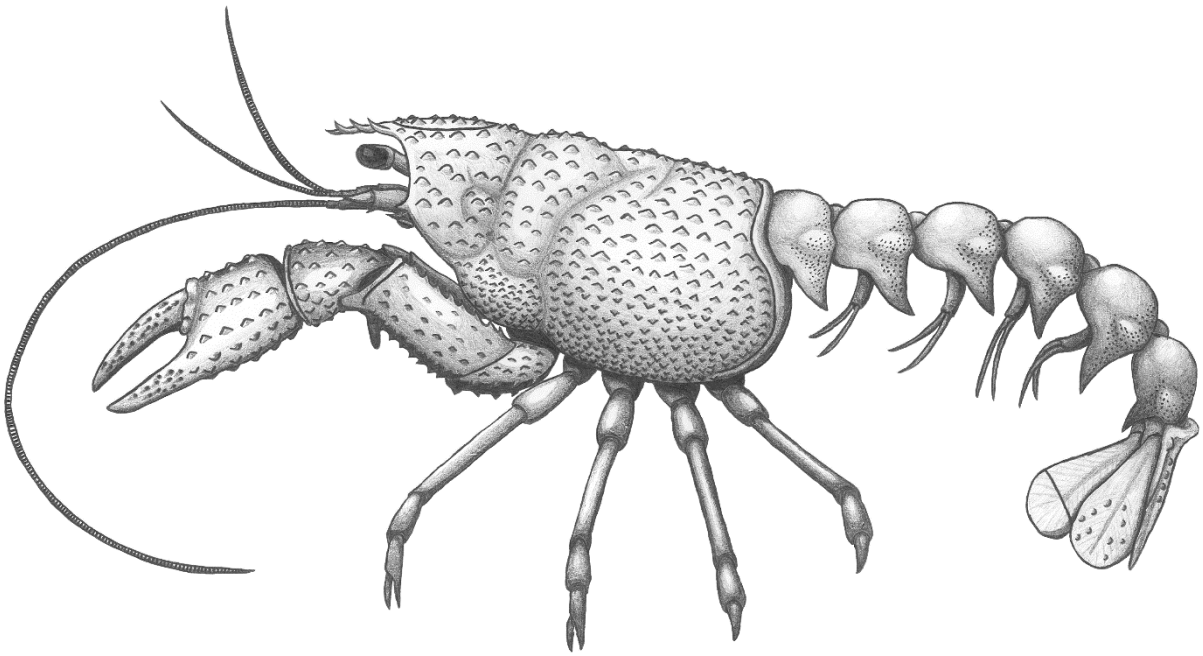
Figure 4 : Représentants d'*Eryma* Meyer, 1840 étudiés. **A :** Holotype d'*Eryma birdi* Woods, 1930 (NHMUK ln. 27125, Peak, Royaume-Uni, Toarcien), vue latérale. **B :** Moule de l'holotype d'*Eryma glaessneri* Van Straelen, 1936 (MNHN.F.R10204, Escragnolles, France, Hauterivien), vue latérale. **C :** Syntype MNHN.F.A29783 de *Bolina girodi* Etallon, 1859 (Saint-Claude, France, Bathonien), vue latérale droite. **D :** Syntype MNHN.F.A29783 de *Bolina girodi* (Saint-Claude, France, Bathonien), vue latérale gauche. **E :** Spécimen NHMUK ln.27837 d'*Eryma sulcatum* Harbort, 1905 (Speeton, Royaume-Uni, Hauterivien), vue latérale. **F :** Syntype MSJN Col.Del. 475 d'*Eryma greppini* Oppel, 1861(Vellerat, Suisse, Bathonien), vue latérale. **G :** Holotype d'*Eryma jungostrix* Feldmann & Titus, 2006 (USNM 530027, localité inconnue, Utah, Etats-Unis, Oxfordien), vue latérale. **H :** Spécimen NHMUK ln.27131 d'*Eryma bedeltum* (Quenstedt, 1857 ; Kingsthorpe, Royaume-Uni, Bathonien), vue latérale. **I :** Syntype d'*Eryma affinis* Ferry, 1865 (MNHN.F.A29727, Fuissé, France, Bathonien), vue latérale. Photographies : J. Devillez (A, E, H), L. Cazes (B, C, D), D. Becker (F), L. O'Reilly (G) et P. Loubry (I).

Figure 5 : Représentants des *Erymoidea* Van Straelen, 1925 étudiés. **A :** Holotype QM 3234 de *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914 ; localité inconnue, Royaume-Uni, Barrémien), vue latérale. **B :** Spécimen NHMUK 59668 de *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1833 ; localité inconnue, Sussex, Royaume-Uni, Cénomanien-Turonien), vue latérale. **C :** Holotype NHMUK 24559 de *Stenodactylina* sp. (Shotover, Royaume-Uni, Oxfordien), vue latérale. **D :** Spécimen MHNL 20 103064 de *Stenodactylina lagardettei* (Hyžný et al., 2015 ; Belmont d'Azergues, France, Aalénien), vue latérale. **E :** Spécimen NHMUK ln.27142 de *Stenodactylina guisei* (Wright, 1882 ; Waltham on the Wolds, Royaume-Uni, Bajocien), vue latérale. **F :** Holotype MNHN.F.B14557 d'*Enoploclytia augustobonae* Devillez et al., 2016 (Amance, France, Barrémien), vue latérale. **G :** Spécimen NM O7125 d'*Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822 ; Bohème, République tchèque, Turonien), vue latérale. **H :** Holotype MNHN.F.A57460 de *Pustulina occitana* (Devillez et al., 2016 ; Laciterne-Boisset, France, Berriasien), vue latérale. **I :** Spécimen MAN2016.0.620 de *Pustulina elegans* Förster, 1966 (Marbache, France, Bajocien), vue latérale. Photographies : P. Waddington (A), J. Devillez (B, C, E, I), M. Hyžný (D), M. Kočová Veselská (G) et L. Cazes (F, H).

Figure 6 : Représentants des *Glypheida* Zittel, 1885 étudiés. **A :** Spécimen MNHN.F.A29516 de *Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822 ; Andelarrot, France, Oxfordien), vue latérale. **B :** Moule de l'holotype NHMUK 24559 de *Glypheopsis robusta* (Feldmann & McPherson, 1980 ; Ile Prince-Patrick, Canada, Bajocien), vue latérale. **C :** Spécimen MNHN.F.A59979 de *Pemphix sueurii* (Desmarest, 1822 ; Crailsheim, Allemagne, Anisien). Photographies : L. Cazes

Annexe 2

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., HYŽNÝ M. & LEROY L. 2016. — Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. – *Geodiversitas* 38 (4): 515-541.



Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys

Julien DEVILLEZ
Sylvain CHARBONNIER
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Sorbonne Universités, MNHN, UPMC, CNRS, 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
julien.devillez@edu.mnhn.fr
sylvain.charbonnier@mnhn.fr

Matúš HYŽNÝ
Department of Geology and Palaeontology, Faculty of Natural Sciences, Comenius University, Mlynská dolina G1, 842 15 Bratislava (Slovakia); Geologisch-paläontologische Abteilung, Naturhistorisches Museum Wien, Burgring 7, 1010 Vienna (Austria)
hyzny.matus@gmail.com

Lucien LEROY
Hameau de Taloire, F-04120 Castellane (France)
lucien.leroy@orange.fr

Published on 30 December 2016

urn:lsid:zoobank.org:pub:CFFB0AA0-D396-40EB-BE75-D2E417257B87

Devillez J., Charbonnier S., Hyžný M. & Leroy L. 2016. — Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. *Geodiversitas* 38 (4): 515-541. https://doi.org/10.5252/g2016n4a4

ABSTRACT
Erymid lobsters (Crustacea, Decapoda, Erymidae) are relatively common and abundant in Jurassic rocks (*c.* 70 species) but are far less common in the Early Cretaceous with about 20 species only listed in Europe, North America, South America, Australia, Antarctic, Japan, and Madagascar. A study of the twelve species of erymid lobsters from the Early Cretaceous of Europe (France, United Kingdom) is here presented. Based on new observations, the concepts of some erymid genera are updated and new diagnoses are proposed for *Eryma* Meyer, 1840, *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Palaeastacus* Bell, 1850, *Pustulina* Quenstedt, 1857, and *Stenodactylina* Beurlen, 1928, including carapace groove pattern, first pereiopods and also a new structure –the post-orbital area– located in front of the cephalic region. The new genus *Tethysastacus* n. gen. is erected with *Tethysastacus tithonius* n. comb. (Valanginian, France) as type species. Five new species are described: *Eryma vocontii* n. sp. (Albian, France), *Enoploclytia augustobonae* n. sp. (Barremian, France), *Enoploclytia gigantea* n. sp. (Albian, Texas), *Pustulina occitana* n. sp. (Berriasian, France), and *Pustulina colossea* n. sp. (Hauterivian, France).

KEY WORDS
Crustacea,
Erymidae,
lobster,
Mesozoic,
Western Europe,
lectotypification,
new combinations,
new genus,
new species.

RÉSUMÉ
Révision des Érymides (Crustacea : Decapoda) du Crétacé inférieur de la Téthys occidentale.
Les érymides (Crustacea, Decapoda, Erymidae) sont relativement courants et abondants dans les formations jurassiques (*c.* 70 espèces) mais sont beaucoup moins courants dans le Crétacé inférieur où une vingtaine d'espèces sont recensées en Europe, en Amérique du Nord, en Amérique du Sud,

en Australie, en Antarctique, au Japon et à Madagascar. Une révision des douze espèces d'érymides du Crétacé inférieur d'Europe (France, Royaume-Uni) est ici présentée. Basés sur de nouvelles observations, les concepts de plusieurs genres d'érymides sont actualisés et de nouvelles diagnoses sont proposées pour *Eryma* Meyer, 1840, *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Palaeastacus* Bell, 1850, *Pustulina* Quenstedt, 1857, et *Stenodactylina* Beurlen, 1928, incluant le tracé des sillons de la carapace, la première paire de péréiopodes et aussi une nouvelle structure – la zone post-orbitaire – située à l'avant de la région céphalique. Le nouveau genre *Tethysastacus* n. gen. est établi avec *Tethysastacus tithonius* n. comb. (Valanginien, France) comme espèce-type. Cinq nouvelles espèces sont aussi décrites : *Eryma vocontii* n. sp. (Albien, France), *Enoploclytia augustobonae* n. sp. (Barrémien, France), *Enoploclytia gigantea* n. sp. (Albien, Texas), *Pustulina occitana* n. sp. (Berriasien, France), et *Pustulina colossea* n. sp. (Hauterivien, France).

MOTS CLÉS
Crustacea,
Erymidae,
Europe occidentale,
homard,
Mésozoïque,
lectotypification,
combinaisons nouvelles,
genre nouveau,
espèces nouvelles.

INTRODUCTION

Erymid lobsters are typical Mesozoic crustaceans exhibiting a worldwide distribution with occurrences in Europe (e.g., Mantell 1833; Bell 1850, 1863; Oppel 1861, 1862; Lahusen 1894; Van Straelen 1925; Beurlen 1928; Glaessner 1931; Bachmayer 1959; Förster & Rieber 1982; Garassino 1996; Jagt & Fraaije 2002; Garassino & Krobicki 2002; Bravi *et al.* 2014), in the Middle East (Roger 1946; Förster & Seyed-Emani 1982; Garassino 1994; Charbonnier *et al.* in press), in North Africa (Secrétan 1984), in Western Africa (Joleaud & Hsu 1935), in Madagascar (Secrétan 1964; Charbonnier *et al.* 2012a), in North America (Rathbun 1923, 1926; Stenzel 1945; Feldmann & McPherson 1980; Schweitzer & Feldmann 2001; Feldmann & Titus 2006; Feldmann & Haggart 2007), in Latin America (Aguirre-Urreta & Ramos 1981; Aguirre-Urreta 1982, 1989; Vega *et al.* 2013), in Australia (Woodward 1877; Etheridge Jr. 1914; Woods 1957), in Antarctic (Taylor 1979; Aguirre-Urreta 1989), and in Japan (Karasawa *et al.* 2008).

Despite their wide distribution, fossils of erymid lobsters remain sparse and fragmentary. This is a consequence of the low fossilization potential of decapod crustaceans (scavenging, decortication, disarticulation, carapace fragmentation) and of collection and reporting biases (Bishop 1986; Plotnick 1986; Plotnick *et al.* 1988; Tshudy *et al.* 1989; Müller *et al.* 2000; Stempien 2005; Mutel *et al.* 2008; Krause *et al.* 2011). So about twenty erymid species, mainly supported by a unique or a few number of fragments, are currently reported in the Early Cretaceous.

The carapace groove pattern of these decapod crustaceans is the main feature used for genera and species distinction (Van Straelen 1925; Förster 1966; Glaessner 1969). However, the diagnoses of erymid genera are not still consistent with each other, in particular for *Eryma* Meyer, 1840 and *Palaeastacus* Bell, 1850, both including the greatest number of species (Hyžný *et al.* 2015). The present contribution aims to give a new look on Early Cretaceous erymid faunas around the world, especially on European taxa which benefits from new diagnoses and descriptions. This review is also an occasion to clarify some generic concepts in Erymidae based on carapace groove pattern, first pereiopods, and carapace regions (Fig. 1).

MATERIAL AND METHODS

The entire studied material includes 160 specimens (Table 1). They were mostly studied using a CETI Belgium MEDO binocular microscope. Line drawings were prepared by the first author. Most of the studied specimens consist of isolated carapaces and first chelipeds. Most of the European species come from southeastern France and were collected from the Early Cretaceous deposits of the South-East Basin (Fig. 2), including the Vocontian Basin and its peripheral platforms (Arnaud-Vanneau *et al.* 1982; Friès & Parize 2003), which was part of the western margin of the Tethys Ocean (Savostin *et al.* 1986; Masse *et al.* 1993).

INSTITUTIONAL ABBREVIATIONS

BAS	British Antarctic Survey, Cambridge (United Kingdom);
BM	Booth Museum of Natural History, Brighton (United Kingdom);
MHNG	Muséum d'Histoire naturelle de Genève, département de géologie et paléontologie (Switzerland);
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France);
MHNC	Muséum d'Histoire naturelle, Chambéry (France);
NHMUK	Natural History Museum, London (United Kingdom);
OSUG	Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble (France);
SM	Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge (United Kingdom).

ANATOMICAL TERMINOLOGY AND ABBREVIATIONS

Post-orbital area

Taylor (1979) observed firstly in the cephalic region of *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979, a complex structure behind the ocular incision (Fig. 3A). He briefly described it: "a deeply incised and almost vertical groove parallel to the orbital margin probably represents the forward extension of the antennal groove". We propose to name this complex structure "post-orbital area" and we provide a detailed description. The post-orbital area is a slightly bulged area limited by the carinated anterior margin of cephalic region and a S-shaped anterior groove joined ventrally to antennal groove (Fig. 3B).

P1 chelipeds

In extant representatives of lobsters, P1 chelae are laterally inclined, so the palms are almost in the horizontal plan. Thus, in this configuration the occlusal openings are in the horizon-

TABLE 1. — List of the examined material of Early Cretaceous erymid lobsters. Abbreviation: **UK**, United Kingdom.

Taxa	Examined material	Anatomy	Ages	Localities
***Eryma* Meyer, 1840**				
Eryma babeaui Étallon, 1861	Cast of holotype MNHN.F.B13231	P1 chela	Kimmeridgian	France
Eryma glaessneri Van Straelen, 1936	Holotype MNHG GEPI 28369 (cast MNHN.F.R10204)	carapace	Hauterivian	France
Eryma sulcatum Harbort, 1905	– Neotype SM B11437. – Casts of the type material (lost): NHMUK In.27305, In.27307, In.27308, In.27309, In.27310. – Three additional specimens NHMUK In.27837, In.61410, In.61411.	carapaces with P1 chelae and pleons	Hauterivian	UK Germany UK
Eryma vocontii n. sp.	Holotype MNHN.F.A57457, paratype MNHN.F.A57458	carapace and right P1 chela	Albian	France
***Palaeastacus* Bell, 1850**				
Palaeastacus loryi (Van Straelen, 1923) n. comb.	Holotype housed in OSUG, probably lost	carapace	Valanginian	France
Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)	– Lectotype NHMUK 5601, 13 paralectotypes NHMUK 5024, 5584, 5586, 5589, 5600, 5602, 5608, 5613, 5618, 5624, 5626, 5629, 10760. – 30 additional specimens NHMUK In.27682, In.36768, I.62, I.2190, I.2628, 5685, 35124, 44343, 024318,026316 46782, 59668, 59824, 59824; BM 002548, 002549, 007751, 007752, 007753, 007754, 007755, 007758, 008632, 008633, 008635, 008636, 008637, 008659, 016988, 024317, 024318, 026316.	carapaces, P1 chelae, pleons	Cenomanian-Turonian	UK
Junior synonyms of *Palaeastacus sussexiensis*				
Enoploclytia brevimana M'Coy, 1849	Three syntypes SM B8884, B8885, B8886	P1 chelae	Cenomanian	UK
Enoploclytia imagei M'Coy, 1849	Eight syntypes SM B8892, B8893, B8894, B8895, B8896, B8897, B8898, B8899	carapace and P1 pereiopods	Cenomanian	UK
Hoploparia scabra Bell, 1863 partim	– Lectotype NHMUK 41938, 2 paralectotypes NHMUK 39377, 39380. – Four additional specimens NHMUK In.27684, In.61022, In.27685, In. 27686.	carapaces and P1 pereiopods	Albian	UK
Palaeastacus dixoni Bell, 1850	– Lectotype BM 007750, paralectotype NHMUK I.1916. – One additionnal specimen BM 007757.	carapaces, P1 chelae, pleon	Cenomanian	UK
Phlyctisoma granulatum Bell, 1863	Two syntypes SM B22448, B22449	carapaces	Albian	UK
***Pustulina* Quenstedt, 1857**				
Pustulina occitana n. sp.	Holotype MNHN.F.A57460	carapace	Berriasian	France
Pustulina victori nom. nov.	Holotype housed in MHNC, probably lost	carapace left side	Berriasian	France
Pustulina colossea n. sp.	Holotype MNHN.F.A57459	carapace left side	Hauterivian	France
Pustulina tuberculata (Bell, 1863)	– Lectotype SM B22368, 7 paralectotypes SM B22364, B22365, B22366, B22367, B22369, B22370, B22371. – Three additional specimens MNHN.F.A57461, NHMUK 34732, In.60148.	carapaces, P1 chelae, pleon	Albian	UK
Pustulina spinulata Secrétan, 1964	holotype MNHN.F.R03961, 51 paratypes	carapaces, P1 chelae	Valanginian-Hauterivian	Madagascar
***Stenodactylina* Beurlen, 1928**				
Stenodactylina armata (Secrétan, 1964) n. comb.	Holotype MNHN.F.R03913, Three paratypes MNHN.F.A33209, A33464, R03912	P1 chelae	Campanian	Madagascar
Stenodactylina australis (Secrétan, 1964) n. comb.	Holotype MNHN.F.R03972, Three paratypes MNHN.F.R03971, A31660, A33207	P1 chelae	Tithonian	Madagascar
Stenodactylina delphinensis (Moret, 1946) n. comb.	Holotype UJF-ID 11152	carapace	Berriasian	France
Stenodactylina granulifera (Secrétan, 1964) n. comb.	Holotype MNHN.F.R03975, 1 paratype MNHN.F.R3974	carapace	Kimmeridgian	Madagascar
Stenodactylina insignis (Oppel, 1862) n. comb.	Holotype MNHN.F.A24613	P1 chela	Oxfordian	France
***Tethysastacus* n. gen.**				
Tethysastacus tithonius (Van Straelen, 1936) n. comb.	Holotype MNHN.F.J03351	carapace	Valanginian	France

tal plane. In this paper we follow this natural configuration for the description of the chelae (Fig. 3C): the palms are the widest sides and correspond to the ventral and dorsal surfaces of the chelae; similarly, the longitudinal margins correspond to inner and outer margins with dactylus located on the inner margin and index on the outer margin. Most of the time, the fingers are curved downside in lateral view.

ABBREVIATIONS

CH	carapace height;
CL	carapace length excluding rostrum;
P1-P5	pereiopods 1 to 5;
s1-s3	somites 1 to 3;
ω	attachment site of mandibular muscle;
χ	attachment site of adductor testis muscle.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Class MALACOSTRACA Latreille, 1802
Order DECAPODA Latreille, 1802
Clade ERYMIDA *sensu* Schram & Dixon, 2004
Superfamily ERYMOIDEA Van Straelen, 1925

Family ERYMIDAE Van Straelen, 1925

PRELIMINARY REMARK

The phylogenetic position of Erymidae varies throughout the literature. For a long time the family has been included within the Astacidea Latreille, 1802 (Van Straelen 1925; Glaessner 1969; Aguirre-Urreta 1989; Schweigert *et al.* 2000; Garassino & Krobicki 2002; Crônier & Courville 2004; Feldmann & Titus 2006; Garassino & Schweigert 2006; Schweigert 2013; Charbonnier *et al.* 2013), whereas some more recent contributions recognised the family to belong to Glypheidea Zittel, 1885 (De Grave *et al.* 2009; Schweitzer *et al.* 2010; Wahle *et al.* 2012; Karasawa *et al.* 2013; Feldmann *et al.* 2015). Recent phylogenetic analysis by Charbonnier *et al.* (2015) questioned the assignment of Erymidae to Glypheidea. Following Hyžný *et al.* (2015), we consider the systematic position of the Erymidae as uncertain and do not list the taxonomic rank beyond the superfamily. Following Schram & Dixon (2004), we only include the Erymidae in a separate clade named Erymida.

Genus *Eryma* Meyer, 1840
(Fig. 1A-C)

Eryma Meyer, 1840a: 587. — Oppel 1862: 20. — Zittel 1885: 693. — Van Straelen 1925: 233. — Rathbun 1926: 127. — Secrétan 1964: 61. — Förster 1966: 88. — Glaessner 1969: 455. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981: 609. — Secrétan 1984: 516. — Aguirre-Urreta 1989: 513. — Crônier & Courville 2004: 1004. — Feldmann & Titus 2006: 63. — Feldmann & Haggart 2007: 1792. — Hyžný *et al.* 2015: 375. — Feldmann *et al.* 2015: 1.

Klytia Meyer, 1840b: 19.

TYPE SPECIES. — *Macrourites modestiformis* Schlotheim, 1822, by subsequent designation of Glaessner (1929).

EMENDED DIAGNOSIS. — Fusiform intercalated plate; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; postcervical groove joined medially to branchiocardiac groove (with a short ventral extension); branchiocardiac groove strongly inclined, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; marked ω bulge; cephalic region with two divergent rows of tubercles: orbital row with strong distal spine and antennal row with strong distal antennal spine; chelate P1-P3; P1 chelipeds without prominent spines and with homogeneous ornamentation; P1 propodus dorso-ventrally compressed with narrow inner and outer margins; P1 with narrow dactylar bulge; fingers longer than P1 propodus, equal in length, narrowing gradually to distal extremity; index wider than dactylus.

COMMENTS

Some species show short P1 fingers such as *Eryma modestiformme* or *E. punctatum* Oppel, 1861, and other species show long P1 fingers such as *E. bedeltum* (Quenstedt, 1857) or *E. ventrosum* (Meyer, 1840). Following Hyžný *et al.* (2015), we distinguish two forms chelae. Form I (Fig. 1B) has a short rectangular propodus with straight fingers slightly longer than the propodus; form II (Fig. 1C) has an elongate subrectangular or trapezoidal propodus with long fingers which are usually curved inward.

Eryma vocontii n. sp.
(Fig. 4A-F)

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN.F.A57457 (carapace); paratype MNHN.F.A57458 (P1 chela) (Clément coll.).

TYPE LOCALITY. — Rosans, Hautes-Alpes department, Provence-Alpes-Côte d'Azur region, southeastern France.

TYPE AGE. — Albian, Early Cretaceous.

ETYMOLOGY. — The specific epithet refers to the Voconces, a prealpine federation of Gaul people.

DESCRIPTION

Subcylindrical carapace (holotype: CL = 23 mm, CH = 10 mm); rostrum not preserved; subvertical cervical groove, dorsally wide and deep, strongly narrowing under gastro-orbital groove, joined to antennal groove; cephalic region with oblique orbital row of tubercles (antennal row poorly preserved); narrow, curved antennal groove; short, wide gastro-orbital groove, originating as a slight median inflexion of cervical groove; straight, wide and deep postcervical groove, joined to dorsal margin and joined medially to branchiocardiac groove, extended with a short ventral extension; straight, strongly inclined branchiocardiac groove with narrow dorsal part, joined to dorsal margin and to hepatic groove; narrow and shallow hepatic groove, concavo-convex; strongly raised ω and χ bulges; sub-rectangular χ bulge dorsally limited by shallow depression running between hepatic and branchiocardiac grooves; rounded ω bulge; inferior groove poorly preserved; carapace uniformly

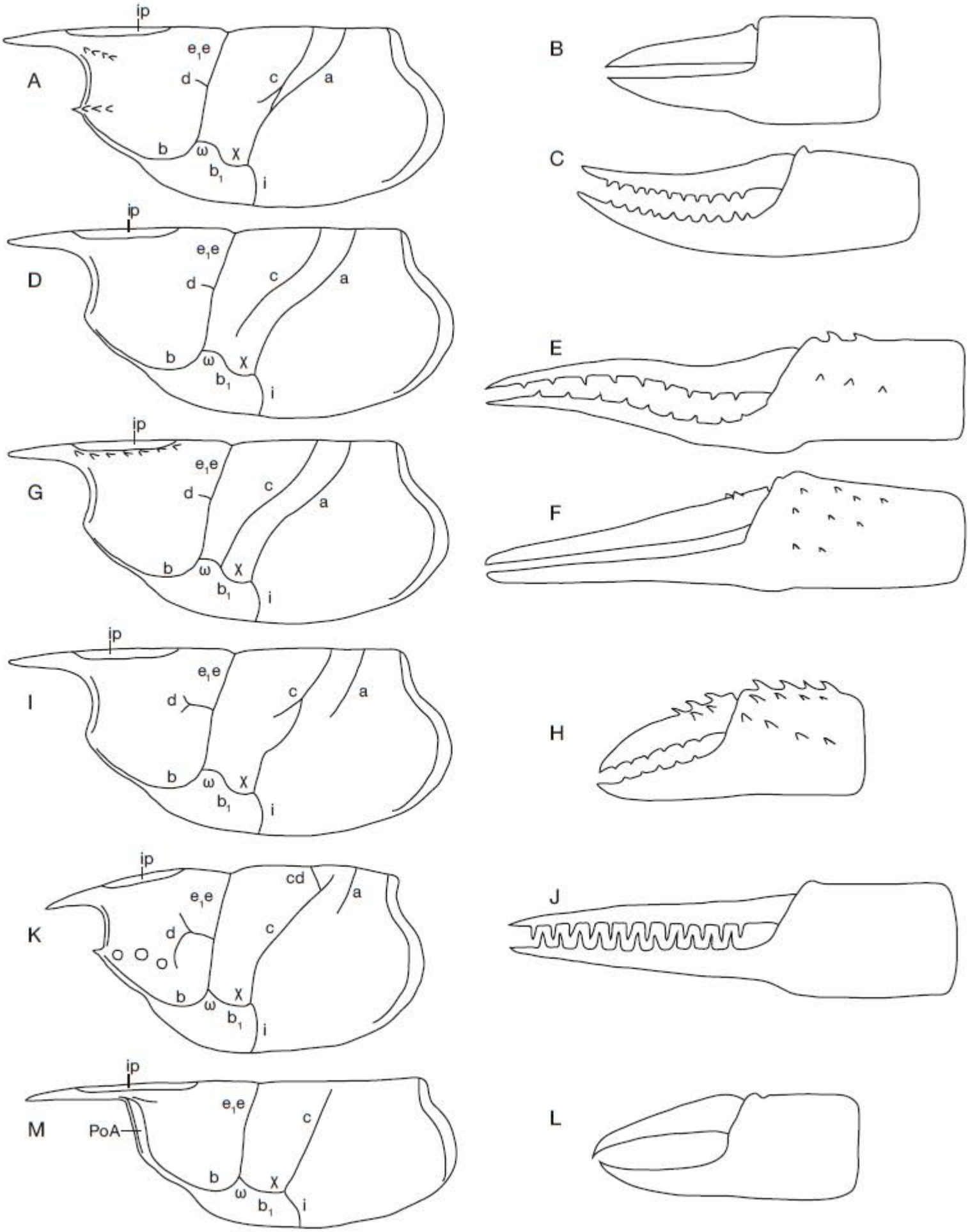


FIG. 1. — Line drawings of carapaces and P1 chelae of Early Cretaceous erymid lobsters from Western Europe: **A-C**, *Eryma* Meyer, 1840: carapace (**A**), P1 chela form I (**B**), P1 chela form II (**C**); **D-F**, *Stenodactylina* Beurlen, 1928: carapace (**D**), P1 chela form I (**E**), P1 chela form II (**F**); **G-H**, *Palaeastacus* Bell, 1850: carapace (**G**), P1 chela (**H**); **I-J**, *Enoploclytia* M'Coy, 1849: carapace (**I**), P1 chela (**J**); **K-L**, *Pustulina* Quenstedt, 1857: carapace (**K**), P1 chela (**L**); **M**, *Tethysastacus* n. gen.: carapace. Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; $\mathbf{b_1}$, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **cd**, cardiac groove; **d**, gastro-orbital groove; $\mathbf{e_1e}$, cervical groove; **i**, inferior groove; **ip**, intercalated plate; **PoA**, post-orbital area; **ω**, attachment site of mandibular muscle; **χ**, attachment site of adductor testis muscle. Line drawings: J. Devillez and S. Charbonnier.

FIG. 2. — Geographical location of French Early Cretaceous erymids with the northern boundary of the South-East Basin during the Lower Aptian (modified after Masse *et al.* 1993).

covered with fine tubercles preceded by crescent-shaped pits (pits deeper in branchial region); P1 chela with compressed trapezoidal propodus; dorsal surface of P1 palm with median longitudinal bulge surrounded by two longitudinal depressions parallel to lateral margins; P1 palm with narrow dactylar bulge, posteriorly delimited by a shallow groove; long, straight fingers, gradually narrowing to distal extremity; index wider than dactylus; dactylus with small basal depression; occlusal margins slightly denticulate; propodus covered with fine tubercles; fingers covered with punctations. P1 belongs to claw form II.

DISCUSSION

Paratype MNHN.F.A57458 (Fig. 4E, F) corresponds to an isolated right P1 chela collected in the same bed than the carapace MNHN.F.A57457 (Fig. 4A-D). Based on this report, we suggest that the association carapace-chela comes from the same species and we include the chela in the specific description.

Eryma vocontii n. sp. is assigned to *Eryma* Meyer, 1840 based on its typical carapace groove pattern and its tuberculate orbital row in cephalic region. *Eryma vocontii* n. sp. differs from the three other Early Cretaceous species, *Eryma glaessneri* (Van Straelen, 1936), *Eryma nippon* Karasawa *et al.*, 2008, and *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 by its carapace groove pattern with: 1) subvertical cervical groove (strongly inclined in the three other species); 2) straight, deep postcervical groove, slightly inclined and joined to dorsal margin (sinuous and strongly inclined in *E. glaessneri*; shallow, slightly convex forward and not joined to dorsal margin in *E. sulcatum*); 3) straight, shallow and strongly inflected branchiocardiac groove (sinuous in *E. glaessneri*; slightly inflected in *E. sulcatum*); and (4) short gastro-orbital groove (long in *E. glaessneri*). Moreover, *E. glaessneri* exhibits a relatively massive carapace with inflated branchial region (not inflated in *Eryma vocontii* n. sp.) and a flat attatchment site of adductor testis muscle (inflated in *Eryma vocontii* n. sp.), and *Eryma sulcatum* exhibits a post-orbital area (absent in *Eryma vocontii* n. sp.). *Eryma nippon* has a circular χ bulge while it is sub-rectangular in *Eryma vocontii* n. sp. *Eryma vocontii* n. sp. has a carapace with uniform fine ornamentation whereas the carapaces of *E. glaessneri* and *E. sulcatum* show heterogeneous ornamentation (coarse tubercles in cardiac and cephalic regions in *E. glaessneri*; smaller and more dense ornamentation in branchial region with regard to the rest of carapace and row of coarse tubercles parallel to intercalated plate in *E. sulcatum*). *Eryma nippon* has a homogeneous ornamentation but it is made of coarse tubercles (small tubercles in *Eryma vocontii* n. sp.).

Other Cretaceous *Eryma* species were described from North America (*Eryma americanum* Rathbun, 1923, *Eryma flectum* Rathbun, 1926, and *Eryma stantoni* Rathbun, 1935) and from Lebanon (*Eryma cretaceum* Roger, 1946). After careful examination of the figures presented by Rathbun (1923, 1926, 1935) and according to Förster (1966: 125), we consider that the American species (largely based on fragmentary specimens) are not representatives of Erymidae. As for the Lebanese species, we follow Charbonnier *et al.* (in press) with the placement in *Pustulina*. In conclusion, *Eryma vocontii* n. sp. is the hitherto youngest occurrence of the genus *Eryma*.

Eryma glaessneri (Van Straelen, 1936) (Fig. 4G, H)

Enoploclytia glaessneri Van Straelen, 1936: 10, 11, pl. 3, fig. 1. — Secrétan 1964: 35, 94. — Schweitzer *et al.* 2010: 22.

Eryma glaessneri – Förster 1966: 123, fig. 22 (non pl. 17, fig. 3). — Feldmann & Titus 2006: 63. — Karasawa *et al.* 2008: 104.

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHG GEPI 28369 housed in MHNG (Van Straelen coll.) (cast MNHN.F.R10204).

TYPE LOCALITY. — Escragnolles, Alpes-Maritimes department, Provence-Alpes-Côte d'Azur region, southeastern France.

TYPE AGE. — Hauterivian, Early Cretaceous.

DESCRIPTION

Subcylindrical carapace (holotype: CL = 55 mm, CH = 36 mm); rostrum not preserved; intercalated plate present but poorly preserved; wide cardiac region and inflated branchial region; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove, straight and strongly inclined above gastro-orbital groove, straight and subvertical under gastro-orbital groove; cephalic region with oblique orbital row of tubercles (antennal not preserved); deep antennal groove, as wide as cervical groove, strongly curved and delimiting raised antennal lobe, shallowest in its anterior end; long, wide gastro-orbital groove originating as deep and large inflexion of cervical groove; wide postcervical groove, dorsally deep, curved forward, strongly inclined, joined to dorsal margin and joined medially to branchiocardiac groove, extended with a long, shallow ventral extension; shallow branchiocardiac groove, shallowest at carapace mid-height, subparallel to postcervical groove, strongly inclined, joined to dorsal margin in posterior-most part of branchial region; narrow, deep hepatic groove, posteriorly concave, anteriorly slightly convex, joined to cervical groove; slightly inflated ω bulge, delimited ventrally by a narrow and shallow depression extending between antennal and hepatic grooves; flat attachment site of adductor testis muscle (χ bulge); deep inferior groove; carapace covered with shallow depressions between small tubercles; cardiac region with an oblique row of coarse tubercles; gastric region with two rows of coarse tubercles parallel to intercalated plate.

DISCUSSION

This species was originally assigned to *Enoploclytia* M'Coy, 1849 by Van Straelen (1936). Later, Förster (1966) placed it in *Eryma*; this act was followed by all successive authors until the work by Schweitzer *et al.* (2010) who re-established Van Straelen's opinion. The re-examination of the holotype leads us to concur with Förster's proposition. Indeed, the carapace groove pattern (postcervical and branchiocardiac grooves joined medially) is diagnostic of *Eryma*.

We note that Förster (1966: pl. 17, fig. 3) figured a specimen which is clearly not *Eryma glaessneri*, because it exhibits carapace groove pattern (branchiocardiac groove interrupted in carapace mid-height; sinuous postcervical groove) typical of *Enoploclytia*.

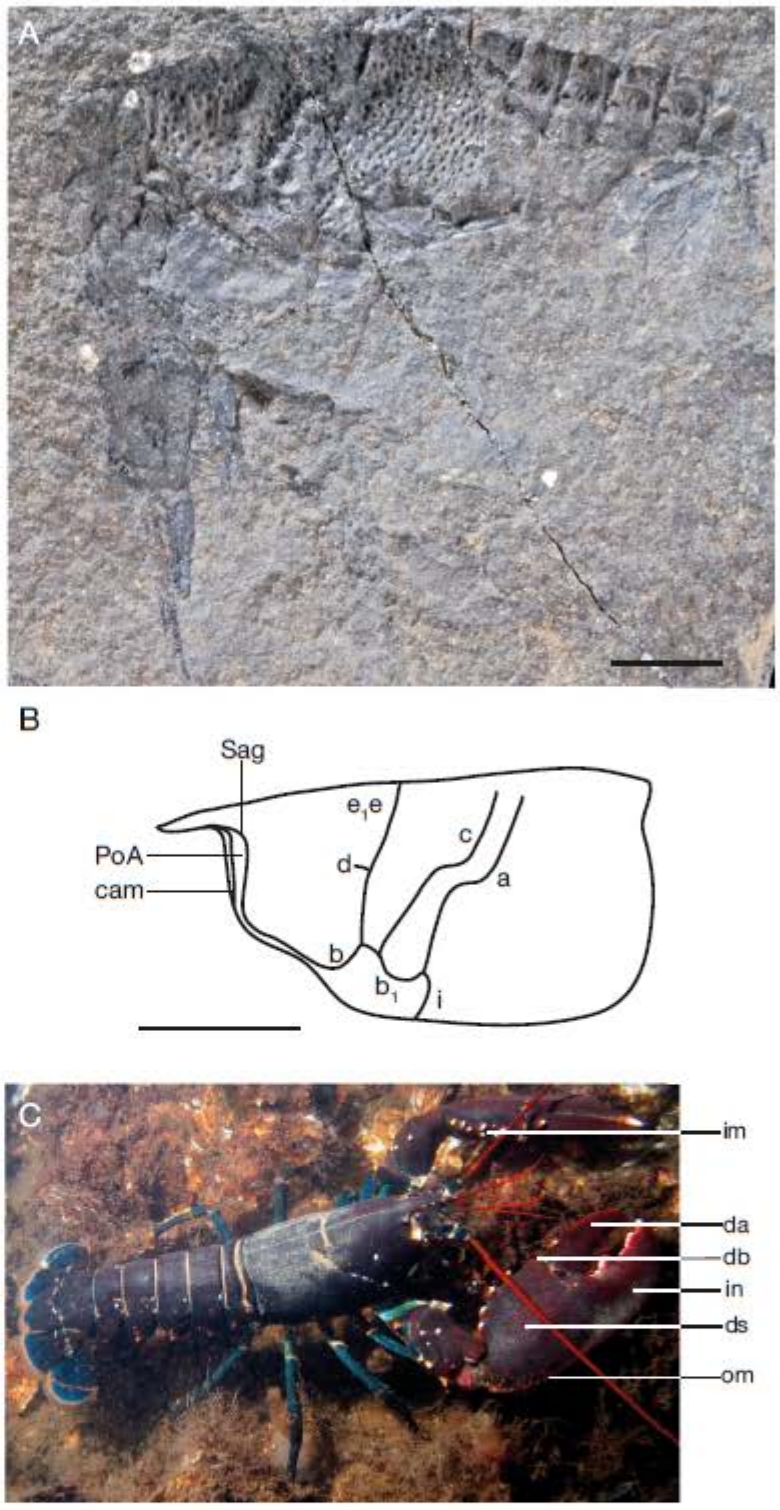


FIG. 3. — Anatomical terminology of erymid lobsters: **A**, **B**, holotype BAS KG.50.4 of *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979 from the Barremian of Alexander Island, Antarctic: general view (**A**) and line drawing of the carapace (**B**); **C**, extant lobster *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758) with P1 chelae terminology. Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; **c**, postcervical groove; **cam**, carina of anterior margin; **d**, gastro-orbital groove; **da**, dactylus; **db**, dactylar bulge; **ds**, dorsal surface; **e1e**, cervical groove; **i**, inferior groove; **im**, inner margin; **in**, index; **om**, outer margin, **PoA**, post-orbital area; **Sag**, S-shaped anterior groove. Photographs: Hillary Blagbrough (A), Bart Braun (C). Line drawing: J. Devillez. Scale bars: 10 mm.

Eryma sulcatum Harbort, 1905 (Fig. 4I-L)

Eryma sulcata Harbort, 1905: 15, pl. 1, fig. 11, pl. 11, fig. 4. — Glaessner 1929: 159. — Woods 1930: 80, pl. 22, figs 5-7. — Van Straelen 1936: 9. — Förster 1966: 124, fig. 23, pl. 17, figs 2, 4. — Taylor 1979: 34. — Feldmann & Titus 2006: 64.

Astacodes falcifer (pars) – Bell 1863: pl. 9, figs 7, 8.

Eryma cf. *sulcata* – Aguirre-Urreta & Ramos 1981: 610, pl. 1, fig. a.

Eryma sulcatum – Schweitzer *et al.* 2010: 25. — Karasawa *et al.* 2013: 102.

TYPE MATERIAL. — Neotype herein designated SM B11437, specimen figured by Woods (1930: pl. 22, fig. 5a, b). After Harbort (1905), the original type material was composed of at least three specimens from the Hauterivian of Stadthagen near Schaumburg (Lower Saxony, Germany). After Förster (1966: 124) and Morris (1980: 7), these specimens were destroyed during World War II and only poorly preserved casts are housed at the NHM, London (see Woods 1930: 80 and Förster 1966: 124). Förster (1966) designated a lectotype based on a cast corresponding to the carapace figured by Harbort (1905: pl. 1, fig. 11a, b). After examination, the quality of this cast is not good enough to be used and we consider important to select a neotype for *Eryma sulcatum*. We select the historical specimen SM B11437, which is three-dimensionally preserved and fits the original diagnosis according to Woods (1930), Förster (1966) and to our own observations (Fig. 4I, K). The new type locality is Speeton in northern England. After Woods (1930), the specimen was collected in the C4 bed of the Speeton Clay, which corresponds to the Hauterivian after Fletcher (1969).

TYPE LOCALITY. — Speeton, Yorkshire, United Kingdom.

TYPE AGE. — Hauterivian, Early Cretaceous (Speeton Clay C Beds).

DESCRIPTION

Subcylindrical carapace (neotype: CL = *c.* 32 mm, visible CH = *c.* 12 mm); short rostrum; fusiform, tuberculate intercalated plate limited by a row of coarse tubercles; almost smooth post-orbital area; cephalic region with oblique orbital row of tubercles ending by strong orbital spine (antennal row absent); deep cervical groove, intercepting dorsal margin at *c.* 66° angle, joined to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical groove slightly convex forward, interrupted before joining dorsal margin, joined medially to branchiocardiac groove; deep branchiocardiac groove, strongly inclined, interrupted before joining dorsal margin, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove; slightly inflated ω bulge, delimited ventrally by a narrow and shallow depression extending between antennal and hepatic grooves; slightly inflated χ bulge; inferior groove curved forward; carapace showing dense ornamentation of small tubercles and pits; branchial region with finer tubercles; pleon densely covered with small numerous tubercles and pits; s1-s3 pleura with pointed ventral margin; pleonal somites with terga densely covered by small pits; longitudinal bulge above pleura basis; subtriangular pleura with pointed ventral margin, wide and short in s2, narrower and longer in s3 and s4, densely covered with small pits; chelate P1; massive P1 propodus, longer than wide, relatively thick with rounded inner and outer margins; P1 palm densely covered with small tubercles and deep pits; fingers not preserved; short P1 carpus, showing coarser ornamentation than propodus, distal extremity of external margin bearing a strong spine; P1 merus with the same ornamentation than P1 carpus, with spines on the dorsal margin and a spine on the distal extremity of external margin; slender, P2-P5 with a small punctation.

DISCUSSION

Eryma sulcatum shows a heterogeneous ornamentation (branchial region with fine tubercles, cardiac and cephalic regions with coarser tubercles). This observation is not common among most of the representatives of *Eryma*, which exhibits more homogeneous and fine ornamentation on the whole carapace. It is worth mentioning that several Early Cretaceous species of *Eryma* exhibit the same heterogeneous and/or coarse ornamentation such as *E. glaessneri* (cephalic and cardiac regions with dorsal rows of strong tubercles; branchial region with fine tubercles) or *E. nippon* (coarse ornamentation).

Genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928
(Fig. 1D-F)

Stenodactylina Beurlen, 1928: 175. — Glaessner 1969: 456. — Schweigert 2013: 411.

Erymastacus Beurlen, 1928: 171. — Secrétan 1964: 71. — Glaessner 1969: 456. — Hyžný *et al.* 2015: 375.

TYPE SPECIES. — *Stenodactylina liasina* Beurlen, 1928 by monotypy.

EMENDED DIAGNOSIS. — Fusiform intercalated plate; very wide, deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves nearly parallel; narrow postcervical groove, not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region; branchiocardiac groove strongly inclined, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; chelate P1; P1 propodus rectangular or trapezoidal, adorned with rows of spines and tubercles; P1 propodus with inner margin more compressed than outer margin; wide P1 dactylar bulge; P1 with extremely long and slender fingers, equal in length; P1 chela (form I; Fig. 1E) with strong, rectangular or trapezoidal propodus, with straight or sinuous fingers, strongly narrowing immediately after their basis; outer margin convex at the base of fixed finger; P1 chela (form II; Fig. 1F) with trapezoidal propodus, outer margin straight or convex, straight fingers, narrowing gradually to their distal extremity.

DISCUSSION

Beurlen (1928) defined two genera based on fragments of chelipeds, namely *Erymastacus* and *Stenodactylina*. Later, *Erymastacus*, with *Glyphea ornati* Quenstedt, 1857 as type species (subsequent designation by Glaessner 1929) was regarded by many authors as a junior synonym of *Eryma* (Förster 1966; Glaessner 1969; Schweitzer *et al.* 2010) while other authors considered it as a distinct genus (Secrétan 1964; Schweigert *et al.* 2000; Schweigert & Garassino 2003; Hyžný *et al.* 2015). Hyžný *et al.* (2015) provided arguments in favor of the resurrection of *Erymastacus*, once considered as junior subjective synonym of *Eryma*, and the synonymisation of *Stenodactylina* with *Erymastacus*. Their study was based on new material of *Erymastacus lagardettei* Hyžný *et al.*, 2015 (Middle Jurassic of Belmont, France), which was considered to be the only record in which *Stenodactylina*-type chelipeds are associated with their carapaces.

Careful examination of the lectotype of *Glyphea ornati* Quenstedt, 1857, leads us to a different conclusion. Indeed,

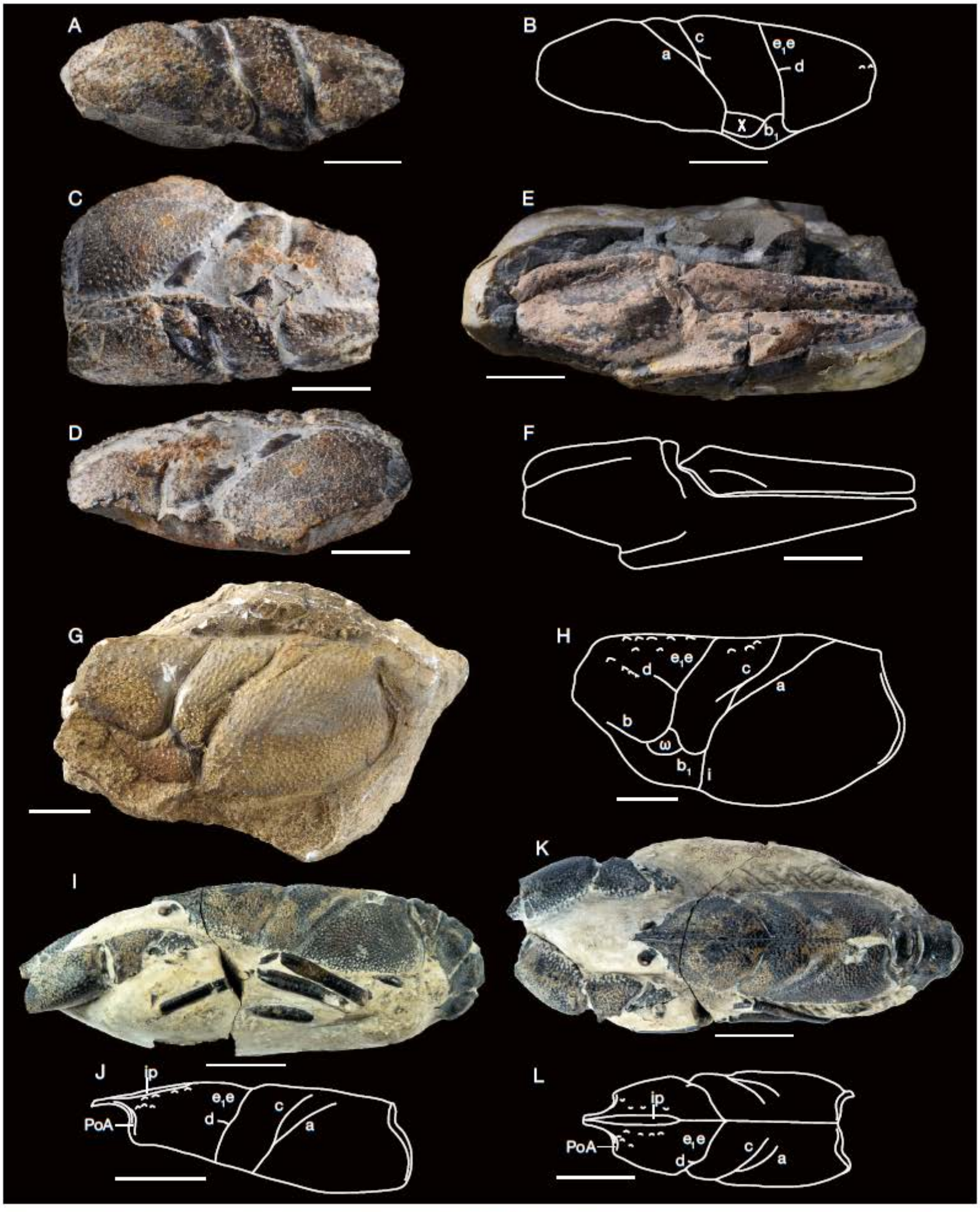


FIG. 4. — Species of *Eryma* Meyer, 1840 from Western Europe. **A-D**, holotype MNHN.F.A57457 (Clément coll.) of *Eryma vocontii* n. sp. from the Albian of Rosans, France: right lateral view (**A**), line drawing (**B**), left lateral (**C**) and dorsal (**D**) views; E-F, paratype MNHN.F.A57458 (Clément coll.) of *Eryma vocontii* n. sp.: dorsal view of right P1 chela (**E**) and line drawing (**F**); **G**, **H**, cast of the holotype MNHN.F.R10204 of *Eryma glaessneri* (Van Straelen, 1936) from the Hauterivian of Escragnolles, France: left lateral view (**G**) and line drawing (**H**); **I-L**, neotype herein designated SM B11437 of *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 from the Hauterivian of Speeton, United Kingdom: left lateral view (**I**), dorsal view (**K**) and line drawings (**J**, **L**). Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; **b_1**, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **d**, gastro-orbital groove; **e_1e**, cervical groove; **i**, inferior groove; **ip**, intercalated plate; **PoA**, post-orbital area; **ω**, attachment site of mandibular muscle; **χ**, attachment site of adductor testis muscle. Photographs: L. Cazes (A-D, G), J. Devillez (I, K). Line drawings: J. Devillez. Scale bars: A-F, 5 mm; G-L, 10 mm

this species clearly exhibits *Eryma*-like chelae (near-isochelous) instead of *Stenodactylina*-like chelae (distinctly heterochelous). In conclusion, we agree with Förster (1966), Glaessner (1969), and Schweitzer *et al.* (2010), we maintained the synonymy between *Erymastacus* and *Eryma*, and the combination *Eryma ornatum* (Quenstedt, 1857) is reinstalled. Finally, the concept of "*Erymastacus*" based on carapace and chelipeds proposed by Hyžný *et al.* (2015) is correct and should be renamed as "*Stenodactylina*".

Systematic implications

According to Hyžný *et al.* (2015), we consider that several species fit the concept of *Stenodactylina* (ex *Erymastacus*) such as:

1) *Eryma insignis* Oppel, 1862; this species shows P1 chela with length and shape close to that of *Eryma anisodactyla* Krause, 1891. We consider that *E. anisodactyla* is a junior synonymous of *E. insignis* and we propose the new combination *Stenodactylina insignis* (Oppel, 1862), n. comb.;
2) *Erymastacus australis* Secrétan, 1964; this species shows P1 chela exhibiting a rectangular propodus, a wide inflated dactylar bulge and slender fingers. These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina australis* (Secrétan, 1964), n. comb.;
3) *Eryma falsani* Dumortier, 1867; this species is known by a P1 chela showing a rectangular propodus, long and slender fingers and a row of coarse tubercles on dorsal surface of propodus. These characters support the assignment to *Stenodactylina*. Hence, we propose the new combination *Stenodactylina falsani* (Dumortier, 1867), n. comb.;
4) *Stenodactylina lagardettei* (Hyžný *et al.*, 2015) n. comb. exhibits P1 chelae typical of *Stenodactylina*.

Contrary to Hyžný *et al.* (2015), we consider that several species do not fit the concept of *Stenodactylina* (ex *Erymastacus*) such as:

1) *Eryma babeaui* Étallon, 1861; this species possesses P1 chela typical of *Eryma* with trapezoidal propodus showing two longitudinal depressions and fingers curved inward and gradually narrowing distally;
2) *Eryma major* Oppel, 1861; this species was synonymized with *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) by Garassino & Schweigert (2006). However, the holotype exhibits a dentition of the fingers different from that in *E. modestiforme*. *Eryma punctatum* Oppel, 1861 has the same dentition, so *E. major* is probably a large specimen of *E. punctatum*;
3) *Erymastacus quenstedti* Beurlen, 1928; this species exhibits P1 chela typical of *Eryma* with trapezoidal propodus and fingers curved inward and gradually narrowing distally. According to Schweitzer *et al.* (2010), we maintain the placement in *Eryma*;
4) *Eryma aalensis* (Quenstedt, 1857); this species exhibits P1 chela typical of *Eryma* with trapezoidal propodus showing two longitudinal depressions and fingers curved inward and gradually narrowing to distal extremity.

Hyžný *et al.* (2015) did not list several species, which we consider here to be representatives of *Stenodactylina* such as:

1) *Enoploclytia armata* Secrétan, 1964; this species shows P1 chela exhibiting a strong rectangular propodus, with inner margin more compressed than outer margin, rows of coarse tubercles in dorsal and ventral surfaces and on inner margin, and a wide inflated dactylar bulge. These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina armata* (Secrétan, 1964) n. comb.;
2) *Enoploclytia triglypta* Stenzel, 1945; this species exhibits a carapace groove pattern with postcervical groove not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region. These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina triglypta* (Stenzel, 1945) n. comb.;
3) *Eryma burgundiacum* Crônier & Courville, 2004; this species exhibits a carapace groove pattern with postcervical groove not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region. These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina burgundiaca* (Crônier & Courville, 2004) n. comb.;
4) *Eryma granuliferum* Secrétan, 1964; this species exhibits a carapace groove pattern with postcervical groove not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region (see Charbonnier *et al.* 2012a: fig. 10). These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina granulifera* (Secrétan, 1964) n. comb.;
5) *Eryma villersi* Morière, 1883; the carapace groove pattern (postcervical groove not joined to branchiocardiac groove, interrupted in hepatic region) and the P1 chelae (elongate propodus, elongated, slender fingers) support the assignment to *Stenodactylina*. Hence, we proposed the new combination *Stenodactylina villersi* (Morière, 1883) n. comb.;
6) *Erymastacus strambergensis* Bachmayer, 1959; this species shows P1 chela exhibiting a propodus with inner margin more compressed than outer margin, a row of coarse tubercles on inner margin, an inflated dactylar bulge, and a slender index basis. These features support the placement in *Stenodactylina*. We proposed the new combination *Stenodactylina strambergensis* (Bachmayer, 1959) n. comb.;
7) *Eryma walkerae* Feldmann & Haggart, 2007; this species exhibits a carapace groove pattern with postcervical groove not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region. These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina walkerae* (Feldmann & Haggart, 2007) n. comb.;
8) *Eryma deslongchampsi* Van Straelen, 1925; this species exhibits a carapace groove pattern with postcervical groove not joined to branchiocardiac groove and interrupted in hepatic region associated with a P1 chela with an elongate propodus and elongated, slender fingers. These features support the placement in *Stenodactylina*. We propose the new combination *Stenodactylina deslonchampsi* (Van Straelen, 1924), n. comb.

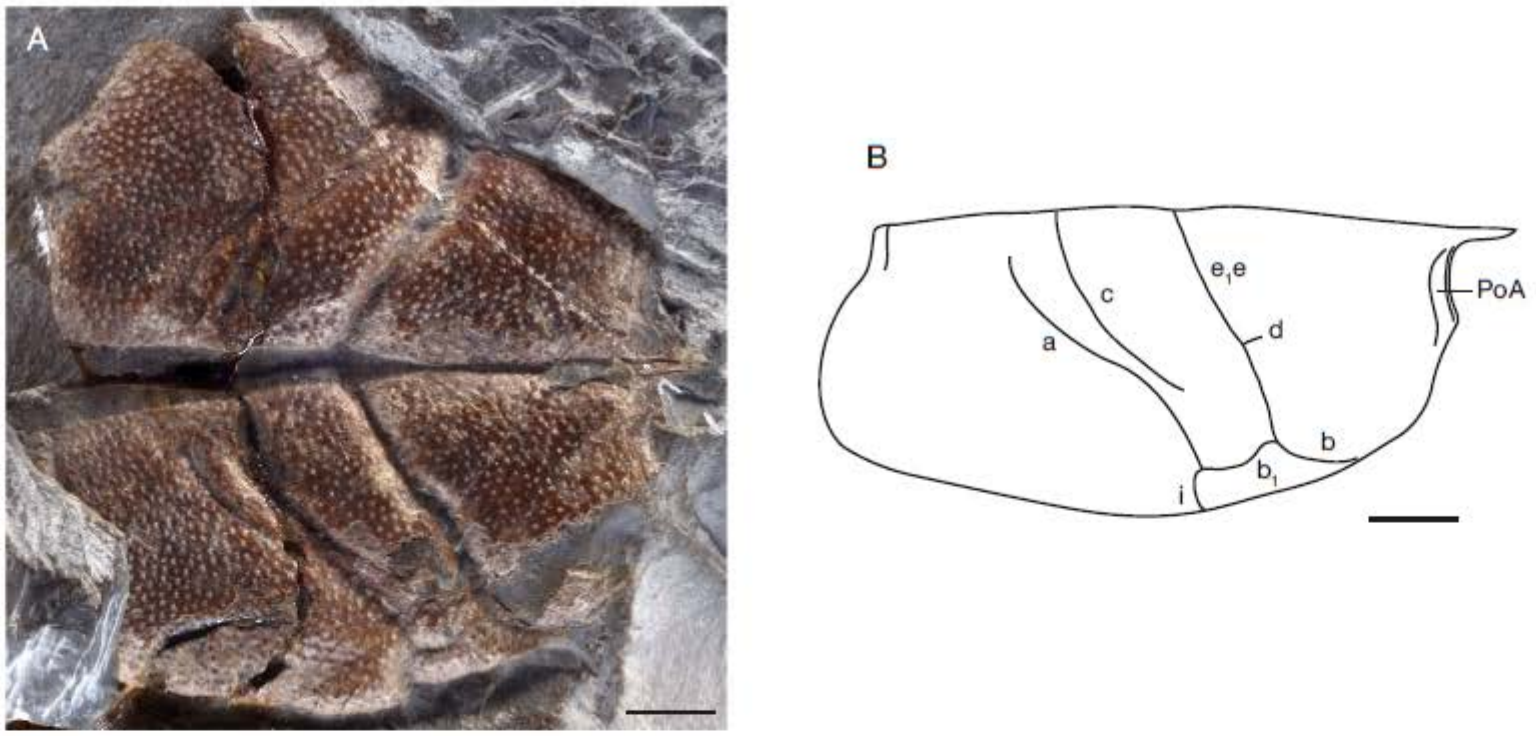


FIG. 5. — *Stenodactylina delphinensis* (Moret, 1946) n. comb. from the Berriasian of Noyarey, France, holotype OSUG.UJF-ID 11152: **A**, carapace in dorsal view showing the two sides; **B**, line drawing of right side. Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; **b_1**, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **d**, gastro-orbital groove; **e_1e**, cervical groove; **i**, inferior groove; **PoA**, post-orbital area. Photograph: L. Cazes. Line drawing: J. Devillez. Scale bars: 5 mm.

Stenodactylina delphinensis (Moret, 1946) n. comb.
(Fig. 5A, B)

Eryma delphinensis Moret, 1946: 49-51, fig. 3. — Förster 1966: 122-123. — Schweitzer *et al.* 2010: 23.

TYPE MATERIAL. — Holotype OSUG.UJF-ID 11152 (Touchon coll.).

TYPE LOCALITY. — Noyarey, Isère department, Rhône-Alpes region, southeastern France.

TYPE AGE. — Berriasian, Early Cretaceous.

DESCRIPTION

Subcylindrical carapace (holotype: CL = 36 mm; CH = 17 mm); short toothless rostrum; fusiform intercalated plate; slightly curved ocular incision; narrow tuberculate post-orbital area; wide cephalic region, extending at almost half of carapace length; wide, deep cervical groove, strongly inclined, joined to dorsal margin and to antennal groove; narrow antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; deep and narrow postcervical groove, strongly inclined and curved forward, intercepting dorsal margin, interrupted in hepatic region; shallow branchiocardiac groove, as wide as postcervical groove, deeper towards its junction to hepatic groove, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; narrow, hepatic groove, shallow, concave posteriorly, slightly convex anteriorly, joined to cervical groove; flat attachment site of adductor testis muscle (χ bulge); wide and deep inferior groove, convex posteriorly, joined to hepatic groove; carapace ornamentation made of small tubercles delimited anteriorly by shallow depressions; ornamentation growing more dense towards branchial region.

DISCUSSION

The examination of the holotype reveals the absence of a junction between postcervical and branchiocardiac grooves which remain subparallel until postcervical groove interrupts in hepatic region. This carapace groove pattern is typical of *Stenodactylina*. *Stenodactylina delphinensis* (Moret, 1946) n. comb. is the only representative of the genus for the Early Cretaceous.

In addition, the holotype presents a carapace in butterfly-like position with a strong dorsoventral flattening along the dorsal midline (Fig. 5A). This layout is characteristic of a lobster molt (Glaessner 1969; Charbonnier *et al.* 2012b). A rupture of the dorsal midline is observed with a slight rotation of the two halves of carapace. This suggest a probable hinge-type opening during ecdysis (Charbonnier *et al.* 2012b).

Genus *Palaeastacus* Bell, 1850
(Fig. 1G, H)

Palaeastacus Bell, 1850: 344. — Zittel 1885: 695. — Beurlen 1928: 180. — Förster 1966: 126. — Taylor 1979: 26. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981: 606. — Aguirre-Urreta 1989: 509. — Schweitzer & Feldmann 2001: 174. — Feldmann *et al.* 2015: 3. — Hyžný *et al.* 2015: 375.

Enoploclytia (*Palaeastacus*) – Mertin 1941: 161. — Glaessner 1969: 455.

TYPE SPECIES. — *Astacus sussexiensis* Mantell, 1824, by subsequent designation of Glaessner (1929).

EMENDED DIAGNOSIS. — Fusiform intercalated plate with tubercles; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves nearly parallel, both joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove,

joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; longitudinal rows of sub-spiny tubercles in gastric region, diagonal rows of tubercles on cardiac region; massive chelate P1; P1 propodus short, thick, slightly globose, inner margin more compressed than outer margin, longitudinal rows of spiny tubercles on dorsal and ventral surfaces, inner margin bearing strong spines; P1 palm with narrow dactylar bulge; wide fingers, slightly longer than propodus, gradually narrowing to distal extremity; index with basally curved occlusal margin.

Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)
(Figs 6; 7A-E)

Astacus sussexiensis Mantell, 1824: 11, pl. 29, fig. 15; 1833: 124, 373, 379, fig. 2; 1844: 238, fig.4. — Quenstedt 1852: 269; 1885: 411, fig. 129.

Enoplaclytia imagei M'Coy, 1849: 331; 1854: 136. — Reuss 1854: 3. — Woodward 1877: 9. — Glaessner 1929: 146. — Schweitzer *et al.* 2010: 22.

Enoploclytia brevimana M'Coy, 1849: 332; 1854: 137. — Reuss 1854: 3. — Bronn 1852: 352. — Woodward 1877: 9. — Schweitzer *et al.* 2010: 22.

Palaeastacus dixoni Bell, 1850: 344, 345, pl. 38, figs 1-5. — Geinitz 1875: 292. — Schlüter 1879: 602. — Schweitzer *et al.* 2010: 25.

Hoploparia scabra Bell, 1863: 28, pl. 7, fig. 3-7. — Glaessner 1929: 221.

Phlyctisoma granulatum Bell, 1863: 36, pl. 11, fig. 9-10. — Glaessner 1929: 314. — Monaco & Garassino 2000: 297.

Palaeastacus plauensis Geinitz, 1875: 291, pl. 64, fig. 9.

Astacus leachii (pars) – Mantell 1822: 223, pl. 30, fig. 3.

Glyphea sussexiensis – Roemer 1841: 105.

Enoploclytia sussexiensis – Morris 1854: 108. — Willet 1871: 42-43. — Woodward 1877: 10; 1878: 377, pl. 38, figs 1-4. — Schlüter 1879: 602. — Van Straelen 1936: 12.

Palaeastacus sussexiensis – Glaessner 1929: 200. — Rathbun 1935: 23. — Förster 1966: 133, fig. 24, pl. 17, fig. 6. — Aguirre-Urreta & Ramos 1981: 609, fig. 4c; 1989: 510, figs 8-10 — Morris 1987: 196, pl. 42, figs 4-5. — Wittler 1998: 18, fig. 5. — Garassino & Schweigert 2006: 11. — Schweitzer *et al.* 2010: 26. — Karasawa *et al.* 2013: 79, 102.

Palaeastacus ? plauensis – Glaessner 1929: 290.

Enoploclytia dixoni – Woods 1930: 83, pl. 23, figs 9-12, pl. 24, figs 1-3. — Van Straelen 1936: 11.

Enoploclytia (*Palaeastacus*) *sussexiensis* – Mertin 1941: 161, fig. 4a.

Enoploclytia (*Palaeastacus*) *imagei* – Roberts 1962: 164.

Palaeastacus scaber – Förster 1966: 132, fig. 26, pl. 17, fig. 7-9. — Schweitzer & Feldmann 2001: 174. — Garassino & Schweigert 2006: 11. — Schweitzer *et al.* 2010: 25. — Karasawa *et al.* 2013: 102.

Palaeastacus cf. *sussexiensis* – Taylor 1979: 30, fig. 10e, pl. 4 fig. d-f.

Palaeastacus ? plavensis – Schweitzer *et al.* 2010: 25.

Pustulina granulata – Schweitzer *et al.* 2010: 26.

Pustulina scabra – Schweitzer *et al.* 2010: 26.

TYPE MATERIAL. — According to Morris (1980), Förster (1966: 134) selected as a lectotype of *Palaeastacus sussexiensis* one of the syntypes of *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850; obviously the selection should have been made on the original type material of Mantell (1824). So the specimen NHMUK 5601, from the original type material of Mantell, is herein designated as lectotype. Thirteen paralectotypes are also considered: NHMUK 5024, 5584, 5586, 5589, 5600, 5602, 5608, 5613, 5618, 5624, 5626, 5629, 10760.

TYPE LOCALITY. — Sussex, United Kingdom (precise type locality not indicated on the original labels).

TYPE AGE. — Cenomanian, Late Cretaceous.

DESCRIPTION
Carapace sub-cylindrical (lectotype: CL = 82 mm, CH = 41 mm); long spiny rostrum; fusiform and tuberculate intercalated plate; ridge on dorsal margin of branchial region; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; dorsally deep, sinuous postcervical groove, shallowing ventrally, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; narrow branchiocardiac groove, strongly inclined, shallower than postcervical groove, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; concavo-convex, narrow hepatic groove, joined to cervical groove; inflated ω bulge; flat χ area; deep inferior groove, joined to hepatic groove; carapace densely covered with rounded tubercles in branchial region and widely spaced coarse tubercles in gastric, hepatic and cephalic regions; row of coarse tubercles parallel to dorsal margin in cardiac and branchial regions; two oblique rows of coarse tubercles in cardiac region; two rows of tubercles parallel to the intercalated plate in gastric region; pleonal somites with terga ornamented by three pairs of strong dorsal spines and by rounded, coarse tubercles on the remaining surface; subtriangular pleura, with pointed ventral margin, ornamented with strong spines; telson with rounded extremity; telson with longitudinal median ridge flanked by two wide lateral ridges interrupted at telson mid-length; telson covered with coarse rounded tubercles; uropods as long as telson, covered by tubercles; uropodal endopod with longitudinal carina; uropodal exopod with diaeresis; chelate P1; short, trapezoidal, slightly globose P1 propodus, with two divergent rows of spines on ventral and dorsal surfaces; inner margin with strong spines; wide fingers, slightly longer than propodus; occlusal margins with short, spaced teeth; index wider than dactylus; dactylus adorned with spines; spiny P1 carpus and merus.

DISCUSSION
The original type material of *Astacus leachii* Mantell, 1822 was heterogeneous and composed of a set of P1 chelae and fragments of carapaces. Among these chelae, Mantell (1824) distinguished *Astacus sussexiensis* (short, spiny chelae with short fingers) from *A. leachii* (chelae with long fingers). Later, numerous authors regarded *A. sussexiensis* as a representative of *Enoploclytia* (Morris 1854; Willet 1871;

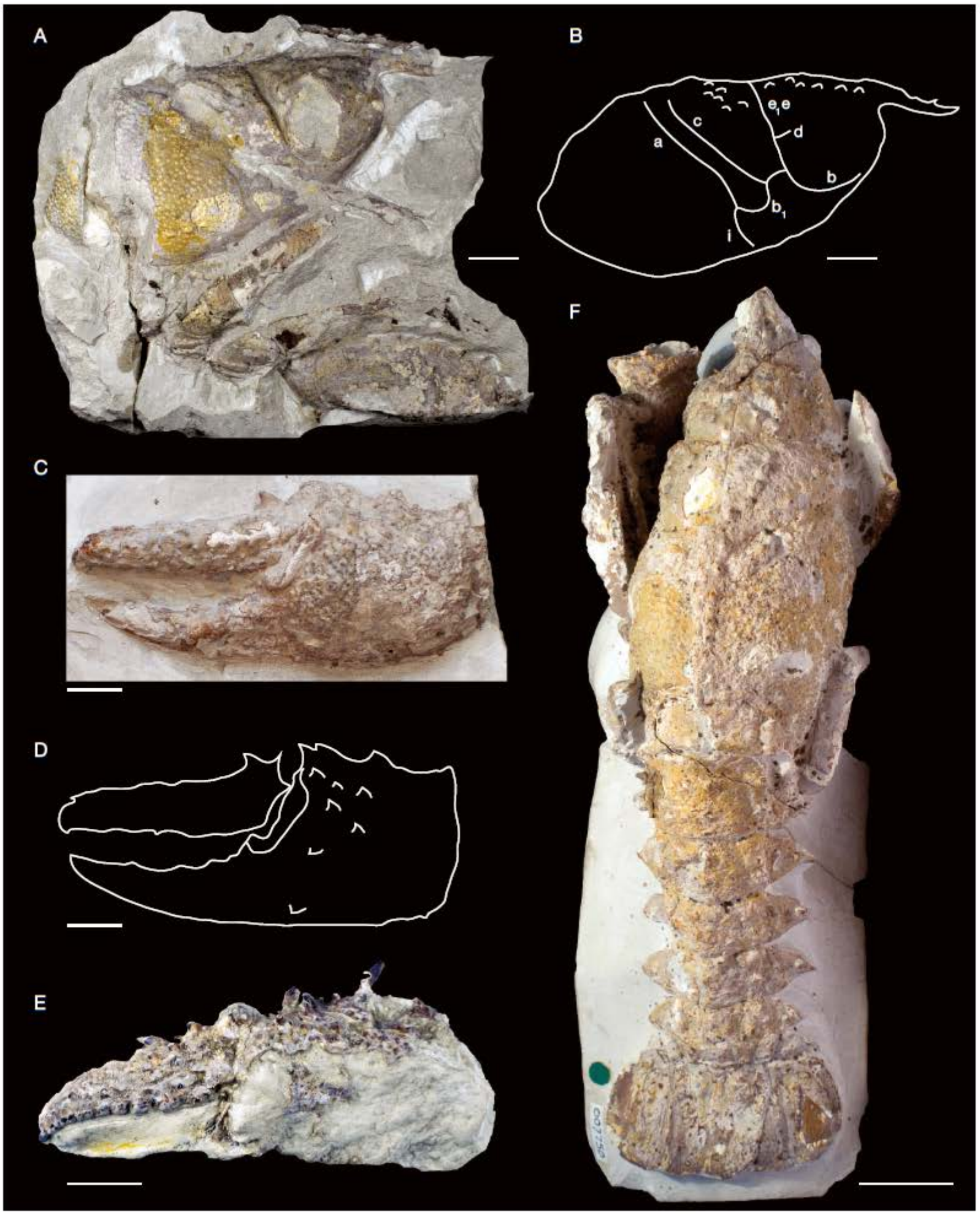


Fig. 6. — *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) from the Cretaceous of the United Kingdom: **A**, **B**, lectotype herein designated (NHMUK 5601, Mantell coll.) from the Cenomanian of Sussex: right side of carapace with parts of pereiopods (**A**) and line drawing of carapace (**B**); **C**, **D**, paralectotype NHMUK 5624 (Mantell coll.) from the Late Cretaceous of Southerham: dorsal view of left P1 chela (**C**) and line drawing (**D**); **E**, syntype SM B8885 of *Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849 from the Cenomanian of Cherryhinton: dorsal view of left P1 chela; **F**, lectotype BM 007750 (Willet coll.) of *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850 from the Cenomanian of Glynde: dorsal view. Abbreviations, **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; $\mathbf{b_1}$, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **d**, gastro-orbital groove; $\mathbf{e_1e}$, cervical groove; **i**, inferior groove. Photographs and line drawings: J. Devillez. Scale bars: A-E, 10 mm, F, 20 mm.

Woodward 1877, 1878; Van Straelen 1936; Mertin 1941). Bell (1850) described *Palaeastacus dixoni* which type material is composed of an isolated pair of P1 chelae, some P1 chelae connected with carapaces and a complete carapace preserved in connection with a complete pleon (Fig. 6F; Bell 1850: pl. 38, fig. 1). The latter specimen was designated by Woods (1930) as the lectotype of *Enoploclytia dixoni* (Bell, 1850). Woods (1930) also considered *A. sussexiensis*, *Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849, *Hoploparia scabra* Bell, 1863 (Fig. 7B, C), and *Phlyctisoma granulatum* Bell, 1863 (Fig. 7D, E) as junior synonyms of *E. dixoni*. Förster (1966), recently followed by Karasawa *et al.* (2013), distinguished *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) (including as synonyms: *A. sussexiensis*, *Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849, *E. brevimana*, *P. dixoni* and *Palaeastacus plauensis* Geinitz, 1875) and *Palaeastacus scaber* (Bell, 1863) (including as synonyms: *H. scabra* and *P. granulatum*). Lastly Schweitzer *et al.* (2010) re-established the distinction between *E. brevimana*, *E. imagei*, *P. granulatum*, *P. plauensis*, *P. dixoni*, *P. scaber* and *P. sussexiensis*.

Our re-examination of the type specimens reveals that the P1 chelae of *P. sussexiensis* and *P. dixoni* are similar (short, spiny P1 propodus with narrow dactylar bulge and bearing wide fingers). Moreover, the carapaces of *P. dixoni*, *P. granulatum* and *H. scabra* show the same groove pattern (nearly parallel postcervical and branchiocardiac grooves joined to hepatic groove and not joined to dorsal margin) and the same ornamentation (branchial region densely covered with tubercles; widely spaced tubercles in gastric, hepatic and cephalic regions; row of coarse tubercles parallel to dorsal margin in cardiac and branchial regions; oblique rows of coarse tubercles in cardiac region). Thus, we follow Woods (1930) and consider *A. sussexiensis*, *P. dixoni*, *H. scabra* and *P. granulatum* as a unique species: *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). *Enoploclytia brevimana* (Fig. 6E) and *E. imagei* (Fig. 7A) have not been figured until now. Both have spiny P1 chelipeds; short P1 propodus with short and wide fingers as *P. sussexiensis*. Moreover, a syntype of *E. imagei* includes a carapace (Fig. 7A) with a long rostrum, a groove pattern and an ornamentation close to *P. sussexiensis*. The type material of *P. plauensis* is an incomplete P1 propodus and fragments of wide fingers coarsely ornamented close to those of *P. sussexiensis*. Finally our review leads us to recognise *P. dixoni*, *E. imagei*, *E. brevimana*, *H. scabra*, *P. granulatum* and *P. plauensis* as junior synonyms of *P. sussexiensis*.

In addition, *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) had a wide geographic distribution and a stratigraphic range from the Aptian to the Turonian. Indeed, this species has been reported: 1) from the Aptian of Alexander Island (Antarctic; Taylor 1979) and Patagonia (Argentina; Aguirre-Urreta 1989); 2) the Albian of England (Bell 1863; Woods 1930; Förster 1966); 3) the Cenomanian of England (Bell 1850; Förster 1966; Morris 1987), Germany (Mertin 1941) and France (Van Straelen 1936; Förster 1966); and 4) the Turonian of England (Mantell 1822, 1833, 1844; Morris 1987) and Germany (Wittler 1998).

Palaeastacus loryi (Van Straelen, 1923) n. comb.
(Fig. 7F, G)

Eryma loryi Van Straelen, 1923: 93; 1936: 7, 8, pl. 1, fig. 6. — Glaessner 1929: 155. — Moret 1946: 50, fig. 1. — Roger 1946: 42. — Secrétan 1964: 69. — Förster 1966: 123. — Feldmann & Titus 2006: 64. — Schweitzer *et al.* 2010: 24.

TYPE MATERIAL. — Holotype (OSUG, probably lost).

TYPE LOCALITY. — Malleval, Isère department, Rhône-Alpes region, southeastern France.

TYPE AGE. — Valanginian, Early Cretaceous.

DESCRIPTION

Subcylindrical carapace (holotype: CL = 60 mm, CH = 30 mm); deep cervical, postcervical and branchiocardiac grooves; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; short antennal groove; postcervical groove parallel to branchiocardiac groove, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; branchiocardiac groove, joined to dorsal margin, slightly sinuous dorsally, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, poorly preserved; carapace homogeneously and densely covered with small tubercles following crescent-shaped pits.

DISCUSSION

The holotype was not found in the palaeontological collections of OSUG at Grenoble, France. Our review of the species is based on the line drawing and the figure presented by Van Straelen (1923: fig. 93) and Van Straelen (1936: pl. 1, fig. 6) respectively. Firstly, the line drawing is misleading by exhibiting intercalated plate not visible on the figure. Indeed, the cephalic part clearly appears to be crushed. Moreover, the carapace grooves seem to be incompletely reported. The examination of the figures leads us to identify the postcervical groove parallel to the branchiocardiac groove and joined to the hepatic groove. This pattern is typical of *Palaeastacus*. Hence, the new combination *Palaeastacus loryi* (Van Straelen, 1923), n. comb. is proposed herein.

Other species of *Palaeastacus* are known from the Early Cretaceous such as *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979 (Barremian of Alexander Island, Antarctic; Fig. 3A, B), *Palaeastacus tenuidigitatus* (Woods, 1957), n. comb. (Aptian of Queensland, Australia; see comments about *Enoploclytia*), and *Palaeastacus terraereginae* (Etheridge Jr., 1914) (Barremian of Patagonia, Argentina; Aptian of Alexander Island, Antarctic; Aptian of Queensland, Australia).

A short, spiny P1 chela from the Albian of Texas was assigned tentatively to a new species *Paramithrax* H. Milne Edwards, 1834 by Whitfield (1883): ?*Paramithrax walkeri*. Merill (1905) and Adkins (1928) followed Whitfield, but Rathbun (1935) emended his description and assigned this species to *Palaeastacus*. Rathbun (1935: pl. 3, figs 7-9) figured the holotype of *P. walkeri* (Whitfield, 1883) and included new material in this species (carapace, P1 chela, left P1 cheliped). Stenzel (1945) assigned *P. walkeri* to *Enoploclytia* and refigured the carapace added by Rathbun (1935). He also figured new

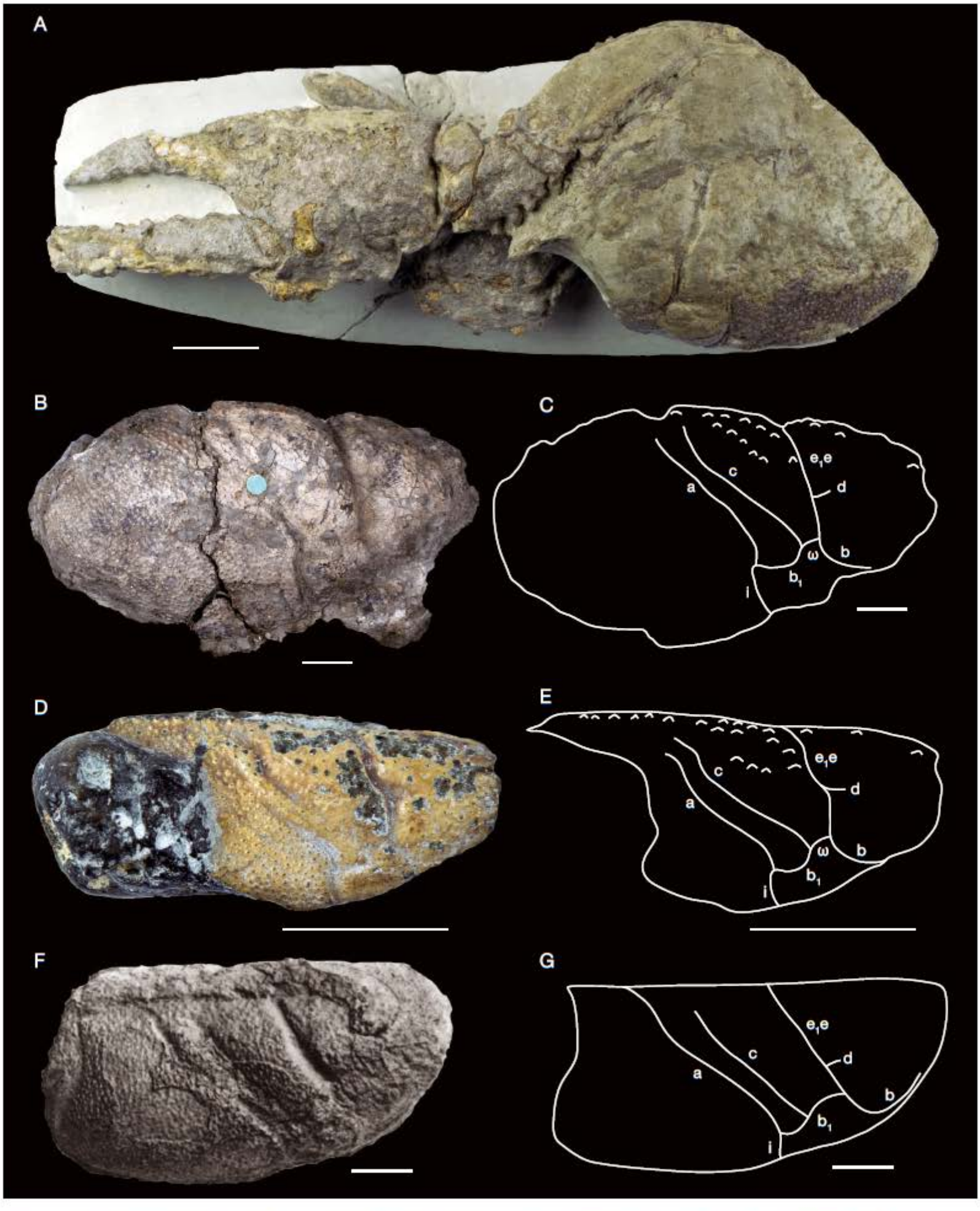


FIG. 7. — *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) from the United Kingdom (**A**-**E**) and *Palaeastacus loryi* (Van Straelen, 1923) n. comb. from France (**F**, **G**): **A**, syntype SM B8892 of *Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849 from the Cenomanian of Maidstone: part of carapace with right P1 chelae; **B**, **C**, lectotype NHMUK 41938 of *Hoploparia scabra* Bell, 1863 from the Albian of Folkestone: right lateral view (**B**) and line drawing (**C**); **D**, **E**, syntype SM B22448 (Carter coll.) of *Phlyctisoma granulatum* Bell, 1863 from the Albian of Cambridge: right lateral view (**D**) and line drawing (**E**); **F**, **G**, holotype (probably lost) of *Palaeastacus loryi* from the Valanginian of Malleval: original figure of carapace by Van Straelen (1936: pl. 1, fig. 6) (**C**) and line drawing (**D**). Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; $\mathbf{b_1}$, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **d**, gastro-orbital groove; $\mathbf{e_1e}$, cervical groove; **i**, inferior groove; **ω**, attachment site of mandibular muscle. Photographs and line drawings: J. Devillez. Scale bars: A, 20 mm, B-G, 10 mm.

material (complete right P1 cheliped, left P1 dactylus, two pleons). Following Stenzel (1945), Richardson Jr. (1955) figured a right P1 cheliped under the name *Enoploclytia walkeri* (Whitfield, 1883) but in a new variety: *E. walkeri*, var. *schmidti*. In his review, Förster (1966), later followed by Schweitzer *et al.* (2010), re-assigned the species to *Palaeastacus*.

Our review of all the figured specimens reveals that the holotype of *P. walkeri* fits the concept of *Palaeastacus* (short, rectangular propodus, strong spines on dorsal and ventral surfaces and on dactylus, narrow dactylar bulge). Furthermore, the P1 chelae figured by Rathbun (1935: pl. 5, figs 1-3) and by Stenzel (1945: pl. 38, fig.1), the P1 dactylus figured by Stenzel (1945: fig. 8), and the P1 chelipeds figured by Rathbun (1935: pl. 5, fig. 4) and Richardson Jr. (1955: fig. 108) are similar to the holotype of *P. walkeri*. The two pleons figured by Stenzel (1945: fig. 9, pl. 38, fig. 2) probably also belong to *P. walkeri*. However, the carapace figured by Rathbun (1935: pl. 4, figs 1-2) and by Stenzel (1945: pl. 39, fig. 1) exhibits a long gastro-orbital groove, a sinuous postcervical groove joined to hepatic groove and a short branchiocardiac groove. This groove pattern is typical of *Enoploclytia* so this carapace cannot be regarded as *P. walkeri* but as a new species of *Enoploclytia* (see section *Enoploclytia*).

In conclusion, with six species, *Palaeastacus* is the erymid genus including the most species for the Early Cretaceous.

Genus *Enoploclytia* M'Coy, 1849
(Fig. 1I, J)

Enoploclytia M'Coy, 1849: 330; 1854: 137. — Zittel 1885: 694. — Fritsch & Kafka 1887: 27. — Van Straelen 1925: 278. — Beurlen 1928: 164. — Rathbun 1926: 128. — Secrétan 1964: 81. — Förster 1966: 146. — Taylor 1979: 25. — Aguirre-Urreta 1989: 514. — Feldmann *et al.* 2015: 3.

Enoploclytia (*Enoploclytia*) – Mertin 1941: 160. — Glaessner 1969: 455.

TYPE SPECIES. — *Astacus leachii* Mantell, 1822, by original designation.

EMENDED DIAGNOSIS. — Fusiform intercalated plate; wide, deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; long, wide gastro-orbital groove originating as median inflexion of cervical groove, delimiting two gastro-orbital lobes; sinuous postcervical groove, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with ventral extension at carapace mid-height; short branchiocardiac groove, interrupted in upper part of carapace, joined to dorsal margin, not joined to postcervical groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; prominent ω and χ bulges; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; carapace with heterogeneous coarse ornamentation; massive globose P1 propodus, rounded in transversal section; long and thin P1 fingers (straight in dorsal view); occlusal margins armed with sharp and slender tooth.

PRELIMINARY REMARKS

Out of numerous species of *Enoploclytia* listed by Schweitzer *et al.* (2010), five are known from the Early Cretaceous. Among these species, two are from the Hauterivian of France: *Enoploclytia glaessneri* Van Straelen, 1936, which belongs to *Eryma* (see comments about *Eryma glaessneri*), and *Enoploclytia salviensis* (Robineau-Desvoidy, 1849). The type material of *E. salviensis* is lost for a long time and the species is only known by the figures presented by Robineau-Desvoidy (1849): some fragments of P1 fingers and a carapace. The fragments of fingers are curved with numerous short and close teeth, while fingers of *Enoploclytia* are straight with long, slender and spaced teeth. Furthermore, the illustrations of the carapace is not clear enough to assign it to any genus of decapod crustaceans.

Two other species come from the Albian of Texas. *Enoploclytia wintoni* Stenzel, 1945 is known by a pair of chelae with globose and coarsely tuberculate propodus and slender denticulate fingers typical of *Enoploclytia*. *Enoploclytia wenoensis* Rathbun, 1935, is known by a single pleon with terga without relief, densely covered with small pits and rounded pleura. Usually species of *Enoploclytia* have a pleon with more relief (longitudinal bulges on pleura basis; coarse, widely spaced ornamentation) and triangular, sharp pleura. Then, following Stenzel (1945) and Förster (1966), we conclude that *E. wenoensis* is probably not a representative of *Enoploclytia* but maybe a representative of *Astacodes* Bell, 1863, *Hoploparia* M'Coy, 1849, or *Homarus* Weber, 1795.

Enoploclytia tenuidigitata Woods, 1957 (Aptian of Queensland, Australia) is known by some fragments of carapace, P1 chelae and pleon. The carapace groove pattern with postcervical and branchiocardiac grooves joined to hepatic groove is typical of *Palaeastacus*. So *E. tenuidigitata* should be assigned to *Palaeastacus*; thus a new combination *Palaeastacus tenuidigitatus* (Woods, 1957), n. comb. is proposed herein.

Taylor (1979), Aguirre-Urreta (1982) and Garassino *et al.* (2009) reported fragments of chelae attributed to *Enoploclytia* sp. from the Aptian of Alexander Island (Antarctic), the Barremian of Patagonia (Argentina) and the Aptian of Catalonia (Spain), respectively. Finally, *E. wintoni* and the fragments of chelae discussed above have until now been the only reports of *Enoploclytia* from the Early Cretaceous.

Enoploclytia augustobonae n. sp.
(Fig. 8A-D)

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN.F.B14557.

TYPE LOCALITY. — Amance, Aube department, Champagne-Ardenne region, East France.

TYPE AGE. — Barremian, Early Cretaceous.

ETYMOLOGY. — The specific epithet refers to *Augustobona*, the Latin name of Troyes, the regional capital near the type locality.

DESCRIPTION

Subcylindrical carapace (holotype: CL = 63 mm, CH = 33 mm); rostrum not preserved; intercalated plate not preserved but underlined by a slight deviation of dorsal margin in cephalic region; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove, strongly inclined above gastro-orbital groove, subvertical under gastro-orbital groove; deep, narrow antennal groove, strongly curved; wide, shallow gastro-orbital groove originating as large median inflexion of cervical groove, with two divergent branches, delimiting two gastro-orbital lobes (flat upper lobe,

slightly prominent lower lobe); sinuous postcervical groove, dorsally deep and ventrally shallow, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with ventral extension at carapace mid-height; short, shallow branchiocardiac groove, joined to dorsal margin and not to postcervical groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inflated ω bulge; slightly inflated χ bulge; shallow inferior groove; cephalic region without antennal row of tubercles; carapace covered with small, widely spaced tubercles; cardiac region with a dorsal row of coarse tubercles; gastric region with a row of coarse tubercles parallel to intercalated plate and an oblique row of coarse tubercles.

DISCUSSION

The new species is assigned to *Enoploclytia* based on its typical carapace groove pattern: wide gastro-orbital groove, postcervical groove joined to hepatic groove, short branchiocardiac groove not joined to postcervical nor to hepatic grooves. It is also the oldest occurrence of *Enoploclytia*.

Enoploclytia augustobonae n. sp. cannot be compared to *Enoploclytia wintoni*, which is only known by its P1 chelae.

Enoploclytia augustobonae n. sp. differs from *Enoploclytia gigantea* n. sp. by its carapace groove pattern with: 1) a non-sinuous cervical groove; 2) a less incurved antennal groove; 3) a shorter and shallower gastro-orbital groove; and 4) a longer ventral extension of postcervical groove. Furthermore the ornamentation of these two species is different: *Enoploclytia augustobonae* n. sp. exhibits fine tubercles on all the carapace surface and coarse tubercles along dorsal margin and in gastric region, while *E. gigantea* n. sp. has coarse tubercles in the upper half of carapace, fine tubercles in the lower half of carapace, and a row of strong spines along dorsal margin.

Our review leads us to consider the Hauterivian species *E. glaessneri* as a representative of *Eryma* and to exclude *E. salviensis* from the Erymidae. In conclusion *Enoploclytia augustobonae* n. sp. is currently the oldest occurrence of the genus.

Enoploclytia gigantea n. sp.
(Fig. 8E-H)

TYPE MATERIAL. — Holotype n°201 stored in the collections of the Bureau of Economic Geology, Texas (after Rathbun 1935).

TYPE LOCALITY. — Fort Worth, Texas (United States of America).

TYPE AGE. — Albian, Early Cretaceous.

ETYMOLOGY. — The specific epithet refers to the Latin *giganteus, -a, -um* (= enormous) alluding to the exceptional size of the carapace.

DESCRIPTION

Carapace subrectangular in lateral view (holotype: CL = 175 mm, CH = 110 mm); rostrum not preserved; deep, sinuous cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove, strongly curved and delimiting a slightly raised antennal lobe; long gastro-orbital groove, originating as a deep median inflexion of cervical groove, with two divergent branches delimiting two gastro-orbital lobes (flat upper lobe, slightly prominent lower lobe); deep, sinuous postcervical groove (strong sinuosity at carapace mid-height), joined to dorsal margin and to hepatic groove, with short ventral extension; short, shallow branchiocardiac groove, strongly inclined, joined to dorsal margin and not to postcervical groove; sinuous hepatic groove, joined to cervical groove; strongly inflated ω bulge; flat attachment site of adductor testis muscle (χ bulge); deep inferior groove; carapace covered with widely spaced tubercles; coarse tubercles in upper half of carapace and small tubercles in lower half of carapace; gastric region with a row of coarse tubercles parallel to intercalated plate; row of spines directed forward along dorsal margin.

DISCUSSION

The present carapace was initially identified as *Palaeastacus walkeri* by Rathbun (1935), who was followed by Stenzel (1945; see discussion about *Palaeastacus*). Our examination of the type material of *P. walkeri* leads us to a different conclusion. Indeed, this carapace shows groove pattern typical of *Enoploclytia* (long gastro-orbital groove, postcervical groove joined to hepatic groove, short branchiocardiac groove not joined to postcervical nor to hepatic grooves).

As for *Enoploclytia augustobonae* n. sp., *Enoploclytia gigantea* n. sp. (known by its carapace) cannot be compared to *Enoploclytia wintoni* (only known by P1 chelae). For a comparison, see discussion on *E. augustobonae* n. sp.

In conclusion, *Enoploclytia gigantea* n. sp. possesses the biggest carapace currently known among all erymid lobsters.

Genus *Pustulina* Quenstedt, 1857
(Fig. 1K, L)

Pustulina Quenstedt, 1857: 807. — Feldmann *et al.* 2015: 3.

Phlyctisoma Bell, 1863: 34. — Zittel 1885: 695. — Secrétan 1964: 74. — Förster 1966: 135.

TYPE SPECIES. — *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857, by monotypy.

EMENDED DIAGNOSIS. — Fusiform intercalated plate; inflated hepatic, cardiac and branchial regions; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep, long gastro-orbital groove, originating as a slight median inflexion of cervical groove, with two divergent incurved branches, delimiting two gastro-orbital lobes; strongly inclined postcervical groove, inflected before joining hepatic groove, not joined to dorsal margin; short and shallow branchiocardiac groove, joined to dorsal margin and not joined to postcervical groove; concave hepatic groove, joined to cervical groove; shallow cardiac groove, straight, inclined forward, rising from postcervical groove, joined to dorsal margin; cephalic region with strongly tuberculate antennal row and distal antennal spine; carapace with tuberculate ornamentation; chelate P1-P3; P1 with strongly tuberculate ornamentation; short P1 propodus with fingers barely longer; P1 dactylus longer than P1 index.

COMMENTS

Pustulina shares some features with *Enoploclytia*. Both have an inflated branchial region, a well-developed gastro-orbital groove, usually divided in two branches, a short branchiocardiac groove not joined to the postcervical groove, a tuberculate antennal row, and usually a heterogeneous coarse ornamentation.

Pustulina occitana n. sp.
(Fig. 9A-D)

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN.F.A57460 (Leroy coll.).

TYPE LOCALITY. — Laciterne-Boisset near Moulès-et-Baucels, Hérault department, Languedoc-Roussillon region, southern France.

TYPE AGE. — Berriasian, Early Cretaceous.

ETYMOLOGY. — The specific epithet refers to Occitània, the historical region in southern Europe where Occitan was the main language spoken.

DESCRIPTION
Subcylindrical carapace (holotype: CL = 28 mm, CH = 15 mm); dorsal line inclined downward in cephalic region; inflated cardiac, hepatic and branchial regions; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove, twice as narrow as cervical groove; long gastro-orbital groove, originating as a slight median inflexion of cervical groove, with two divergent branches, delimiting two tuberculate gastro-orbital lobes (flat upper lobe, prominent lower lobe); deep, straight postcervical groove, wider than cervical groove, strongly inclined, not joined to dorsal margin, forming a faint notch in upper hepatic region; shallow branchiocardiac groove, interrupted in upper third of carapace height, joined to dorsal margin and not joined to postcervical groove; concave hepatic groove, joined to cervical groove; deep inferior groove, joined to hepatic groove; short cardiac groove, inclined forward, rising from postcervical groove, joined to dorsal margin; cephalic region with convex antennal row of strong tubercles; carapace with scabrous surface, entirely covered with rounded tubercles, coarse and widely spaced in antennal and gastric regions, becoming gradually smaller and nearby towards posterior and ventral parts of branchial region.

DISCUSSION
The new species is assigned to *Pustulina* based on its typical carapace groove pattern: long gastro-orbital groove with two divergent branches, strongly inclined postcervical groove joined to hepatic groove, short and shallow branchiocardiac groove not joined to postcervical or to hepatic grooves, concave hepatic groove, and cardiac groove.

Pustulina occitana n. sp. differs from the other four Early Cretaceous species, mainly by its ornamentation and its carapace groove pattern. Compared to *Pustulina victori* (Van Straelen, 1936), nom. nov., the cardiac groove of *P. occitana* n. sp. is narrower, shallower and less inclined forward, the gastro-orbital groove is longer and the ornamentation is denser. *Pustulina tuberculata* (Bell, 1863) possesses a cephalic region with straight dorsal margin in lateral view, whereas in *P. occitana* n. sp., the dorsal margin is inclined downward. Moreover, the carapace ornamentation in *P. tuberculata* is composed of homogeneous evenly spaced tubercles, whereas it is heterogeneous in *P. occitana* n. sp. (cephalic region with coarse and more widely spaced tubercles; branchial region with nearby and smaller tubercles). *Pustulina occitana* n. sp. shows some differences from *Pustulina colossea* n. sp. in its carapace groove pattern: its cervical groove is not as sinuous as in *P. colossea* n. sp., its gastro-orbital groove is narrower, with a shorter upper branch, its postcervical groove is not gradually curved and its inferior groove is more strongly curved forward. Moreover *P. occitana* n. sp. is devoid of prominent upper gastro-orbital lobe and its ornamentation is denser than in *P. colossea* n. sp. *Pustulina spinulata* Secrétan, 1964 (Valanginian-Hauterivian, Madagascar) is the only extra-European *Pustulina* species for the Early Cretaceous. As *P. tuberculata*, also *P. spinulata* possesses a straight dorsal margin in cephalic region (inclined downward in *Pustulina occitana* n. sp.). In addition, *P. spinulata* differs from *P. occitana* n. sp. by its more inflated and spiny hepatic region and its homogeneous ornamentation in branchial region.

Pustulina victori (Van Straelen, 1936), nom. nov.
(Fig. 9E, F)

Eryma tuberculata Van Straelen, 1936: 9, pl. 2, fig. 3. — Roger 1946: 42. — Secrétan 1964: 69.

Phlyctisoma sp. – Förster 1966: 144.

Eryma tuberculatum – Schweitzer *et al.* 2010: 25.

TYPE MATERIAL. — Holotype (MHNC collection, probably lost).

TYPE LOCALITY. — Leysse, Savoie department, Rhône-Alpes region, southeastern France.

TYPE AGE. — Berriasian, Early Cretaceous.

ETYMOLOGY. — The specific epithet honors Victor Van Straelen, who identified the new species.

DESCRIPTION
Subcylindrical carapace (CL = *c.* 46 mm with incomplete cephalic region, CH = 24 mm); inflated cardiac, hepatic and branchial regions; wide, deep cervical groove, straight, narrowing ventrally, joined to dorsal margin and to antennal groove; wide gastro-orbital groove; very wide, deep postcervical groove, straight, dorsally strongly inclined, narrowing under its inflexion, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; wide, concave hepatic groove, joined to cervical groove; deep inferior groove, joined to hepatic groove; wide, straight cardiac groove, strongly inclined forward, rising from postcervical groove, probably joined to dorsal margin; carapace ornamented with coarse, widely spaced, rounded tubercles.

DISCUSSION
The holotype is probably lost and the present description is based on the figure proposed by Van Straelen (1936). Its low resolution does not allow to see the branchiocardiac groove. If this groove is present, it is too shallow and narrow to be distinguished.

Initially assigned to *Eryma* by Van Straelen (1936), the species was reassigned to *Phlyctisoma* sp. (now *Pustulina* sp.) by Förster (1966) based on its typical groove pattern (long gastro-orbital groove, strongly inflected postcervical groove joined

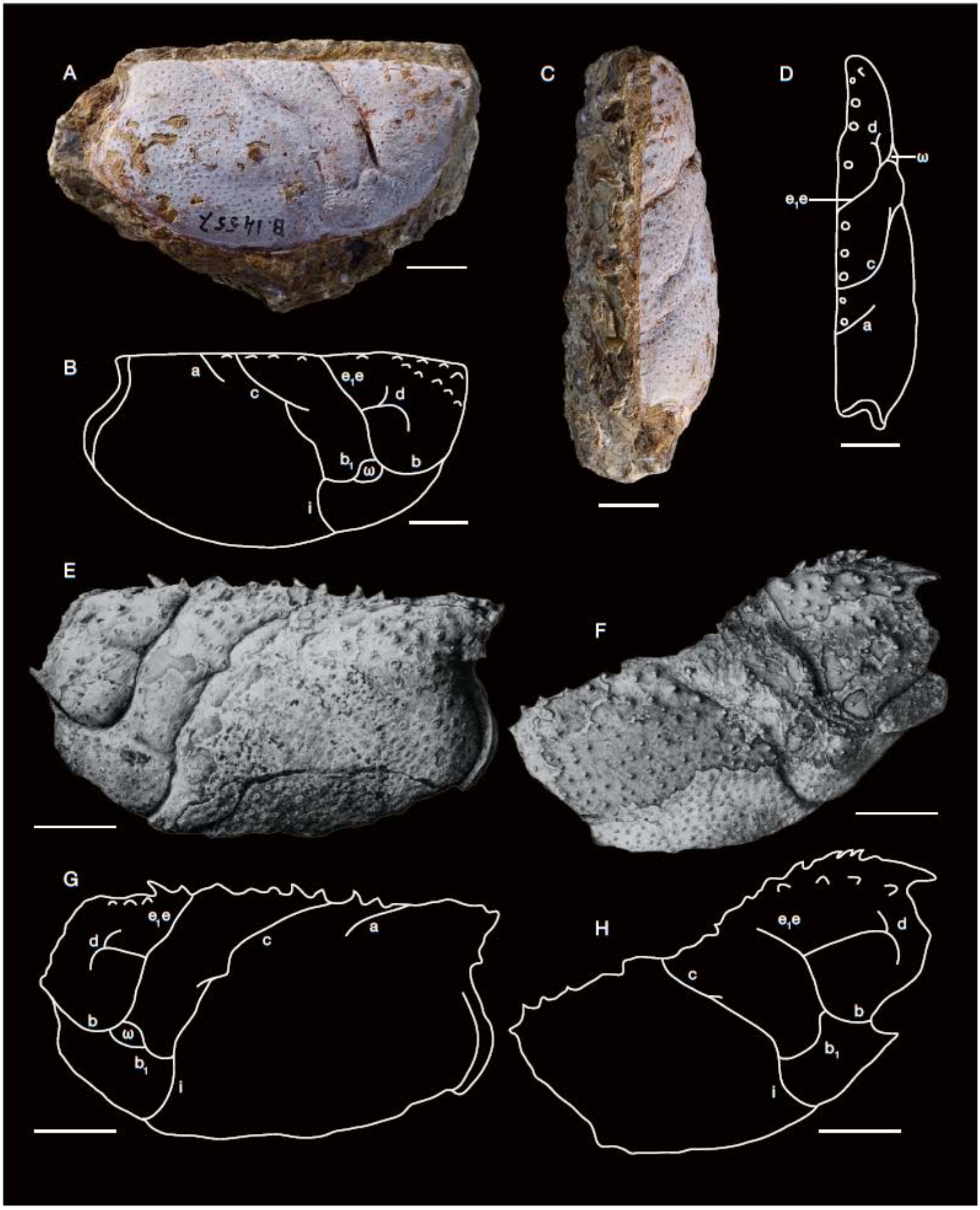


FIG. 8. — New species of Early Cretaceous *Enoploclytia* M'Coy, 1849: **A-D**, holotype MNHN.F.B14557 of *Enoploclytia augustobonae* n. sp. from the Barremian of Amance, France: carapace in right lateral view (**A**), and line drawing (**B**), dorsal view (**C**) showing the deviation of median line in cephalic region (intercalated plate) and line drawing (**D**); **E-H**, holotype of *Enoploclytia gigantea* n. sp. from the Albian of Fort Worth, USA: original figures of carapace by Rathbun (1935: pl. 4; figs 1, 2), left lateral view (**E**), right lateral view (**F**), and line drawings (**G**, **H**). Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; **b_1**, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **d**, gastro-orbital groove; **e_1e**, cervical groove; **i**, inferior groove; **ω**, attachment site of mandibular muscle. Photographs: L. Cazes (A, C). Line drawings: J. Devillez. Scale bars: A-D, 10 mm; E-H, 20 mm.

to hepatic groove, concave hepatic groove, cardiac groove). Our examination of the original figure leads us to confirm Förster's placement. Moreover, the ornamentation and the well-developed cardiac groove are substantial enough to maintain the validity of the species described by Van Straelen (1936). Consequently, this situation leads to a case of secondary homonymy. To solve this problem and according to ICZN (1999: articles 53.3, 57.3), we propose herein the replacement name *Pustulina victori* nom. nov. pro *P. tuberculata* (Van Straelen, 1936) non *P. tuberculata* (Bell, 1863).

Pustulina colossea n. sp.
(Fig. 9G, H)

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN.F.A57459 (Leroy coll.).

TYPE LOCALITY. — Castellane, Alpes-de-Haute-Provence department, Provence-Alpes-Côte d'Azur region, southeastern France.

TYPE AGE. — Hauterivian, Early Cretaceous.

ETYMOLOGY. — The specific epithet refers to the massive size and appearance of the carapace for a representative of *Pustulina*.

DESCRIPTION
Subcylindrical carapace (holotype: CL = *c.* 50 mm with incomplete branchial region, CH = 29 mm); rostrum not preserved; cephalic region with dorsal line strongly inclined downward; strongly inflated cardiac, hepatic and branchial regions; wide, deep cervical groove, subvertical, slightly sinuous at level of gastro-orbital groove, narrowing above its junction to hepatic groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; narrow, shallow antennal groove, strongly curved towards anterior margin; wide, deep gastro-orbital groove, originating as a median inflexion of cervical groove, with two divergent branches delimiting two inflated gastro-orbital lobes; wide postcervical groove, strongly inclined in dorsal branchial region and arcuate before joining hepatic groove, forming a notch in upper hepatic region; deep, concave hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove joined to hepatic groove; shallow, straight cardiac groove, rising from postcervical groove, slightly inclined forward, joined to dorsal margin; carapace entirely covered with rounded tubercles, coarser and more widely spaced forward postcervical groove, thinner and closer in branchial and pterygostomial regions; row of coarse tubercles parallel to intercalated plate; cephalic region with convex antennal row of tubercles and distal antennal spine.

DISCUSSION
Pustulina colossea n. sp. is assigned to *Pustulina* based on its typical carapace groove pattern: long gastro-orbital groove with two branches, postcervical groove joined to hepatic groove, concave hepatic groove and cardiac groove.

Pustulina colossea n. sp. differs from *Pustulina tuberculata* and *Pustulina spinulata* by the cephalic region with dorsal margin strongly inclined downward (straight in the latter), its postcervical groove curved in dorsal branchial region (straight in the latter), its prominent upper gastro-orbital lobe (flat in the latter), and its heterogeneous ornamentation (homogeneous in the latter). The differences between *P. colossea* n. sp. and *Pustulina occitana* n. sp. are described in the discussion about *P. occitana* n. sp.

Among *Pustulina* species, *P. colossea* n. sp. is the only one showing a curved postcervical groove and a raised upper gastro-orbital lobe. Furthermore, some morphological characters of *P. colossea* n. sp., in particular the width of cervical and gastro-orbital grooves and the massive appearance of the carapace, are also encountered in *Enoploclytia*.

Pustulina tuberculata (Bell, 1863)
(Fig. 9I-L)

Phlyctisoma tuberculatum Bell, 1863: 35, pl. 11, fig. 1-8.

Phlyctisoma tuberculata – Glaessner 1929: 314. — Förster 1966: 145, pl. 18, fig. 11-12.

Enoploclytia tuberculata – Woods 1931: 82, pl. 23, fig. 4-8.

Eryma tuberculata – Woods 1957: 156.

Pustulina tuberculata – Schweitzer *et al.* 2010: 26.

TYPE MATERIAL. — Lectotype SM B22368 designated by Förster (1966); 7 paralectotypes SM B22364, B22365, B22366, B22367, B22369, B22370, B22371 (Carter coll.).

TYPE LOCALITY. — Cambridge, Cambridgeshire, United Kingdom.

TYPE AGE. — Albian, Early Cretaceous.

DESCRIPTION
Subcylindrical carapace (lectotype: CL = 52 mm, CH = 24 mm); fusiform, tuberculate intercalated plate; inflated cardiac, hepatic and branchial regions; deep, inclined cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove, strongly curved; long gastro-orbital groove, originating as a slight median inflexion of cervical groove, with two divergent branches delimiting two gastro-orbital lobes (inflated lower lobe, flat upper lobe); wide postcervical groove, strongly inclined, inflected at carapace mid-height, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; shallow, short branchiocardiac groove, joined to dorsal margin, not joined to postcervical groove; concave hepatic groove, narrow, joined to cervical groove; deep inferior groove; shallow, narrow cardiac groove, straight, rising from postcervical groove, slightly inclined forward, joined to dorsal margin; carapace uniformly covered with rounded tubercles, small tubercles are between coarse tubercles; cephalic region with a row of tubercles subparallel to intercalated plate, an oblique row of tubercles in gastric region, a convex antennal row of tubercles with antennal spine; pleonal somites poorly preserved; terga with two pairs of dorsal tubercles; pleura with rounded ventral margins, covered by small tubercles; telson and uropods poorly preserved; chelate P1; short P1 propodus, almost longer than wide, covered with rounded and coarse tubercles; P1 carpus with rounded and coarse tubercles; P1 merus poorly preserved.

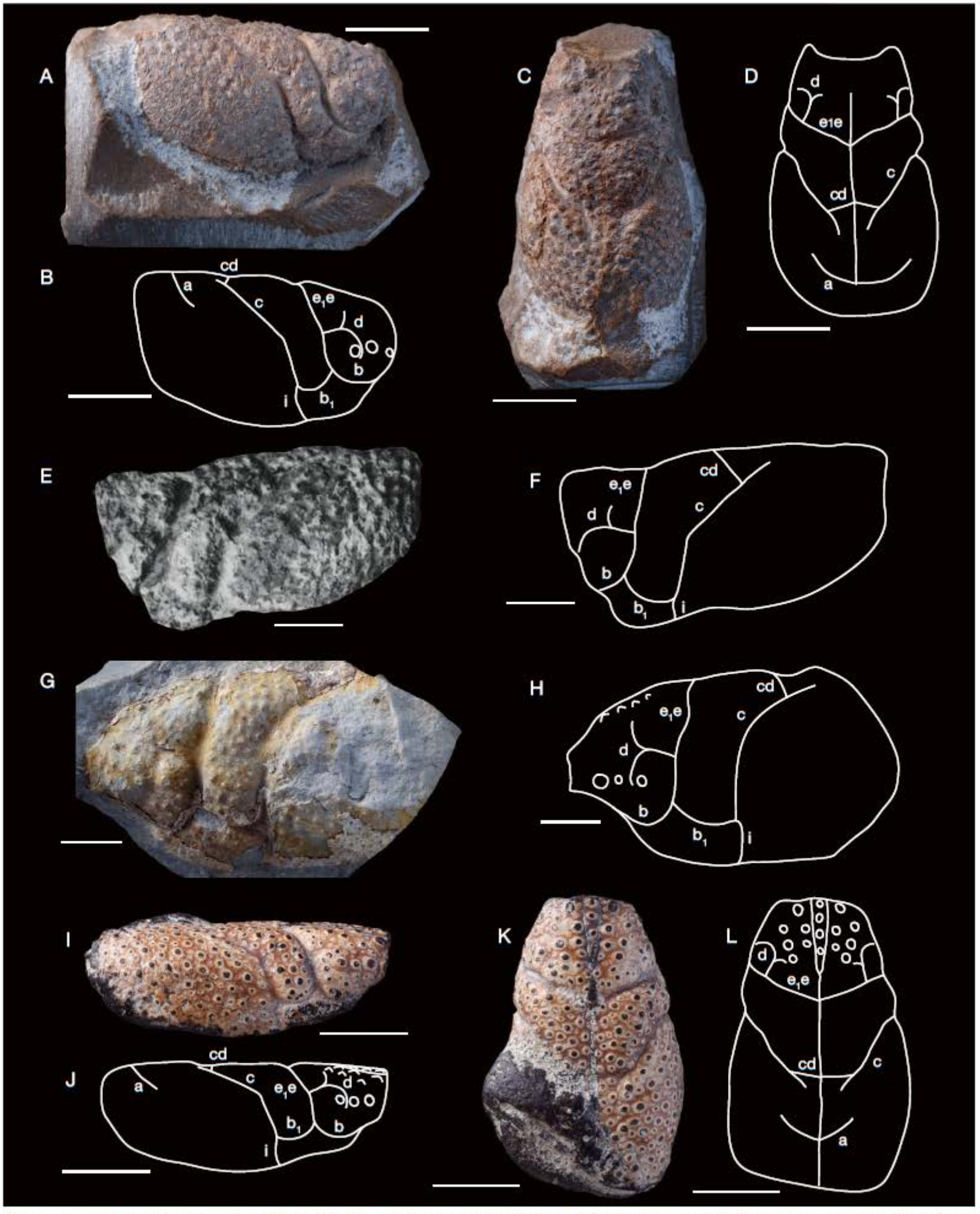


Fig. 9. — Species of *Pustulina* Quenstedt, 1857 from Western Europe: **A-D**, holotype MNHN.F.A57460 (Leroy coll.) of *Pustulina occitana* n. sp. from the Berriasian of Laciterne-Boisset near Moulès-et-Baucels, France: carapace in right lateral view (**A**), dorsal view (**C**) and line drawings (**B**, **D**); **E**, **F**, holotype (probably lost) of *Pustulina victori* nom. nov. from the Berriasian of Leysse, France: original figure of carapace by Van Straelen (1936: pl. 2, fig. 3) (**E**) and line drawing (**F**); **G-H**, holotype MNHN.F.A57459 (Leroy coll.) of *Pustulina colossea* n. sp. from the Hauterivian of Castellane, France: left lateral view (**G**) and line drawing (**H**); **I-L**, specimen MNHN.F.A57461 of *Pustulina tuberculata* (Bell, 1863) from the Albian of Cambridge, United Kingdom: right lateral view (**I**), dorsal view (**K**) and line drawings (**J**, **L**). Abbreviations: **a**, branchiocardiac groove; **b**, antennal groove; **b_1**, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **cd**, cardiac groove; **d**, gastro-orbital groove; **e_1e**, cervical groove; **i**, inferior groove. Photographs: L. Cazes (A, C, G, I, K). Line drawings: J. Devillez. Scale bars: 10 mm.

REMARKS
Pustulina tuberculata is close to *Pustulina spinulata* from Madagascar. The latter is only distinguished by its more prominent lower gastro-orbital lobe, its more inflated hepatic region and its denser tuberculation.

Genus *Tethysastacus* n. gen.
(Fig. 1M)

TYPE SPECIES. — *Eryma tithonia* Van Straelen, 1936 by monotypy.

DIAGNOSIS. — Fusiform intercalated plate; straight ocular incision; wide post-orbital area; wide and deep cervical groove; no gastro-orbital groove; wide postcervical groove, straight, strongly inclined, joined to hepatic groove; concave hepatic groove, joined to cervical groove; dense heterogeneous ornamentation, branchial region with small tubercles and small depression, gastric region with pits, frontal region with strong tubercles and pits.

ETYMOLOGY. — A combination of Tethys, the vast Mesozoic ocean, and the Latin *astacus* ("marine crayfish" or "escrevisse" in Old French).

DISCUSSION
Tethysastacus n. gen. is assigned to the Erymidae based on the presence of the intercalated plate. It differs from all other genera of erymid lobsters by its extremely simple carapace groove pattern and the absence of branchiocardiac and gastro-orbital grooves. The postcervical groove is straight, whereas it is inflected in all other genera.

Tethysastacus tithonius (Van Straelen, 1936) n. comb.
(Fig. 10A-D)

Eryma tithonia Van Straelen, 1936: 8-9, pl. 2, fig. 1-2. — Roger 1946: 42. — Secrétan 1964: 68. — Förster 1966: 123. — Feldmann & Titus 2006: 64.

Eryma tithonium – Schweitzer *et al.* 2010: 25.

TYPE MATERIAL. — Holotype MNHN.F.J03351.

TYPE LOCALITY. — Lacitème-Boisset near Moulès-et-Baucels, Hérault department, Languedoc-Roussillon region, South France.

TYPE AGE. — Valanginian, Early Cretaceous.

DESCRIPTION
Subrectangular carapace in lateral view (holotype: CL = 21 mm; CH = 10 mm); long, toothless rostrum; intercalated plate present; short, oblique ridge near rostrum basis; straight ocular incision; wide tuberculate post-orbital area; wide, deep cervical groove, probably joined to dorsal margin, joined to antennal groove; antennal groove shallower than cervical groove, reaching post-orbital area; gastro-orbital groove absent; straight, oblique postcervical groove, as wide and deep as cervical groove, joined to hepatic groove; slightly concave hepatic groove, narrower than cervical and postcervical grooves, joined to cervical groove; curved inferior groove, joined to ventral margin behind its junction to hepatic groove, as wide and deep as hepatic groove; branchial, cardiac and hepatic regions with small tubercles intercalated with deep circular pits; similar ornamentation in pterygostomial region but with smaller and shallower pits; cephalic region with heterogeneous ornamentation: gastric region with circular pits, frontal region with strong tubercles and small pits; dense ornamentation on the whole carapace.

COMMENTS
The holotype presents a carapace in butterfly-like position with a strong dorsoventral flattening along the dorsal midline (Fig. 10A). This mode of preservation is characteristic of a lobster molt (Glaessner 1969; Charbonnier *et al.* 2012b). A pronounced rupture of the dorsal midline is observed with a strong rotation of the two halves of carapace. This suggest a probable hinge-type opening during the ecdysis (Charbonnier *et al.* 2012b).

CONCLUSIONS

The present study expands our knowledge on the biodiversity of erymid lobsters from the Early Cretaceous. Based on our research, the known diversity of erymid lobsters during the Early Cretaceous is four species of *Eryma* (*E. glaessneri*, *E. nippon*, *E. sulcatum*, *E. vocontii* n. sp.), three species of *Enoploclytia* (*E. augustobonae* n. sp., *E. gigantea* n. sp., *E. wintoni*), six species of *Palaeastacus* (*P. foersteri*, *P. loryi* n. comb., *P. sussexiensis*, *P. tenuidigitatus* n. comb., *P. terraereginae*, *P. walkeri*), five species of *Pustulina* (*P. colossea* n. sp., *P. occitana* n. sp., *P. victori* nom. nov., *P. spinulata*, *P. tuberculata*), one species of *Stenodactylina* (*S. delphinensis* n. comb.), and one species of *Tethysastacus* n. gen. (*T. tithonius* n. comb.). The re-examination of old material and of new material belonging to these twenty species has allowed us to precise the generic diagnoses of five genera (*Eryma*, *Enoploclytia*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina*) and to create a new genus (*Tethysastacus* n. gen.), mainly based on the carapace groove pattern.

The post-orbital area is identified in different species among different genera (*Eryma sulcatum*, *Stenodactylina delphinensis*, *Palaeastacus foersteri*, *Tethysastacus tithonius*, n. comb.). This complex structure is not present in all other species of *Eryma*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina* and its evolutionary significance is questionable. It may be a case of convergence or a persistent ancestral trait conserved in only some species. Only further investigations on all erymid species showing this character will provide answers to these questions.

The description of two new species associated to the revision of several fragments of crustaceans which are now not considered to belong to erymid lobsters conduct to modify the stratigraphic range of *Eryma* and *Enoploclytia*. *Eryma vocontii* n. sp. extends the stratigraphic range of *Eryma* to the Albian and is now the youngest occurrence of *Eryma*. *Enoploclytia augustobonae* n. sp. extends the stratigraphic range of *Enoploclytia* from the Maastrichtian to the Barremian; it is the oldest occurrence for the genus *Enoploclytia*.

Finally, this work indirectly emphasizes that the Early Cretaceous erymid fauna is only known by a limited number of

FIG. 10. — Type material of *Tethysastacus* n. gen.: **A**, **B**; holotype MNHN.F.J03351 of *Tethysastacus tithonius* (Van Straelen, 1936) n. comb. from the Valanginian of Laciterne-Boisset near Moulès-et-Baucels, France: almost complete right side of carapace and cephalic region of left side of carapace (**A**), detail of cephalic region showing the wide post-orbital area (**B**), line drawing of carapace (**C**) close-up of cephalic region (**D**). Abbreviations: **b**, antennal groove; **b_1**, hepatic groove; **c**, postcervical groove; **cam**, carina of anterior margin; **e_1e**, cervical groove; **i**, inferior groove; **ip**, intercalated plate; **PoA**, post-orbital area; **Sag**, S-shaped anterior groove. Photographs: L. Cazes. Line drawings: J. Devillez. Scale bars: 5 mm.

fragmentary fossils reported around the world. Almost 45% of the Early Cretaceous species of erymid lobsters come from France and most of them were collected in the South-East Basin, including the Vocontian Basin and its peripheral platforms.

In conclusion, our knowledge of these decapod crustaceans remains superficial and the present study highlights that new data are essential to understand the evolutionary history of the whole group.

Acknowledgements

We wish to thank Claire Mellish (Natural History Museum, London, United Kingdom), Fabienne Giraud-Guillot (Université Joseph Fournier – Institut Dolomieu, Grenoble, France), Liz Harper and Matt Riley (Sedgwyck Museum, Cambridge, United Kingdom), Lee Ismail and John Cooper (Booth Museum, Brighton, United Kingdom) for the access to the collections of their respective institutions. We are also grateful to Hilary Blagbrough (British Antarctic Survey, Cambridge, United Kingdom), Lionel Cavin and Pierre-Alain Proz (Natural History Museum, Geneva, Switzerland) and the volunteers of the Natural History Museum of Chambéry for searching and supplying photographs of the specimens stored in the collections of their institutions. We also really thank Jean-Michel Pacaud (MNHN, Paris, France), for helping to solve some nomenclatural complications and Lilian Cazes (MNHN, Paris, France) for the photographs of the specimens. Lucien Leroy wishes to thank particularly Myette

Guiomar (Réserve naturelle géologique de Haute-Provence) for the permission to collect fossils.

Finally, we wish to acknowledge Günter Schweigert and Alessandro Garassino for their useful comments on our manuscript which greatly improved our original manuscript. This paper is a contribution to the UMR 7207 CR2P, CNRS-MNHN-UPMC and to the Département Histoire de la Terre (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

REFERENCES

ADKINS W. S. 1928. — Handbook of Texas Cretaceous fossils. *University of Texas Bulletin* 2838: 5-385. http://hdl.handle.net/2152/24287

AGUIRRE-URRETA M. B. 1982. — Crustaceos Decapodos Barremianos de la region del Tucu-Tucu, Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina* 19 (3-4): 303-317.

AGUIRRE-URRETA M. B. 1989. — The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. *Palaeontology* 32 (3): 499-552.

AGUIRRE-URRETA M. B. & RAMOS V. A. 1981. — Crustaceos Decapodos del Cretacico Inferior de la Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur* 2: 599-623.

ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., COTILLON P., FERRY S. & MASSE J.-P. 1982. — Caractères et évolution des plates-formes carbonatées périvocontiennes au Crétacé Inférieur (France Sud-Est). *Cretaceous Research* 3: 3-18. http://dx.doi.org/10.1016/0195-6671(82)90003-9

BACHMAYER F. 1959. — Neue Crustaceen aus dem Jura von Stramberg (ČSR). *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1. Biologie, Mineralogie, Erdkunde, und verwandte Wissenschaften* 168: 937-944.

BELL T. 1850. — Notes on the Crustacea of the Chalk Formation, *in* DIXON F. (ed.), *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. Longman, Brown, Green and Longmans, London: 344, 345. https://doi.org/10.5962/bhl.title.14790

BELL T. 1863. — Crustacea of the Gault and Greensand, *in A Monograph of the Fossil Malacostracous Crustacea of Great Britain*. Part II. Palaeontographical Society Monograph, London, 40 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.11701

BEURLEN K. 1928. — Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. *Palaeontographica* 70: 115-278.

BISHOP G. A. 1986. — Taphonomy of the North American Decapods. *Journal of Crustacean Biology* 6 (3): 326-355. https://doi.org/10.2307/1548174

BRAVI S., GARASSINO A., BARTIROMO A., AUDO D., CHARBONNIER S., SCHWEIGERT G., THÉVENARD F. & LONGOBARDI C. 2014. — Middle Jurassic Monte Fallano Plattenkalke (Campania, southern Italy): first report on terrestrial plants, decapod crustaceans and fishes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 272 (1): 79-107. https://doi.org/10.1127/0077-7749/2014/0398

BRONN H. G. (1851-1852). — Vierte Periode. Kreide-Gebirge, *in* BRONN H. G. & ROEMER F. (eds), *Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-formationen bezeichendstein Versteinerungen*, Part 4. E. Schweitzerbart, Stuttgart, 412 p.

CHARBONNIER S., GARASSINO A. & PASINI G. 2012a. — Revision of Mesozoic decapod crustaceans from Madagascar. *Geodiversitas* 34 (2): 313-357. https://doi.org/10.5252/g2012n2a5

CHARBONNIER S., PÉRÈS D. & LETENNEUR C. 2012b. — Exceptionally preserved crustaceans from the Oxfordian of eastern France (Terrain à Chailles Formation, Haute-Saône). *Geodiversitas* 34 (3): 531-568. http://dx.doi.org/10.5252/g2012n3a5

CHARBONNIER S., GARASSINO A., SCHWEIGERT G. & SIMPSON M. 2013. — *A Worldwide Review of Fossil and Extant Glypheid and Litogastrid Lobsters (Crustacea, Decapoda, Glypheoidea)*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 304 p. (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle ; 205).

CHARBONNIER S., AUDO D., BARRIEL V., GARASSINO A., SCHWEIGERT G. & SIMPSON M. 2015. — Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. *Cladistics* 31: 231-249. https://doi.org/10.1111/cla.12088

CHARBONNIER S., AUDO D., GARASSINO A. & HYŽNÝ M. (in press). — *Fossil Crustacea of Lebanon*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 209).

CRÔNIER C. & COURVILLE P. 2004. — A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of north-east France. *Palaeontology* 47 (4): 999-1014. https://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2004.00393.x

DE GRAVE S., PONTCHEFF N. D., AHYONG S. T., CHAN T.-Y., CRANDALL K. A., DWORSCHAK P. C., FELDER D. L., FELDMANN R. M., FRANSEN C. H. M., GOULDING L. Y. D., LEMAITRE R., LOW M. E. Y., MARTIN J. W., NG P. K. L., SCHWEITZER C. E., TAN S. H., THSUDY D. & WETZER R. 2009. — A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles Bulletin of Zoology*, supplement 21: 1-109.

DUMORTIER E. 1867. — Études paléontologique sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône, deuxième partie, Lias Inférieur. F. Savy, Paris, 252 p.

ÉTALLON A. 1861. — Notes sur les crustacés jurassiques du bassin du Jura. *Recueil agronomique, industriel et scientifique publié par la Société d'Agriculture de la Haute-Saône* 9: 129-171.

ETHERIDGE JR. R. 1914. — The genus *Enoploclytia* in the Cretaceous rocks of Queensland. *Records of the Australian Museum* 10: 271-273. https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.10.1914.902

FELDMANN R. M. & MCPHERSON C. B. 1980. — Fossil decapod crustaceans of Canada. *Geological Survey of Canada Paper* 79-16: 1-20. https://doi.org/10.4095/106636

FELDMANN R. M. & TITUS A. L. 2006. — *Eryma jungostrix* n.sp. (Decapoda; Erymidae) from the Redwater Shale of the Stump Formation (Jurassic; Oxfordian) of Utah. *Journal of Crustacean Biology* 26 (1): 63-68.

FELDMANN R. M. & HAGGART J. W. 2007. — A new species of lobster (Astacidea, Erymidae) from the Smithers Formation (Middle Jurassic) of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 44: 1791-1796. http://dx.doi.org/10.1139/e07-058

FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E. & KARASAWA H. 2015. — Crustacea, *in* SELDEN P. A. (ed.), *Treatise online*, Part R (Revised), *Arthropoda* 4 (1), Chapter 8I: 1-28. https://doi.org/10.17161/to.v0i0.5028

FLETCHER B. N. 1969. — A lithological subdivision of the Speeton Clay C Beds (Hauterivian), East Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 37: 323-327. https://doi.org/10.1144/pygs.37.3.323

FÖRSTER R. 1966. — Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. *Palaeontographica* A125 (4-6): 61-175.

FÖRSTER R. & RIEBER H. 1982. — Der älteste Vertreter der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea, Decapoda), *Palaeastacus argoviensis* n. sp., aus dem unteren Dogger der Nordschweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae* 75 (3): 773-778.

FÖRSTER R. & SEYED-EMANI K. 1982. — First occurrence of *Eryma bedelta* (Quenstedt) (Crustacea, Decapoda) from the Aalenian of Iran. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 22: 41-45.

FRIÈS G. & PARIZE O. 2003. — Anatomy of ancient passive margin slope systems: Aptian gravity-driven deposition on the Vocontian palaeomargin, western Alps, south-east France. *Sedimentology* 50:

1231-1270. https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2003.00601.x
FRITSCH A. & KAFKA J. 1887. — *Die Crustaceen der Böhmischen Kreideformation*. Prague, 53 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.10148
GARASSINO A. 1994. — The macruran decapod crustaceans of the Upper Cretaceous of Lebanon. *Paleontologia Lombarda, nuova serie* 3: 1-27.
GARASSINO A. 1996. — The family Erymidae Van Straelen, 1924 and the superfamily Glypheoidea Zittel, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia natural in Milano* 135: 333-373.
GARASSINO A. & KROBICKI M. 2002. — *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 29: 51-59.
GARASSINO A. & SCHWEIGERT G. 2006. — The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I. Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. *Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 34 (1): 1-64.
GARASSINO A., ARTAL P. & PASINI G. 2009. — New records of decapod macrurans from the Cretaceous of Catalonia and the Province of Castellón (Spain). *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 35: 87-95.
GEINITZ H. B. 1875. — Das Elbthalgebirge in Sachsen. *Palaeontographica* 20: 1-320. https://doi.org/10.5962/bhl.title.48688
GLAESSNER M. F. 1929. — Crustacea Decapoda, *in* Pompeckj J. F. (ed.), *Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 41*: 1-464.
GLAESSNER M. F. 1931. — Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 81 (3-4): 467-486.
GLAESSNER M. F. 1969. — Decapoda, *in* MOORE R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, *Arthropoda* 4 (2): 399-533. https://doi.org/10.1016/0031-0182(71)90040-x
HARBORT E. 1905. — Die Fauna der Schaumburg-Lippechden Kreidemulde. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt*, Neue Folge 45: 10-22.
HYŽNÝ M., SCHLÖGL J., CHARBONNIER S., SCHWEIGERT G., RULLEAU L. & GOUTTENOIRE M. 2015. — Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Bélmont (Beaujolais, France). *Geobios* 48: 371-384. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2015.07.006
ICZN 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature*. The Natural Museum, London, v-xxix, 1-306. https://doi.org/10.5962/bhl.title.50608
JAGT W. M. & FRAAIJE R. H. B. 2002. — The erymid lobster *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) from the Upper Campanian of northeast Belgium. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 72: 91-95.
JOLEAUD L. & HSU T.-Y. 1935. — Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergou, Niger français). *Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 13 (6): 99-110.
KARASAWA H., OHARA M. & KATO H. 2008. — New records for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 60 (1): 101-110.
KARASAWA H., SCHWEITZER C. E. & FELDMANN R. M. 2013. — Phylogeny and Systematics of extant and extinct lobsters. *Journal of Crustacean Biology* 33 (1): 78-123. https://doi.org/10.1163/1937240x-00002111
KRAUSE H. P. G. 1891. — Die Decapoden des norddeutschen Jura. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 43: 171-225.
KRAUSE JR. R. A., PARSONS-HUBBARD K. & WALKER S. E. 2011. — Experimental taphonomy of a decapod crustacea: Long-term data and their implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 312: 350-362. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.03.020
LAHUSEN J. 1894. — Über die russischen Krebsreste aus den jurassischen Ablagerungen und derunteren Wolgastufe. *Verhandlungen der Russischen Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft* 31 (2): 313-324.
LATREILLE P. A. 1802. — *Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes*. Tome 3. F. Dufart, Paris, 468 p. http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.15764
MANTELL G. A. 1822. — *The Fossil of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex*. Lupton Relfe, London, 327 p. http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.44924
MANTELL G. A. 1824. — Outlines of the natural history, of the environs of Lewes, *in* HORSFIELD T. W. (ed.), *The History and Antiquities of Lewes and its Vicinity*. J. Baxter, Lewes, 344 p.
MANTELL G. A. 1833. — *The Geology of the South-East of England*. Longman, Rees, Orme, Brow, Green & Longman, London, 415 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.106921
MANTELL G. A. 1844. — The Medals of Creation; or, First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains, Volume II. Henry G. Bohn, London: 459-1016. https://doi.org/10.5962/bhl.title.13910
MASSE J.-P., BELLION Y., BENKHELIL J., BOULIN J., CORNÉE J. J., DERCOURT J., GUIRAUD R., MASCLE G., POISSON A., RICOU L. E. & SANDULESCU M. 1993. — Lower Aptian, *in* DERCOURT J., RICOU L. E. & VRIELYNCK B. (eds), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*. CCGM, Paris.
M'COY F. 1849. — On the classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection at Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology* 4 (2): 330-335. https://doi.org/10.1080/037454860094948l0
M'COY F. 1854. — *Contributions to British Palaeontology, or First Descriptions of Three Hundred and Sixty Species and Several Genera of Fossil Radiata, Articulata, Mollusca, and Pisces from the Tertiary, Cretaceous, Oolitic, and Palaeozoic Strata of Great Britain*. Macmillan and co., Cambridge, 272 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.52150
MERILL G. P. 1905. — Catalogue of the Type and Figured Specimens of Fossils, Minerals, Rocks and Ores in the Department of Geology, United States National Museum, Part I, Fossil Invertbrates. *Bulletin of the United States National Museum* 53: 1-704. https://doi.org/10.5479/si.03629236.53.i
MERTIN H. 1941. — Decapode Krebse aus dem subhercynen und Braunschweiger Emscher und Untersenon. *Nova Acta Leopoldina* 68 (10): 149-264.
MEYER H. VON 1840a. — Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde*: 576-587.
MEYER H. VON 1840b. — *Neue Gattungen fossiler Krebse aus Gebilden vom bunten Sandstein bis in die Kreide*. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 28 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.14798
MILNE EDWARDS H. 1834. — *Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*, Tome 1. Roret, Paris, 468 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.6234
MONACO P. & GARASSINO A. 2000. — Burrows and body fossil of decapod crustaceans in the Calcari Grigi, Lower Jurassic, Trento Platform (Italy). *Geobios* 34 (3): 291-301. https://doi.org/10.1016/s0016-6995(01)80077-2
MORET L. 1946. — *Eryna delphinensis* nouvelle espèce de Crustacé Décapode du Berriasien de Noyarey (Isère). *Travaux du Laboratoire de Géologie, Faculté des sciences de Grenoble* 25: 49-51.
MORIÈRE J. 1883. — Note sur quelques crustacés fossiles. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 4 (2): 136-143.
MORRIS J. 1854. — *A Catalogue of British Fossils: Comprising the Genera and Species Hitherto Described; with References to their Geological Distribution and to the Localities in which they have been found*. Second edition. J. Morris, London, 372 p. https://doi.org/10.1080/037454809495388
MORRIS S. F. 1980. — *Catalogue of the Type and Figured Specimens*

of Fossil Crustacea (excl. Ostracoda), Chelicerata, Myriapoda and Pycnogonida in the British Museum (Natural History). Trustees of the British Museum (Natural History), London, 53 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.118837

MORRIS S. F. 1987. — Arthropods, *in* SMITH A. B. (ed.), *Fossils of the Chalk*. The Palaeontological Association, London, 306 p.

MÜLLER P., KROBICKI M. & WEHNER G. 2000. — Jurassic and Cretaceous primitive crabs of the family Prosopidae (Decapoda: Brachyura) – their taxonomy, ecology and biogeography. *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 70: 49-79.

MUTEL M. H. E., WAUGH D. A., FELDMANN R. M. & PARSONS-HUBBARD K. M. 2008. — Experimental taphonomy of *Callinectes sapidus* and cuticular controls on preservation. *Palaios* 23: 615-623. https://oi.org/10.2110/palo.2008.p08-024r

OPPEL A. 1861. — Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Pseudastacus*, *Magila* und *Etallonia*. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 17: 355-361.

OPPEL A. 1862. — Ueber jurassische Crustaceen (Decapoda macrura). *Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des koeniglich Bayerischen Staates* 1: 1-120.

PLOTNICK R. E. 1986. — Taphonomy of a Modern Shrimp: Implications for the Arthropod Fossil Record. *Palaios* 1 (3): 286-293. https://doi.org/10.2307/3514691

PLOTNICK R. E., BAUMILLER T. & WETMORE K. L. 1988. — Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63: 27-43. https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90089-2

QUENSTEDT F. A. 1852. — *Handbuch der Petrefaktenkunde*. H. Laupp, Tübingen, 792 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.15107

QUENSTEDT F. A. 1856-1857. — *Der Jura*. H. Laupp, Tübingen, 842 p.

QUENSTEDT F. A. 1885. — *Handbuch der Petrefaktenkunde*. 3rd edition. H. Laupp, Tübingen, 1239 p. http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.30642

RATHBUN M. J. 1923. — Decapod Crustaceans from the Upper Cretaceous of North Carolina. *North Carolina Geological and Economic Survey* 5: 403-408.

RATHBUN M. J. 1926. — Arthropoda, *in* WADE B. (ed.), The Fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. *Professional Paper* 137: 184-191.

RATHBUN M. J. 1935. — Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America Special Papers* 2: 1-160. https://doi.org/10.1130/spe2-p1

REUSS A. E. 1854. — Über *Klytia Leachi*, einen langschwänzigen Decapoden der Kreideformation. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 6: 1-10. https://doi.org/10.5962/bhl.title.46368

RICHARDSON JR. E. S. 1955. — A New Variety of Cretaceous Decapod from Texas. *Fieldana: Zoology* 37: 445-448. https://doi.org/10.5962/bhl.title.2945

ROBERTS H. B. 1962. — The Upper Cretaceous decapod crustaceans of New Jersey and Delaware, *in* Cooke C. W., Garner H. F., Howell B. F., Jeletzky J. A., Miller A. K., Miller Jr. H. W., Ramsdell R. C., Richards H. G., Reeseide Jr. J. B., Roberts H. B. & Wells J. W. (eds), The Cretaceous Fossils of New Jersey. *Geological Survey of New Jersey Bulletin* 61 (2): 163-191.

ROBINEAU-DESVOIDY J.-B. 1849. — Mémoire sur les crustacés du terrain Néocomien de Saint-Sauveur-en-Puisaye (Yonne). *Annales de la Société entomologique de France* 7: 95-141.

ROEMER F. A. 1841. — *Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges*. Hahn, Hannover, 145 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.44865

ROGER J. 1946. — Les invertébrés des couches à poisons du Crétacé supérieur du Liban. *Mémoires de la Société géologique de France* 51: 1-92.

SAVOSTIN L. A., SIBUET J.-C., ZONENSHAIN L. P., LE PICHON X. & ROULET M.-J. 1986. — Kinematic evolution of the Tethys belt from the Atlantic ocean to the Pamirs since the Triassic. *Tectonophysics* 123: 1-35. https://doi.org/10.1016/0040-1951(86)90192-7

SCHLOTHEIM E. F. VON 1822. — Beiträge zur näheren Bestimmung der versteinerten und fossilen Krebsarten. *Nachträge zur Petrefaktenkunde*. Becker, Gotha: 17-37.

SCHLÜTER H. 1879. — Neue und weniger bekannte Kreide- und Tertiär-Krebse des nördlichen Deutschlands. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 31: 586-615.

SCHRAM F. R. & DIXON C. J. 2004. — Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistics data set. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 31: 1-19.

SCHWEIGERT G. 2013. — A new record of the enigmatic lobster genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from the Middle Jurassic of south-western Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 87: 409-413. https://doi.org/10.1007/s12542-013-0163-7

SCHWEITZER C. E. & FELDMANN R. M. 2001. — New Cretaceous and Tertiary decapod crustaceans from western North America. *Bulletin of Mizunami Fossil Museum* 28: 173-210.

SCHWEIGERT G. & GARASSINO A. 2003. — New studies of decapod crustaceans from the Upper Jurassic lithographic limestones of southern Germany. *Contributions to Zoology* 72: 173-179.

SCHWEIGERT G., DIETL G. & RÖPER M. 2000. — Die Panzerkrebse des Familie Erymidae van Straelen (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* B (285): 1-25.

SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M., GARASSINO A., KARASAWA H. & SCHWEIGERT G. 2010. — Systematic list of fossil decapod crustacean species. *Crustaceana Monographs* 10: 1-222. https://doi.org/10.1163/ej.9789004178915.i-222

SECRÉTAN S. 1964. — Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C, Sciences de la Terre* 14: 1-226.

SECRÉTAN S. 1984. — Présence d'*Eryma bedelta* (Crustacea Decapoda) dans le Bajocien du Maroc oriental. *Geobios* 17 (4): 515-518. https://doi.org/10.1016/s0016-6995(84)80024-8

STEMPIEN J. A. 2005. — Brachyuran taphonomy in a modern tidal-flat environment: preservation potential and anatomical bias. *Palaios* 20: 400-410. https://doi.org/10.2110/palo.2004.p04-40

STENZEL H. B. 1945. — Decapod Crustacea from the Cretaceous of Texas. *Texas University Publications* 4401: 401-476.

TAYLOR B. J. 1979. — Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports* 81: 1-39.

TSHUDY D. M., FELDMANN R. M. & WARD P. D. 1989. — Cephalopods; biasing agents in the preservation of lobsters. *Journal of Paleontology* 63 (5): 621-626. https://doi.org/10.1017/s002233600004124x

VAN STRAELEN V. 1923. — Description de Crustacé décapodes macroures nouveaux des terrains secondaires. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 53: 84-93.

VAN STRAELEN V. 1925. — Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique* 7: 1-462.

VAN STRAELEN V. 1936. — Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 12 (45): 1-50.

VEGA F. J., GARASSINO A. & JAIME R. Z. 2013. — *Enoploclytia tepeyacensis* n. sp. (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Cretaceous (Campanian) of Coahuila, NE Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 65 (2): 207-211.

WAHLE R. A., THSUDY D., COBB J. S., FACTOR J. & JAINI M. 2012. — Infraorder Astacidea Latreille, 1802 p. p.: The Marine Clawed Lobsters, *in* SCHRAM F. R., VAUPEL KLEIN J. C. VON, CHARMANTIER-DAURES M. & FOREST J. (eds), *Treatise of Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology – The Crustacea*, Volume 9, Part

B, *Eucarida, Astacidea P. P. (Enoplometopoidea, Nephropoidea), Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, and Anomura*. Brill, Leiden & Boston: 3-108. https://doi.org/10.1163/ej.9789004164413.i-562.63

WEBER F. 1795. — *Nomenclator entomologicus secundum entomologiam systematicum ill. Fabricii, adjectis speciebus recens detectis et varietatibus*. Chiloni et Hamburg, Bohn, 171 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.12297

WHITFIELD R. P. 1883. — Articulata, *in* HAYDEN F. V. (ed.), Contribution to Invertebrate Paleontology, 2: Cretaceous Fossils of the Western States and Territories. *12th Annual Report of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories: a report of progress of the exploration in Wyoming and Idaho for the year 1878*, Part I: 37-38. https://doi.org/10.1086/273540

WILLET H. 1871. — *Catalogue of the Cretaceous Fossils in the Brighton Museum*. W. J. Smith, Brighton, 66 p.

WITTLER F. 1998. — *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell) und *Enoploclytia leachi* (Mantell), zwei seltene Krebse aus dem Turon des Dortmunder Stadtgebietes. *Arbeitskreis Paläontologie Hannover* 26: 15-21.

WOODS H. 1925-1931. — A Monograph of the Fossil Macrurous Crustacea of England. The Palaeontographical Society, London: 1-122.

WOODS J. T. 1957. — Macrurous Decapods from the Cretaceous of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 13 (3): 155-175.

WOODWARD H. 1877. — A Catalogue of British Fossil Crustacea with their Synonyms and the range in time of each Genus and Order. Taylor and Francis, London, 155 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.8311

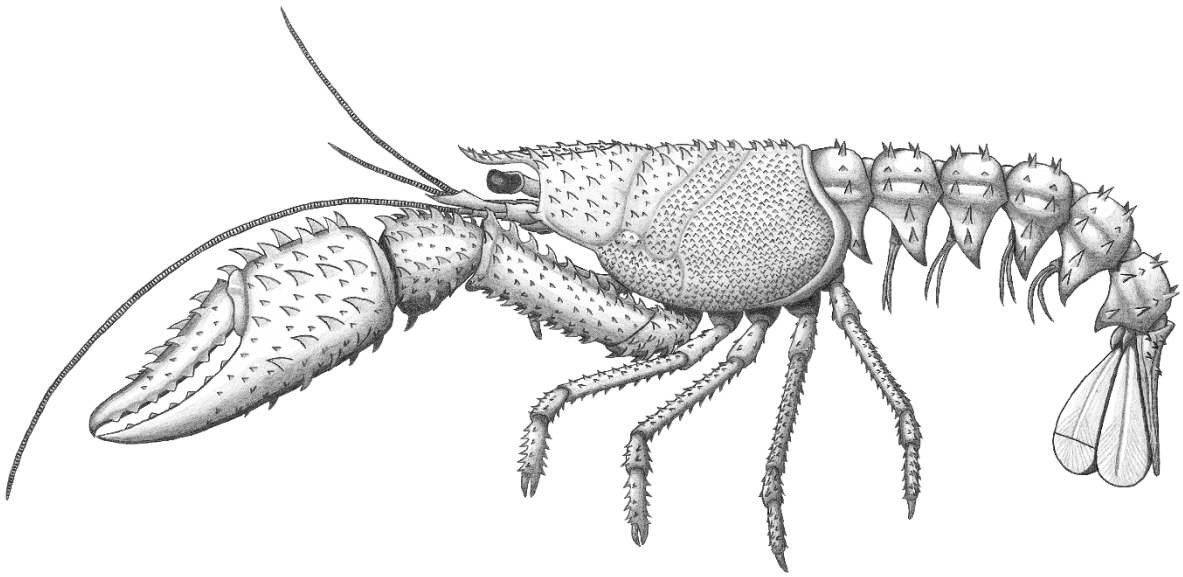
WOODWARD H. 1878. — Notes on the Crustacea of the Chalk Formation by Professor Thomas Bell, F.R.S. revised by Dr Henry Woodward, *in* DIXON F. (ed.), The Geology of Sussex; *or* the geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. 2nd edition. W. J. Smith, Brighton: 377-380. https://doi.org/10.1080/00222937808682462

ZITTEL K. A. VON 1885. — *Handbuch der Palaeontologie* 1 (2) (Arthropoda, Decapoda): 523-721.

Submitted on 25 June 2016;
accepted on 11 July 2016;
published on 30 December 2016.

Annexe 3

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., KOCOVÁ VESELSKÁ M. & PEZY J.-P. 2017. — Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. *Proceedings of the Geologists' Association* 128: 779-797.



Proceedings of the Geologists' Association 128 (2017) 779–797

Contents lists available at ScienceDirect

Proceedings of the Geologists' Association

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pgeola

Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys

Julien Devillez[a,b,*], Sylvain Charbonnier[a,b], Martina Kocová Veselská[c], Jean-Philippe Pezy[d]

[a] Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
[b] Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Sorbonne Universités, MNHN, UPMC, CNRS, 57 rue Cuvier, F-75005 Paris, France
[c] Institute of Geology and Palaeontology, Charles University, Albertov 6, 128 43, Prague 2, Czech Republic
[d] Normandie Univ., UNICAEN, CNRS, M2C, 14000 Caen, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 13 June 2017
Received in revised form 14 August 2017
Accepted 15 August 2017
Available online 20 September 2017

ABSTRACT

The Erymidae Van Straelen, 1925 had a worldwide distribution during the Jurassic and the Cretaceous. Twenty-seven species among four genera were reported in the Late Cretaceous, but confusions in diagnoses have led to wrong generic identifications of many erymid species. In the light of recent clarifications of the diagnoses of erymid genera, the Late Cretaceous species are here reviewed. We recognize thirteen of them including three European species which benefit of new descriptions: *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824), *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822) and *Enoploclytia seitzi* Glaessner, 1932. Furthermore, a comparison of the Late Cretaceous erymid fauna with that from the Early Cretaceous emphasizes some changes. A decrease in diversity on genus and species level is noted with the absence of *Eryma* Meyer, 1840 in the Late Cretaceous and the predominance of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (including almost half of the species). Despite the scarcity of the fossil record, our palaeobiogeographic interpretations led us to propose hypotheses about the provenance of North American populations in the end of Early Cretaceous and in Late Cretaceous: (1) their supposed absence since the Callovian (Jurassic) is due to collecting and/or reporting bias or (2) they were the result of migrations of European populations. Moreover, the report of a chela assigned to *Stenodactylina* cf. *armata* (Secrétan, 1964) in France confirms the existence of migration routes between European and Malagasy faunas during the Late Cretaceous.

© 2017 The Geologists' Association. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Erymid lobsters are typical Mesozoic decapod crustaceans reported from Europe (*e.g.*, Mantell 1833; Bell 1850, 1863; Oppel 1861, 1862; Lahusen 1894; Van Straelen 1925; Beurlen 1928; Glaessner 1931; Reuss 1854; Bachmayer 1959; Förster and Rieber 1982; Garassino 1996; Jagt and Fraaije 2002; Garassino and Krobicki 2002; Bravi et al. 2014), in the Middle East (Roger, 1946; Förster and Seyed-Emani 1982; Garassino 1994; Charbonnier et al. 2017), in Africa (Beurlen 1933; Joleaud and Hsu 1935; Secrétan 1964, 1984; Charbonnier et al. 2012), in America (Rathbun 1923, 1926; Stenzel 1945; Feldmann and McPherson 1980; Aguirre-Urreta and Ramos 1981; Aguirre-Urreta 1982, 1989; Schweitzer and Feldmann 2001; Feldmann and Titus 2006; Feldmann and Haggart 2007; Vega et al. 2013; J. Luque, pers. com.), in Japan (Karasawa et al. 2008; Kato et al. 2010), in Australia (Woodward 1877; Etheridge 1914; Woods 1957), and in Antarctica (Taylor 1979; Aguirre-Urreta 1989). Despite this worldwide distribution, the fossil record of erymid lobsters remains sparse and fragmentary partially due to the low fossilization potential of decapod crustaceans (scavenging, decortication, disarticulation, carapace fragmentation), and bias related to collection and reporting (Plotnick 1986; Bishop 1986; Plotnick et al. 1988; Tshudy et al. 1989; Müller et al. 2000; Stempien 2005; Mutel et al. 2008; Krause et al. 2011; Hyžný and Klompmaker 2015; Klompmaker et al. 2017). Currently, twenty-seven species are known in the Late Cretaceous. However, until recently, the diagnoses of erymid genera, mainly based on carapace groove pattern and morphology of the chelae of

* Corresponding author at: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
E-mail addresses: julien.devillez@edu.mnhn.fr (J. Devillez), sylvain.charbonnier@mnhn.fr (S. Charbonnier), Veselskamartina@gmail.com (M. Kocová Veselská), jean-philippe.pezy@unicaen.fr (J.-P. Pezy).

http://dx.doi.org/10.1016/j.pgeola.2017.08.006
0016-7878/© 2017 The Geologists' Association. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

the first chelipeds (Van Straelen 1925; Förster 1966; Glaessner 1969), remained confused. Some recent studies tried to clarify the concepts of erymid genera and proposed new diagnoses (Hyžný et al. 2015; Devillez et al. 2016). Thus, considering these revisions, the present contribution aims to give a new look on Late Cretaceous erymid fauna with a focus on European taxa, which benefit of new descriptions, and to compare with Early Cretaceous erymid fauna.

2. Material and methods

The studied material includes 272 specimens from the Cretaceous (Table 1). They were mostly studied using a CETI Belgium MEDO binocular microscope. Most of them consist of isolated carapaces and first chelipeds. Almost all European specimens examined in this work are assigned to *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822) or *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). These species are represented by numerous fossils in the Late Cretaceous chalk formations from southeast United Kingdom and only *E. leachi* is abundantly present in the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). In both areas, the fossils are relatively undeformed and few specimens are preserved with some anatomical parts which are uncommonly preserved (pleon, antennulae, antennae, third maxillipeds).

2.1. Institutional abbreviations

BAS	British Antarctic Survey, Cambridge (United Kingdom).
BGR	Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin (Germany).
BM	Booth Museum of Natural History, Brighton (United Kingdom).
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France).
MUZ	Museo de Múzquiz, Coahuila (Mexico).
NHMUK	Natural History Museum, London (United Kingdom).
NM	Národní Muzeum, Prague (Czech Republic).
STI	Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Bonn (Germany).
SM	Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge (United Kingdom).
NPL	Non-Vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, University of Texas, Austin (United States).
USNM	United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. (United States).

2.2. Anatomical abbreviations

a1	Antennulae.
a2	Antennae.
CL	Carapace length (excluding rostrum).
CH	Carapace height.
Mxp3	Third maxilliped.
ω	Attachment site of mandibular muscle.
χ	Attachment site of adductor testis muscle.
P1–P5	Pereiopods 1–5.
s1–s6	Pleonal somites 1–6.

3. Systematic Palaeontology

MALACOSTRACA Latreille, 1802

DECAPODA Latreille, 1802

ERYMIDA *sensu* Schram and Dixon, 2004

Superfamily ERYMOIDEA Van Straelen, 1925

Family ERYMIDAE Van Straelen, 1925

INCLUDED GENERA. — *Enoploclytia* M'Coy, 1849; *Eryma* Meyer, 1840; *Palaeastacus* Bell, 1850; *Pustulina* Quenstedt, 1857; *Stenodactylina* Beurlen, 1928; *Tethysastacus* Devillez et al., 2016.

PRELIMINARY REMARKS. — Currently, the phylogenetic position of Erymidae is debated. Indeed, many authors have included this family within the Astacidea Latreille, 1802 (Van Straelen 1925; Glaessner 1969; Aguirre-Urreta 1989; Schweigert et al. 2000; Garassino and Krobicki 2002; Crônier and Courville 2004; Garassino and Schweigert 2006; Feldmann and Titus 2006; Schweigert 2013; Charbonnier et al. 2013) while recent contributions recognized this family to belong to Glypheidea Zittel, 1885 (De Grave et al. 2009; Schweitzer et al. 2010; Wahle et al. 2012; Karasawa et al. 2013; Feldmann et al. 2015). However, results of phylogenetic analysis by Charbonnier et al. (2015) suggest to remove Erymidae from Glypheidea. So, following Hyžný et al. (2015), we consider the systematic position of the Erymidae as uncertain. Then, according to Schram and Dixon (2004), we include the Erymidae in the separate clade Erymida, without listing taxonomic rank beyond superfamily.

Genus *Eryma* Meyer, 1840

TYPE SPECIES. — *Macrourites modestiformis* Schlotheim, 1822, by subsequent designation of Glaessner (1929).

DIAGNOSIS. — An emended diagnosis was proposed by Devillez et al. (2016: 518) and does not need to be repeated here.

REMARKS. — Among the numerous species of *Eryma* listed by Schweitzer et al. (2010), four are known in the Late Cretaceous. Three of them are from the United States: *Eryma americanum* Rathbun, 1923,*Eryma flectum* Rathbun, 1926, and *Eryma stantoni* Rathbun, 1935. These species are based on fragments of P1 chelae and carapaces and, after careful examination of figures presented by Rathbun (1923, 1926, 1935), we follow Förster (1966: 125) and Devillez et al. (2016: 520) who consider that *E. americanum*, *E. flectum* and *E. stantoni* do not belong to Erymidae. The last listed species is *Eryma cretaceum* Roger, 1946 from the Cenomanian of Lebanon. Based on the carapace groove pattern and the morphology of the P1 chelae, Charbonnier et al. (2017) transfered this species to *Pustulina* Quenstedt, 1857. We concur with this transfer.

In conclusion, to our current knowledge, there is no representative of *Eryma* in the Late Cretaceous and the last occurrence of this genus is *Eryma vocontii* Devillez et al., 2016 from the Albian (Early Cretaceous) of southeast France.

Genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928

TYPE SPECIES. — *Stenodactylina liasina* Beurlen, 1928, by monotypy.

DIAGNOSIS. — An emended diagnosis was proposed by Devillez et al. (2016: 522) and does not need to be repeated here.

REMARKS.— *Stenodactylina* includes thirteen species mostly from the Jurassic (Devillez et al. 2016). Only two species are reported from the Late Cretaceous: *Stenodactylina triglypta* (Stenzel, 1945) (Coniacian, Texas, United States) and *S. armata* (Secrétan, 1964) (Campanian, Madagascar). These species are known from only a few fossils. *Stenodactylina armata* is known from four incomplete P1 chelae initially assigned to *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Secrétan 1964; Förster 1966; Schweitzer et al. 2010; Charbonnier et al. 2012). These P1 chelae exhibit a strong, rectangular propodus, slightly compressed dorso-ventrally, with a slight concavity of the outer margin at the basis of the index and with a strongly inflated dactylar bulge (Fig. 1A, B). As pointed out by Devillez et al. (2016), these characteristics fit the general morphology of the P1 chelae of

Table 1
List of the examined material of Cretaceous erymid lobsters.

Taxa	Examined material	Anatomy	Ages	Localities
Eryma Meyer, 1840				
Eryma vocontii n. sp.	holotype MNHN.F.A57457, paratype MNHN.F.A57458.	carapace, P1 chela	Albian	France
Enoploclytia M'Coy, 1849				
Enoploclytia collignoni Secrétan, 1964	–holotype MNHN.F.R03925, 43 paratypes. –16 additional specimens MNHN.F.A33041, A33058, A33079, A33137, A33162, A33164, A33167, A33178, A33186, A33187, A33193, A33229, A33332, A33362, A33469, A33472.	carapaces, P1 chelae, pleons	Campanian	Madagascar
Enoploclytia leachi (Mantell, 1822)	–lectotype NHMUK 5636, 2 paralectotypes NHMUK 5623, In.61020. –86 additional specimens NHMUK 5600, 5606, 5609, 5610, 5611, 5615, 5616, 5634, 34404, 59825, I.193, I.1977, I.1980, I.2190, In.27682; BM 007759, 007760, 007762, 007763, 007764, 007765, 007766, 016987, 016989; MNHN.F.A60030, A66890, A66894, B16580, B16612, R03372; NM O1261, O3500, O4002, O4042, O4043, O4062, O4063,O4915, O6084, O6085, O6086, O7123, O7124, O7125, MV 1-MV 11, MV 17-MV 24, MV 26-MV 31, MV 39-MV 45, MV 53-MV 56, MV 62-MV 68.	carapaces, P1 chelae, pleons	Cenomanian – Campanian	United Kingdom France, Czech Republic, United Kingdom
	–holotype STIPB-Schlüter-124 of *E. granulicauda* Schlüter, 1879.	carapace, P1 chela, pleon	Campanian	Germany
Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932	lectotype BGR X 00266, 1 paralectotype BGR X 00267. 1 additionnal specimen NHMUK 5918.	carapaces carapace, P1 chela, pleon	Albian Cenomanian	Germany United Kingdom
Enoploclytia tumimanus Rathbun, 1935	holotype USNM PAL 73799, 8 paratypes USNM PAL 336023A, 336023 B, 336023 C, 336023 D, 336023 E, 336023 F, 336023 G, 336023 H.	carapaces, P1 chelae	Maastrichtian	United States
Enoploclytia tepeyacensis Vega et al., 2013	holotype MUZ-824, 1 paratype MUZ-825.	carapaces	Campanian	Mexico
Palaeastacus Bell, 1850				
Palaeastacus kimzeyi Rathbun, 1935	holotype USNM PAL 73797, 2 paratypes USNM PAL 335146, 73841.	carapace, P1 chelae	Campanian	United States
Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)	–lectotype NHMUK 5601, 13 paralectotypes NHMUK 5024, 5584, 5586, 5589, 5600, 5602, 5608, 5613, 5618, 5624, 5626, 5629, 10760. –37 additional specimens NHMUK In.27682, In.36768, I.62, I.2190, I.2628, 5685, 35124, 44343, 024318, 026316, 46782, 59668, 59824, 59824; BAS KG.103.134; BM 002548, 002549, 007751, 007752, 007753, 007754, 007755, 007758, 008632, 008633, 008635, 008636, 008637, 008659, 016988, 024317, 024318, 026316; MNHN.F.A58710, A66893, B14182, B17969.	carapaces, P1 chelae, pleons	Cenomanian – Turonian	United Kingdom
	3 syntypes SM B8884, B8885, B8886 of *Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849.	P1 chelae	Cenomanian	United Kingdom
	8 syntypes SM B8892, B8893, B8894, B8895, B8896, B8897, B8898, B8899 of *Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849.	carapace, P1 pereiopods	Cenomanian	United Kingdom
	– lectotype NHMUK 41938, 2 paralectotypes NHMUK 39377, 39380 of *Hoploparia scabra* Bell, 1863. –4 additional specimens NHMUK In.27684, In.61022, In.27685, In. 27686 of *Hoploparia scabra* Bell, 1863.	carapaces and P1 pereiopods	Albian	United Kingdom
	–lectotype BM 007750, paralectotype NHMUK I.1916, of *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850. –1 additionnal specimen BM 007757 of *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850.	carapaces, P1 chelae, pleon	Cenomanian	United Kingdom
	2 syntypes SM B22448, B22449 of *Phlyctisoma granulatum* Bell, 1863.	carapaces	Albian	United Kingdom
Pustulina Quenstedt, 1857				
Pustulina cretacea (Roger, 1946)	2 syntypes MNHN.F.B18903, MNHN.F.B18904. –11 additional specimens MNHN.F.A30680, A30681, A30682, A30683, A30684, A30685, A30686, A30687, A38526, A38527, A38528.	carapaces, P1 chelae, pleons	Cenomanian	Lebanon
Pustulina trisulcata (Schweitzer and Feldmann, 2001) nov. comb.	holotype USNM 512150.	carapace, pleon	Cenomanian	United States
Stenodactylina Beurlen, 1928				
Stenodactylina armata (Secrétan, 1964)	–holotype MNHN.F.R03913, 3 paratypes MNHN.F.A33209, A33464, R03912. –additionnal specimen MNHN.F.A33331.	P1 chelae	Campanian	Madagascar
Stenodactylina cf. *armata* (Secrétan, 1964)	MNHN.F.A66891.	P1 perieiopod	Santonian	France
Stenodactylina triglypta (Stenzel, 1945)	lectotype NPL TMM-BEG 21127; 2 paralectotypes NPL TMM-BEG 21124, 21125.	carapaces, P1 chela	Coniacian	United States
Non erymid species				
Eryma americanum Rathbun, 1923	holotype USNM PAL 31899, 2 paratypes USNM PAL 31900, 31901.	carapaces, P1 chela	Late Cretaceous	United States
Eryma flectum Rathbun, 1926	holotype USNM PAL 73115.	P1 chela	Maastrichtian	United States
Eryma stantoni Rathbun, 1935	holotype USNM PAL 73790.	P1 chela	Maastrichtian	United States
Enoploclytia sculpta Rathbun, 1926	holotype USNM PAL 73119.	P1 pereiopod, pleon	Maastrichtian	United States
Palaeastacus selmaensis Rathbun, 1935	holotype USNM PAL 73848.	Unidentifiable fragment	Late Cretaceous	United States

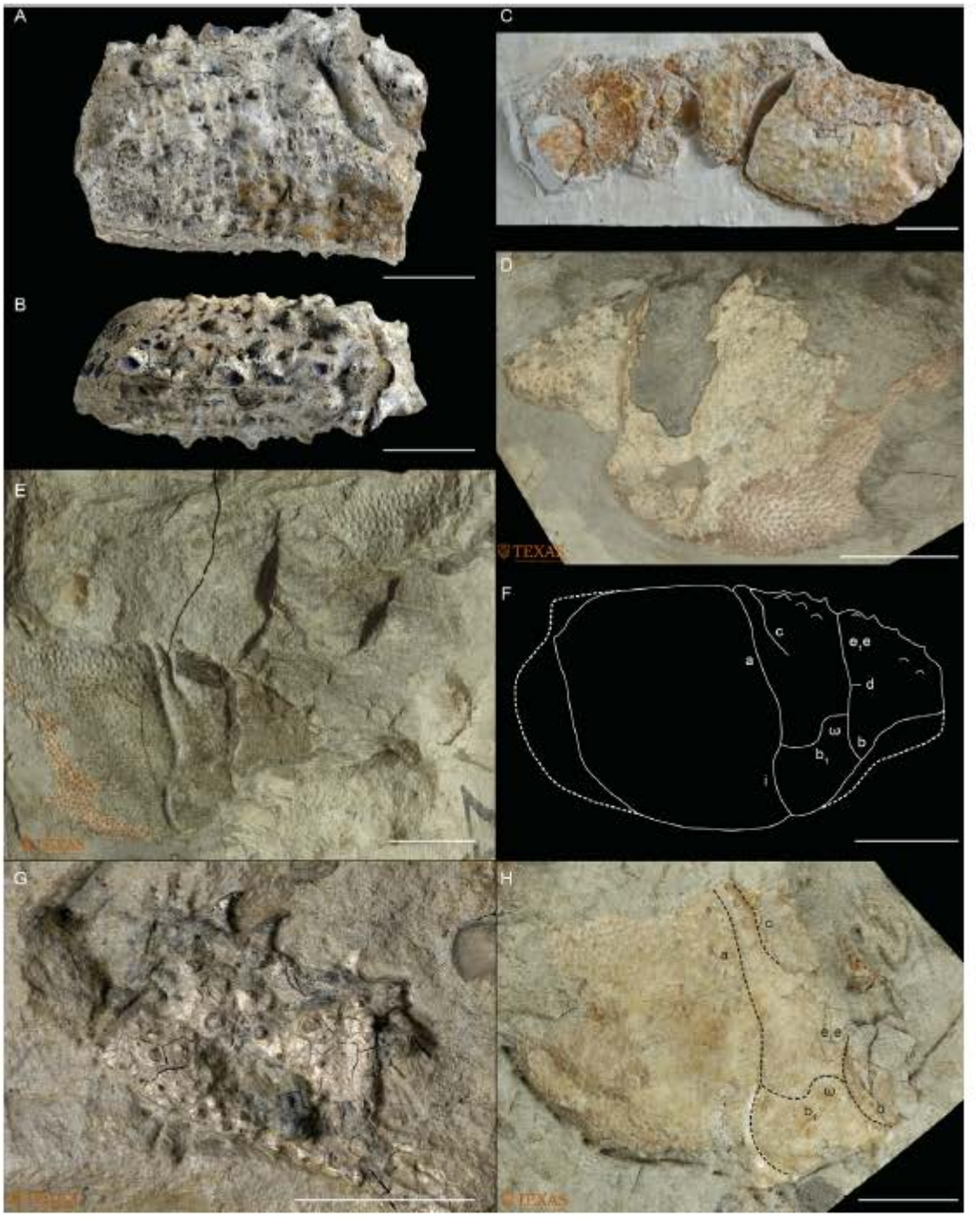


Fig. 1. Late Cretaceous specimens of *Stenodactylina* Beurlen, 1928. A, B, holotype MNHN.F.R03913 of *Stenodactylina armata* (Secrétan, 1964) from the Campanian of Belo-sur-Tsiribihina, Madagascar: right P1 chela in dorsal view (A), and inner view (B); C, specimen MNHN.F.A66891 of *Stenodactylina* cf. *armata* from the Santonian of Cognac, France, dorsal view of right P1; D–H, *Stenodactylina triglypta* (Stenzel, 1945) from the Coniacian of Savoy, USA: lectotype TMM-BEG 21127 (D–F) showing part and counter part of carapace, and line drawing; paralectotype TMM-BEG 21124 (G) showing incomplete P1 chela; paralectotype TMM-BEG 21125 (H) showing fragment of right side of carapace with superimposed line drawing of grooves. Scale bars: 20 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ω: attachment site of mandibular muscle. Preparation: Y. Despres (C). Photographs: C. Lemzaouda (A, B), P. Loubry (C), Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, The University of Texas at Austin (D, E, G, H). Line drawing: J. Devillez.

the representatives of *Stenodactylina* and justify the assignation of the species to this genus. A fragment of P1 cheliped exhibiting a morphology very similar (propodus shape, dactylar bulge, finger bases, surface ornamentation) to that of *S. armata* (Fig. 1C) was found in Santonian deposits of Cognac (France). So, we identified this specimen as *S.* cf. *armata*, which supposes possible palaeogeographic link between the Western and the Southern Tethys.

Stenodactylina triglypta is known from two fragments of carapaces, designated by Stenzel (1945) as "syntype 1" (Fig. 1H) and "syntype 2" (Fig. 1D–F), and a fragment of a P1 chela, designated as "syntype 3" (Fig. 1G). They were initially assigned to *Enoploclytia* but the review of Devillez et al. (2016) demonstrated that the carapace groove pattern is characteristic of *Stenodactylina*: it does not show a junction between postcervical and branchiocardiac grooves, the postcervical groove is interrupted in hepatic region and the branchiocardiac groove is joined to the posterior extremity of the hepatic groove (Fig. 1F).

Since the publication of Stenzel (1945), no lectotype has been designated. Considering the quality of preservation of the carapace which allows the observation of almost all the carapace grooves, we select herein the specimen TMM-BED 21127, stored in the NPL collections, as lectotype for *S. triglypta* ("syntype 2"; Fig. 1C–E). The two paralectotypes are NPL TMM-BEG 21124 ("syntype 1"; Fig. 1H) and 21125 ("syntype 3"; Fig. 1G).

Genus *Palaeastacus* Bell, 1850

TYPE SPECIES. — *Astacus sussexiensis* Mantell, 1824, by subsequent designation of Glaessner (1929).

DIAGNOSIS. — An emended diagnosis was proposed by Devillez et al. (2016: 525) and does not need to be repeated here.

REMARKS. — Among the numerous species of *Palaeastacus* listed by Schweitzer et al. (2010), eight are known from the Late Cretaceous. The type species *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) (Fig. 2A–F) is redescribed and discussed below. One listed species, *Palaeastacus plauensis* Geinitz, 1875 (Cenomanian, Germany), was previously included into the synonymy of *P. sussexiensis* based upon the shape and ornamentation of the P1 propodus and fingers (Förster 1966; Devillez et al. 2016). Two other species are from Europe: (1) *Palaeastacus macrodactylus* Bell, 1850 (Late Cretaceous chalk, United Kingdom) and (2) *P. cenomaniensis* Hée, 1924 (Cenomanian, France). Carefull examination of the figure presented by Bell (1850: pl. 38, fig. 6) shows that *Palaeastacus macrodactylus* exhibits P1 chelae with long slender fingers typical of *Enoploclytia* (see discussion under *Enoploclytia leachi* for more details). *Palaeastacus cenomaniensis* is known from isolated fragments of P1 chelae lost since World War II (Förster 1966). After the description and figures presented by Hée (1924), the propodus has a square shape with a strongly tuberculate upper side, an almost smooth lower side and thin fingers. P1 chelae of *Palaeastacus* representatives have usually a rectangular or trapezoidal propodus, strongly ornamented on both sides, and wide fingers. Therefore, we do not consider *P. cenomaniensis* to be a representative of *Palaeastacus*. Moreover, the particular shape and

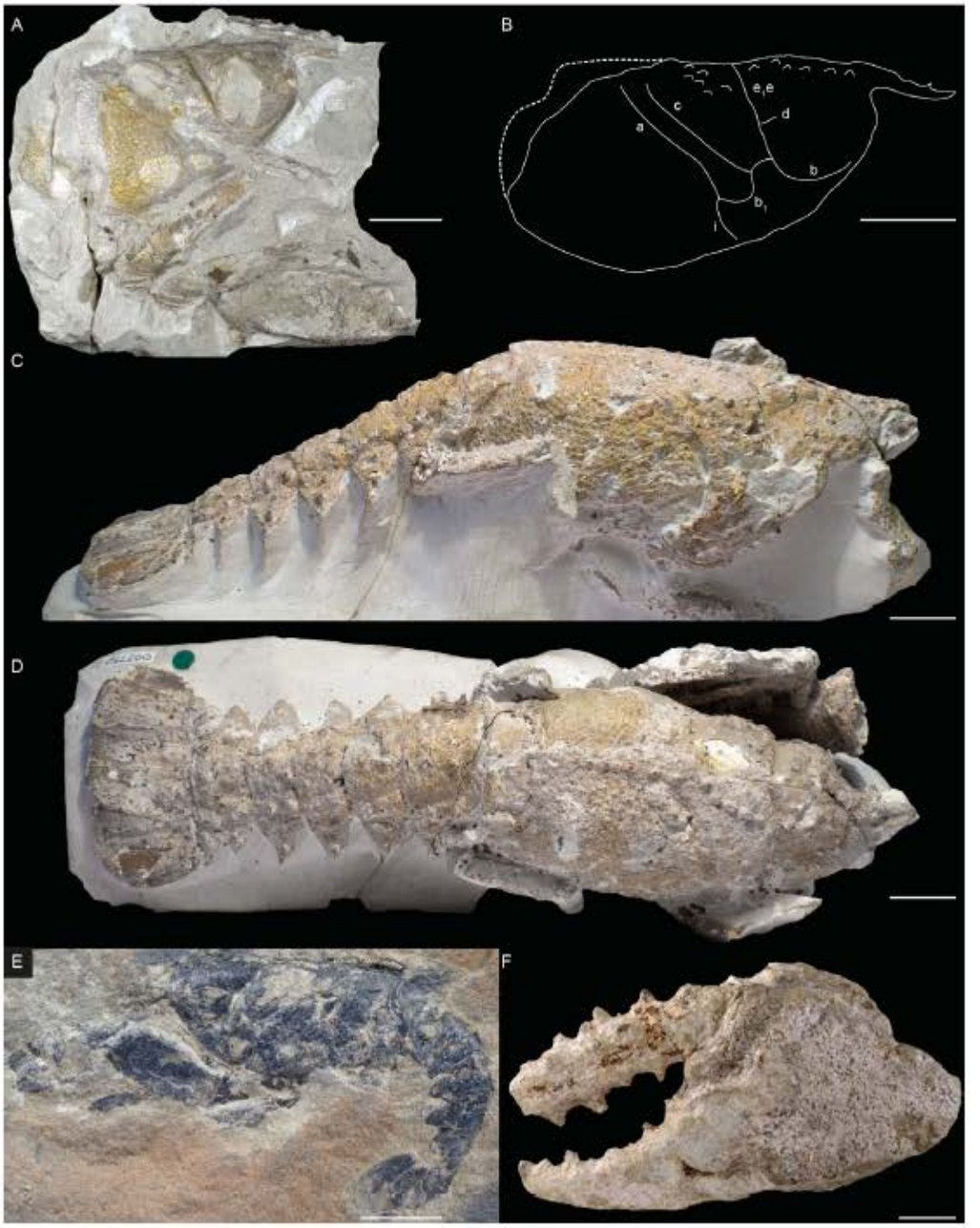


Fig. 2. *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824). A, B, lectotype NHMUK 5601 (Mantell coll.) from the Cenomanian of Sussex, United Kingdom: right side of carapace with parts of pereiopods (A) and line drawing of carapace (B); C, D, lectotype BM 007750 (Willet coll.) of *Palaeastacus dixoni* Bell, 1850 from the Cenomanian of Glynde, United Kingdom: subcomplete specimen in right lateral view (C) and dorsal view (D); E, specimen BAS KG.103.134 from the Aptian of Alexander Island, Antarctica, left lateral view; F, specimen MNHN.F.A58710 from the Turonian of Saint Florentin, France, dorsal view of left P1 chela. Scale bars: 10 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove. Preparation: Y. Despres (F). Photographs: J. Devillez (A, C, D), H. Blagbrough (E), L. Cazes (F). Line drawing: J. Devillez.

ornamentation of the propodus leads us to follow Förster's opinion by removing this species from the Erymidae.

The four remaining species were found in North America. *Palaeastacus kimzeyi* Rathbun, 1935 (Campanian, Texas, United States; Fig. 3A–C) is known from incomplete P1 chelae and a fragment of carapace exhibiting the main characteristics of the genus: postcervical groove joined to median inflexion of the hepatic groove, sub-rectangular P1 propodus, slightly compressed dorso-ventrally and wide fingers. Careful examination of the holotype of *Palaeastacus trisulcatus* Schweitzer and Feldmann, 2001 (Cenomanian, California, United States; Fig. 3D, E) reveals an interruption of the branchiocardiac groove in the branchial region, and the presence of a cardiac groove rising from the postcervical groove and joined to the dorsal margin. This groove pattern is

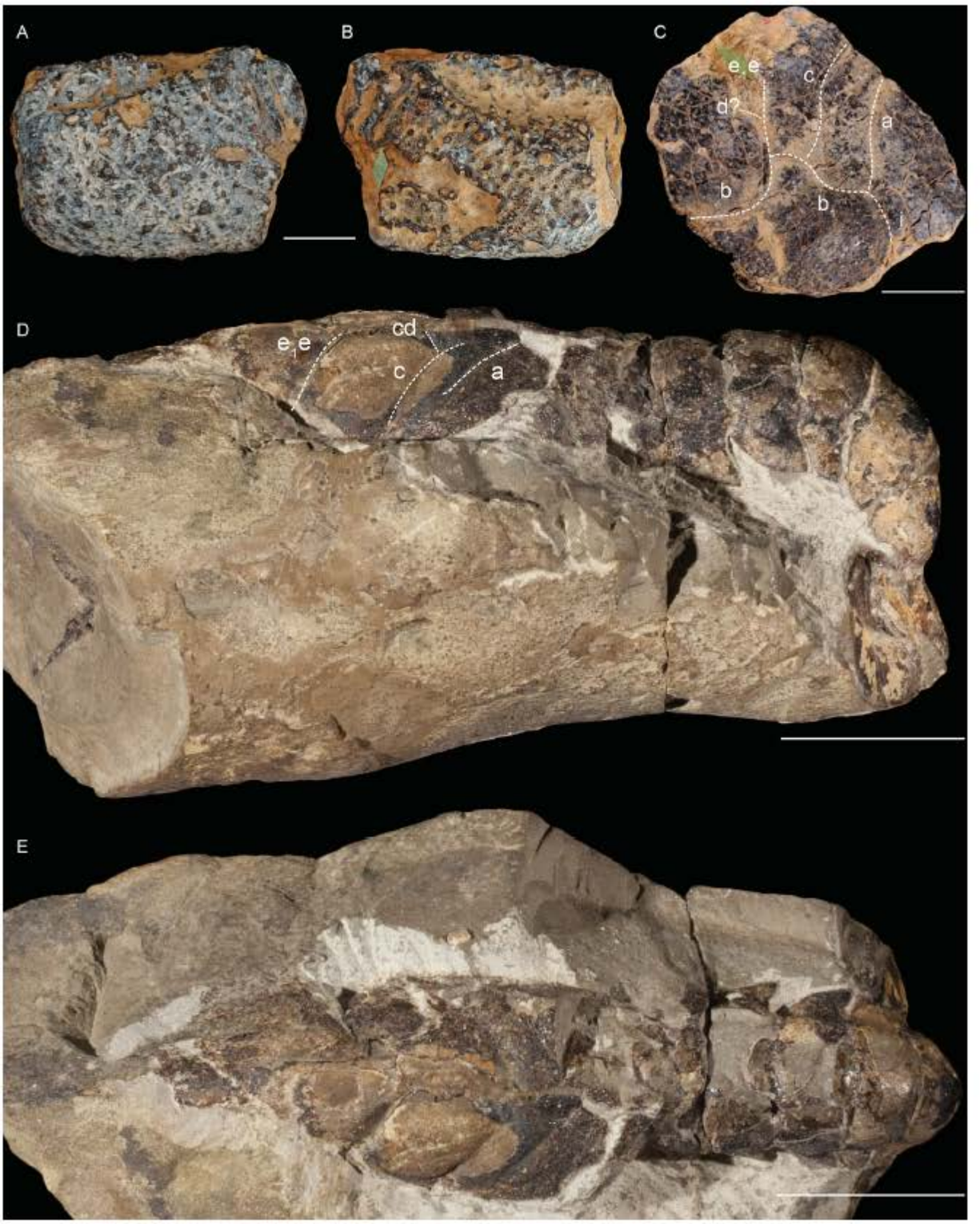


Fig. 3. *Palaeastacus kimzeyi* Rathbun, 1935 from the Campanian of Farmersville, United States (A–C) and *Pustulina trisulcata* (Schweitzer and Feldmann, 2001) n. comb. from the Cenomanian of Sites, United States (D, E). A, B, holotype USNM PAL 73797: P1 propodus, dorsal surface (A) and ventral surface (B); C, paratype USNM PAL 73841: fragment of carapace, left lateral view with superimposed line drawing of grooves; D, E, holotype USNM PAL 512150, subcomplete specimen, left side of carapace and pleon with superimposed line drawing of grooves (D) and dorsal view (E). Scale bars: 10 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; cd: cardiac groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove. Photographs: L. O'Reilly. Line drawings: J. Devillez.

characteristic of *Pustulina* Quenstedt, 1857. Hence, we proposed the new combination *Pustulina trisulcata* (Schweitzer and Feldmann, 2001). As pointed out by Förster (1966), *Palaeastacus selmaensis* Rathbun, 1935 (Maastrichtian, Alabama, United States) is known from unrecognizable fragments, so we consider these fragments to be Incertae sedis. The last species, *Palaeastacus ornatus* Whiteaves, 1886 (Campanian, Canada) exhibits a groove pattern and longitudinal, tuberculate carinae along branchial and gastric regions, and dorsal margin, and there is no intercalated plate (Feldmann and McPherson 1980: pl. 2, fig. 1). These characteristics are typical of the Nephropidae Dana, 1852. So, we concur with Mertin (1941) and Feldmann and McPherson (1980) who considered this species to be a representative of *Palaeonephrops* Mertin, 1941.

In conclusion, only two species of *Palaeastacus* are herein recognized in the Late Cretaceous: *P. sussexiensis* and *P. kimzeyi*.

Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)

(Fig. 2A–F)

Astacus sussexiensis Mantell, 1824: 11, pl. 29, fig. 15; 1833: 124, 373, 379, fig. 2; 1844: 238, fig. 4. — Quenstedt 1852: 269; 1885: 411, fig. 129.

Enoploclytia imagei M'Coy, 1849: 331; 1854: 136. — Reuss 1854: 3. — Woodward 1877: 9. — Glaessner 1929: 146. — Schweitzer et al. 2010: 22.

Enoploclytia brevimana M'Coy, 1849: 332; 1854: 137. — Reuss 1854: 3. — Bronn 1851–1852: 352. — Woodward 1877: 9. — Schweitzer et al. 2010: 22.

Palaeastacus dixoni Bell, 1850: 344, 345, pl. 38, fig. 1–5. — Geinitz 1875: 292. — Schlüter 1879: 602. — Schweitzer et al. 2010: 25.

Hoploparia scabra Bell, 1863: 28, pl. 7, fig. 3–7. — Glaessner 1929: 221.

Phlyctisoma granulatum Bell, 1863: 36, pl. 11, fig. 9-10. — Glaessner 1929: 314. — Monaco and Garassino 2000: 297.

Palaeastacus plauensis Geinitz, 1875: 291, pl. 64, fig. 9.

Astacus leachii (pars.) — Mantell 1822: 223, pl. 30, fig. 3.

Glyphea sussexiensis — Roemer 1841: 105.

Enoploclytia sussexiensis — Morris 1854: 108. — Willet 1871: 42–43. — Woodward 1877: 10. — Woodward 1878: 377, pl. 38, fig. 1–4. — Schlüter 1879: 602. — Glaessner 1932: 578 — Van Straelen 1936: 12.

Palaeastacus sussexiensis — Glaessner 1929: 200. — Rathbun 1935: 23. — Förster 1966: 133, fig. 24, pl. 17, fig. 6. — Morris 1980: 13. — Aguirre-Urreta and Ramos 1981: 609, fig. 4c. — Morris 1987: 196, pl. 42, fig. 4–5. — Aguirre-Uretta 1989: 510, fig. 8-10. — Wittler 1998: 18, fig. 5. — Garassino and Schweigert 2006: 11. — Schweitzer et al. 2010: 26. — Karasawa et al. 2013: 79, 102. — Devillez et al. 2016: 526, fig. 6, fig. 7A–E.

Palaeastacus ? plauensis — Glaessner 1929: 290.

Enoploclytia dixoni — Woods 1930: 83, pl. 23, fig. 9–12, pl. 24, fig. 1–3. — Van Straelen 1936: 11.

Enoploclytia (Palaeastacus) sussexiensis — Mertin 1941: 161, fig. 4a.

Enoploclytia (Palaeastacus) imagei — Roberts 1962: 164.

Palaeastacus scaber — Förster 1966: 132, fig. 26, pl. 17, fig. 7–9. — Morris 1980: 13. — Schweitzer and Feldmann 2001: 174. — Garassino and Schweigert 2006: 11. — Schweitzer et al. 2010: 25. — Karasawa et al. 2013: 102.

Palaeastacus cf. *sussexiensis* — Taylor 1979: 30, fig. 10e, pl. 4 fig. d–f.

Palaeastacus ? plavensis — Schweitzer et al. 2010: 25.

Pustulina granulata — Schweitzer et al. 2010: 26.

Pustulina scabra — Schweitzer et al. 2010: 26.

TYPE MATERIAL. — Lectotype NHMUK 5601 (Fig. 2A, B), designated by Devillez et al. (2016); 13 paralectotypes NHMUK 5024, 5584, 5586, 5589, 5600, 5602, 5608, 5613, 5618, 5624, 5626, 5629, 10760.

TYPE LOCALITY. — Sussex, United Kingdom (precise type locality not indicated on the original labels).

TYPE AGE. — Cenomanian, Late Cretaceous.

DESCRIPTION. — *Carapace*. Subcylindrical carapace (lectotype: CL = 82 mm, CH = 41 mm); long spiny rostrum; fusiform andtuberculate intercalated plate; ridge on dorsal margin of branchial region; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; dorsally deep, sinuous postcervical groove, shallowing ventrally, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; narrow branchiocardiac groove, strongly inclined, shallower than postcervical groove, not joined to dorsal margin, joined to hepatic groove; concavo-convex, narrow hepatic groove, joined to cervical groove; inflated ω area; flat χ area; deep inferior groove, joined to hepatic groove.

Ornamentation of carapace. Carapace densely covered by rounded tubercles in branchial region and widely spaced coarse tubercles in cardiac, hepatic and cephalic regions; row of coarse tubercles parallel to dorsal margin in cardiac and branchial regions; two oblique rows of coarse tubercles in cardiac region; row of tubercles parallel to the intercalated plate in gastric region.

Pleon and uropods. Pleonal somites with terga ornamented by four pairs of strong spines and by rounded, coarse tubercles on the remaining surface (Fig. 2C, D); subtriangular pleura, with pointed ventral margin, ornamented with two strong spines; telson with rounded extremity; telson with longitudinal median ridge flanked by two wide lateral ridges interrupted at telson mid-length; telson covered by coarse rounded tubercles; uropods as long as telson, covered by tubercles; uropodal endopod with longitudinal carina; uropodal exopod with diaeresis.

Thoracic appendages. Mxp3 with the inferior side of the first two segments adorned with numerous small spines, the inferior distal extremities of the third segment is adorned by a strong spine; chelate P1; short, trapezoidal, slightly globose P1 propodus, with two divergent rows of spines on ventral and dorsal surfaces; inner margin with strong spines; wide fingers, slightly longer than propodus; occlusal margins with short, spaced teeth; index wider than dactylus; dactylus adorned with spines; spiny P1 carpus and merus (after Devillez et al. 2016: 526).

DISTRIBUTION. — *Palaeastacus sussexiensis* is a well-known species represented by numerous fossils, mainly from the Late Cretaceous chalk formations of southeast United Kingdom. It has also a wide stratigraphic range associated to a wide geographic distribution. Indeed, *P. sussexiensis* occurs in (1) the Aptian of Alexander Island (Antarctica; Fig. 2E; Taylor 1979) and Patagonia (Argentina; Aguirre-Urreta 1989), (2) the Albian of England (Bell, 1863; Woods, 1930; Förster 1966), (3) the Cenomanian of England (Fig. 2A, C and D; Bell 1850; Förster 1966; Morris 1987), Germany (Mertin 1941) and France (Van Straelen 1936; Förster 1966), and (4) the Turonian of England (Mantell 1822, 1833, 1844; Morris 1987), Germany (Wittler 1998) and France (Fig. 2F).

Palaeastacus kimzeyi Rathbun, 1935

(Fig. 3A–C)

Palaeastacus kimzeyi Rathbun, 1935: 23, pl. 2, figs. 15–21. — Förster 1966: 135. — Förster and Rieber 1982: 777. — Schweitzer and Feldmann 2001: 174, 176. — Garassino and Schweigert 2006: 11. — Schweitzer et al. 2010: 25.

Enoploclytia kimzeyi — Stenzel 1945: 414. — Secrétan 1964: 94, 95. — Taylor 1979: 25. — Feldmann 1981: Table 1.

TYPE MATERIAL. — Holotype USNM PAL 73797 (Fig. 3A, B); 1 paratype USNM PAL 73841, and 9 paratypes USNM PAL 335146.

TYPE LOCALITY. — Farmersville, Texas, United States.

TYPE AGE. — Campanian, Late Cretaceous.

DESCRIPTION. — *Carapace*. Deep cervical groove, joined to antennal groove; deep antennal groove; short gastro-orbital groove; postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; slightly curved postcervical groove, joined to hepatic groove; slightly curved branchiocardiac groove, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inflated ω area; flat χ area; inferior groove joined to hepatic groove; carapace covered by small rounded tubercles, presence of coarse tubercles in cephalic and hepatic regions.

Thoracic appendages. Chelate P1; subrectangular, slightly globose P1 propodus, covered by rounded tubercles; both sides of P1 propodus with longitudinal depression parallel to the inner margin; strongly compressed inner margin; inflated, narrow dactylar bulge; wide fingers, covered by tubercles.

DISCUSSION. — Comparisons between *P. kimzeyi* and *P. sussexiensis* are only possible at level of the P1 propodus because the carapace of the first species is too fragmentary. The P1 propodus of *P. sussexiensis* shows no longitudinal depression along the inner margin on both sides. Besides, there are rows of tubercles on the dorsal and ventral surfaces of the P1 propodus (no row in *P. kimzeyi*).

Genus *Enoploclytia* M'Coy, 1849

(Fig. 4A, B)

TYPE SPECIES. — *Astacus leachii* Mantell, 1822, by original designation.

EMENDED DIAGNOSIS. — An emended diagnosis was proposed by Devillez et al. (2016: 530). We add that the P1 merus exhibits strong, prominent distal process at outer side of the ventral extremity (Figs. 5A, B, 6C, 7C).

REMARKS. — Among the numerous species of *Enoploclytia* listed by Schweitzer et al. (2010), twelve are known from the Late Cretaceous. Half of these species were found in Western Europe: *Enoploclytia brevimana* M'Coy, 1849 (Cenomanian, United Kingdom), *Enoploclytia granulicauda* Schlüter, 1879 (Campanian, Germany), *Enoploclytia imagei* M'Coy, 1849 (Cenomanian, United Kingdom), *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822) (Cenomanian to Campanian, Western and Central Europe), *Enoploclytia paucispina* Schlüter, 1868 (Santonian, Germany) and *Enoploclytia seitzi* Glaessner, 1932 (Albian, Germany; Cenomanian, United Kingdom). *Enoploclytia leachi* and *E. seitzi* are described and discussed below and *E. granulicauda* is herein considered as a synonym of *E. leachi* based on its carapace groove pattern and ornamentation (see discussion about *E. leachi*). *Enoploclytia brevimana* and *E. imagei* exhibit morphological characters (carapace groove pattern, ornamentation, P1 chelae) typical of *Palaeastacus* and, according to Förster (1966) and Devillez et al. (2016), these species are considered to be synonyms with *P. sussexiensis*. *Enoploclytia paucispina* is known from a finely tuberculate fragment of carapace and from a P1 chela exhibiting a compressed propodus and wide, curved fingers armed with small, flattened teeth. Given that *Enoploclytia* has a globose P1 propodus bearing slender, straight fingers armed with long sharp teeth, we follow Mertin (1941) and Förster (1966) and do not consider *E. paucispina* to be an erymid lobster but a representative of *Oncopareia* Bosquet, 1854.

Two species are reported from the Campanian of Madagascar. *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 exhibits the typical carapace groove pattern and P1 chelae of the genus: postcervical and branchiocardiac grooves not joined; sinuous postcervical groove, joined to hepatic groove; reduced branchiocardiac groove; globose P1 propodus; slender and straight P1 fingers. *Enoploclytia armata* Secrétan, 1964 is known from some P1 chelae exhibiting the typical characteristics of *Stenodactylina* (see remarks about *Stenodactylina*). Thus, we follow Devillez et al. (2016), and we consider this species to be a representative of *Stenodactylina*.

The four remaining species were found in North America. *Enoploclytia sculpta* Rathbun, 1926 (Maastrichtian, Tennessee, United States) is known from a specimen showing a part of the pleon and a poorly preserved P1. The terga lack of relief and are densely covered by small pits (Rathbun 1926: pl. 76, fig. 3). Representatives of *Enoploclytia* usually have a pleon with longitudinal bulges on the pleural basis and a coarse, wide-spaced ornamentation. Thus, following Stenzel (1945) and Förster (1966), we conclude that this species is not a representative of *Enoploclytia* and probably not an erymid lobster. *Enoploclytia triglypta* Stenzel, 1945 (Coniacian, Texas, United States) exhibits a groove pattern diagnostic for *Stenodactylina* as discussed by Devillez et al. (2016) (see remarks about *Stenodactylina*). *Enoploclytia tumimana* Rathbun, 1935 (Maastrichtian, Alabama, United States) is known from several fragments of carapace and P1 (including fragments of merus, propodus and fingers). Careful examination of high resolution pictures of the holotype USNM PAL 73799 (Rathbun 1935: pl. 1, figs 10–11) leads us to confirm the typical characteristics of *Enoploclytia*: well-marked gastro-orbital groove; postcervical and branchiocardiac grooves not joined; reduced branchiocardiac groove; subrectangular, globose P1 propodus; straight, slender fingers. *Enoploclytia minor* (Woodward, 1900) (Maastrichtian, Canada) is known from a poorly preserved specimen showing the carapace and at least the P1-P3 (Feldmann and McPherson 1980: pl. 1, figs. 1-2). The carapace groove pattern is not recognizable but the globose P1 propodus, bearing long slender fingers, allows us to maintain this species into the genus.

Since the publication of the systematic list of Schweitzer et al. (2010), *Enoploclytia tepeyacensis* Vega et al., 2013 was described from Mexican Campanian deposits. This species is known from two carapaces exhibiting a groove pattern typical of *Enoploclytia* (well-marked gastro-orbital groove; postcervical and branchiocardiac grooves not joined; sinuous postcervical groove; reduced branchiocardiac groove). Some unidentified fragments attributed to *Enoploclytia* have also been reported from Campanian rocks of Seymour Island (Antarctica; Feldmann 1984) and of the Delaware and the New Jersey (USA; Roberts, 1962).

In conclusion, with six species (*E. collignoni*, *E. leachi*, *E. minor*, *E. seitzi*, *E. tepeyacensis* and *E. tumimanus*), the genus *Enoploclytia*, has reached higher diversity during the Late Cretaceous (supposedly absent before the Cretaceous and four species known in the Early Cretaceous: *E. augustobonae* Devillez et al., 2016, *E. gigantea* Devillez et al., 2016, *E. seitzi*, *E. wintoni* Stenzel, 1945).

Enoploclytia leachi (Mantell, 1822)

(Figs. 4C–J, 5, 6)

Astacus leachi Mantell, 1822: 221, pl. 29, fig. 1, 2, 5, pl. 30, figs. 1–2 (non 3), pl. 31, figs. 1–4; 1824: 11, pl. 29, fig. 15; 1833: 122, fig. 1. — Geinitz 1839: 14, pl. 7, fig. 4, 39, pl. 9, fig. 1. — Mantell 1844: 536, pl.

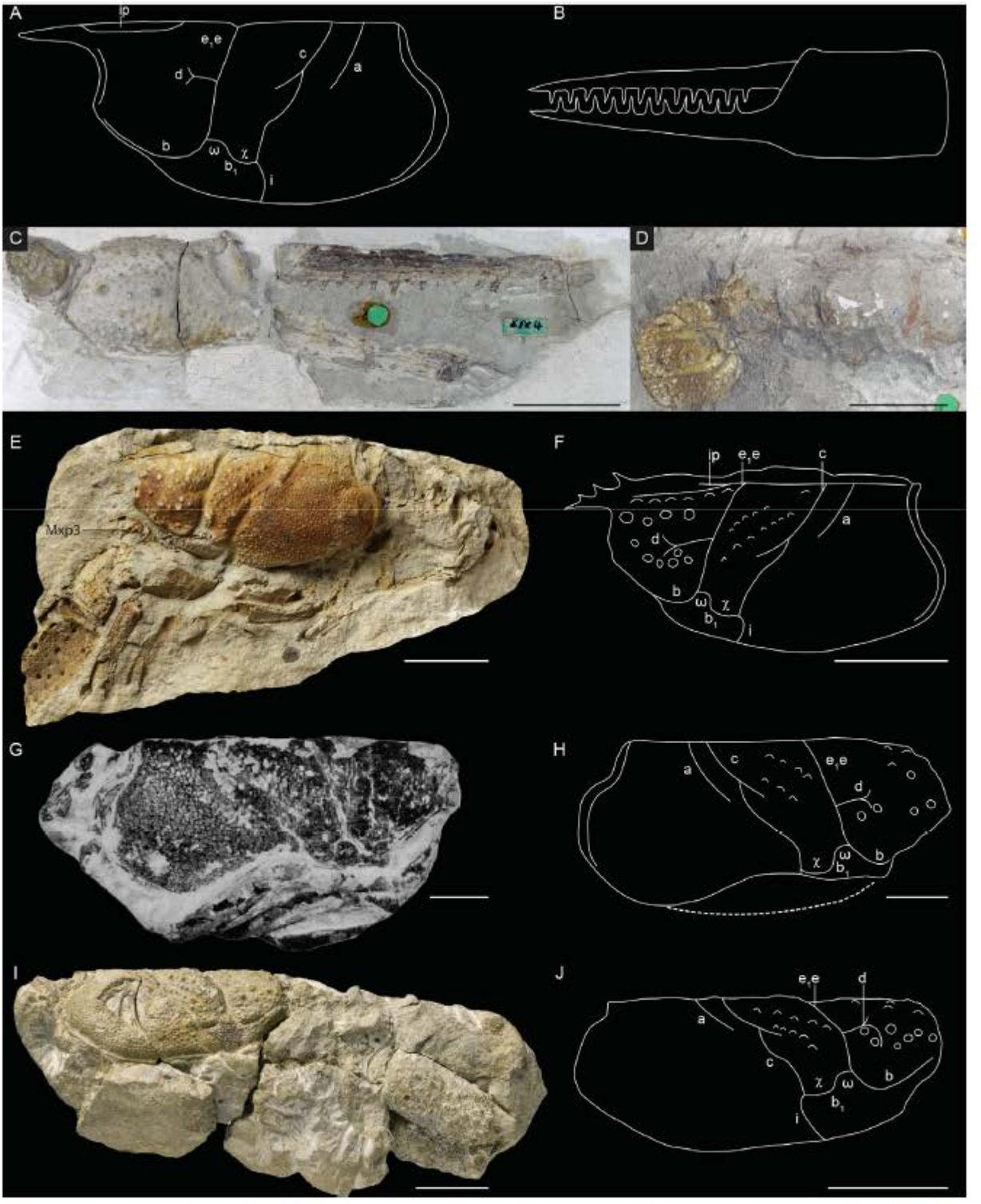


Fig. 4. Historical specimens of *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822). A, line drawing of carapace groove pattern characteristic of *Enoploclytia* M'Coy, 1849; B, line drawing of P1 chela characteristic of *Enoploclytia*; C, lectotype NHMUK 5636 (Mantell coll.) from the Turonian of Sussex, United Kingdom, left P1 chela; D, paralectotype NHMUK In.61020 from the Late Cretaceous of Sussex, United Kingdom, fragment of pleon; E, F, specimen NM O7125 (figured by Reuss 1854: pl. 1, fig. 2) from the Turonian of Prague, Czech Republic: general view showing the third maxilliped (E) and line drawing of carapace (F); G, H, syntype of *Enoploclytia heterodon* Schlüter, 1862 from the Santonian of Dülmen, Germany: original figure of Mertin (1941: pl. 5, fig. 1) (G) and line drawing of carapace (H); I, J, holotype STIPB-Schlüter-124 of *Enoploclytia granulicauda* Schlüter, 1879 from the Campanian of Coesfeld, Germany: general view (I) and line drawing of the carapace (J). Scale bars: 20 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ip: intercalated plate; Mxp3: third maxilliped; ω: attachment site of mandibular muscle; χ: attachment site of adductor testis muscle. Photographs: J. Devillez (C, D), M. Kocová Veselská (E), G. Oleschinski (I). Line drawings: J. Devillez.

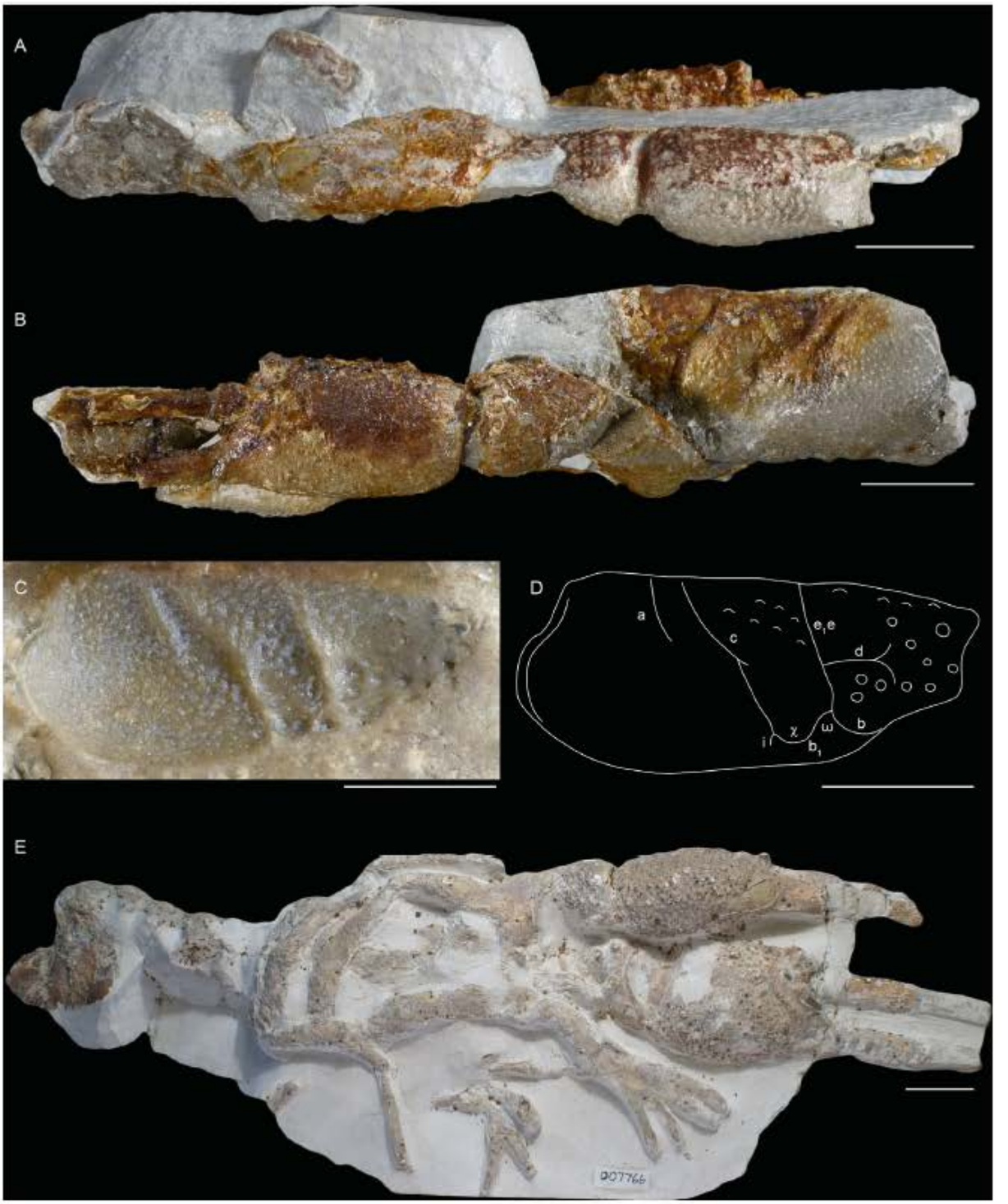


Fig. 5. New specimens of *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822). A, B, specimen MNHN.F.B16580 from the Cenomanian of La Ferté-Bernard, France: right lateral view showing the merus with prominent distal process (A) and left lateral view (B); C, D, specimen MNHN.F.A66890 (Pezy coll.) from the Cenomanian of Villers-sur-Mer, France: general view (C) and line drawing of carapace (D); E, specimen BM 007766 from the Late Cretaceous of Brighton, United Kingdom. Scale bars: 20 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ω: attachment site of mandibular muscle; χ: attachment site of adductor testis muscle. Preparation: Y. Despres (A, B). Photographs: P. Loubry (A–C), J. Devillez (E). Line drawing: J. Devillez.

116, figs. 1–3. — Quenstedt 1852: 269, pl. 20, fig. 11; 1867: 321, pl. 25, fig. 11; 1885: 411, pl. 32, fig. 11. — Etheridge, 1914: 272, pl. 24, fig. 2.

Palaeastacus dixoni Bell, 1850 (pars.): 344, pl. 38, fig. 5.

Palaeastacus macrodactylus Bell, 1850: 345, pl. 38, fig. 6.

Enoploclytia heterodon Schlüter, 1862: 724, pl. 11, figs. 2–4; 1879: 600. — Glaessner 1929: 146. — Secrétan 1964: 87.

Enoploclytia granulicauda Schlüter, 1879: 599, pl. 14, fig. 1–4. nov. syn. — Glaessner 1929: 146. — Van Straelen 1936: 11. — Förster 1966: 150, pl. 19, fig. 6. — Taylor 1979: 25, 29. — Jagt and Fraaije 2002: 92. — Schweitzer et al. 2010: 22.

Glyphea leachi — Roemer 1841: 105. — Schlüter 1862: 703.

Klytia leachi — Reuss 1845: 14, 103, pl. 6, figs. 1–6, pl. 42, fig. 3. — Geinitz 1849: 96. — Bronn 1852: 352. — Gümbel 1868: 752, 762. — Gosselet 1881: 267.

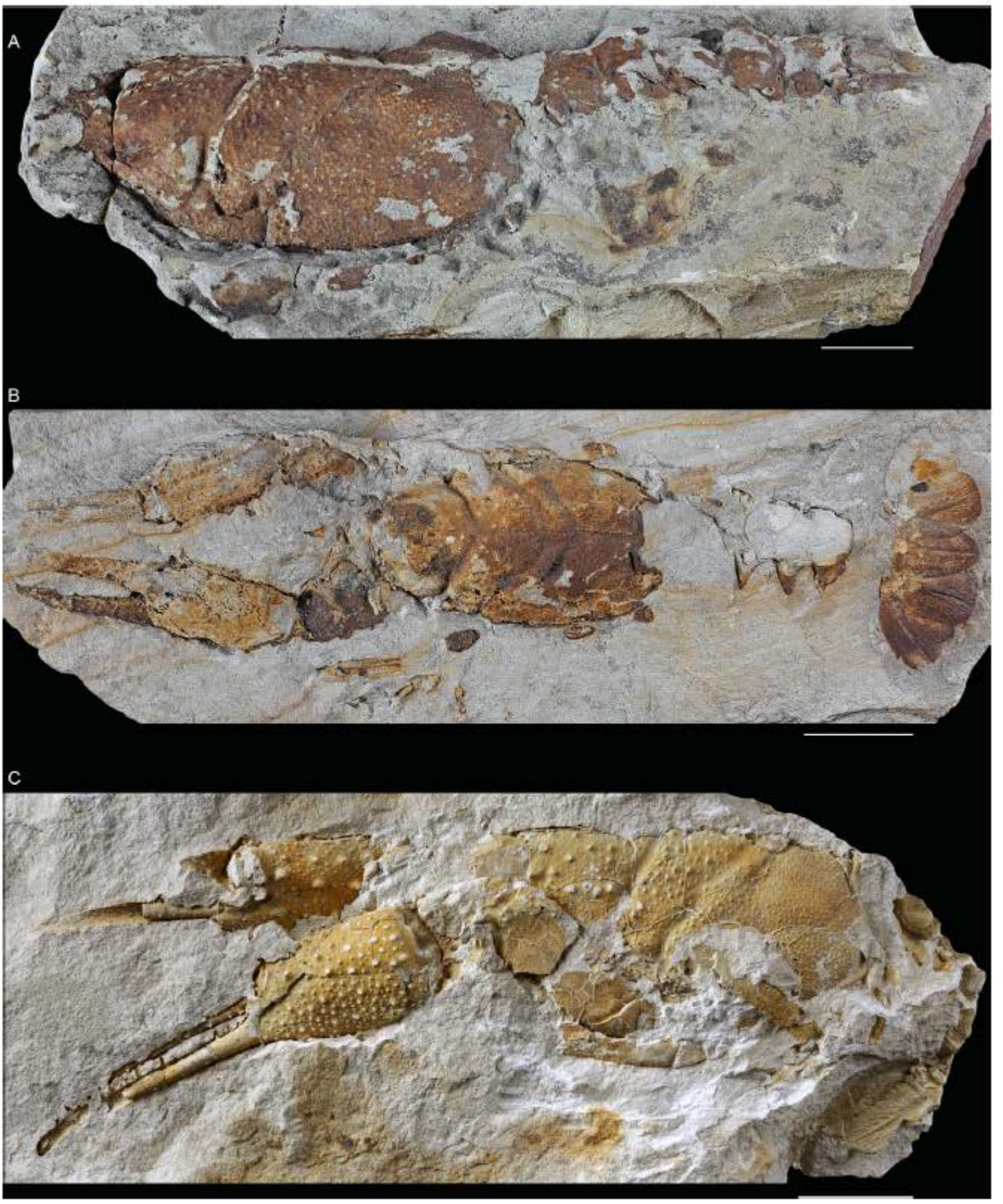


Fig. 6. *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822) from the Turonian of Bílá Hora, Czech Republic. A, specimen NM O4062 (figured by Reuss 1854: pl. 2, fig. 4), carapace and pleon, left lateral view; B, specimen NM O4042 (listed by Fritsch and Kafka 1887), subcomplete specimen, dorsal view; C, specimen NM O7123, subcomplete specimen, left lateral view. Scale bars: 20 mm. Photographs: M. Kocová Veselská.

Clytia leachi — Bronn 1849: 578. — Reuss 1854: 1, pl. 1–5.

Enoploclytia leachi — M'Coy 1849: 331; 1854: 136. — Morris 1854: 108. — Schlüter 1862Schlüter 1862: 725. — Schlüter and von der Marck 1868: 295. — Willet 1871: 43. — Geinitz 1875: 292. — Woodward 1877: 10; 1878: 378, pl. 38, figs. 5-6. — Schlüter 1879: 602. — Zittel 1885: 694. — Fritsch and Kafka 1887: 27, figs. 48–52. — Fritsch 1877: 145; 1889: 91; 1893: 107. — Leonhard 1897: 63. — Wanderer 1908: 23. — Rathbun 1926: 188. — Glaessner 1929: 146. — Woods 1930: 85, pl. 24, fig. 4, pl. 25, fig. 1. — Glaessner 1932: 577. — Joleaud and Hsu 1935: 100. — Rathbun 1935: 19. — Van Straelen 1936: 11. — Secrétan 1964: 87. — Förster 1966: 148, pl. 19, figs. 4–5, 7–8 (non 3). — Taylor 1979: 24. — Morris 1980: 6; 1987: 196, pl. 42, fig. 3. — Aguirre-Urreta 1989: 516. — Wittler 1998: 17, figs. 3-4, 6. — Jagt and Fraaije 2002: 91, pl. 1, figs. a–c. — Vega et al. 2007: 1434. — Veselská 2010: 174, fig. 3. — Schweitzer et al. 2010: 22. — Karasawa et al. 2013: Table 1.

Hoploparia sp. — Hallez 1869: 297, figs. 1–4.

Xanthopsis leachi — Gosselet 1883: pl. 22, fig. 3.

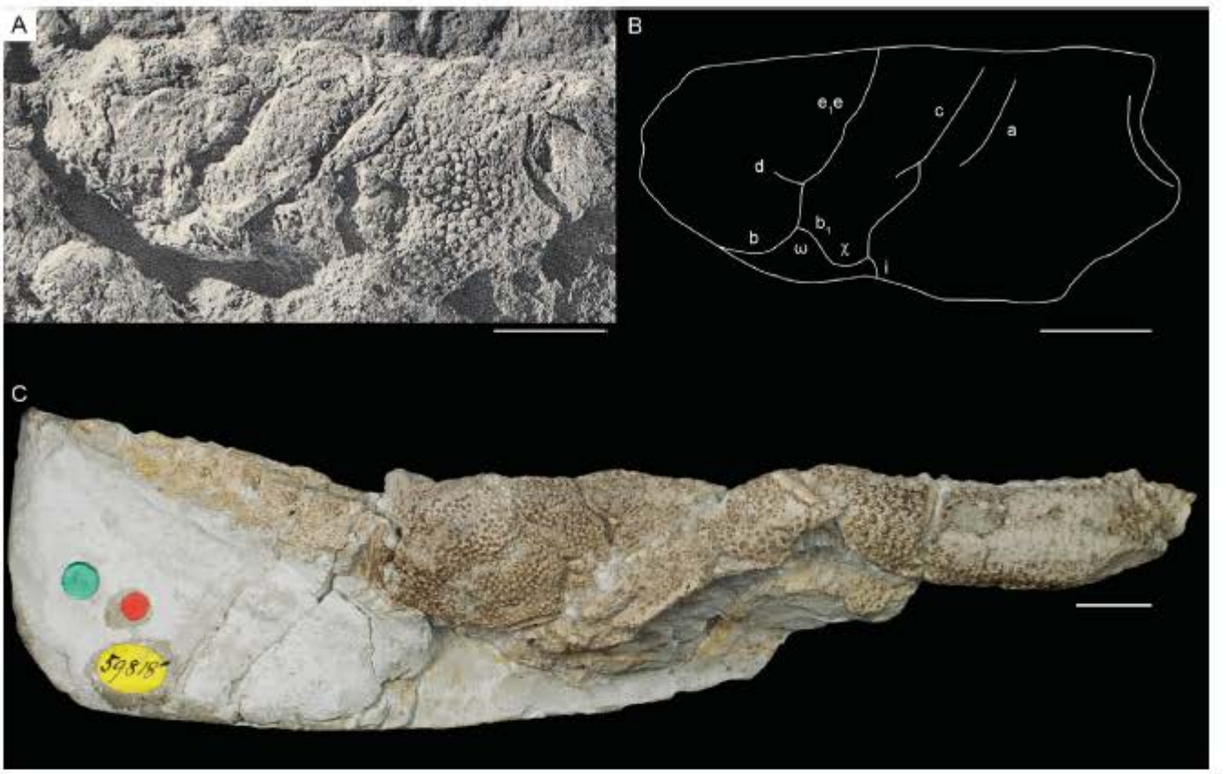


Fig. 7. *Enoploclytia seitzi* Glaessner, 1932. A, B, holotype BGR X 00266 (not found) from the Albian of Wettensen, Germany: original figure of Förster (1966: pl. 19, fig. 1) (A) and line drawing of carapace (B); C, specimen NHMUK 5918 (initially named as *Enoploclytia scabrosa* by Woodward 1873 — nomen nudum) from the Cenomanian of Dover, United Kingdom: right lateral view showing the prominent distal process of the P1 merus. Scale bars: 10 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ω: attachment site of mandibular muscle; χ: attachment site of adductor testis muscle. Photographs and line drawing: J. Devillez.

Enoploclytia (*Enoploclytia*) *leachi* var. *granulicauda* — Mertin 1941: 20, 242, figs. 5f–h, pl. 1, fig. 8.

Enoploclytia (*Enoploclytia*) *leachi* — Mertin 1941: 162, 242, figs. 4c, 5a–e, pl. 1, figs. 1, 5–7 (non 2–4, 8).

TYPE MATERIAL. — Lectotype NHMUK 5636 (Mantell coll.) (Fig. 4C), designated by Förster (1966); two paralectotypes NHMUK 5623, In.61020 (Fig. 4D).

TYPE LOCALITY. — Sussex, United Kingdom (precise type locality not indicated on the original labels).

TYPE AGE. — Turonian, Late Cretaceous.

DESCRIPTION. — *Carapace*. Subcylindrical carapace; spiny rostrum; fusiform and tuberculate intercalated plate; deep, wide cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove; long gastro-orbital groove originating as a median inflexion of cervical groove, with two short and divergent branches, delimiting two gastro-orbital lobes (flat upper lobe, slightly inflated lower lobe); postcervical and branchiocardiac grooves subparallel; deep, sinuous postcervical groove, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with ventral extension at carapace mid-height, deepening towards its junction to hepatic groove; narrow, deep branchiocardiac groove, joined to dorsal margin and not to postcervical groove, interrupted at almost carapace mid-height; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inflated ω and χ areas; wide, deep inferior groove, joined to hepatic groove.

Ornamentation of carapace. Heterogeneous ornamentation; carapace entirely and densely covered by small tubercles; two oblique rows of coarse tubercles in cardiac region; row of coarse tubercles parallel to intercalated plate in gastric region; longitudinal row of coarse tubercles in gastric region; antennal row of coarse tubercles in antennal region preceded by an antennal spine.

Cephalic appendages. Strong a1 peduncle, with three segments, last segment (basipodite) articulated with two flagella, flagella composed of numerous short cylindrical articles; a2 with one long flagellum composed of numerous short cylindrical articles; stout scaphocerite.

Pleon and uropods. Somites with terga homogeneously ornamented by spaced tubercles; longitudinal bulge at the basis of the pleura; s2 with an elongated pleura, anteriorly subrectangular and posteriorly subtriangular; s3-s6 exhibiting subtriangular pleura, with sharply pointed ventral margins; telson with rounded extremity; telson with four longitudinal, sub-parallel carina; telson with a row of tubercles on each carina, a strong tubercles adorn the proximal part of the two central carina; uropods as long as telson; uropodal endopod with longitudinal carina and irregularly ornamented by fine tubercles; uropodal exopod with longitudinal carina and diaeresis.

Thoracic appendages. Mxp3 partially known (Fig. 4E), theinferior distal extremities of the segments are adorned by a strong spine; P1-P3 chelate; massive globose P1 propodus, densely covered by small tubercles and with spaced coarse tubercles organized in longitudinal rows on dorsal and ventral surfaces; inner margin with short conical spines; narrow, inflated dactylar bulge; long slender P1 fingers, straight in dorsal view, slightly curved downward, equal in length; occlusal margins armed with slender sharp teeth; subtriangular P1 carpus, densely covered by small tubercles and some coarse tubercles irregularly arranged; upper margin with short conical spines; P1 merus covered by small tubercles; strong, prominent distal process at extern side of the ventral extremity of P1 merus (Figs. 5A, 6C); short conical spines on the upper margin of P1 merus; P2–P3 with small chelae; P2–P5 surface almost smooth.

COMPARISONS. — The Late Cretaceous deposits of United Kingdom and Germany yielded several species of erymid lobsters which are here considered as junior synonyms of *Enoploclytia leachi*. An

almost complete specimen of *E. leachi* was assigned to *Palaeastacus dixoni* by Bell (1850: pl. 38, fig. 5) although it exhibits main characteristics of the previous species: (1) wide cervical groove; (2) postcervical and branchiocardiac grooves not joined; (3) branchiocardiac groove interrupted near the carapace mid-height; (4) dense ornamentation made of small tubercles in branchial region; (5) two oblique rows of coarse tubercles in cardiac region; (6) s3-s6 with subtriangular pleura, exhibiting sharply pointed ventral margins and (7) P1 chelae with long, slender fingers, armed with teeth on their occlusal margins. Bell (1850: pl. 38, fig. 6) also described *Palaeastacus macrodactylus* based on a well-preserved pair of P1 chelae showing globose propodi, adorned with longitudinal rows of spiny tubercles on inner margins and on dorsal and ventral surfaces, the fingers are long and slender and have numerous teeth on their occlusal margins. Identical characteristics are known on the P1 chelae of *E. leachi*. Thus, we follow Förster (1966) and the synonymy between *P. macrodactylus* and *E. leachi* is maintained here.

Later, Schlüter (1862) described two species from Westphalia (Germany). The material of *Enoploclytia heterodon* Schlüter, 1862 (Coniacian), a carapace and a P1 chela, is lost since World War II (Förster 1966) but the carapace has been figured by Mertin (1941: pl. 1, fig. 5; Fig. 4G, H). It exhibits the typical groove pattern and the same ornamentation as in *E. leachi* (postcervical groove not joined to branchiocardiac groove; branchiocardiac groove interrupted near the carapace mid-height; carapace densely covered by tubercles; coarse tubercles arranged in rows in cephalic and cardiac regions; P1 chela with subrectangular propodus bearing long, slender fingers, numerous teeth on occlusal margins). Hence, according to Mertin (1941) and Förster (1966), these similarities justify the placement of *E. heterodon* into the synonymy of *E. leachi*. *Enoploclytia granulicauda* Schlüter, 1879 (Campanian) is based on a specimen showing an almost complete carapace, P1 chelae partially preserved and a part of the pleon (s1 and s2; Fig. 4I, J). This fossil clearly exhibits the typical groove pattern and ornamentation of *E. leachi*: postcervical groove not joined to branchiocardiac groove; branchiocardiac groove interrupted near the carapace mid-height; carapace densely covered by small tubercles; coarse tubercles arranged in rows in cephalic and cardiac regions; P1 chela with subrectangular propodus; propodus covered with numerous small tubercles and coarse tubercles arranged in longitudinal rows; slender fingers. In conclusion, we consider *E. granulicauda* as a junior synomym of *E. leachi*.

Enoploclytia leachi is distinct from the five other Late Cretaceous species by its particular ornamentation: numerous fine tubercles and rows of coarse ones in cephalic and cardiac regions. Indeed, *Enoploclytia collignoni* and *E. seitzi* have a dense, coarse ornamentation made of tubercles and depressions, which gives a scabrous aspect to their respective carapaces (Charbonnier et al. 2012: fig. 7A-B; Fig. 7). *Enoploclytia tumimana* exhibits a heterogeneous carapace ornamentation made of coarse tubercles and numerous small pits; *Enoploclytia tepeyacensis* has coarser tubercles than *E. leachi* in branchial region; *Enoploclytia minor* has a P1 propodus covered by coarse tubercles (small tubercles and longitudinal rows of coarse ones in *E. leachi*). Furthermore, some other characteristics support the distinction between *E. leachi* and the other Late Cretaceous species: *E. collignoni* has a strongly prominent χ area (less inflated in *E. leachi*); the dorsal part of the postcervical groove of *E. tepeyacensis* is strongly inclined and almost horizontal at the level of the gastro-orbital groove (postcervical groove far less inclined in *E. leachi*); *E. seitzi* has a shallow and narrow branchiocardiac groove, a strongly elongated P1 propodus in comparison to its height (P1 propodus not so long in comparison to its height in *E. leachi*).

DISTRIBUTION. — *Enoploclytia leachi* is known from numerous fossils found in Western and Central Europe from the Cenomanian to the Campanian, especially in the Bohemian Cretaceous Basin of the Czech Republic. Indeed, *E. leachi* occurs (1) in the Cenomanian — Santonian of France (Fig. 5A–D; Hallez 1869; Van Straelen 1936; Förster 1966), (2) in the Turonian — Campanian of United Kingdom (Figs. 4C, D, 5E; Mantell 1822, 1824, 1833, 1844; M'Coy 1849, 1854; Woodward 1878; Woods 1930; Förster 1966; Morris 1987), (3) in the Campanian of Belgium (Jagt and Fraaije 2002), (4) in the Cenomanian — Campanian of Germany (Fig. 4G, I; Schlüter 1862, 1879; Wanderer 1908; Förster 1966; Wittler 1998) and (5) in the Turonian — Coniacian of the Czech Republic (Figs. 4E, 6; Geinitz 1839; Reuss 1845, 1854; Fritsch and Kafka 1887; Förster 1966, Veselská 2010). *E. leachi* belongs to the most common fossil lobsters found within the whole Bohemian Cretaceous Basin. Carefull examination of specimens from the Prague palaeontological collections led us to identify some fossils figured in Reuss's monography (1854): NM O7125 (Fig. 4E) corresponds to his pl.1, fig. 2, NM O4062 (Fig. 6A) corresponds to his pl.2, Fig. 4 and NM O4063 corresponds to his pl.4, fig. 10. Moreover, the specimen NM O4042 (Fig. 6B), one of the most complete and best-preserved from the Czech Republic, corresponds to the specimen 61 listed by Fritsch and Kafka (1887). This specimen was used as a model for their reconstruction of *E. leachi* on their figs 48-49. All the specimens figured here come from the lower-middle Turonian of Bílá Hora (Weissenberg) in Prague. This locality was Fritsch's standard section from where many fossils were described, like inoceramids, ammonites, echinoids, decapod crustaceans and vertebrates (Fritsch 1872, 1878; Fritsch and Kafka 1887).

Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932

(Fig. 7A–C)

Enoploclytia scabrosa Woodward, 1873: 524. — Woodward 1877: 10 — Glaessner 1929: 148. (nomina nuda).

Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932: 578, fig. 1. — Secrétan 1964: 94. — Förster 1966: 147, pl. 19, fig. 1-2. — Taylor 1979: 25. — Morris 1980: 6. — Schweitzer et al. 2010: 22.

TYPE MATERIAL. — Lectotype BGR X 00266 designated by Förster (1966) (not recovered; Fig. 7A, B); 1 paralectotype BGR X 00267.

TYPE LOCALITY. — Wettensen, Lower Saxony, Germany.

TYPE AGE. — Albian, Early Cretaceous.

DESCRIPTION. — *Carapace*. Subcylindrical carapace (holotype: CL = 37 mm, CH = 16 mm); rostrum and intercalated plate not preserved; deep, sinuous cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; deep antennal groove; deep gastro-orbital groove originating as median inflexion of cervical groove; deep postcervical groove, strongly inclined, weakly sinuous, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with a short ventral extension at carapace mid-height; narrow branchiocardiac groove, joined to dorsal margin and not to postcervical groove, extending near the carapace mi-height; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inflated ω and χ areas; wide, deep inferior groove, joined to hepatic groove; carapace with scabrous surface, densely covered by coarse tubercles separated by strong depressions.

Pleon and uropods. Somites poorly preserved; terga ornamented by rounded tubercles and deep, irregular depressions; subtriangular pleura, with pointed ventral margin, directed backward, ornamented by deep depressions; telson and uropods not preserved

Thoracic appendages. Chelate P1; elongated, rectangular, globose P1 propodus, densely covered by coarse tubercles; inflated dactylar bulge; index and dactylus not preserved; elongated P1 carpus, densely covered by coarse tubercles; P1 mersus densely

covered by coarse tubercles; strong, prominent distal process at extern side of the ventral extremity of P1 merus (Fig. 7C).

DISCUSSION. — Woodward (1873) named *Enoploclytia scabrosa* based on a specimen found in the Cenomanian chalk of Dover (United Kingdom). However, he did not described nor figured this specimen, so this is a *nomen nudum* clearly identified by Glaessner (1929). Later, Glaessner (1932) described *Enoploclytia seitzi* based on specimens from the Albian of Westphalia (Germany). After carefull examination and following Förster (1966), we identify the specimen NHMUK 59818, mentioned by Woodward (1873) (see Fig. 7C), as a specimen of *E. seitzi* based on (1) the strong inclination of the postcervical groove, (2) the shallow depth and narrow width of the branchiocardiac groove and (3) the dense ornamentation made of tubercles separated by depressions which give a scabrous aspect to the carapace. *Enoploclytia seitzi* is distinct from *E. collignoni* by its slightly prominent χ bulge (strongly prominent in *E. collignoni*), its homogeneous ornamentation made of tubercles separated by depressions all over the carapace (heterogeneous in *E. collignoni*: wide depressions in branchial regions and coarse tubercles and depressions in cephalic, cardiac and hepatic regions) and its strongly elongated P1 propodus (shorter in *E. collignoni*).

Enoploclytia seitzi exhibits a groove pattern and an ornamentation different from *E. tepeyacensis*: (1) the cervical groove is more sinuous, (2) the postcervical groove is dorsally less inclined and less sinuous, (3) the branchiocardiac groove is narrower and shallower, (4) the ornamentation is homogeneous and made of tubercles separated by depressions.

Enoploclytia seitzi differs from *E. tumimana* by a higher sinuosityof the cervical groove, a homogeneous ornamentation with wider depressions and a more elongated P1 propodus. The poorly preserved *Enoploclytia minor* reduces the comparison to the P1 propodus: elongated and covered by tubercles and depressions in *E. seitzi* while it is shorter and covered by coarse tubercles in *E. minor*.

Genus *Pustulina* Quenstedt, 1857

TYPE SPECIES. — *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857, by monotypy.

DIAGNOSIS. — An emended diagnosis was proposed by Devillez et al. (2016: 531) and does not need to be repeated here.

REMARKS. — Among the species of *Pustulina* listed by Schweitzer et al. (2010), only *Pustulina dawsoni* (Woodward, 1900) is known from the Late Campanian — Early Maastrichtian formations of Hornby Island (Canada).

Two other species have been recently assigned to *Pustulina*: Charbonnier et al. (2017) transferred *Eryma cretaceum* to *Pustulina* (see remarks about *Eryma*) and we also add *Palaeastacus trisulcatus* to the genus based on its typical groove pattern showing a cardiac groove (see remarks under *Palaeastacus*; Fig. 3D, E).

4. Comparison between Early and Late Cretaceous erymid faunas

4.1. Palaeobiodiversity

The modifications in erymid lobsters diversity during the Cretaceous are difficult to analyze mainly due to the scarcity of the fossil record and sampling bias. After the review of the Early Cretaceous erymids (Devillez et al., 2016) and the present work on the Late Cretaceous taxa, 32 erymid species are now known from the Cretaceous deposits around the world (Table 2, Fig. 8A).

The Early Cretaceous erymid fauna is composed of 21 species distributed in six genera (*Eryma*, *Enoploclytia*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina*, *Tethysastacus*) and appears to be more diversified than that of the Late Cretaceous (13 species distributed in *Enoploclytia*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, and *Stenodactylina*). *Eryma* and *Tethysastacus* are not present in the Late Cretaceous. This decrease of the number of species confirm the Cretaceous decline of erymid lobsters suggested by Schweitzer and Feldmann (2014).

With six species of *Palaeastacus*, five of *Enoploclytia* and *Pustulina*, four of *Eryma*, and one of *Stenodactylina* and *Tethysastacus*, there is no domination of one erymid genus during the Early Cretaceous. However, with six species, *Enoploclytia* clearly dominates the erymid diversity in the Late Cretaceous.

4.2. Palaeobiogeography

Erymids were widespread in Early Cretaceous as the reports of their fossil occurences from Europe, America, Australia, Antarctica, Madagascar and Japan document (Fig. 8B). Most of Early Cretaceous species are present in Western Europe (13 species; Devillez et al., 2016). For the Late Cretaceous, the erymid occurences are almost exclusively concentrated in the Northern Hemisphere (Fig. 8C). The only known Late Cretaceous erymid fauna of the Southern Hemisphere was found in the Campanian deposits of Madagascar (Secrétan, 1964; Charbonnier et al., 2012). Secrétan (1964) recognized the affinities of the Malagasy fauna with those of Europe, North America and Australia. This led her to suggest the presence of migration routes between Madagascar and other continents. The presence in France of a P1 chela attributed to *Stenodactylina* cf. *armata* (see remarks about *Stenodactylina*; Fig. 1C) confirms the existence of faunal exchanges between Europe and Madagascar.

During the Mesozoic, the presence of erymid lobsters seems to have been discontinuous in North America. Three occurences are reported in the Middle and Late Jurassic: *Eryma foersteri* Feldmann 1979 (Callovian), *Eryma jungostrix* Feldmann and Titus, 2006 (Oxfordian) and *Stenodactylina walkerae* (Feldmann and Haggart, 2007) (middle Bajocian — early Callovian) and then no erymid is known between the Oxfordian and the Albian. At the end of the Early Cretaceous and in the Late Cretaceous, most of North American species (*Enoploclytia gigantea* Devillez et al., 2016, *E. tumimana*, *E. wintoni*, *Palaeastacus kimzeyi*, *P. walkeri* (Whitfield, 1883), *Stenodactylina triglypta*) occurred in the north of the Gulf of Mexico, which included the flooded part of the south of the United States (Texas, Louisiana, Mississippi, Alabama, Georgia, Florida). The gap in the erymid record between the Oxfordian and the Albian could be explained by (1) a collecting and/or reporting bias or by (2) the real absence of erymid lobsters in North America. In the second case, the settlement of a new erymid fauna in the north part of the Gulf of Mexico could be the result of migration of populations from the other area. Eurasia and South America were the closest continents at the end of the Early Cretaceous, but only the Eurasiatic fauna included species of *Enoploclytia*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina* during the Early Cretaceous (there was only some species of *Palaeastacus* at the extreme south of South America). Moreover, there were no connection between North America and South America at the end of the Early Cretaceous, while the northern part of the Atlantic Ocean was not completely opened (Scotese, 2014a). Thus, a migration of Eurasiatic erymid populations to the west, through the northern part of the Atlantic, and then to the south, along the east coast of North America until they reached the Gulf of Mexico, was certainly possible.

We notice that no fossils of erymid lobsters are reported from the deposits of the Western Interior Seaway (WIS). This epicontinental sea has started to flood the North America in the Aptian and linked the Boreal Ocean with the Atlantic Ocean during almost all the Late Cretaceous (Gill and Cobban 1966, 1973; Molenaar and Rice 1988; Eicher and Diner 1989; Scotese 2014a,b). The absence of erymid lobsters in the WIS, while five species are present at its south-eastern extremity (Texas), is probably due to

Table 2
List and occurrences of the Early and Late Cretaceous erymid species.

	Ages	Occurrences
Late Cretaceous		
Europe		
Enoploclytia leachi (Mantell, 1822)	Cenomanian to Campanian	France, United Kingdom, Germany, Belgium, Czech Republic
Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932	Albian to Cenomanian	United Kingdom, Germany
Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)	Aptian to Turonian	France, United Kingdom, Germany, Antarctic
Stenodactylina cf. *armata* (Secrétan, 1964)	Santonian	France
North America		
Enoploclytia minor Woodward, 1900	Maastrichtian	Canada
Enoploclytia tepeyacensis Vega et al., 2013	Campanian	Mexico
Enoploclytia tumimana Rathbun, 1935	Maastrichtian	USA
Palaeastacus kimzeyi Rathbun, 1935	Campanian	USA
Pustulina dawsoni (Woodward, 1900)	Campanian to Maastrichtian	Canada
Pustulina trisulcata (Schweitzer and Feldmann, 2001) nov. comb.	Cenomanian	USA
Stenodactylina triglypta (Stenzel, 1945)	Coniacian	USA
Other regions		
Enoploclytia collignoni Secrétan, 1964	Campanian	Madagascar
Pustulina cretacea (Roger, 1946)	Cenomanian	Lebanon
Stenodactylina armata (Secrétan, 1964)	Campanian	Madagascar
Early Cretaceous		
Europe		
Eryma glaessneri Van Straelen, 1936	Hauterivian	France
Eryma sulcatum Harbort, 1905	Hauterivian	United Kingdom, Germany
Eryma sulcatum Harbort, 1905	Albian	France
Eryma vocontii Devillez et al., 2016	Barremian	France
Enoploclytia seitzi Glaessner, 1932	Albian to Cenomanian	United Kingdom, Germany
Palaeastacus loryi (Van Straelen, 1923)	Valanginian	France
Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)	Aptian to Turonian	France, United Kingdom, Germany, Antarctic
Palaeastacus sussexiensis (Mantell, 1824)	Hauterivian	France
Pustulina colossea Devillez et al., 2016	Berriasian	France
Pustulina tuberculata (Bell, 1863)	Albian	United Kingdom
Pustulina tuberculata (Bell, 1863)	Berriasian	France
Pustulina victori Devillez et al., 2016	Berriasian	France
Tethysastacus tithonius (Van Straelen, 1936)	Valanginian	France
North America		
Enoploclytia gigantea Devillez et al., 2016	Albian	USA
Palaeastacus walkeri (Whitfield, 1883)	Albian	USA
Other regions		
Eryma nippon Karasawa et al., 1936	Barremian	Japan
Palaeastacus foersteri Taylor, 1979	Barremian	Antarctic
Palaeastacus terraereginae (Etheridge, 1914)	Barremian	Antarctic, Argentina, Australia
Palaeastacus tenuidigitatus (Woods, 1957)	Aptian	Australia
Pustulina spinulata Secrétan, 1964	Valanginian to Hauterivian	Madagascar

collecting and/or reporting biases. Indeed, the connection between the Gulf of Mexico and the WIS remained relatively stable during the Late Cretaceous (Sageman and Arthur 1994; Robinson Roberts and Kirschbaum 1995; Scotese 2014b), so no geographic barrier could have prevent the settlement of an erymid fauna in the WIS. The last three North American species (*Enoploclytia minor*, *Pustulina dawsoni*, *P. trisulcata*) occurred along the west coast of United States and Canada, in the Pacific Ocean (Fig. 8C).

5. Conclusions

The present review of the Late Cretaceous erymid lobsters includes 13 species with a worldwide distribution. Four genera are represented: *Enoploclytia*, with six species (*E. collignoni*, *E. leachi*, *E. minor*, *E. seitzi*, *E. tepeyacensis*, *E. tumimana*), *Palaeastacus*, with two species (*P. kimzeyi*, *P. sussexiensis*), *Pustulina* with three species (*P. cretacea*, *P. dawsoni*, *P. trisulcata* nov. comb.), *Stenodactylina* with two species (*S. armata*, *S. triglypta*).

We emphasize a change in the composition of erymid fauna between Early and Late Cretaceous. To our knowledge, there is a fewer number of species in the Late Cretaceous. Almost half of them are assigned to *Enoploclytia* while no genus clearly included more species than others in the Early Cretaceous. Moreover, *Eryma*, well-represented during the Jurassic and the Early Cretaceous, is absent in the Late Cretaceous. This decrease in erymid diversity suggests a progressive decline of these lobsters, previously suggested by Schweitzer and Feldmann (2014).

The scarcity and the discontinuity of the record of the Erymidae is a limit for the palaeobiogeographic interpretations. This difficulty prevent us to know if the presence of an erymid fauna in North America was continuous between the Late Jurassic and the Early Cretaceous or if the Cretaceous populations result of migrations from the other continent. In this case, the area of origin could have been Europe because of its connections, the geographic proximity and affinities of its erymid fauna (all the Cretaceous North American genera are represented in Western Europe in the first half of the Early Cretaceous). Moreover, we have noted that almost all the erymids known during the Late Cretaceous are reported from the northern hemisphere. The only erymids of the southern hemisphere were found in Madagascar and the report of a P1 chela of *S.* cf. *armata* in France confirms the existence of migration between Europe and Madagascar as suggested by Secrétan (1964). This asymmetric

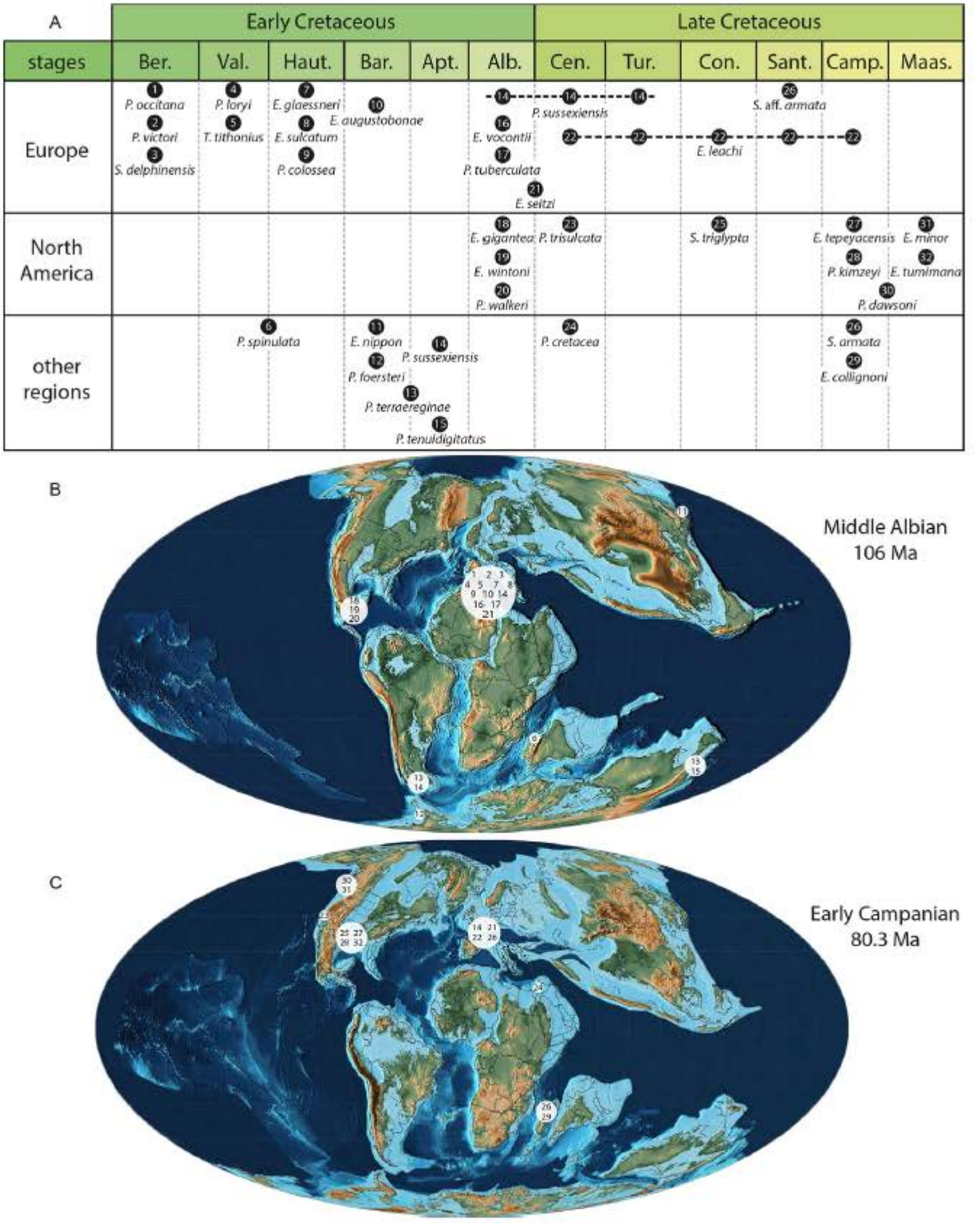


Fig. 8. Stratigraphic (A) and geographic distribution (B, C) of the erymid lobsters during the Cretaceous. Palaeogeographic maps of the Middle Albian (B) and Early Campanian (C) from R. C. Scotese (2014a, 2014b).

repartition between the two hemispheres is probably due to collecting and/or report biases. So, only new reports, especially in the southern hemisphere, could allow us to identify the migration channels of the erymid lobsters during the Cretaceous and the geographic origins of the different faunas.

Acknowledgements

The authors are gratefull to Claire Mellish (Natural History Museum, London, United Kingdom), Liz Harper and Matt Riley (Sedgwyck Museum, Cambridge, United Kingdom), Lee Ismail and John Cooper (Booth Museum, Brighton, United Kingdom) and Jan Sklenář (Národní Muzeum, Prague, Czech Republic) for the access to the fossils housed in the collections of their respective institutions.

We also greatly thank Hilary Blagbrough (British Antarctic Survey, Cambridge, United Kingdom), Angela Ehling and Tanja Wodtke (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin, Germany), Christian Neumann (Museum für Naturkunde, Berlin, Germany), Georg Heumann, Georg Oleschinski and Jes Rust

(Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Bonn), Rodney Feldmann (Kent State University, Kent, USA), Thomas Jorstad, Matthew Miller and Laurence O'Reilly (Department of Paleobiology, Smithsonian Institution, Washington, D.C), Ann Molineux and Angella Thompson (Non-vertebrate Paleontology Laboratory, Jackson School of Geosciences, University of Texas, Austin, USA) and Francisco Vega (Instituto de Geologia Mexico, Mexico) for searching and supplying photographs of the specimens stored in the collections of their institutions.

We also really thank Jean-Michel Pacaud (MNHN, Paris, France), for helping to solve some nomenclatural complications, Colas Bouillet and Yohan Despres for the preparation of some studied specimens (MNHN, Paris, France) and Lilian Cazes and Philippe Loubry (MNHN, Paris, France) for the photographs of some figured specimens.

Finally, we also thank Günter Schweigert (Stattliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany) and Matúš Hyžný (Comenius University, Bratislava, Slovakia) for their valuable reviews of this work and for their useful advices.

References

Aguirre-Urreta, M.B., 1982. Crustaceos Decapodos Barremianos de la region del Tucu-Tucu, Provincia de Santa Cruz. Revista de la Asociación Paleontológica Argentina 19 (3–4), 303–317.

Aguirre-Urreta, M.B., 1989. The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. Palaeontology 32 (3), 499–552.

Aguirre-Urreta, M.B., Ramos, V.A., 1981. Crustaceos Decapodos del Cretacico Inferior de la Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur 2, 599–623.

Bachmayer, F., 1959. Neue Crustaceen aus dem Jura von Stramberg (ČSR). Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1. Biologie, Mineralogie, Erdkunde, und verwandte Wissenschaften 168, 937–944.

Bell, T., 1850. Notes on the Crustacea of the Chalk Formation. In: Dixon, F. (Ed.), The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. Longman, Brown, Green and Longmans, London, pp. 344–345.

Bell, T., 1863. Crustacea of the Gault and Greensand, A monograph of the fossil malacostracous Crustacea of Great Britain, Part II. Palaeontographical Society Monograph, London. 40 p.

Beurlen, K., 1928. Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. Palaeontographica 70, 115–278.

Beurlen, K., 1933. Crustacea Decapoda aus den Tendaguru-Schichten. Palaeontographica 7 (Suppl. 2), 89–94.

Bishop, G.A., 1986. Taphonomy of the North American Decapods. Journal of Crustacean Biology 6 (3), 326–355.

Bosquet, J.A.H., 1854. Monographie des crustacés fossiles du terrain crétacé du Duché de Limbourg. A. C. Kruseman, Haarlem 137 p.

Bravi, S., Garassino, A., Bartiromo, A., Audo, D., Charbonnier, S., Schweigert, G., Thévenard, F., Longobardi, C., 2014. Middle Jurassic Monte Fallano Plattenkalke (Campania, southern Italy): first report on terrestrial plants, decapod crustaceans and fishes. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 272 (1), 79–107.

Bronn, H.G., 1849. Index Palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. Schweizerbart, Stuttgart, pp. 980.

Bronn, H.G., 1851. Vierte Periode. Kreide-Gebirge. In: Bronn, H.G., Roemer, F. (Eds.), Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen bezeichendstein Versteinerungen, part. 4. E. Schweizerbart, Stuttgart, pp. 412.

Charbonnier, S., Audo, D., Garassino, A., Hyžný, M., 2017. Fossil Crustacea of Lebanon. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 210, 252.

Charbonnier, S., Audo, D., Barriel, V., Garassino, A., Schweigert, G., Simpson, M., 2015. Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. Cladistics 31, 231–249.

Charbonnier, S., Garassino, A., Pasini, G., 2012. Revision of Mesozoic decapod crustaceans from Madagascar. Geodiversitas 34 (2), 313–357.

Charbonnier, S., Garassino, A., Schweigert, G., Simpson, M., 2013. A worldwide review of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda, Glypheoidea). Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 205, 304.

Crônier, C., Courville, P., 2004. A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of north-east France. Palaeontology 47 (4), 999–1014.

Dana, J.D., 1852. Crustacea Part. 1. United States exploring expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N., Volume 13. Sherman, Philadelphia, pp. 685.

De Grave, S., Pontcheff, N.D., Ahyong, S.T., Chan, T.-Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H., Thsudy, D., Wetzer, R., 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. The Raffles Bulletin of Zoology 21 (Supplement), 1–109.

Devillez, J., Charbonnier, S., Hyžný, M., Leroy, L., 2016. Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. Geodiversitas 38 (4), 515–541.

Eicher, D.L., Diner, R., 1989. Origin of the Cretaceous Bridge Creek cycles in the Western Interior United States. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 74, 127–146.

Etheridge, Jr. R., 1914. The genus *Enoploclytia* in the Cretaceous rocks of Queensland. Records of the Australian Museum 10, 271–273.

Feldmann, R.M., 1979. *Eryma foersteri:* an New Species of Lobster (Decapoda) from the Jurassic (Callovian) of North America. American Museum Novitates 2668, 1–5.

Feldmann, R.M., 1981. Paleobiogeography of North American lobsters and shrimps (*Crustacea, Decapoda*). Géobios 14 (4), 449–468.

Feldmann, R.M., 1984. Decapod crustaceans from the Late Cretaceous and the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Antarctic Journal 4–5.

Feldmann, R.M., Haggart, J.W., 2007. A new species of lobster (Astacidea, Erymidae) from the Smithers Formation (Middle Jurassic) of British Columbia, Canada. Canadian Journal of Earth Sciences 44, 1791–1796.

Feldmann, R.M., McPherson, C.B., 1980. — Fossil decapod crustaceans of Canada. Geological Survey of Canada Paper 79–16, 1–20.

Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Karasawa, H., 2015. Crustacea. In: Selden, P.A. (Ed.), Treatise online, Part R (Revised), Arthropoda, 4. , pp. 1–28 Chapter 8I.

Feldmann, R.M., Titus, A.L., 2006. *Eryma jungostrix* n. sp. (Decapoda; Erymidae) from the Redwater Shale of the Stump Formation (Jurassic; Oxfordian) of Utah. Journal of Crustacean Biology 26 (1), 63–68.

Förster, R., 1966. Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. Palaeontographica A125 (4–6), 61–175.

Förster, R., Rieber, H., 1982. Der älteste Vertreter der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea, Decapoda), *Palaeastacus argoviensis* n. sp, aus dem unteren Dogger der Nordschweiz. Eclogae geologicae Helvetiae 75 (3), 773–778.

Förster, R., Seyed-Emani, K., 1982. First occurrence of Eryma bedelta (Quenstedt) (Crustacea, Decapoda) from the Aalenian of Iran. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Palüontologie und Historische Geologie 22, 41–45.

Fritsch, A., 1872. Cephalopoden der böhmischen Kreideformation. F. Rivnac, Prague 51 p.

Fritsch, A., 1877. Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. 2. Die Weissenberger und Malnitzer Schichten. Das Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen. F. Rivnac, Prague 151 p.

Fritsch, A., 1878. Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. F. Rivnac, Prague 44 p.

Fritsch, A., 1889. Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. 4. Die Teplitzer Schichten. Das Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen. F. Rivnac, Prague 119 p.

Fritsch, A., 1893. Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. 5. Priesener Schichten. Das Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen. F. Rivnac, Prague 134 p.

Fritsch, A., Kafka, J., 1887. Die Crustaceen der Böhmischen Kreideformation. Prague, 53 p.

Garassino, A., 1994. The macruran decapod crustaceans of the Upper Cretaceous of Lebanon. Paleontologia Lombarda 3, 1–27 nuova serie.

Garassino, A., 1996. The family Erymidae Van Straelen, 1924 and the superfamily Glypheoidea Zittel, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano 135, 333–373.

Garassino, A., Krobicki, M., 2002. *Galicia marianae* n. gen. n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum 29, 51–59.

Garassino, A., Schweigert, G., 2006. The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano 34 (1), 1–64.

Geinitz, H.B., 1839. Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges. Dresde und Leipzig, 116 p.

Geinitz, H.B., 1849. Das Quadersandsteingebirge oder Kreidegebirge in Deutschland. Craz and Gerlach, Freiburg 292 p.

Geinitz, H.B., 1875. Das Elbthalgebirge in Sachsen. Palaeontographica 20, 1–320.

Gill, J.R., Cobban, W.A., 1966. The Red Bird Section of the Upper Cretaceous Pierre Shale in Wyoming, with a section on A New Echinoid from the Cretaceous Pierre Shale of Eastern Wyoming, by P. M. Kier. Geological Survey Professional Paper 393-A, 1–72.

Gill, J.R., Cobban, W.A., 1973. Stratigraphy and Geologic History of the Montana Group and Equivalent Rocks, Montana, Wyoming, and North and South Dakota. Geological Survey Professional Paper 776, 1–37.

Glaessner, M.F., 1929. Crustacea Decapoda. In: Pompeckj, J.F. (Ed.), Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars, 41. , pp. 1–464.

Glaessner, M.F., 1931. Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt 81 (3–4), 467–486.

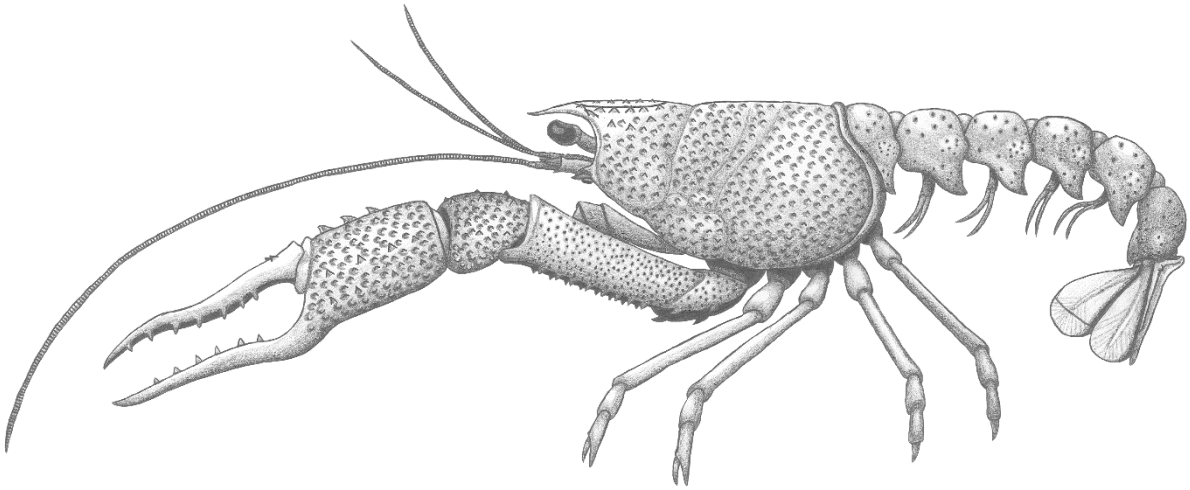
Glaessner, M.F., 1932. Neue Krebsreste aus der Kreide. Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt 53, 577–586.

Glaessner, M.F., 1969. Decapoda. In: Moore, R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, 2. , pp. 399–533.
Gosselet, J., 1881. Esquisse géologique du Nord de la France et des contrées voisines. Terrains secondaires. 2nd fascicle. Six-Horemans, Lille 277 p.
Gosselet, J., 1883. Esquisse géologique du Nord de la France et des contrées voisines. Terrains tertiaires. 3rd fascicle. Six-Horemans, Lille 19 plates.
Gümbel, C.W., 1868. Geognostische Beschreibung des ostbayerischen Grenzgebirges oder des bayerischen und oberpfälzer Waldgebirges. J. Perthes, Gotha 968 p.
Hallez, P., 1869. Note sur les pattes thoraciques d'un crustacé (Hoploparia?), trouvées dans les carrières de craie de Lezennes. Mémoires de la Société impériale des sciences de l'agriculture et des arts de Lille 3 (7), 297–300.
Hée, A., 1924. Catalogue critique des crustacés jurassiques du Calvados et de l'Orne. Bulletin de la Société linnéenne de Normandie 6 (7), 126–157.
Hyžný, M., Klompmaker, A.A., 2015. Systematics, phylogeny, and taphonomy of ghost shrimps (Decapoda): a perspective from the fossil record. Arthropod Systematics & Phylogeny 73 (3), 401–437.
Hyžný, M., Schlögl, J., Charbonnier, S., Schweigert, G., Rulleau, L., Gouttenoire, M., 2015. — Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Belmont (Beaujolais, France). Geobios 48, 371–384.
Jagt, W.M., Fraaije, R.H.B., 2002. The erymid lobster Enoploclytia leachii (Mantell, 1822) from the Upper Campanian of northeast Belgium. Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre 72, 91–95.
Joleaud, L., Hsu, T.-Y., 1935. Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergou, Niger français). Archives du Muséum national d'Histoire naturelle 13 (6), 99–110.
Karasawa, H., Ohara, M., Kato, H., 2008. New records for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 60 (1), 101–110.
Karasawa, H., Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., 2013. Phylogeny and Systematics of extant and extinct lobsters. Journal of Crustacean Biology 33 (1), 78–123.
Kato, H., Takahashi, T., Taira, M., 2010. Late Jurassic decapod crustaceans from northeast Japan. Palaeontology 53 (4), 761–770.
Klompmaker, A.A., Portell, R.W., Frick, M.G., 2017. Comparative experimental taphonomy of eight marine arthropods indicates distinct differences in preservation potential. Palaeontology 1–22.
Krause Jr., R.A., Parsons-Hubbard, K., Walker, S.E., 2011. Experimental taphonomy of a decapod crustacea: Long-term data and their implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 312, 350–362.
Lahusen, J., 1894. Über die russischen Krebsreste aus den jurassischen Ablagerungen und der unteren Wolgastufe. Verhandlungen der Russischen Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft 31 (2), 313–324.
Latreille, P.A., 1802. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Tome 3. F. Dufart, Paris 468 p.
Leonhard, R., 1897. Die Fauna der Kreideformation in Oberschlesien. Palaeontographica 44, 11–70.
Mantell, G.A., 1822. The Fossil of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex. Lupton Relfe, London 327 p.
Mantell, G.A., 1824. Outlines of the natural history, of the environs of Lewes. In: Horsfield, T.W. (Ed.), The History and Antiquities of Lewes and Its Vicinity. J. Baxter, Lewes 344 p.
Mantell, G.A., 1833. The Geology of the South-East of England. Longman, Rees, Orme, Brow, Green & Longman, London 415 p.
Mantell, G.A., 1844. The Medals of Creation; or, First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains, Volume II. Henry G. Bohn, London, pp. 459–1016.
M'Coy, F., 1849. On the classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection at Cambridge. Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology 4 (2), 330–335.
M'Coy, F., 1854. Contributions to British Palaeontology, or first descriptions of three hundred and sixty species and several genera of fossil Radiata, Articulata, Mollusca, and Pisces from the Tertiary, Cretaceous, Oolitic, and Palaeozoic strata of Great Britain. Macmillan and co., Cambridge 272 p.
Mertin, H., 1941. Decapode Krebse aus dem subhercynen und Braunschweiger Emscher und Untersenon. Nova Acta Leopoldina 68 (10), 149–264.
von Meyer, H., 1840. Briefliche Mittheilungen. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde 576–587.
Monaco, P., Garassino, A., 2000. Burrows and body fossil of decapod crustaceans in the Calcari Grigi, Lower Jurassic, Trento Platform (Italy). Geobios 34 (3), 291–301.
Morris, J., 1854. A catalogue of British Fossils: comprising the genera and species hitherto described; with references to their geological distribution and to the localities in which they have been found, second edition J. Morris, London 372 p.
Morris, S.F., 1980. Catalogue of the Type and Figured Specimens of Fossil Crustacea (excl. Ostracoda), Chelicerata, Myriapoda and Pycnogonida in the British Museum (Natural History). British Museum (Natural History), London 53 p.
Morris, S.F., 1987. Arthropods. In: Smith, A.B. (Ed.), Fossils of the Chalk. The Palaeontological Association, London 306 p.
Müller, P., Krobicki, M., Wehner, G., 2000. Jurassic and Cretaceous primitive crabs of the family Prosopidae (Decapoda: Brachyura) — their taxonomy, ecology and biogeography. Annales Societatis Geologorum Poloniae 70, 49–79.
Mutel, M.H.E., Waugh, D.A., Feldmann, R.M., Parsosn-Hubbard, K.M., 2008. Experimental taphonomy of *Callinectes sapidus* and cuticular controls on preservation. Palaios 23, 615–623.
Oppel, A., 1861. Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Pseudastacus*, *Magila* und *Etallonia*. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 17, 355–361.
Oppel, A., 1862. Ueber jurassische Crustaceen (Decapoda Macrura). Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des koeniglich Bayerischen Staates 1, 1–120.
Plotnick, R.E., 1986. Taphonomy of a Modern Shrimp: Implications for the Arthropod Fossil Record. Palaios 1 (3), 286–293.
Plotnick, R.E., Baumiller, T., Wetmore, K.L., 1988. Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 63, 27–43.
Quenstedt, F.A., 1852. Handbuch der Petrefaktenkunde. H. Laupp, Tübingen 792 p.
Quenstedt, F.A., 1857. Der Jura. H. Laupp, Tübingen 842 p.
Quenstedt, F.A., 1867. Handbuch der Petrefaktenkunde, 2nd edition H. Laupp, Tübingen 982 p.
Quenstedt, F.A., 1885. Handbuch der Petrefaktenkunde, 3rd edition H. Laupp, Tübingen 1239 p.
Rathbun, M.J., 1923. Decapod Crustaceans from the Upper Cretaceous of North Carolina. North Carolina Geological and Economic Survey 5, 403–408.
Rathbun, M.J., 1926. Arthropoda. In: Wade, B. (Ed.), The Fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. Professional Paper, 137. , pp. 184–191.
Rathbun, M.J., 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. Geological Society of America Special Papers 2, 1–160.
Reuss, A.E., 1845. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Schweizerbart, Stuttgart 148 p.
Reuss, A.E., 1854. Über *Klytia Leachi*: einen langschwänzigen Decapoden der Kreideformation. Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften 6, 1–10.
Roberts, H.B., 1962. The Upper Cretaceous decapod crustaceans of New Jersey and Delaware. In: Cooke, C.W., Garner, H.F., Howell, B.F., Jeletzky, J.A., Miller, A.K., Miller Jr., H.W., Ramsdell, R.C., Richards, H.G., Reeseide Jr., J.B., Roberts, H.B., Wells, J.W. (Eds.), The Cretaceous Fossils of New Jersey. Geological Survey of New Jersey Bulletin, 61(2. , pp. 163–191.
Robinson Roberts, L.N., Kirschbaum, M.A., 1995. Paleogeography of the Late Cretaceous of the Western Interior of Middle North America—coal distribution and sediment accumulation. U.S. Geological Survey Professional Paper 1561, 1–115.
Roemer, F.A., 1841. Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Hahn, Hannover 145 p.
Roger, J., 1946. Les invertébrés des couches à poisons du Crétacé supérieur du Liban. Mémoires de la Société Géologique de France 51, 1–92.
Sageman, B.B., Arthur, M.A., 1994. Early Turonian Paleogeographic/Paleobathymetric map, Western Interior, U.S. In: Caputo, M.V., Peterson, J.A., Franczyk, K.J. (Eds.), Mesozoic Systems of the Rocky Mountain Region, USA. The Rocky Mountain Section, Denver, pp. 457–469.
von Schlotheim, E.F., 1822. Beiträge zur näheren Bestimmung der versteinerten und fossilen Krebsarten. Nachträge zur Petrefaktenkunde. Becker, Gotha, pp. 17–37.
Schlüther, C., 1862. Die Macruren Decapoden der Senon- und Cenoman-Bildungen Westphalens. Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft 14, 702–749.
Schlüter, C., 1879. Neue und weniger bekannte Kreide- und Tertiär-Krebse des nördlichen Deutschlands. Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft 31, 586–615.
Schlüter, C., von der Marck, W., 1868. Neue Fische und Krebse aus der Kreide von Westphalen. Palaeontographica 15, 269–304.
Schram, F.R., Dixon, C.J., 2004. Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistics data set. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum 31, 1–19.
Schweigert, G., 2013. A new record of the enigmatic lobster genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from the Middle Jurassic of south-western Germany. Paläontologische Zeitschrift 87, 409–413.
Schweigert, G., Dietl, G., Röper, M., 2000. Die Panzerkrebse des Familie Erymidae van Straelen (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B (285), 1–25.
Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., 2001. New Cretaceous and Tertiary decapod crustaceans from western North America. Bulletin of Mizunami Fossil Museum 28, 173–210.
Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., 2014. Lobster (Decapoda) diversity and evolutionary patterns through time. Journal of Crustacean Biology 34 (6), 173–210.
Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Garassino, A., Karasawa, H., Schweigert, G., 2010. Systematic list of fossil decapod crustacean species. Crustaceana Monographs 10, 1–222.
Scotese, C.R., 2014a. Atlas of Late Cretaceous Maps. PALEOMAP Atlas for ArcGIS, vol.2, The Cretaceous, Maps 16-22, Mollweide Projection. PALEOMAP Project, Evanston, Illinois.
Scotese, C.R., 2014b. Atlas of Early Cretaceous Maps. PALEOMAP Atlas for ArcGIS, vol.2, The Cretaceous, Maps 23-31, Mollweide Projection. PALEOMAP Project, Evanston, Illinois.
Secrétan, S., 1964. Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C, Sciences de la Terre 14, 1–226.
Secrétan, S., 1984. Présence d'Eryma bedelta (Crustacea Decapoda) dans le Bajocien du Maroc oriental. Geobios 17 (4), 515–518.
Stempien, J.A., 2005. Brachyuran taphonomy in a modern tidal-flat environment: preservation potential and anatomical bias. Palaios 20, 400–410.
Stenzel, H.B., 1945. Decapod Crustacea from the Cretaceous of Texas, 4401. Texas University Publications, pp. 401–476.

Taylor, B.J., 1979. Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. British Antarctic Survey Scientific Reports 81, 1–39.
Tshudy, D.M., Feldmann, R.M., Ward, P.D., 1989. Cephalopods; biasing agents in the preservation of lobsters. Journal of Paleontology 63 (5), 621–626.
Van Straelen, V., 1925. Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique 7, 1–462.
Van Straelen, V., 1936. Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique 12 (45), 1–50.
Vega, F.J., Garassino, A., Jaime, R.Z., 2013. *Enoploclytia tepeyacensis* n. sp (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Cretaceous (Campanian) of Coahuila, NE Mexico. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 65 (2), 207–211.
Vega, F.J., Nyborg, T., Fraaije, H.B., Espinosa, B., 2007. Paleocene Decapod Crustacea from the Rancho Nuevo Formation (Parras Basin-Difunta Group), Northeastern Mexico. Journal of Paleontology 81 (6), 1432–1441.
Veselská, M., 2010. Revision of selected groups of decapods (infraorder Astacidea Latreille, 1802 and Glypheidea Winckler, 1882) from the Bohemian Cretaceous Basin. Geoscience Research Reports 43, 172–174.
Wahle, R.A., Thsudy, D., Cobb, J.S., Factor, J., Jaini, M., 2012. Infraorder Astacidea Latreille, 1802 p.: The Marine Clawed Lobsters. In: Schram, F.R., Vaupel von Klein, J.C., Charmantier-Daures, M., Forest, J. (Eds.), Treatise of Zoology -Anatomy, Taxonomy, Biology -The Crustacea, Volume 9, Part B, Eucarida, Astacidea P. P. (Enoplometopoidea, Nephropoidea), Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, and Anomura. Brill Leiden, Boston, pp. 3–108.
Wanderer, K., 1908. Ein Vorkommen von Enoploclytia leachi Mant. sp. im Cenoman von Sachsen. Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft ISIS in Dresden 23–24.
Whiteaves, J.F., 1886. On some Cretaceous Fossils from British Columbia, the North West Territory and Manitoba. In: Whiteaves, J.F., F.G.S., F.R.C.S., & c (Eds.), Contributions to Canadian Palaeontology, vol. 1. Dawson brothers, Montréal, pp. 436.
Whitfield, R.P., 1883. Articulata. In: Hayden, F.V. (Ed.), Contribution to Invertebrate Paleontology, 2: Cretaceous Fossils of the Western States and Territories, , pp. 37–38 12th Annual Report of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories: a report of progress of the exploration in Wyoming and Idaho for the year 1878, Part I.
Willet, H., 1871. Catalogue of the Cretaceous Fossils in the Brighton Museum. W. J. Smith, Brighton 66 p.
Wittler, F., 1998. *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell) und *Enoploclytia leachi* (Mantell): zwei seltene Krebse aus dem Turon des Dortmunder Stadtgebietes. Arbeitskreis Paläontologie Hannover 26, 15–21.
Woods, H., 1925. A Monograph of the Fossil Macrurous Crustacea of England. The Palaeontographical Society, London, pp. 1–122.
Woods, J.T., 1957. Macrurous Decapods from the Cretaceous of Queensland. Memoirs of the Queensland Museum 13 (3), 155–175.
Woodward, H., 1873. Seventh report of the committee appointed for the purpose of continuing researches in fossil Crustacea. The Geological Magazine 10, 520–524.
Woodward, H., 1877. A Catalogue of British Fossil Crustacea with their Synonyms and the range in time of each Genus and Order. Taylor and Francis, London 155 p.
Woodward, H., 1878. Notes on the Crustacea of the Chalk Formation by Professor Thomas Bell, F.R.S. revised by Dr. Henry Woodward, In: Dixon, F. (Ed.), The geology of Sussex; or the geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. 2nd edition W. J. Smith, Brighton, pp. 377–380.
Woodward, H., 1900. Further Notes on Podophthalmous Crustaceans from the Upper Cretaceous Formation of British Columbia. Geological Magazine 7 302-401 and 433-435..
von Zittel, K.A., 1885. Handbuch der Palaeontologie **1** (2) (Arthropoda, Decapoda). , pp. 523–721.

Annexe 4

DEVILLEZ J. & CHARBONNIER S. 2017. The genus *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications. *Bulletin de la Société Géologique de France* 188 (3) : 1-10.



Bull. Soc. géol. Fr.
BSGF - Earth Sciences Bulletin 2017, 188, 15
© J. Devillez and S. Charbonnier, Published by EDP Sciences 2017
DOI: 10.1051/bsgf/2017178

BSGF
Earth Sciences Bulletin

Available online at:
www.bsgf.fr

OPEN ACCESS

The genus *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications

Julien Devillez[1,2,*] and Sylvain Charbonnier[1,2]

[1] Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France
[2] Centre de recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, CR2P, UMR 7207, Sorbonne Universités, MNHN, UPMC, CNRS, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, France

Abstract – Among Erymidae Van Straelen, 1925 (Van Straelen V. 1925. Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique* 7: 1–462), typical Mesozoic crustaceans, the genus *Eryma* Meyer, 1840 (Meyer H. von. 1840a. Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* 576–587) includes the largest number of species, mainly from Jurassic deposits. However, the lack of clear diagnoses for erymid genera has led to mistakes in generic assignments and to the establishment of redundant genera. The review of the concept of *Eryma* herein presents an attempt to clarify its diagnosis, mainly supported by the carapace groove pattern and the morphology of chelae of the first pair of pereiopods, and to emphasize its systematic implications. Thus, we maintain the synonymy of *Klytia* Meyer, 1840, *Bolina* Münster, 1839 (Münster G. 1839. Decapoda Macrura. Abbildung und Beschreibung der Fossilen Langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. *Beiträge zur Petrefaktenkunde* 2: 1–88) (sensu Étallon [Étallon A. 1859. Description des crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bulletin de la Société géologique de France* 16: 169–205]), and *Erymastacus* Beurlen, 1928 (Beurlen K. 1928. Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. *Palaeontographica* 70: 115–278) with *Eryma*. Moreover, a review of the genera *Protoclytiopsis* Birshtein, 1958 (Birshtein JA. 1958. Ein Vertreter der ältesten Ordo der Crustacea Decapoda Protoclitiopsis antiqua gen. nov. sp. nov. aus dem Permo West-Sibiriens. *Doklady Akademii Nauk, SSSR* 122: 477–480), and *Galicia* Garassino and Krobicki, 2002 (Garassino A, Krobicki M. 2002. *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 29: 51–59), reveals the presence of a junction between the postcervical and branchiocardiac grooves. This feature is diagnostic of *Eryma* and supports the integration of these genera into the synonymy of *Eryma*. The addition of *Protoclytiopsis* to the synonymy of *Eryma* makes *Eryma antiquum* (Birshtein, 1958) nov. comb. the oldest representative of the genus and of the family, extending its stratigraphic range to the Late Permian (Changhsingian). Thus, this work also emphasizes that Erymidae crossed the Permian-Triassic boundary.

Keywords: lobsters / Mesozoic / new synonyms / Permian / Poland / Russia

Résumé – Le genre *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea : Decapoda : Erymidae) : nouveaux synonymes, implications systématique et stratigraphique. Parmi les Erymidae Van Straelen, 1925 (Van Straelen V. 1925. Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique* 7: 1–462), crustacés typiques du Mésozoïque, *Eryma* Meyer, 1840 (Meyer H. von. 1840a. Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* 576–587) est le genre regroupant le plus grand nombre d'espèces principalement dans les dépôts jurassiques. Cependant, le manque de clarté des diagnoses des genres d'Erymidae a mené à des erreurs dans les identifications génériques ainsi qu'à l'instauration de genres redondants. La révision du concept du genre *Eryma* présentée ici est donc l'occasion de proposer une diagnose clarifiée, reposant essentiellement sur l'architecture des sillons de la carapace et la

* Corresponding author: jdeville@edu.mnhn.fr

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

morphologie des pinces de la première paire de péréiopodes, et d'en souligner les implications systématiques. Ainsi, la mise en synonymie avec *Eryma* des genres *Klytia* Meyer, 1840, *Bolina* Münster, 1839 (Münster G. 1839. Decapoda Macrura. Abbildung und Beschreibung der Fossilen Langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. *Beiträge zur Petrefaktenkunde* 2: 1–88) (sensu Étallon [Étallon A. 1859. Description des crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bulletin de la Société géologique de France* 16: 169–205]) et *Erymastacus* Beurlen, 1928 (Beurlen K. 1928. Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. *Palaeontographica* 70: 115–278) est ici confirmée. De plus, la révision des genres *Protoclytiopsis* Birshtein, 1958 et *Galicia* Garassino and Krobicki, 2002 (Garassino A, Krobicki M. 2002. *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 29: 51–59) révèle la présence d'une jonction entre les sillons postcervical et branchiocardiaque. Ce caractère diagnostique d'*Eryma* justifie l'intégration de ces deux genres dans la synonymie d'*Eryma*. L'ajout de *Protoclytiopsis* à la synonymie d'*Eryma* fait d'*Eryma antiquum* (Birshtein, 1958) nov. comb. le plus ancien représentant du genre et de la famille, repoussant son extension stratigraphique à la fin du Permien (Changhsingien). Ainsi, ce travail met en lumière le fait que les Erymidae ont franchi la limite Permien-Trias.

Mots clés : homards / Mésozoïque / nouveaux synonymes / Permien / Pologne / Russie

1 Introduction

Eryma Meyer, 1840 is a genus of typical Mesozoic crustaceans. It is known by many fossils supporting the greatest number of described species among Erymidae Van Straelen, 1925 (Schweitzer *et al.*, 2010; Hyžný *et al.*, 2015). *Eryma* is well known in European Jurassic and Early Cretaceous deposits (Carter, 1886; Étallon, 1859, 1861; Oppel, 1861, 1862; Ferry, 1865; Krause, 1891; Lahusen, 1894; Harbort, 1905; Van Straelen, 1920, 1925; Hée, 1924; Beurlen, 1928; Woods, 1925–1931; Birshtein, 1956; Förster, 1965, 1966; Martill, 1991; Garassino, 1996; Schweigert *et al.*, 2000; Fischer, 2003; Etter, 2004; Carpentier *et al.*, 2006; Garassino and Schweigert, 2006; Charbonnier, 2009; Schweitzer *et al.*, 2009; Charbonnier *et al.*, 2010, 2012, 2014, in press; Bravi *et al.*, 2014; Devillez *et al.*, 2016), and some occurrences are also reported throughout the world: in Middle East (Roger, 1946; Förster and Seyed-Emani, 1982; Garassino, 1994), in Africa (Beurlen, 1933; Secrétan, 1984), in North America (Rathbun, 1923, 1926; Feldmann and Titus, 2006) in Latin America (Aguirre-Urreta and Ramos, 1981; Aguirre-Urreta, 1989; J. Luque, pers. com.), in Antarctic (Taylor, 1979) and in Japan (Karasawa *et al.*, 2008; Kato *et al.*, 2010; Devillez *et al.*, 2016).

Currently, the carapace groove pattern of erymid lobsters is the main feature used for genera and species distinction (Van Straelen, 1925; Förster, 1966; Glaessner, 1969). However, the lack of clear generic diagnoses in the works of the nineteenth century and the different states of preservations of crustaceans has led to confusions about the concept of *Eryma*, and descriptions of redundant genera as consequences (*Bolina* Münster, 1839, *Eryma* and *Klytia* Meyer, 1840 sensu Étallon [1859]). Such confusions persist nowadays but some recent works have attempted to bring clear elements for erymid lobsters discrimination (Hyžný *et al.*, 2015; Devillez *et al.*, 2016).

This work aims to clarify the concept of *Eryma* on the basis of the carapace groove pattern and the morphology of the first pereiopod chelae. It also emphasizes systematic and stratigraphic implications of such clarification.

2 Material and methods

The studied material includes 42 specimens from the palaeontological collections of European institutions (Tab. 1). Except fossils from the Solnhofen Lithographic Limestones, most of the studied specimens are fragmentary with only isolated carapaces or chelae preserved. They were mostly studied using a CETI Belgium MEDO binocular microscope. Line drawings were prepared by the first author.

3 Systematic palaeontology

MALACOSTRACA Latreille, 1802
DECAPODA Latreille, 1802
ERYMIDA sensu Schram and Dixon, 2004
Superfamily ERYMOIDEA Van Straelen, 1925
Family ERYMIDAE Van Straelen, 1925

Preliminary remark. – Throughout the literature Erymidae has been included within Astacidea Latreille, 1802 (Van Straelen, 1925; Glaessner, 1969; Aguirre-Urreta, 1989; Schweigert *et al.*, 2000; Garassino and Krobicki, 2002; Crônier and Courville, 2004; Feldmann and Titus, 2006; Garassino and Schweigert, 2006; Schweigert, 2013; Charbonnier *et al.*, 2013), or within Glypheidea Zittel, 1885 (De Grave *et al.*, 2009; Schweitzer *et al.*, 2010; Wahle *et al.*, 2012; Karasawa *et al.*, 2013; Feldmann *et al.*, 2015). Recent phylogenetic analysis of Charbonnier *et al.* (2015) questioned the assignment of Erymidae to Glypheidea. Then, following Hyžný *et al.* (2015), we consider the systematic position of the Erymidae as uncertain and do not list the taxonomic rank beyond the superfamily. Hence, following Schram and Dixon (2004), we only include the Erymidae in a separate clade, Erymida.

Genus *Eryma* Meyer, 1840
(Fig. 1A-C)
Eryma Meyer, 1840: 587.
Klytia Meyer, 1840: 19.
Bolina Münster, 1839 *sensu* Étallon (1859: 192) (non Mertens, 1833).

Table 1. List of the examined material.

Taxa	Examined material	Ages	Localities
Eryma Meyer, 1840			
Eryma antiquum (Birshtein, 1958) nov. comb.	holotype PIN 1453	Changhsingian	Russia
Eryma modestiforme (Schlotheim, 1822)	MNHN.F.B13446, 13450, A33507	Tithonian	Germany
	MNHN.F.A32408	Kimmeridgian	
Eryma ornati (Quenstedt, 1857)	lectotype GPIT/CU/00349	Callovian	Germany
Eryma sinemuriana (Garassino, 1996)	holotype MSNM il3517, 3 paratypes MSNM i9887, il0357, il0450	Sinemurian	Italy
Eryma sulcatum Harbort, 1905	neotype SM B11437	Hauterivian	United Kingdom
Eryma ventrosum (Meyer, 1835)	holotype lost, cast MNHN.F.B12484	Oxfordian	France
	— 13 additional specimens MNHN.F.A29459, A29463, A29465, A29466, A29467, A29468, A29469, A29472, A29473, A29476, A29486, A29560, NHMUK In.27134, In.27146		France, United Kingdom
	— 3 additional specimens MNHN.F.B12479, A29484, A29584 (syntypes of *Bolina ventrosa major* Étallon, 1859)		France
	— 4 additional specimens OSUG UJF-ID 11906 and 11895 (figured as *Eryma cumonti* by Charbonnier *et al.* [2010: figs 3b, 4e]); OSUG UJF-ID 11543 (figured as *Eryma mandelslohi* by Charbonnier *et al.* [2010: fig. 4d]), 11544.	Callovian	France
	—2 additional specimens KSGRA/AGH/K/4 (holotype of *Galicia marianae* Garassino and Krobicki, 2002), KSGRA/AGH/K/5 (holotype of *G. marianae*)	Oxfordian	Poland
Eryma vocontii Devillez *et al.*, 2016	holotype MNHN.F.A57457, paratype MNHN.F. A57458	Albian	France
Bolina Münster, 1839			
Bolina girodi Étallon, 1859	syntype MNHN.F.A29783	Bathonian	France
Palaeastacus Bell, 1850			
Palaeastacus meyeri (Garassino, 1996) nov. comb.	holotype MSNM i7606, 3 paratypes MSNM i9871, i9893, i9895	Sinemurian	Italy
Incertae sedis			
Erymastacus (?) hoerstgenensis Bachmayer & Malzahn, 1983	holotype GPANM 1982/106	Late Permian	Germany

Protoclytiopsis Birshtein, 1958: 477. nov. syn.

Galicia Garassino and Krobicki, 2002: 55. nov. syn.

Eryma – Oppel (1862: 20). – Zittel (1885: 693). – Méchin (1901: 74). – Van Straelen (1925: 233). – Rathbun (1926: 127). – Secrétan (1964: 61). – Förster (1966: 88). – Glaessner (1969: R455). – Aguirre-Urreta and Ramos (1981: 609). – Secrétan (1984: 516). – Aguirre-Urreta (1989: 513). – Crônier and Courville (2004: 1004). – Feldmann and Titus (2006: 63). – Feldmann and Haggart (2007: 1792). – Hyžný *et al.* (2015: 375). – Feldmann *et al.* (2015: 1).

Clytia – Beurlen (1928: 165).

Protoclytiopsis – Förster (1966: 86). – Feldmann *et al.* (2015: 10).

Klytia – Glaessner (1969: R456).

Galicia – Feldmann *et al.* (2015: 3).

Type species.–*Macrourites modestiformis* Schlotheim, 1822, by subsequent designation of Glaessner (1929).

Included species. – A list of fossil species of *Eryma*, including 60 species, has been done by Schweitzer *et al.* (2010). However, this work is a compilation, and the species of *Eryma* need a careful review as suggested by Bravi *et al.* (2014) and Hyžný *et al.* (2015). Such review requires the examination of the type material of all included species, so the proposition of a new list is beyond the aims of the present contribution.

Emended diagnosis.–Fusiform intercalated plate; deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; short gastro-orbital groove originating as a slight median inflexion of cervical groove; postcervical groove joined medially to branchiocardiac groove; branchiocardiac groove strongly inclined, joined to hepatic groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove and to ventral margin; inflated ω area; cephalic region with two divergent rows of tubercles: orbital row with strong distal spine

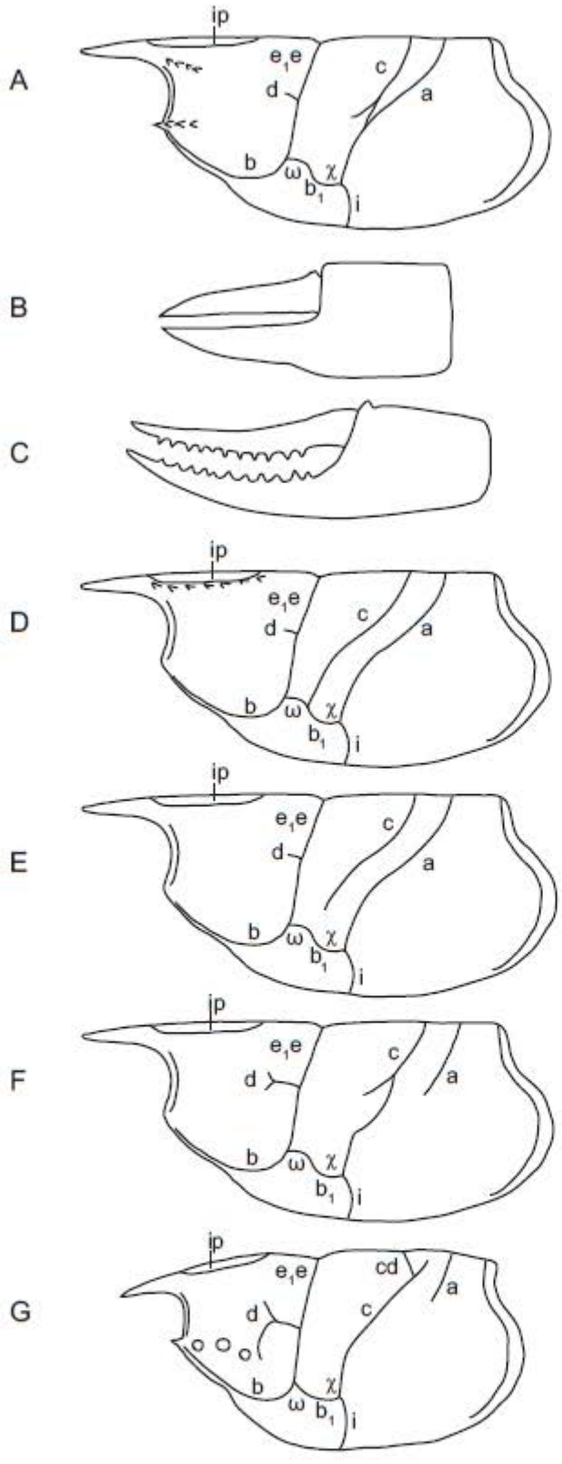


Fig. 1. Line drawings of carapaces and P1 chelae of erymid lobsters. A–C, *Eryma* Meyer, 1840: carapace (A), P1 chela form I (B), P1 chela form II (C); D, carapace of *Palaeastacus* Bell, 1850; E, carapace of *Stenodactylina* Beurlen, 1928; F, carapace of *Enoploclytia* M'Coy, 1849; G, carapace of *Pustulina* Quenstedt, 1857. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; cd: cardiac groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ip: intercalated plate; ω: attachment site of mandibular muscle; χ: attachment site of adductor testis muscle. Line drawings: J. Devillez and S. Charbonnier.

and antennal row with strong distal antennal spine; chelate P1-P3; P1 chelipeds without prominent spines and with homogeneous ornamentation; P1 propodus dorso-ventrally compressed with narrow inner and outer margins; P1 with narrow dactylar bulge; fingers longer than P1 propodus, equal in length, narrowing gradually to distal extremity; index wider than dactylus (modified after Devillez *et al.*, 2016).

Comments. – According to Hyžný *et al.* (2015), followed by Devillez *et al.* (2016), we distinguish two forms of P1 chelae: form I (Fig. 1B) with short rectangular propodus and straight fingers, slightly longer than the propodus; form II (Fig. 1C) with an elongate sub-rectangular or trapezoidal propodus bearing elongated fingers, usually curved inward.

The most recent diagnoses of *Eryma* proposed by Feldmann and Titus (2006), Hyžný *et al.* (2015) and Feldmann *et al.* (2015) are relatively broad, particularly about the characteristics of the groove pattern. So, among the erymid lobsters, *Eryma* is the only genus exhibiting a junction between postcervical and branchiocardiac grooves. Other erymids such as *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Fig. 1F) and *Pustulina* Quenstedt, 1857 (Fig. 1G) show a reduced branchiocardiac groove only joined to dorsal margin, while it is well-developed and joined to the posterior extremity of the hepatic groove in *Palaeastacus* Bell, 1850 (Fig. 1D) and *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Fig. 1E) (Devillez *et al.*, 2016).

Discussion. – Meyer (1840) established two genera: (1) *Eryma* for small crustaceans from the Solnhofen Lithographic Limestones, previously assigned to *Glyphea* Meyer, 1835 by Münster (1839) (Fig. 2A), and (2) *Klytia* with *Klytia ventrosa* (Meyer, 1835) (Oxfordian, Haute-Saône, France) (Fig. 2C-D), and *Klytia mandelslohi* Meyer, 1840 (Oxfordian, Baden-Württemberg, Germany). According to Étallon (1859), the different states of preservation between the strongly compressed fossils from Solnhofen and the three-dimensionally preserved ones from Haute-Saône and Baden-Württemberg probably prevented Meyer (1840b) to assign them to the same genus. However, *Klytia* was clearly established based on the junction between postcervical and branchiocardiac grooves (see Meyer [1840b: 20]), which supports the synonymy between *Eryma* and *Klytia*. This synonymy was followed by numerous subsequent authors (*e.g.*, Oppel, 1862; Van Straelen, 1925; Förster, 1966) even if some authors maintained the distinction between the two genera (*e.g.*, Beurlen, 1928; Glaessner, 1929). After some hesitation, Glaessner (1969: R626) re-established the synonymy, which has been commonly accepted since then.

Münster (1839) erected *Bolina* with two new species from the Solnhofen Lithographic Limestones: *Bolina pustulosa* and *Bolina angusta*. Later, Étallon (1859) proposed an emended description for *Bolina*. He described the groove pattern as follows: there are three oblique, wide and deep transverse grooves; the first (cervical groove) is inflected forward and the two others (postcervical and branchiocardiac grooves) are dorsally close, joining each other at carapace mid-height. The carapace groove pattern of *Bolina* sensu Étallon (1859) clearly fits the diagnosis of *Eryma* and does not fit the descriptions of *Bolina pustulosa* and *Bolina angusta*, which are clearly not erymid lobsters. Moreover, Oppel (1861) proposed the new genera *Stenochirus* (type species: *Bolina angusta*) and *Pseudastacus* (type species: *Bolina pustulosa*) and remarked that *Bolina* Münster, 1839 was preoccupied by *Bolina* Mertens, 1833 (Cnidaria).

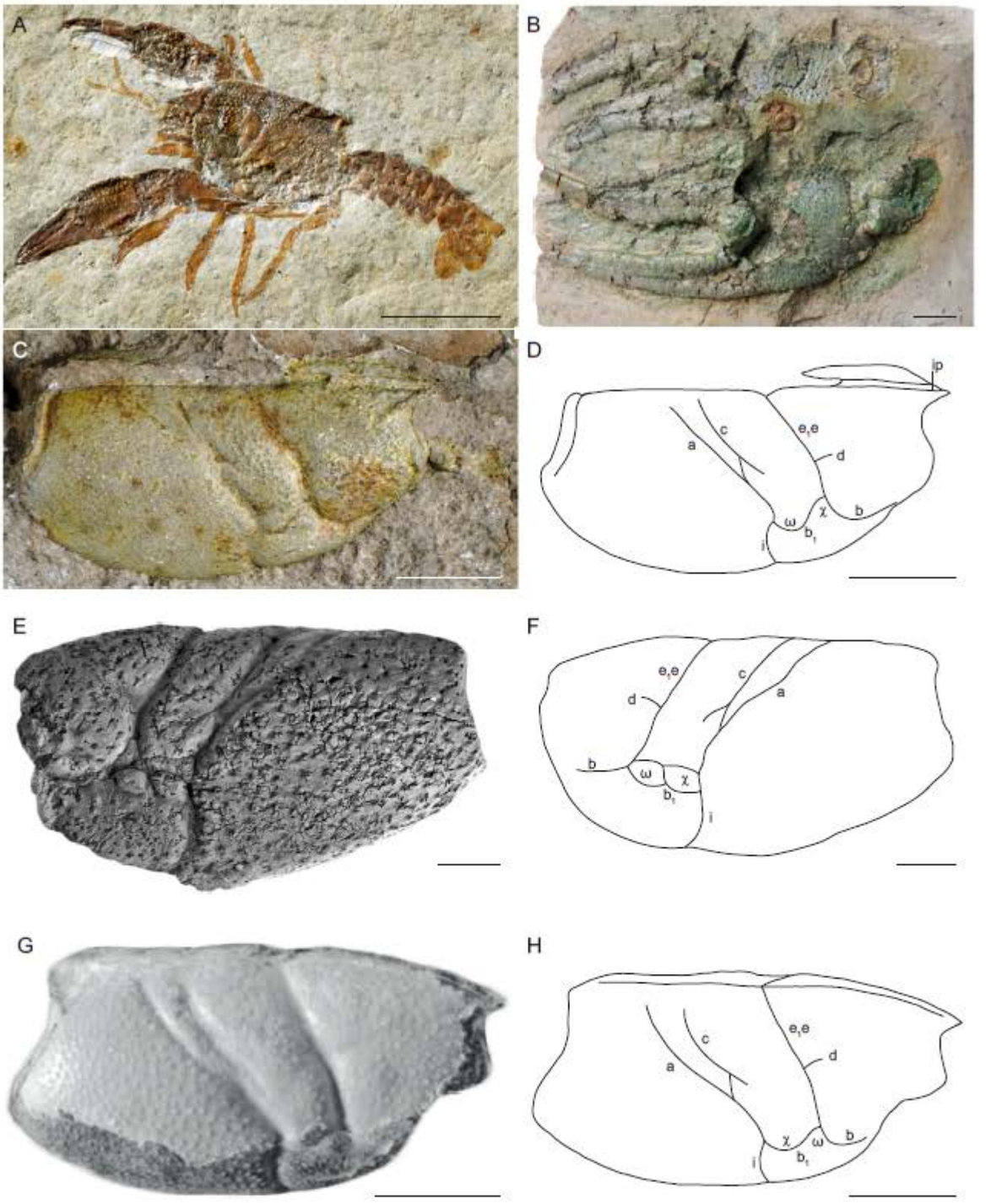


Fig. 2. *Eryma* representatives from Late Permian and Jurassic. A, specimen MNHN.F.B13450 of *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) from the Tithonian of Solnhofen, Germany; B, P1 chelae of the lectotype GPIT/CU/00349 (Quenstedt coll.) of *Eryma ornatum* (Quenstedt, 1857) from the Callovian of Gammelshausen, Germany ; C–D, cast of the holotype MNHN.B.12484 of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1840) from the Oxfordian of Calmoutier, France: carapace (C) and line drawing (D); E–F, holotype PIN 1453 of *Protoclytiopsis antiqua* Birshtein, 1958 from the Changhsingian of Ust-Jenisseisk, Russia: carapace (E) and line drawing (F); G–H, holotype KSGR/AGH/K/4 of *Galicia marianae* Garassino and Krobicki, 2002 from the Oxfordian of Rudno, Poland: carapace (after Garassino and Krobicki: fig. 7) (C) and line drawing (D). Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ip: intercalated plate; ω: attachment site of mandibular muscle; χ: attachment site of adductor testis muscle. Scale bars = 10 mm. Photographs: L. Cazes (A), G. Schweigert (B), J. Devillez (C), F. Schram (E). Line drawing: J. Devillez.

Beurlen (1928) established the genus *Erymastacus* to accommodate erymid lobsters only known by P1 chelae bearing very long fingers, and previously assigned to *Eryma*. Later, Glaessner (1929) subsequently designated *Glyphea ornati* Quenstedt, 1857 as type species for *Erymastacus*. Throughout the literature this genus was regarded as a junior synonym of *Eryma* (Förster, 1966; Glaessner, 1969; Schweitzer *et al.*, 2010; Feldmann *et al.*, 2015) or as a distinct genus (Secrétan, 1964; Schweigert *et al.*, 2000; Schweigert and Garassino, 2003; Hyžný *et al.*, 2015). Careful examination of the lectotype of *Glyphea ornati* (Fig. 2B) leads us to regard it as P1 chelae of *Eryma*, belonging to form II because of the trapezoidal shaped propodus, the inward curvature of fingers and the index width greater than that of dactylus. In conclusion, we agree with Förster (1966), Glaessner (1969), Schweitzer *et al.* (2010), Feldmann *et al.* (2015) and Devillez *et al.* (2016), by maintaining the synonymy between *Erymastacus* and *Eryma*.

Birshtein (1958) erected the new genus *Protoclytiopsis* with *Protoclytiopsis antiqua* (Changhsingian, Siberia, Russia) as the type species. This species is known by a single laterally crushed carapace. Förster (1966) pointed out the close similarity between the carapace groove pattern of this species and that of *Eryma* spp. Finally, he included *Protoclytiopsis* within the subfamily Eryminae Beurlen, 1928. Förster's opinion was followed by Glaessner (1969) but not by Karasawa *et al.* (2013), Feldmann *et al.* (2012) and Feldmann *et al.* (2015), who assigned *Protoclytiopsis* within the family Clytiopsidae Beurlen, 1927 (*pro* Clytiopsinae Beurlen, 1927, which was elevated to family rank by Amati *et al.* [2004]).

Our examination of the photograph of the holotype of *Protoclytiopsis antiqua* reveals the presence of the typical grooves of the Erymidae: deep cervical groove, gastro-orbital groove present, postcervical and branchiocardiac grooves almost parallel. Moreover, the postcervical and branchiocardiac grooves are joined medially, as in *Eryma* (Fig. 2E-F). In conclusion, we consider *Protoclytiopsis* as a junior synonym of *Eryma* and the new combination *Eryma antiquum* (Birshtein, 1958) is herein proposed.

Garassino and Krobicki (2002) erected the new genus *Galicia* with *Galicia marianae* (Oxfordian; southern Poland) as the type species. Most of the authors assigned this genus to the family Erymidae (Garassino and Krobicki, 2002; Schweitzer *et al.*, 2010; Karasawa *et al.*, 2013; Feldmann *et al.*, 2015) while others included it in the family Clytiopsidae because of the absence of intercalated plate (Feldmann *et al.*, 2012). Our review of the holotype indicates a carapace shape and a groove pattern typical of an Erymidae (subcylindrical carapace, deep cervical groove, gastro-orbital groove present, postcervical and branchiocardiac grooves almost parallel). Moreover, the carapace groove pattern exhibits the junction between the postcervical and the branchiocardiac grooves which is diagnostic of the genus *Eryma* (Fig. 2G-H). Hence, we consider *Galicia* to be a junior synonym of *Eryma*.

In addition, *Galicia marianae* exhibits a carapace with the following morphological characters: a wide branchial region, a well-marked gastro-orbital groove, subparallel postcervical and branchiocardiac grooves, slightly concave forward, a short branch extends the postcervical groove under its junction with branchiocardiac groove, a slightly inflated ω area and a flat χ area, an ornamentation made of fine tubercles. The carapace groove pattern and ornamentation are very similar to those of the well-known *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) from the Terrain à Chailles Formation (Oxfordian, Haute-Saône, France) (Meyer, 1840b; Bronn, 1851–1852; Étallon, 1859; Van Straelen, 1925; Charbonnier *et al.*, 2012) (Fig. 2C-D). Hence, we consider *G. marianae* to be a junior synonym of *E. ventrosum*.

4 Stratigraphic implications

Until now, *Eryma* extended from Sinemurian (Early Jurassic), with *E. meyeri* Garassino, 1996, to Albian (Early Cretaceous), with *E. vocontii* Devillez *et al.*, 2016.

However, our examination of the holotype MSNM i7606 of *E. meyeri* (Osteno, Italy) reveals morphological characters diagnostic of *Palaeastacus* Bell, 1850: postcervical groove not joined medially to branchiocardiac groove but joined ventrally to hepatic groove, short and stout P1 chelae covered by spines (Fig. 3A-B). Thus, we propose the new combination: *Palaeastacus meyeri* (Garassino, 1996). Our review of the holotype MSNM il3517 of *Pustulina sinemuriana* Garassino, 1996, from the same locality (Osteno, Italy) reveals morphological characters diagnostic of *Eryma*: postcervical and branchiocardiac grooves joined medially, elongate P1 chelae (Fig. 3C-D). Thus, we propose the new combination: *Eryma sinemuriana* (Garassino, 1996).

Most of the described species of *Eryma* occurs in Jurassic (Fig. 2A-D, 2G-H, 3C-D) while only four species occurs in Early Cretaceous (Devillez *et al.*, 2016): *Eryma glaessneri* (Van Straelen, 1936) and *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 in Hauterivian (Fig. 3I-L), *Eryma nippon* Karasawa *et al.*, 2008 in Barremian and *E. vocontii* Devillez *et al.*, 2016, in Albian (Fig. 3E-H). Other *Eryma* species found in Late Cretaceous deposits were described from North America (*E. americanum* Rathbun, 1923, *E. flectum* Rathbun, 1926, *E. stantoni* Rathbun, 1935) and Lebanon (*E. cretaceum* Roger, 1946). After careful examination of the figures presented by Rathbun (1923, 1926, 1935) and according to Förster (1966: 125), we consider that the American species, only represented by fragments of specimens, are not representatives of Erymidae. As for the Lebanese species, we follow Charbonnier *et al.* (in press) with the placement in *Pustulina* Quenstedt, 1857.

Addition of *Protoclytiopsis* Birshtein, 1958 to the synonymy of *Eryma* extends the stratigraphic range of the genus *Eryma* to the Late Permian (Changhsingian). Previously, Bachmayer and Malzahn (1983) had doubtfully assigned to *Erymastacus* a poorly preserved P1 chela from the Late Permian of Germany: *Erymastacus* (?) *hoerstgenensis*. As Schweitzer *et al.* (2010) regarded *Erymastacus* as synonymous with *Eryma*, they listed the species within representatives of *Eryma*. Later, Karasawa *et al.* (2013) removed the species from Erymidae because of its angular propodus and the shape of its fingers. Examination of the figure of the holotype of *E. hoerstgenensis* leads us to support the opinion of Karasawa *et al.* (2013).

Thus, *Eryma antiquum* (Birshtein, 1958) nov. comb., is the only erymid lobster reported in the Paleozoic and the oldest known representative of *Eryma* and Erymidae.

Finally, it is worth pointing out that the gap of almost 50 million years without reported *Eryma* between its two oldest representatives (*E. antiquum* nov. comb. from the Changhsingian and *E. sinemuriana* nov. comb. from the Sinemurian) shows the lack of fossils in the record of *Eryma* during the Trias.

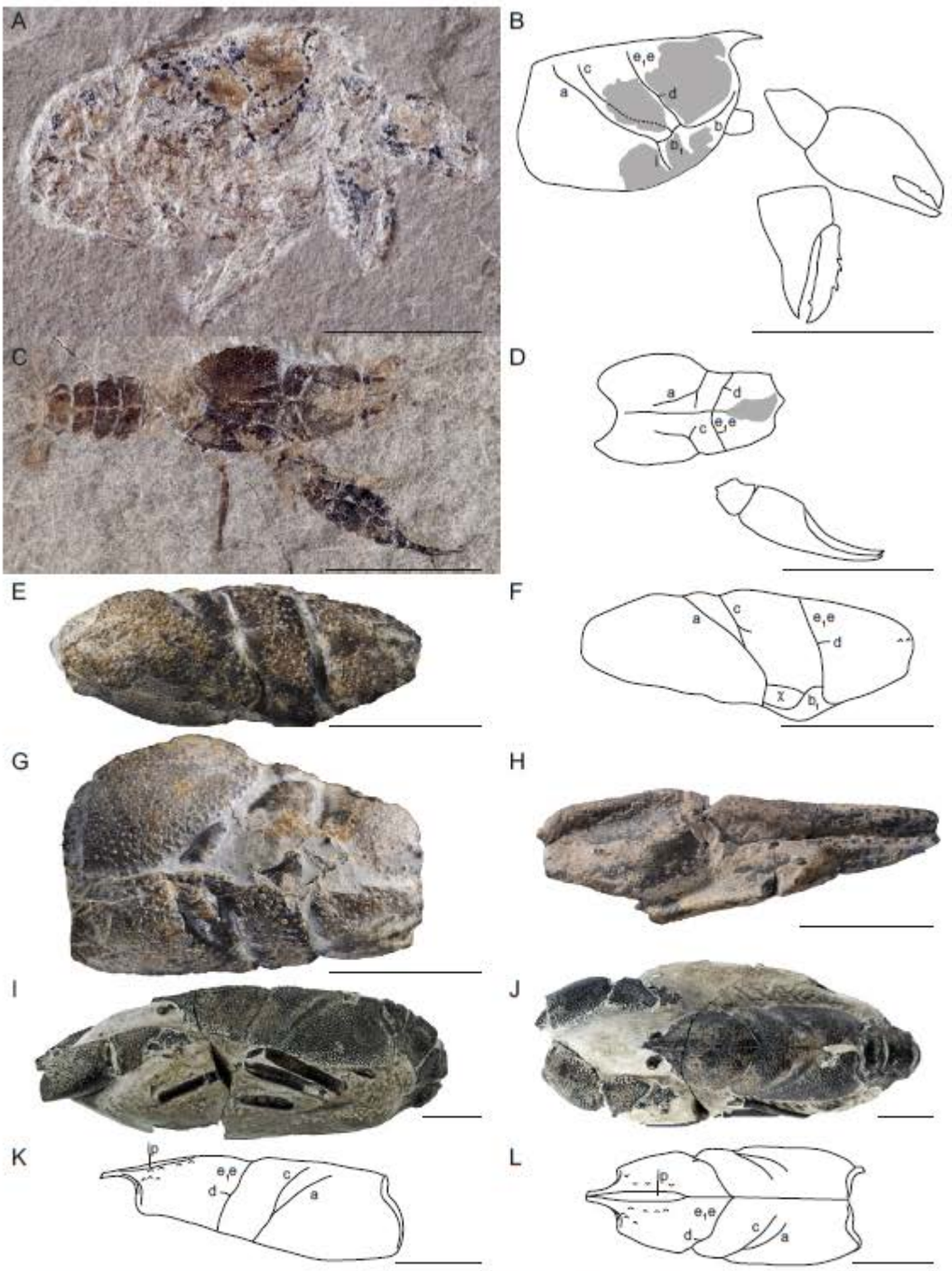


Fig. 3. Erymid lobsters from Early Jurassic and Early Cretaceous. A–B, holotype MSNM i7606 of *Palaeastacus meyeri* (Garassino, 1996), originally described as *Eryma*, from the Sinemurian of Osteno, Italy: whole specimen (A) and line drawing of the carapace and of the P1 chelae (B); C–D, holotype MSNM il3517 of *Eryma sinemuriana* (Garassino, 1996), originally described as *Pustulina*, from the Sinemurian of Osteno, Italy: whole specimen (C) and line drawing of the carapace and of the P1 chela (D); E–G, holotype MNHN.F.A57457 (Clément coll.) of *Eryma vocontii* Devillez *et al.*, 2016, from the Albian of Rosans, France: carapace in lateral view (E), line drawing (F) and carapace in dorsal view (G); H, paratype MNHN.F.A57458 (Clément coll.) of *Eryma vocontii* from the Albian of Rosans, France; I–L, Neotype SM B 11437 of *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 from the Hauterivian of Speeton, United Kingdom: specimen in lateral view (I), specimen in dorsal view (J), line drawing of the carapace in lateral view (K) and line drawing of the carapace in dorsal view (L). Scale bars = 10 mm. Abbreviations: a: branchiocardiac groove; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ip: intercalated plate; χ: attachment site of adductor testis muscle. Photographs: A. Garassino (A, B), L. Cazes (E, F), J. Devillez (G, H). Line drawings: J. Devillez.

5 Conclusions

A review of erymid genera leads us to consider *Protoclytiopsis* Birshtein, 1958, and *Galicia* Garassino and Krobicki, 2002, as junior synonyms of *Eryma*. Moreover, *Galicia marianae* Garassino and Krobicki, 2002, is herein considered to be a junior synonym of *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) on the basis of its carapace groove pattern and ornamentation. These additions into the synonymy of *Eryma* result in the extension of its stratigraphic range to Changhsingian (Late Permian). Thus, *Eryma* survived the Permian-Triassic mass extinction, commonly considered as the biggest of all major extinctions (Raup, 1979; Erwin, 1994; Stanley and Yang, 1994), with the occurrence of *Enoploclytia gardnerae* (Rathbun, 1935) in Mexican Paleocene deposits (Vega *et al.*, 2007), it is worth noting that Erymidae also survived the Cretaceous-Paleogene mass extinction. However, *E. gardnerae* is the last occurrence of erymid lobsters in the fossil record so they are considered to be extinct. The presence of an intercalated plate, an exclusive character of Erymidae, was recognized by Schram and Dixon (2004) in members of the extant family Enoplometopidae (Saint Laurent, 1988). This observation leads us to question the link between Erymidae and Enoplometopidae.

Acknowledgments. We wish to thank Claire Mellish (Natural History Museum, London, United Kingdom), Fabienne Giraud-Guillot (Université Joseph Fournier – Institut Dolomieu, Grenoble, France), Liz Harper and Matt Riley (Sedgwyck Museum, Cambridge, United Kingdom) for the access to the collections of their respective institutions.
We are also grateful to A. Garassino (Museo di Storia Naturale di Milano, Italy), G. Schweigert (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany), F. Schram (University of Washington Seattle, Seattle, USA) and R. Feldmann (Kent State University, Kent, USA) who provided the pictures the type material of the erymid lobsters from Italy, Germany and Russia.
We also really thank Jean-Michel Pacaud (MNHN, Paris, France), for helping to solve some nomenclatural complications and Lilian Cazes (MNHN, Paris, France) for the photographs of some specimens.
Finally, we reiterate our thanks to Professor Rodney Feldmann for his constructive comments which greatly improved our original manuscript.
This paper is a contribution to the UMR 7207 CR2P, CNRS-MNHN-UPMC and to the "Département Histoire de la Terre" (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Abbreviations

GPANM	Naturhistorisches Museum, Wien (Austria)
KSGR	Department of Stratigraphy and regional geology of the University of mining and metallurgy, Kraków (Poland)
MNHN.F	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France)
MSNM	Museo di Storia Naturale di Milano (Italy)
NHMUK	Natural History Museum, London (United Kingdom)
OSUG	Observatoire des Sciences de l'Univers, Grenoble (France)
PIN	Palaeontological Institute, Moscow (Russia)
SM	Sedgwyck Museum, Cambridge (United Kingdom)
ω	Attachment site of mandibular muscle
χ	Attachment site of adductor testis muscle
P1-P3	Pereiopods 1 to 3

References

Aguirre-Urreta MB. 1989. The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. *Palaeontology* 32(3): 499–552.

Aguirre-Urreta MB, Ramos VA. 1981. Crustaceos Decapodos del Cretacico Inferior de la Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur* 2: 599–623.

Amati L, Feldmann RM, Zonneveld J-P. 2004. A new family of Triassic lobsters (Decapoda: Astacidea) from British Columbia and its phylogenetic contest. *Journal of Paleontology* 78(1): 150–158.

Bachmayer F, Malzahn E. 1983. Der erste Nachweis eines decapoden Krebses im niederrheinischen Kupferschiefer. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 85(A): 99–106.

Bell T. 1850. Notes on the Crustacea of the Chalk Formation. In: Dixon F, ed. *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. London: Longman, Brown, Green and Longmans, pp. 344–345.

Beurlen K. 1927. Zur Stammesgeschichte der jurassischen Macruren. *Paläeontologische Zeitschrift* 70: 115–278.

Beurlen K. 1928. Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. *Palaeontographica* 70: 115–278.

Beurlen K. 1933. Crustacea Decapoda aus den Tendaguru-schichten. *Palaeontographica* suppl. 7(2): 89–94.

Birshtein JA. 1956. Desyatinogie rakobrznye paleogena Fergany. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva ispytatelei prirody* 61: 63–75.

Birshtein JA. 1958. Ein Vertreter der ältesten Ordo der Crustacea Decapoda Protoclitiopsis antiqua gen. nov. sp. nov. aus dem Permo West-Sibiriens. *Doklady Akademii Nauk, SSSR* 122: 477–480.

Bravi S, Garassino A, Bartiromo A, Audo D, Charbonnier S, Schweigert G, *et al.* 2014. Middle Jurassic Monte Fallano Plattenkalke (Campania, southern Italy): first report on terrestrial plants, decapod crustaceans and fishes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 272(1): 79–107.

Bronn HG. 1851–1852. Dritte Periode. Oolithen-gebirge. In: Bronn HG, Roemer F, eds. *Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-formationen bezeichendstein Versteinerungen, part. 4*. Stuttgart: E. Schweitzerbart, 570 p.

Carpentier C, Breton G, Huault V, Lathuilière B. 2006. Crustacés décapodes du Kimméridgien de Bure (Lorraine, France). *Geobios* 39: 617–629.

Carter JE. 1886. On the Decapod Crustaceans of the Oxford Clay. *The Quaterly Journal of the Geological Society of London* 42: 542–559.

Charbonnier S. 2009. Le Lagerstätte de La Voulte un environnement bathyal au Jurassique. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 199: 272.

Charbonnier S, Vannier J, Hantzpergue P, Gaillard C. 2010. Ecological significance of the arthropod fauna from the Jurassic (Callovian) La Voulte Lagerstätte. *Acta Palaeontologica Polonica* 55(1): 111–132.

Charbonnier S, Pérès D, Letenneur C. 2012. Exceptionally preserved crustaceans from the Oxfordian of eastern France (Terrain à Chailles Formation, Haute-Saône). *Geodiversitas* 34(3): 531–568.

Charbonnier S, Garassino A, Schweigert G, Simpson M. 2013. A worldwide review of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda, Glypheoidea). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 205: 304.

Charbonnier S, Garassino A, Schweigert G, Audo D, Fernandez S. 2014. New look at the lobster *Eryma greppini*, Oppel, 1861 (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Middle Jurassic of France and Switzerland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 272(3): 331–339.

Charbonnier S, Audo D, Barriel V, Garassino A, Schweigert G, Simpson M. 2015. Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. *Cladistics* 31: 231–249.

Charbonnier S, Audo D, Garassino A, Hyžný M. Fossil Crustacea of Lebanon. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle,* in press.

Crônier C, Courville P. 2004. A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of north-east France. *Palaeontology* 47(4): 999–1014.

De Grave S, Pontcheff ND, Ahyong ST, Chan T-Y, Crandall KA, Dworschak PC, *et al.* 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles Bulletin of Zoology* 21: 1–109.

Devillez J, Charbonnier S, Hyžný M, Leroy L. 2016. Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. *Geodiversitas* 38: 4.

Erwin DH. 1994. The Permo-Triassic extinction. *Nature* 367: 231–236.

Étallon A. 1859. Description des crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura. *Bulletin de la Société géologique de France* 16: 169–205.

Étallon A. 1861. Notes sur les crustacés jurassiques du bassin du Jura. *Mémoires de la Société de l'agriculture, des sciences et lettres de la Haute-Saône* 9: 129–171.

Etter W. 2004. Decapod crustaceans from the Middle Jurassic Opalinus Clay of northern Switzerland, with comments on crustacean taphonomy. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 97: 381–392.

Feldmann RM, Haggart JW. 2007. A new species of lobster (Astacidea, Erymidae) from the Smithers Formation (Middle Jurassic) of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 44: 1791–1796.

Feldmann RM, Titus AL. 2006. Eryma jungostrix n.sp. (Decapoda; Erymidae) from the Redwater Shale of the Stump Formation (Jurassic; Oxfordian) of Utah. *Journal of Crustacean Biology* 26 (1): 63–68.

Feldmann RM, Schweitzer CE, Shixue H, Qiyue Z, Changyoing Z, Tao X, *et al.* 2012. Macrurous Decapoda from the Luoping biota (Middle Triassic) of China. *Journal of Paleontology* 86(3): 425–441.

Feldmann RM, Schweitzer CE, Karasawa H. 2015. Crustacea. In: Selden PA, ed. *Treatise online, Part R (Revised), Arthropoda 4(1), Chapter 8I*. Lawrence, Kansas: University of Kansas Press, pp. 1–28.

Ferry M. De. 1865. Note sur les crustacés et les spongiaires de la base de l'étage Bathonien des environs de Macon. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 9: 365–376.

Fischer JC. 2003. Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 89: 223–252.

Förster R. 1965. Dekapoden der Neuburger Bankkalke (Mittel-Tithon) von Neuburg an der Donau. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 5: 137–149.

Förster R. 1966. Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. *Palaeontographica* A125(4–6): 61–175.

Förster R, Seyed-Emani K. 1982. First occurrence of Eryma bedelta (Quenstedt) (Crustacea, Decapoda) from the Aalenian of Iran. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 22: 41–45.

Garassino A. 1994. The macruran decapod crustaceans of the Upper Cretaceous of Lebanon. *Paleontologia Lombarda* (nuova serie) 3: 1–27.

Garassino A. 1996. The family Erymidae Van Straelen, 1924 and the superfamily Glypheoidea Zittel, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia natural in Milano* 135: 333–373.

Garassino A, Krobicki M. 2002. *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 29: 51–59.

Garassino A, Schweigert G. 2006. The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I. Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. *Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 34(1): 1–64.

Glaessner MF. 1929. Crustacea Decapoda. In: Pompeckj JF, ed. *Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 41*. Berlin: W. Junk, pp. 1–464.

Glaessner MF. 1969. Decapoda. In: Moore RC, ed. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4(2)*. Lawrence, Kansas: Geological Society of America, Boulder, Colorado, and University of Kansas Press, pp. 399–533.

Harbort E. 1905. Die Fauna der Schaumburg-Lippeschen Kreidemulde. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge* 45: 10–22.

Hée A. 1924. Catalogue critique des crustacés jurassiques du Calvados et de l'Orne. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 7(6): 126–157.

Hyžný M, Schlögl J, Charbonnier S, Schweigert G, Rulleau L, Gouttenoire M. 2015. Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Belmont (Beaujolais, France). *Geobios* 48: 371–384.

Karasawa H, Ohara M, Kato H. 2008. New records for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 60(1): 101–110.

Karasawa H, Schweitzer CE, Feldmann RM. 2013. Phylogeny and Systematics of extant and extinct lobsters. *Journal of Crustacean Biology* 33(1): 78–123.

Kato H, Takahashi T, Taira M. 2010. Late Jurassic decapod crustaceans from Northeast Japan. *Palaeontology* 53(4): 761–770.

Krause HPG. 1891. Die Decapoden des norddeutschen Jura. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 43: 171–225.

Lahusen J. 1894. Über die russischen Krebsreste aus den jurassischen Ablagerungen und derunteren Wolgastufe. *Verhandlungen der Russischen Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft* 31(2): 313–324.

Latreille PA. 1802. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Tome 3. Paris:F. Dufart, 468 p.

Martill DM. 1991. Other invertebrates. In: Martill DM, Hudson JD, eds. *Fossils of the Oxford clay*. Dorchester: H. Ling, 285 p.

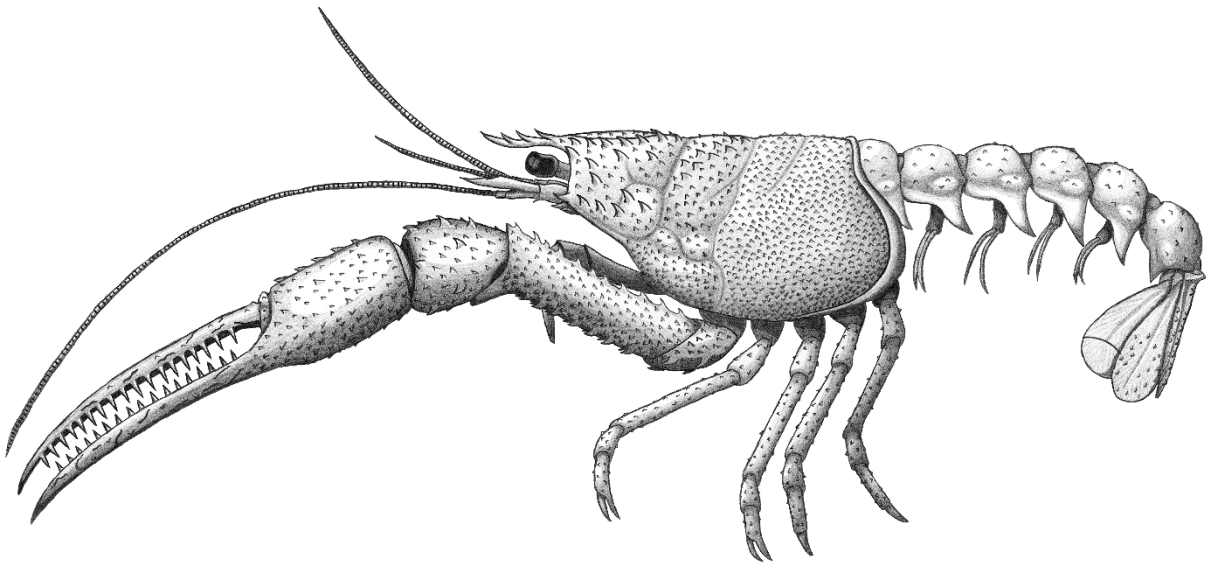
M'Coy F. 1849. On the classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection

at Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology* 4(2): 330–335.
Méchin A. 1901. Sur quelques formes nouvelles du genre *Eryma* (Astacomorpha fossiles) du Jurassique de Lorraine. *Bulletin des Séances de la Société des Sciences de Nancy* 2(3): 73–84.
Mertens H. 1833. Beobachtungen und Untersuchungen über die Beroëartigen Akalephen. *Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg* 2(6): 479–543.
Meyer H. von. 1835. Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* 328–329.
Meyer H. von. 1840a. Briefliche Mittheilungen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* 576–587.
Meyer H. von. 1840b. Neue Gattungen fossiler Krebse aus Gebilden vom bunten Sandstein bis in die Kreide. E. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagshandlung, 28 p.
Münster G. 1839. Decapoda Macrura. Abbildung und Beschreibung der Fossilen Langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. *Beiträge zur Petrefaktenkunde* 2: 1–88.
Oppel A. 1861. Die Arten der Gattungen Eryma, Pseudastacus, Magila und Etallonia. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg* 17: 355–361.
Oppel A. 1862. Ueber jurassische Crustaceen (Decapoda macrura). *Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des koeniglich Bayerischen Staates* 1: 1–120.
Quenstedt FA. 1856–1857. Der Jura. H. Tübingen: Laupp, 842 p.
Rathbun MJ. 1923. Decapod Crustaceans from the Upper Cretaceous of North Carolina. *North Carolina Geological and Economic Survey* 5: 403–408.
Rathbun MJ. 1926. Arthropoda. In: Wade B, ed. *The Fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. Professional Paper* 137: 184–191.
Rathbun MJ. 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America Special Papers* 2: 1–160.
Raup DM. 1979. Size of the Permo-Triassic Bottleneck and its evolutionary implications. *Science* 206: 217–218.
Roger J. 1946. Les invertébrés des couches à poisons du Crétacé supérieur du Liban. *Mémoires de la Société Géologique de France* 51: 1–92.
Saint Laurent M. de. 1988. Enoplometopoidea, nouvelle superfamille de crustacés décapodes Astacidea. *Comptes rendus de l'Académie des sciences* 307(3): 59–62.
Schlotheim EF. von. 1822. Beiträge zur näheren Bestimmung der versteinerten und fossilen Krebsarten. *Nachträge zur Petrefaktenkunde,* Becker, Gotha 17–37.
Schram FR, Dixon CJ. 2004. Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistics data set. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 31: 1–19.
Schweigert G. 2013. A new record of the enigmatic lobster genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from the Middle Jurassic of south-western Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 87: 409–413.
Schweigert G, Garassino A. 2003. New studies of decapod crustaceans from the Upper Jurassic lithographic limestones of southern Germany. *Contributions to Zoology* 72: 173–179.
Schweigert G, Dietl G, Röper M. 2000. Die Panzerkrebse des Familie Erymidae Van Straelen (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* B 285: 1–25.
Schweitzer CE, Feldmann RM, Iuliana L. 2009. Fossil Crustacea (excluding Cirripedia and Ostracoda) in the University of Bucharest Collections, Romania, including two new species. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 35: 1–14.
Schweitzer CE, Feldmann RM, Garassino A, Karasawa H, Schweigert G. 2010. Systematic list of fossil decapod crustacean species. *Crustaceana Monographs* 10: 1–222.
Secrétan S. 1964. Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C, Sciences de la Terre* 14: 1–226.
Secrétan S. 1984. Présence d'*Eryma bedelta* (Crustacea Decapoda) dans le Bajocien du Maroc oriental. *Geobios* 17(4): 515–518.
Stanley SM, Yang X. 1994. A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. *Science* 266: 1340–1344.
Taylor BJ. 1979. Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports* 81: 1–39.
Van Straelen V. 1920. Sur des crustacés du Jurassique de la Nièvre. *Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie* 30: 139–142.
Van Straelen V. 1925. Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. *Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique* 7: 1–462.
Van Straelen V. 1936. Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 12(45): 1–50.
Vega FJ, Torrey N, Fraaye RHB, Espinosa B. 2007. Paleocene decapod crustacea from the Rancho Nuevo Formation (Parras Basin-difunta Group), Northeastern Mexico. *Journal of Paleontology* 6(81): 1432–1441.
Wahle RA, Thsudy D, Cobb JS, Factor J, Jaini M. 2012. Infraorder Astacidea Latreille, 1802 p. The Marine Clawed Lobsters. In: Schram FR, von Vaupel Klein JC, Charmantier-Daures M, Forest J, eds. *Treatise of Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology – The Crustacea, Volume 9, Part B, Eucarida, Astacidea P.P. (Enoplometopoidea, Nephropoidea), Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, and Anomura*. Leiden and Boston: Brill, pp. 3–108.
Woods H. 1925–1931. A Monograph of the Fossil Macrurous Crustacea of England. London: The Palaeontographical Society, pp. 1–122.
Zittel KA. von. 1885. Handbuch der Palaeontologie 1 (2) (Arthropoda, Decapoda). *R. Oldenbourg, Münich and Leipzig* 523–721.

Cite this article as: Devillez J, Charbonnier S. 2017. The genus *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications, *Bull. Soc. géol. Fr.* 188: 15.

Annexe 5

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S. & PEZY J.-P. 2018. — First Jurassic occurrence of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Crustacea: Decapoda: Erymidae). *Annales de Paléontologie* 104 : 143-148.



Annales de Paléontologie 104 (2018) 143–148

Disponible en ligne sur ScienceDirect www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France EM|consulte www.em-consulte.com

Original article

First Jurassic occurence of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Crustacea: Decapoda: Erymidae)

*Première occurrence d'*Enoploclytia *M'Coy, 1849 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) dans le Jurassique*

Julien Devillez[a,*], Sylvain Charbonnier[a], Jean-Philippe Pezy[b]

[a] *Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités, MNHN, UPMC, CNRS, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, France*
[b] *Normandie Université, UNICAEN, CNRS, M2C, 14000 Caen, France*

ARTICLE INFO

Article history:
Received 10 October 2017
Accepted 24 January 2018
Available online 21 February 2018

Keywords:
Crustacea
Erymidae
France
Lobster
Jurassic
Mesozoic
Normandy

ABSTRACT

Among the Erymidae Van Straelen, 1925, known as early as the Late Permian (Changhsingian) and widespread in the Jurassic, the genus *Enoploclytia* M'Coy, 1849 seems to have a late appearance because of its lack before the Cretaceous. Until now, the oldest representative was *E. augustobonae* Devillez, Charbonnier, Hyžný and Leroy, 2016 from the Early Cretaceous (Barremian) of the eastern Paris basin (France). However, a new fossil collected in Normandy (France), showing the typical carapace groove pattern of *Enoploclytia*, attests the presence of the genus in the Late Jurassic (Oxfordian).

© 2018 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Mots clés :
Crustacé
Erymidae
France
Homard
Jurassique
Mésozoïque
Normandie

RÉSUMÉ

Parmi les Erymidae Van Straelen, 1925, connus dès le Permien supérieur (Changhsingien) et répandus au Jurassique, le genre *Enoploclytia* M'Coy, 1849 passe pour être apparu tardivement en raison de son absence avant le Crétacé. Jusqu'à présent, le plus ancien représentant était *E. augustobonae* Devillez, Charbonnier, Hyžný et Leroy, 2016 du Crétacé inférieur (Barrémien) de l'est du bassin de Paris (France). Cependant, un nouveau fossile récolté en Normandie (France), présentant une architecture des sillons de la carapace typique d'*Enoploclytia*, atteste de la présence du genre dès le Jurassique supérieur (Oxfordien).

© 2018 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

The oldest known representative of the erymid lobsters (Decapoda, Erymidae Van Straelen, 1925) was found in the Late Permian (Changhsingian: Birshtein, 1958; Glaessner, 1969; Feldmann et al., 2015; Devillez and Charbonnier, 2017) and fossils of erymids are common around the world during the Jurassic, mainly the representatives of *Eryma* Meyer, 1840 (Oppel, 1862; Van Straelen, 1925; Förster, 1966; Charbonnier et al., 2012b).

Another genus, *Enoploclytia*, was erected by M'Coy (1849) who observed the "peculiar branchial furrows and ridges" and the ornamentation of carapace and chelae on fossils from the Cretaceous chalk of the United Kingdom previously assigned to *Astacus* Fabricius, 1775 (Mantell, 1822, 1824, 1833, 1844). Furthermore, fossils from the Cretaceous Bohemian Basin of the Czech Republic described as *Astacus* (Geinitz, 1839) or as *Klytia* Meyer, 1840 (Reuss, 1845) also fit the description of M'Coy's genus. Later, additional representatives of *Enoploclytia* were reported around the world:

* Corresponding author.
E-mail address: julien.devillez@edu.mnhn.fr (J. Devillez).

https://doi.org/10.1016/j.annpal.2018.01.003
0753-3969/© 2018 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

in Europe (Reuss, 1854; Quenstedt, 1852; Schlüter, 1862, 1879; Fritsch and Kafka, 1887; Wanderer, 1908; Woods, 1925–1931; Glaessner, 1932; Van Straelen, 1936; Mertin, 1941; Förster, 1966; Morris, 1987; Jagt and Fraaije, 2002; Garassino et al., 2009; Devillez et al., 2016), in North America (Woodward, 1900; Rathbun, 1935; Stenzel, 1945; Feldmann and McPherson, 1980; Vega et al., 2007, 2013), in South America (Aguirre-Urreta, 1982), in Africa (Joleaud and Hsu, 1935), in Madagascar (Secrétan, 1964; Charbonnier et al., 2012a), and in Antarctica (Taylor, 1979; Feldmann, 1984). All the occurrences were reported from the Cretaceous. The oldest species occurs in Early Cretaceous (Barremian: Devillez et al., 2016), but *Enoploclytia* became the most diversified erymid genera in Late Cretaceous (Devillez et al., 2017) and persisted beyond the Cretaceous-Paleogene boundary (Vega et al., 2007; Devillez and Charbonnier, 2017). Because *Enoploclytia* occurs only from the second half of Early Cretaceous, the genus was therefore supposed to have appeared late in the erymid evolutionary history.

The purpose of this paper is to describe a fossil collected in the Late Jurassic deposits of western France. The specimen shows morphological features characteristic of *Enoploclytia* and suggest an earlier appearance of this genus.

2. Geological setting

The studied specimen comes from the Jurassic deposits at Cricqueboeuf, Normandy, France (Fig. 1A). The Jurassic is here represented by upper Oxfordian and lower Kimmeridgian deposits (Guyader, 1968, Guyader et al., 1968; Fig. 1B). In this area, the original monoclinal structure of the deposits is included within the landslide of the "Fosses du Macre" (Lissak, 2012). So, the deposits described below are not really in situ and they were observed at the bottom of the slope, on the foreshore when it was not buried in sand.

The Oxfordian is represented by the clays and the ferruginous sandstones of Villerville, which encompass the *Ringsteadia pseudocordata* ammonite biozone. The most basal part corresponds to the Black Clays of Villerville. We distinguish the inferior part made of fossiliferous black clays overlained by a marly limestone deposit and by greenish sands. The sands are under fossiliferous silty black clays, including tree trunks covered by oysters. Above some pebble beds, the second half of Oxfordian deposits are dominated by an alternance of brown clays, beds of sandstones (sometime oolitic and ferruginous), and a fossiliferous puddingstone.

The basis of the Kimmeridgian deposits corresponds to the *Pictonia baylei* ammonite biozone. The most basal part is marked by a bed of limestone with ferruginous debris and includes ammonites, nautiluses and numerous gastropods and bivalves. This limestone is immediately overlained by a deposit of brown clays intercalated with a bed of oysters (*Liostrea* Douvillé, 1904) surrounded by pebble beds. The top of the Kimmeridgian deposits is made of limestones which correspond to the *Rasenia cymodoce* ammonite biozone. The top of these limestones is eroded by a post-Jurassic emersion surface and yields fossil gastropods (*Harpagodes* Gill, 1870).

The studied fossil crustacean comes from the slided Oxfordian deposits (*R. pseudocordata* zone) on the foreshore. Because of the shift of the deposits, the outcrop shows them with some disturbances. Moreover, the outcrop is partially covered by sand and the series was not entirely observed. Although the characteristics of the outcrop prevent to know precisely the stratigraphic position of the fossil, it is included within a nodule similar to those of the fossiliferous and ferruginous puddingstone and of the oolitic ferruginous sandstone (Fig. 1B).

3. Material and methods

The specimen presented here was studied using a binocular microscope. It is included in a black silicified carbonate nodule. This dark color makes difficult the observation of anatomic features on photographies. Then, to reveal the characters we whitened the specimen with ammonium chloride.

This fossil is stored in the palaeontological collections of the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris (MNHN.F. A66892).

4. Systematic palaeontology

MALACOSTRACA Latreille, 1802
DECAPODA Latreille, 1802
ERYMIDA *sensu* Schram and Dixon, 2004
Superfamily ERYMOIDEA Van Straelen, 1925
Family ERYMIDAE Van Straelen, 1925

Preliminary remark. The phylogenetic position of Erymidae is debated in the literature. This family was included within Astacidea Latreille, 1802 by many authors (Van Straelen, 1925; Glaessner, 1969; Aguirre-Urreta, 1989; Schweigert et al., 2000; Garassino and Krobicki, 2002; Crônier and Courville, 2004; Garassino and Schweigert, 2006; Feldmann and Titus, 2006; Schweigert, 2013; Charbonnier et al., 2013) or within Glypheidea Zittel, 1885 (De Grave et al., 2009; Schweitzer et al., 2010; Wahle et al., 2012; Karasawa et al., 2013; Feldmann et al., 2015). However, the latest phylogenetic analysis of Charbonnier et al. (2015) focusing on Glypheidea reject this assignment. In conclusion, we consider the phylogenetic position of Erymidae to be uncertain and, following Hyžný et al. (2015) and according to Schram and Dixon (2004), we do not list taxonomic rank beyond superfamily. Then, we therefore include Erymidae within a separate clade: Erymida.

Genus ***Enoploclytia*** M'Coy, 1849
(Fig. 2A and B)
1849 – *Enoploclytia* M'Coy, p. 330.
1854 – *Enoploclytia* M'Coy, p. 137.
1885 – *Enoploclytia* M'Coy – Zittel, p. 694.
1887 – *Enoploclytia* M'Coy – Fritsch and Kafka, p. 27.
1925 – *Enoploclytia* M'Coy – Van Straelen, p. 278.
1926 – *Enoploclytia* M'Coy – Rathbun, p. 128.
1928 – *Enoploclytia* M'Coy – Beurlen, p. 164.
1941 – *Enoploclytia (Enoploclytia)* M'Coy – Mertin, p. 160.
1964 – *Enoploclytia* M'Coy – Secrétan, p. 81.
1966 – *Enoploclytia* M'Coy – Förster, p. 146.
1969 – *Enoploclytia (Enoploclytia)* M'Coy – Glaessner, p. 455.
1979 – *Enoploclytia* M'Coy – Taylor, p. 25.
1989 – *Enoploclytia* M'Coy – Aguirre-Urreta, p. 514.
2015 – *Enoploclytia* M'Coy – Feldmann et al., p. 3.
2016 – *Enoploclytia* M'Coy – Devillez et al., p. 530.
2017 – *Enoploclytia* M'Coy – Devillez et al., p. 786.

Type species. *Astacus leachii* Mantell, 1822, by original designation.

Included species. Jurassic: *Enoploclytia* sp. (present work). Cretaceous: *E. augustobonae* Devillez et al., 2016 (Barremian; France); *E. collignoni* Secrétan, 1964 (Campanian; Madagascar); *E. gigantea* Devillez et al., 2016 (Albian; USA); *E. leachi* (Mantell, 1822) (Cenomanian–Campanian; Belgium, Czech Republic, France, Germany, United Kingdom); *E. minor* Woodward, 1900 (Maastrichtian; Canada); *E. seitzi* Glaessner, 1932 (Albian–Cenomanian; Germany, United Kingdom); *E. tepeyacensis* Vega et al., 2013 (Campanian; Mexico); *E. tumimana* Rathbun, 1935 (Maastrichtian; USA);

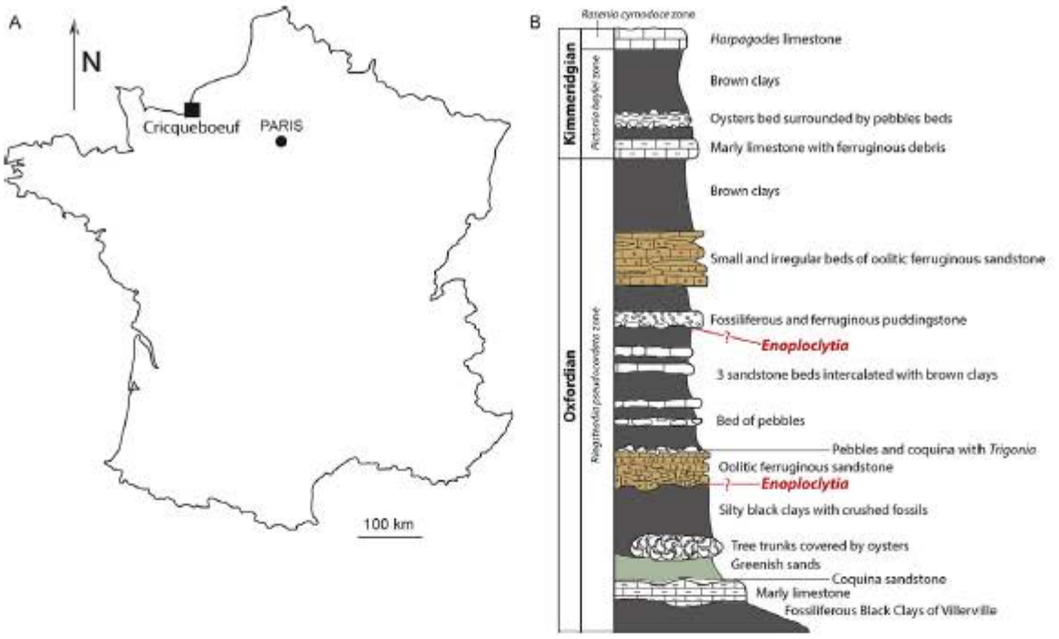


Fig. 1. Geographic and geological settings. **A.** Location of the outcrop. **B.** Stratigraphic log of the Upper Oxfordian – Kimmeridgian succession of Cricqueboeuf (after Guyader, 1968) with the possible stratigraphic locations of the specimen of *Enoploclytia* M'Coy, 1849.
Cadre géographique et géologique. **A.** *Localisation de l'affleurement.* **B.** *Colone stratigraphique de la succession Oxfordien supérieur – Kimméridgien à Cricqueboeuf (d'après Guyader, 1968) avec les possibles localisations du fossile d'*Enoploclytia *M'Coy, 1849.*

E. wintoni Stenzel, 1945 (Albian; USA) (after Devillez et al., 2016; Devillez et al., 2017). Paleogene: *E. gardnerae* (Rathbun, 1935) (Thanetian–Ypresian; USA and Mexico).

Diagnosis. Fusiform intercalated plate; wide, deep cervical groove, joined to dorsal margin and to antennal groove; long, wide gastro-orbital groove originating as median inflexion of cervical groove, delimiting two gastro-orbital lobes; sinuous postcervical groove, joined to dorsal margin and to hepatic groove, with ventral extension at carapace mid-height; short branchio-cardiac groove, interrupted in upper part of carapace, joined to dorsal margin, not joined to postcervical groove; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; prominent ω and χ bulges; inferior groove convex posteriorly, joined to hepatic groove; carapace with heterogeneous coarse ornamentation; massive globose P1 propodus, rounded in transversal section; long and thin P1 fingers (straight in dorsal view); occlusal margins armed with sharp and slender tooth; P1 merus with strong, prominent distal process at extern side of its ventral extremity (after Devillez et al., 2017).

***Enoploclytia* sp.**
(Fig. 2C–E)

Material. Specimen MNHN.F.A66892 (Pezy coll.) from the Oxfordian of Cricqueboeuf, France.

Description. Subcylindrical carapace; rostrum and intercalated plate not preserved; wide cervical groove, slightly inclined, joined to antennal groove; deep antennal groove; long gastro-orbital groove, with two divergent branches delimiting two gastro-orbital lobes (inflated lower lobe, flat upper lobe); slightly sinuous postcervical groove, with a ventral extension at carapace mid-height, joined to posterior extremity of hepatic groove; narrow branchiocardiac groove, interrupted in branchial region; concavo-convex hepatic groove, joined to cervical groove; inflated attachment site of mandibular muscle; inflated and elongated attachment site of adductor testis muscle; inferior groove partially preserved, joined to posterior extremity of hepatic groove; strong antennal spine; oblique row of tubercles in antennal region; elongated merus of first chelipeds, subtriangular in section; wide carpus of first chelipeds.

Discussion. The specimen discussed herein preserves the merus and carpus of the left first pereiopod connected to the carapace and a pleonal somite. The carapace groove pattern is relatively well-preserved with: the inferior half of the cervical groove, the posterior part of the antennal groove, the elongated and bifurcated gastro-orbital groove, the postcervical groove, the branchiocardiac groove, the hepatic groove and the dorsal part of the inferior groove. The shape of the carapace and this combination of grooves is typical of the Erymidae. Among this family, the absence of connection between the branchiocardiac and the hepatic grooves (present in *Eryma* Meyer, 1840, *Palaeastacus* Bell, 1850 and *Stenodactylina* Beurlen, 1928), the sinuous hepatic groove (concave in *Pustulina* Quenstedt, 1857 and *Tethysastacus* Devillez et al., 2016), the shape of the post-cervical groove and its connection to the posterior extremity of hepatic groove are typical of *Enoploclytia*. The poor preservation of the specimen does not allow the observation of the ornamentation, which is an important character used in specific identification of erymid lobsters. This prevents therefore identification at the species level. Furthermore, comparison with other species are limited to some details of the groove pattern, the presence of some inflated areas and the presence of a row of tubercles in antennal region. The dorsal part of the postcervical groove is less inflected than *E. tepeyacensis* and the development of the inferior branch of the gastro-orbital groove is similar to those of *E. augustobonae* and *E. gigantea* from the Early Cretaceous. The specimen also shares well-marked antennal row and inflated attachment sites of mandibular muscle and of adductor testis muscle with *E. collignoni* and *E. leachi* from the Late Cretaceous.

Biostratigraphic implications. *Enoploclytia* is considered to be typical of the Cretaceous because of its supposed absence in Jurassic deposits and the numerous fossils found in Europe, particularly in Cenomanian–Turonian deposits (Devillez et al., 2017). The fossil described here is the first report of *Enoploclytia* in the Jurassic and demonstrates that the supposed absence of the genus before the Cretaceous was related to collect bias. This new occurrence in the Jurassic supports an earlier appearance of the genus in erymids evolutionary history.

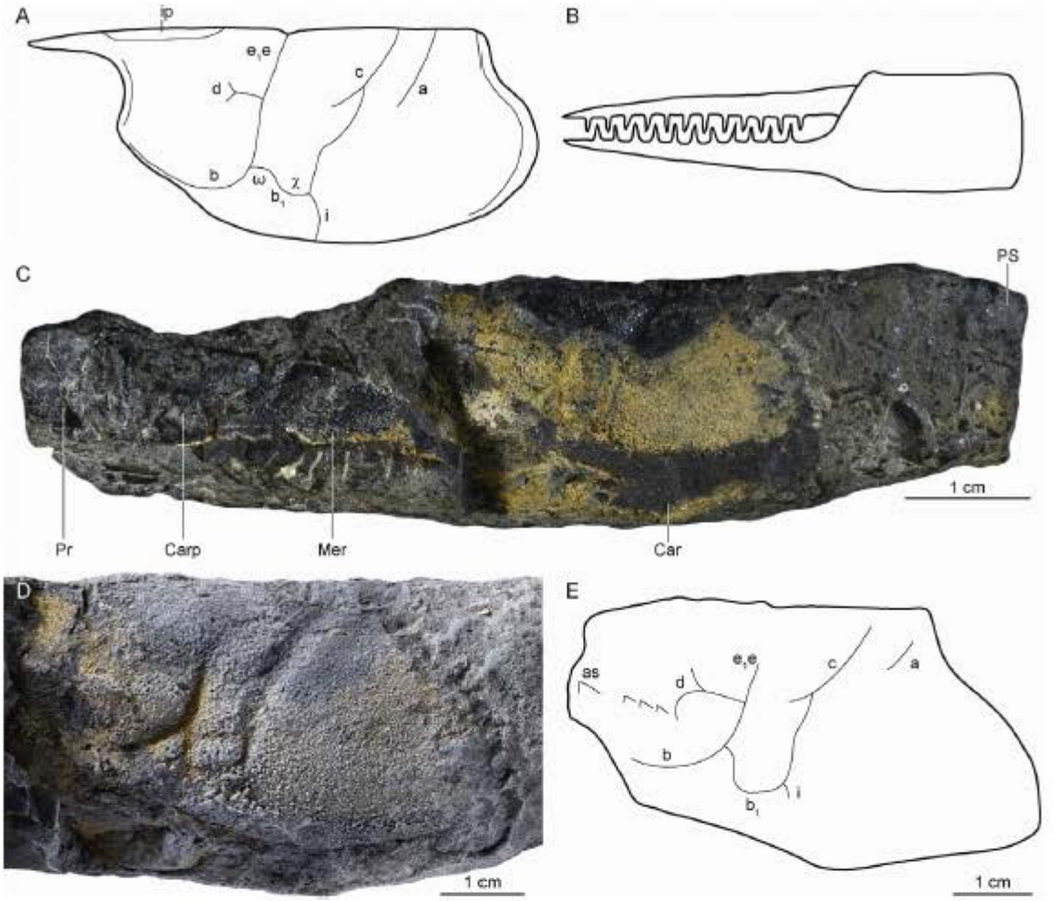


Fig. 2. *Enoploclytia* M'Coy, 1849. **A.** General carapace groove pattern. **B.** Chela characteristic of the first pair of pereiopods. **C–E.** Specimen MNHN.F.A66892 (Pezy coll.) of *Enoploclytia* sp. from the Oxfordian of Cricqueboeuf, Normandy, France: left lateral view of carapace and first cheliped (C), detail of the carapace covered by ammonium chloride (D) and line drawing of the grooves (E). Abbreviations: a: branchiocardiac groove; as: antennal spine; b: antennal groove; b_1: hepatic groove; c: postcervical groove; Car: carapace; Carp: carpus; d: gastro-orbital groove; e_1e: cervical groove; i: inferior groove; ip: intercalated plate; Mer: merus; Pr: propodus; PS: pleonal somite; ω: attachment site of mandibular muscle; χ: attachment site of adductor testis muscle. Photographs: P. Loubry (C) and L. Cazes (D). Line drawings: J. Devillez.
Enoploclytia M'Coy, 1849. **A.** *Architecture générique des sillons de la carapace.* **B.** *Pince caractéristique de la première paire de péréiopodes.* **C–E.** *Spécimen MNHN.F.A66892 (coll. Pezy) d'*Enoploclytia *sp. de l'Oxfordien de Cricqueboeuf, Normandie, France : vue latérale gauche de la carapace et du premier chélipède (C), détail de la carapace blanchie au chlorure d'ammonium (D) et schéma des sillons (E). Abréviations : a : sillon branchio-cardiaque ; as : épine antennaire ; b : sillon antennaire ; b_1 : sillon hépatique ; c : sillon post-cervical ; Car : carapace ; Carp : carpus ; d : sillon gastro-orbitaire ; e_1e : sillon cervical ; i : sillon inférieur ; ip : plaque intercalaire ; Mer : mérus ; Pr : propode ; PS : somite du pléon ; ω : site d'attache des muscles mandibulaires ; χ : site d'attache des muscles adducteurs. Photographies : P. Loubry (C) et L. Cazes (D). Dessins au trait : J. Devillez.*

The gap of almost 25 million years between this occurrence (Oxfordian) and the next occurrence, *E. augustobonae* (Barremian), the gap of almost 50 million years between the two oldest species of *Eryma*, *E. antiquum* (Birshtein, 1958) (Changhsingian), and *E. sinemuriana* (Garassino, 1996) (Sinemurian; Devillez and Charbonnier, 2017), and the gap of almost 50 million years between the two oldest Cretaceous occurences of *Stenodactylina*, *S. delphinensis* (Berriasian) and *S. triglypta* (Coniacian; Devillez et al., 2017), are all examples that clearly demonstrate the strong dicontinuities and fragmentation in the fossil record of erymid lobsters.

5. Conclusions

Despite a poor preservation, most of the carapace grooves of the fossil presented here are preserved. Carefull examination of the specimen has allowed us to identify the typical groove pattern of *Enoploclytia*, but the almost complete lack of preservation of the ornamentation prevents identification at the species level. So, we identify this specimen as *Enoploclytia* sp.

This fossil, found in Oxfordian deposits of Normandy (Western France), is the first occurrence of the genus in the Jurassic and demonstrates that the supposed absence of *Enoploclytia* before the Cretaceous was due to collecting bias. Furthermore, the lack of occurences of *Enoploclytia* between its two oldest occurences is another example of the strong discontinuities in the fossil record of erymid lobsters.

In conclusion, we noticed that the locations of the oldest occurences of *Enoploclytia* (Oxfordian of France, present work; Barremian of France; Devillez et al., 2016; Aptian of Spain, Garassino et al., 2009) might indicate an European origin of this genus, even if its fossil record is probably too scarce to be completely affirmative.

Disclosure of interest

The authors declare that they have no competing interest.

Acknowledgements

The authors are gratefull to Lilian Cazes and Philippe Loubry (MNHN, Paris, France) for the whitening and the photographs of the specimen. We also wish to acknowledge Denis Audo and Gérard Breton for their useful advices and comments, which greatly improved our original manuscript.

References

Aguirre-Urreta, M.B., 1982. Crustaceos Decapodos Barremianos de la region del Tucu-Tucu, Provincia de Santa Cruz. Revista de la Asociación Paleontológica Argentina 19 (3–4), 303–317.

Aguirre-Urreta, M.B., 1989. The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. Palaeontology 32 (3), 499–552.

Bell, T., 1850. Notes on the Crustacea of the Chalk Formation. In: Dixon, F. (Ed.), The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. Longman, Brown, Green and Longmans, London, pp. 344–345.

Beurlen, K., 1928. Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. Palaeontographica 70, 115–278.

Birshtein, J.A., 1958. Ein Vertreter der ältesten Ordo der Crustacea Decapoda *Protoditiopsis antiqua* gen. nov. sp. nov. aus dem Permo West-Sibiriens.–Doklady Akademii Nauk. SSSR 122, 477–480.

Charbonnier, S., Audo, D., Barriel, V., Garassino, A., Schweigert, G., Simpson, M., 2015. Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. Cladistics 31, 231–249.

Charbonnier, S., Garassino, A., Pasini, G., 2012a. Revision of Mesozoic decapod crustaceans from Madagascar. Geodiversitas 34 (2), 313–357.

Charbonnier, S., Pérès, D., Letenneur, C., 2012b. Exceptionally preserved crustaceans from the Oxfordian of eastern France (Terrain à Chailles Formation, Haute-Saône). Geodiversitas 34 (3), 531–568.

Charbonnier, S., Garassino, A., Schweigert, G., Simpson, M., 2013. A worldwide review of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda, Glypheoidea). Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 205 (304 p.).

Crônier, C., Courville, P., 2004. A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of north-east France. Palaeontology 47 (4), 999–1014.

De Grave, S., Pontcheff, N.D., Ahyong, S.T., Chan, T.-Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H., Thsudy, D., Wetzer, R., 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. The Raffles Bulletin of Zoology Suppl. 21, 1–109.

Devillez, J., Charbonnier, S., 2017. The genus Eryma Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications. Bulletin de la Société géologique de France 188 (3), 1–10.

Devillez, J., Charbonnier, S., Kocová Veselská, M., Pezy, J.-P., 2017. Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. Proceedings of the Geologists' Association, 779–797.

Devillez, J., Charbonnier, S., Hyžný, M., Leroy, L., 2016. Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. Geodiversitas 38 (4), 515–541.

Douvillé, J.H.F., 1904. Paléontologie, mollusques fossiles. In: Morgan, J.D. (Ed.), Mission Scientifique en Perse 3. Études géologiques. Partie 4. E. Leroux, Paris, pp. 191–380.

Fabricius, J.C., 1775. Systema entomologiae: sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. Flansburgi and Lipsiae (832 p.).

Feldmann, R.M., 1984. Decapod crustaceans from the Late Cretaceous and the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Antarctic Journal, 4–5.

Feldmann, R.M., McPherson, C.B., 1980. Fossil decapod crustaceans of Canada. Geological Survey of Canada Paper 79-16, 1–20.

Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Karasawa, H., 2015. Crustacea. In: Selden, P.A. (Ed.), Treatise online, Part R (Revised), Arthropoda 4 (1). , pp. 1–28 (Chapter 8I).

Feldmann, R.M., Titus, A.L., 2006. *Eryma jurigostrix* n.sp. (Decapoda; Erymidae) from the Redwater Shale of the Stump Formation (Jurassic; Oxfordian) of Utah. Journal of Crustacean Biology 26 (1), 63–68.

Förster, R., 1966. Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. Palaeontographica A125 (4–6), 61–175.

Fritsch, A., Kafka, J., 1887. Die Crustaceen der Böhmischen Kreideformation. Prague (53 p.).

Garassino, A., 1996. The family Erymidae Van Straelen, 1924 and the superfamily Glypheoidea Zittel, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano 135, 333–373.

Garassino, A., Artal, P., Pasini, G., 2009. New records of decapod macrurans from the Cretaceous of Catalonia and the Province of Castellón (Spain). Bulletin of the Mizunami Fossil Museum 35, 87–95.

Garassino, A., Krobicki, M., 2002. *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum 29, 51–59.

Garassino, A., Schweigert, G., 2006. The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I. Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano 34 (1), 1–64.

Geinitz, H.B., 1839–1842. Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges. Dresde und Leipzig (116 p.).

Gill, T., 1870. On the Pterocerae of Lamarck, and their mutual relations. American Journal of Conchology 5 (3), 120–139.

Glaessner, M.F., 1932. Neue Krebsreste aus der Kreide. Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt 53, 577–586.

Glaessner, M.F., 1969. Decapoda. In: Moore, R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4 (2). , pp. 399–533.

Guyader, J., 1968. Le Jurassique supérieur de la baie de la Seine – Étude stratigraphique et micropaléontologique, Thèse Université de Paris (269 p.).

Guyader, J., Pareyn, C., Viallefond, L., 1968. Carte géologique de la France à 1/50 000 : Le Havre (feuille 97), 2e éd. BRGM, Orléan.

Hyžný, M., Schlögl, J., Charbonnier, S., Schweigert, G., Rulleau, L., Gouttenoire, M., 2015. Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Belmont (Beaujolais, France). Geobios 48, 371–384.

Jagt, W.M., Fraaije, R.H.B., 2002. The erymid lobster *Enoploclytia leachii* (Mantell, 1822) from the Upper Campanian of northeast Belgium. Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre 72, 91–95.

Joleaud, L., Hsu, T.-Y., 1935. Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergou; Niger français). Archives du Muséum national d'Histoire naturelle 13 (6), 99–110.

Karasawa, H., Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., 2013. Phylogeny and Systematics of extant and extinct lobsters. Journal of Crustacean Biology 33 (1), 78–123.

Latreille, P.A., 1802. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes, Vol. 3. F. Dufart, Paris (468 p.).

Lissak, C., 2012. Les glissements de terrain des versants côtiers du Pays d'Auge (Calvados) : Morphologie, fonctionnement et gestion du risque, Thèse Université de Caen Basse-Normandie (312 p.).

Mantell, G.A., 1822. The Fossil of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex. Lupton Relfe, London (327 p.).

Mantell, G.A., 1824. Outlines of the natural history, of the environs of Lewes. In: Horsfield, T.W. (Ed.), The History and antiquities of Lewes and its vicinity. J. Baxter, Lewes, pp. 1–344.

Mantell, G.A., 1833. The Geology of the South-East of England. Longman, Rees, Orme, Brow, Green & Longman, London (415 p.).

Mantell, G.A., 1844. The Medals of Creation; or, First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains, Vol. II. Henry G. Bohn, London, pp. 459–1016.

M'Coy, F., 1849. On the classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection at Cambridge. Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology 4 (2), 330–335.

M'Coy, F., 1854. Contributions to British Palaeontology, or first descriptions of three hundred and sixty species and several genera of fossil Radiata, Articulata, Mollusca, and Pisces from the Tertiary, Cretaceous, Oolitic, and Palaeozoic strata of Great Britain. Macmillan and co, Cambridge (272 p.).

Mertin, H., 1941. Decapode Krebse aus dem subhercynen und Braunschweiger Emscher und Untersenon. Nova Acta Leopoldina 68 (10), 149–264.

von Meyer, H., 1840. Neue Gattungen fossiler Krebse aus Gebilden vom bunten Sandstein bis in die Kreide. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart (28 p.).

Morris, S.F., 1987. Arthropods. In: Smith, A.B. (Ed.), Fossils of the Chalk. The Palaeontological Association, London, p. 1306.

Oppel, A., 1862. Ueber jurassische Crustaceen (Decapoda macrura). Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des koeniglich Bayerischen Staates 1, 1–120.

Quenstedt, F.A., 1852. Handbuch der Petrefaktenkunde. H. Laupp, Tübingen (792 p.).

Quenstedt, F.A., 1857. Der Jura. H. Laupp, Tübingen (842 p.).

Rathbun, M.J., 1926. The fossil stalk-eyed crustacea of the Pacific Slope of North America. United States National Museum Bulletin 138, 1–155.

Rathbun, M.J., 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. Geological Society of America Special Papers 2, 1–160.

Reuss, A.E., 1845. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Schweizerbart, Stuttgart (148 p.).

Reuss, A.E., 1854. Über Klytia Leachi, einen langschwänzigen Decapoden der Kreideformation. Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften 6, 1–10.

Schlüther, C., 1862. Die Macruren Decapoden der Senon- und Cenoman-Bildungen Westphalens. Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft 14, 702–749.

Schlüter, C., 1879. Neue und weniger bekannte Kreide- und Tertiär-Krebse des nördlichen Deutschlands. Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft 31, 586–615.

Schram, F.R., Dixon, C.J., 2004. Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistics data set. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum 31, 1–19.

Schweigert, G., 2013. A new record of the enigmatic lobster genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from the Middle Jurassic of south-western Germany. Paläontologische Zeitschrift 87, 409–413.

Schweigert, G., Dietl, G., Röper, M., 2000. Die Panzerkrebse des Familie Erymidae van Straelen (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B 285, 1–25.

Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Garassino, A., Karasawa, H., Schweigert, G., 2010. Systematic list of fossil decapod crustacean species. Crustaceana Monographs 10, 1–222.

Secrétan, S., 1964. Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C. Sciences de la Terre 14, 1–226.

Stenzel, H.B., 1945. Decapod Crustacea from the Cretaceous of Texas. Texas University Publications 4401, pp. 401–476.

Taylor, B.J., 1979. Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. British Antarctic Survey Scientific Reports 81, 1–39.

Van Straelen, V., 1925. Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique 7, 1–462.

Van Straelen, V., 1936. Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique 12 (45), 1–50.

Vega, F.J., Garassino, A., Jaime, R.Z., 2013. *Enoploclytia tepeyacensis* n. sp. (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Cretaceous (Campanian) of Coahuila, NE Mexico. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 65 (2), 207–211.

Vega, F.J., Nyborg, T., Fraaije, H.B., Espinosa, B., 2007. Paleocene Decapod Crustacea from the Rancho Nuevo Formation (Parras Basin-Difunta Group), Northeastern Mexico. Journal of Paleontology 81 (6), 1432–1441.

Wahle, R.A., Thsudy, D., Cobb, J.S., Factor, J., Jaini, M., 2012. Infraorder Astacidea Latreille, 1802 p. p.: The Marine Clawed Lobsters. In: Schram, F.R., von Vaupel Klein, J.C., Charmantier-Daures, M., Forest, J. (Eds.), Treatise of Zoology–Anatomy, Taxonomy, Biology–The Crustacea, Volume 9, Part B, Eucarida, Astacidea P. P. (Enoplometopoidea, Nephropoidea), Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, and Anomura. Brill, Leiden & Boston, pp. 3–108.

Wanderer, K., 1908. Ein Vorkommen von Enoplodytia leachi Mant. sp. im Cenoman von Sachsen, Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft ISIS in Dresden., pp. 23–24.

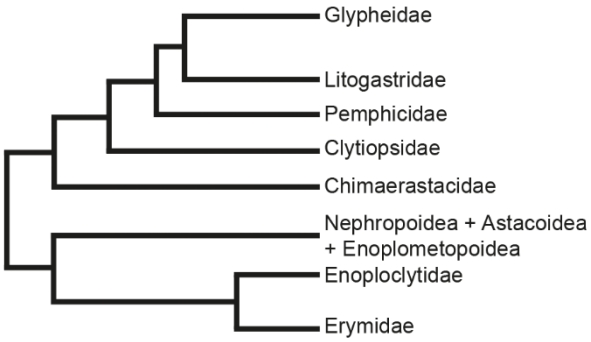
Woods, H., 1930. A Monograph of the Fossil Macrurous Crustacea of England. The Palaeontographical Society, London, pp. 1–122.

Woodward, H., 1900. Further Notes on Podophthalmous Crustaceans from the Upper Cretaceous Formation of British Columbia. Geological Magazine 7, 302–401 (433–5).

von Zittel, K.A., 1885. Handbuch der Palaeontologie 1 (2) (Arthropoda, Decapoda), pp. 523–721.

Annexe 6

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S. & BARRIEL V. soumis. — An attempt to clarify phylogenetic affinities of erymid lobsters (Crustacea, Decapoda) using morphological characters. *Arthropod Systematics and Phylogeny*.



An attempt to clarify phylogenetic affinities of erymid lobsters (Crustacea, Decapoda) using morphological characters

DEVILLEZ Julien *[,1], CHARBONNIER Sylvain[1] & BARRIEL Véronique[1]

[1] Muséum national d'Histoire naturelle, Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Sorbonne Université, MNHN, CNRS, 57 rue Cuvier F-75005 Paris (France) [julien.devillez@edu.mnhn.fr*, sylvain.charbonnier@mnhn.fr, veronique.barriel@mnhn.fr] — * Corresponding author

Editors in charge: Stefan Richter & Klaus-Dieter Klass

Abstract. A morphological-based phylogenetic analysis of a total of 32 species: 26 fossil species from seven families recognized prior to this work (Chimaerastacidae, Clytiopsidae, Erymidae, Glypheidae, Litogastridae, Nephropidae, Pemphicidae), and 6 extant species from four families recognized prior to this work (Astacidae, Enoplometopidae, Nephropidae, Stenopodidae) is proposed. The cladistics analysis demonstrates that the erymid lobsters should be included with the other clawed lobsters within the infraorder Astacidea. Among Astacidea, we confirmed the presence of an intercalated plate homologous to that of erymids in the extant *Enoplometopus*. However, our results suggest this synapomorphy do not indicates close relationships between *Enoplometopus* and erymids. The erymid lobsters form a monophyletic group of six genera (*Eryma*, *Enoploclytia*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina*, *Tethysastacus*) included into one superfamily: Erymoidea. The inclusion of a character recently identified, the presence/absence of the post-orbital area, in the morphological dataset led to the split of Erymoidea in two clades. This topology justifies a systematic rearrangement of erymid genera within two families: Enoploclytidae n. fam., lacking the post-orbital area (*Enoploclytia*, *Pustulina*), and Erymidae, showing the post-orbital area. The Erymidae are also separated in two sub-families: the simplicity of the carapace groove pattern of *Tethysastacus* justifies its placement within Tethysastacinae n. subfam. while *Eryma*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina* are assigned to Eryminae.

Key words. Astacidea, cladistics analysis, Erymidae, Glypheidea, morphology, new family, phylogeny

1. Introduction

Erymids (Malacostraca, Decapoda, Erymidae) are marine crustaceans with a subcylindrical carapace followed by an elongated pleon, the first three pairs of pereiopods terminated by chelae, massive P1 chelae and characterized by the presence of a fusiform area located on the dorsal side of the cephalic region: the intercalated plate (VAN STRAELEN 1925; FÖRSTER 1966; GLAESSNER 1969; FELDMANN et al. 2012, 2015). These "lobsters" form an extinct group reported from the Late Permian (Changhsingian, 252-254 Ma; FÖRSTER 1966, 1967; DEVILLEZ & CHARBONNIER 2017) to the Paleocene (Selandian, 60 Ma; VEGA et al. 2007; MARTINEZ-DIAZ et al. 2017). They are relatively abundant in the Mesozoic fossil record, especially during the Jurassic (OPPEL 1862;

VAN STRAELEN 1925; FÖRSTER 1966; CHARBONNIER et al. 2012b) and had a worldwide distribution (Table 1).

1.1. High level classifications and systematic meandering

Most of the erymid genera were described during the 19th century: *Enoploclytia* M'Coy, 1849, *Eryma* Meyer, 1840a, *Klytia* Meyer, 1840b, *Palaeastacus* Bell, 1850, *Phlyctisoma* Bell, 1863, and *Pustulina* Quenstedt, 1857. Disregarding the successive systematic classifications applied to crustaceans, the idea that erymids were close relatives to extant clawed lobsters and crayfish was consensual throughout the literature of the 19th and 20th centuries. So, VAN STRAELEN (1925) established the family Erymidae as a part of the tribe Nephropsidea Ortmann, 1896 (Reptantia Boas, 1880: Astacura Borradaile, 1907). RATHBUN (1926a, b) and Van Straelen (1928, 1936) maintained this classification, but BEURLEN (1927) included the erymids within the new family Paranephropsidae. He also hypothesized a link with Glypheidae Zittel, 1885 and suggested a direct ascendance of the Triassic lobster *Clytiopsis* Bill, 1914. BEURLEN (1928) has then divided Paranephropsidae in two sub-families, Eryminae and Clytiopsinae, in order to remove *Clytiopsis* and *Pseudopemphix* Wüst, 1903 from Glypheidae and to group them with other truly chelate Mesozoic lobsters. Later, BEURLEN & GLAESSNER (1930) attempted to establish a new classification for the "old" Reptantia, dividing them in new suborders: Trichelida and Heterochelida. Trichelida were based on the presence of chelae at the extremities of the first three pairs of pereiopods. So, Trichelida included the penaeid and stenopodid shrimps (Nectochelida Beurlen & Glaessner, 1930) and the lobsters previously classified into Astacura (Proherpochelida Beurlen & Glaessner, 1930 and Herpochelida Beurlen & Glaessner, 1930). Erymidae (Eryminae + Clytiopsinae) were included within Proherpochelida, due to their carapace and pleonal features (e.g. presence of three main transversal grooves, first pleonal segment shorter than second one). This classification did not bring any consensus and was used only by KUHN (1961) and ORAVECZ (1962). MERTIN (1941) and FÖRSTER (1965, 1966) also kept Trichelida but used the same classification than Van Straelen and Rathbun at inferior ranks (i.e., Erymidae included within Nephropsidea). Instead of Kuhn, Oravecz, Mertin and Förster, most of the authors who worked on erymids used BORRADAILE's (1907) classification, with some variations under the "section" rank: the rank of Nephropsidea varied from tribe (WOODS 1930; WOODS 1957) to super-family (Stenzel 1945); ROBERTS (1962) maintained erymid lobsters into Paranephropsidae and SECRÉTAN (1964) erected the tribe Homaridea to separate Erymidae and other clawed lobsters from Pemphicidae Van Straelen, 1928. The new classification proposed by GLAESSNER (1969) placed Erymidae together with other clawed lobsters into the infraorder Astacidea Latreille, 1802 (Decapoda, Pleocyemata Burkenroad, 1963). It was followed by many subsequent authors (TAYLOR 1979; BEIKIRCH & FELDMANN 1980; AGUIRRE-URRETA & RAMOS 1981; AGUIRRE-URRETA 1989; FOREST & SAINT LAURENT 1989; MARTILL 1991; WITTLER 1998; GARASSINO 1996; SCHWEIGERT et al. 2000; JAGT & FRAAIJE 2002; GARASSINO & KROBICKI 2002; CRÔNIER & COURVILLE 2004; ETTER 2004; GARASSINO & SCHWEIGERT 2006; SCHWEIGERT 2013; CHARBONNIER et al. 2013). Later, MARTIN & DAVIS (2001) introduced a superfamily rank to solve the nomenclatural problem resulting from the introduction of glypheid lobsters into Astacidea. Such organization at superfamily level, supported by the phylogeny of AMATI et al. (2004; Fig. 1B), was added to Glaessner's (1969) classification and Erymidae became a part of Erymoidea Van Straelen, 1925 (FELDMANN & TITUS 2006; FELDMANN & HAGGART 2007; VEGA et al. 2007; KARASAWA et al. 2008; CHARBONNIER et al. 2017).

In first decade of 21st century, some contributions led to reconsider the traditional position of Erymidae along with other clawed lobsters within the same infraorder: Astacidea. Indeed, AHYONG (2006), followed by DE GRAVE et al. (2009), included Erymoidea within the infraorder Glypheidea Zittel, 1885. This classification, supported by the results of the phylogenetic analyses on extant and fossil lobsters of KARASAWA et al. (2013; Fig. 1C), was retained by some following authors (SCHWEITZER et al. 2010; CHARBONNIER & GARASSINO 2012; CHARBONNIER et al. 2012a,b; FELDMANN et al. 2012; FELDMANN et al. 2015; MARTÍNEZ-DÍAZ et al. 2017). But the morphological phylogenetic analysis of CHARBONNIER et al. (2015) on glypheid lobsters, clearly excluded Erymidae (represented by *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964, *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835), *Pustulina spinulata* (Secrétan, 1964)) from Glypheidea (Fig. 1D). As the phylogenetic position of Erymidae remains uncertain, some authors have then chosen to not list taxonomic rank beyond superfamily level (VEGA et al. 2013; BRAVI et al. 2014; CHARBONNIER et al. 2014; HYŽNÝ et al. 2015; DEVILLEZ et al. 2016, 2017, 2018; DEVILLEZ & CHARBONNIER 2017).

1.2. What is Erymidae?

In addition to the unresolved phylogenetic affinities, the composition of Erymidae has been and is always debated. Initially, VAN STRAELEN (1925) established the family to group *Eryma* and *Enoploclytia* (based on the presence of the intercalated plate), and also added (without real justification) *Olinaecaris* Van Straelen, 1925, *Palaeastacus* and *Pustulina*. Later, VAN STRAELEN (1928) added the Triassic genera *Aspidogaster* Assman, 1927, *Clytiopsis*, *Lissocardia* Meyer, 1851, *Piratella* Assman, 1927 and *Pseudopemphix*. While BEURLEN (1927) included *Clytia*, *Eryma*, *Erymastacus* Beurlen, 1928, *Enoploclytia* and *Stenodactylina* Beurlen, 1928 within Eryminae as a part of Paranephropsidae, GLAESSNER (1929) grouped all the previous genera (except *Olinaecaris*) and *Phlyctisoma* within Erymidae. BEURLEN & GLAESSNER (1930), FÖRSTER (1966), and GLAESSNER (1969) kept Beurlen's sub-families with some rearrangements: (1) BEURLEN & GLAESSNER (1930) retired *Stenodactylina* from Eryminae; (2) FÖRSTER (1966) considered two genera within Clytiospinae (*Clytiopsis*, *Paraclytiopsis* Oravecz, 1962), and six genera within Eryminae (*Clytiella* Glaessner, 1931, *Enoploclytia*, *Eryma*, *Palaeastacus*, *Phlyctisoma* and *Protoclytiopsis* Birshtein, 1958); (3) GLAESSNER (1969) kept FÖRSTER's (1966) composition and reintegrated *Klytia* and *Stenodactylina* in Eryminae, while Clytiopsinae were extended with the reintegration of *Lissocardia* and *Piratella*. After these works, the division of Erymidae in sub-families was abandoned (e.g, FELDMANN & TITUS 2006; FELDMANN & HAGGART 2007), except by BEIKIRCH & FELDMANN (1980) and KLOMPMAKER & FRAAIJE (2011), who described and assigned *Oosterinkia* into Eryminae.

DE GRAVE et al. (2009), followed by SCHWEITZER et al. (2010), kept almost the same genera than GLAESSNER (1969) into Erymidae with consideration to more recent contributions: they added *Galicia* Garassino & Krobicki, 2002, they followed FÖRSTER's (1967) opinion considering *Lissocardia* and *Piratella* to be synonyms, they considered *Erymastacus* and *Klytia* to be synonyms of *Eryma*, and, following SCHWEIGERT et al. (2000), they considered *Phlyctisoma* to be synonym of *Pustulina*.

FELDMANN et al. (2012), based on the presence/absence of the intercalated plate, distinguished two families: Clytiopsidae, lacking in intercalated plate (*Clytiella*, *Clytiopsis*, *Galicia*, *Koryncheiros* Feldmann, Schweitzer, Hu, Zhang, Zhou, Xie, Huang & Wen, 2012, *Lissocardia*, *Paraclytiopsis*, *Protoclytiopsis*) and Erymidae, with an

intercalated plate (*Enoploclytia*, *Eryma*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina*). This separation was supported by the phylogenetic analyses of KARASAWA et al. (2013) and maintained by FELDMANN et al. (2015). However, Clytiopsidae were moved to Glypheoidea while Erymidae were maintained in Erymoidea and benefited of the reintegration of *Galicia*, *Olinaecaris* and *Oosterinkia*. Later, a review of Early Cretaceous erymid lobsters led DEVILLEZ et al. (2016) to erect *Tethysastacus*, and to include it into Erymidae based on the presence of an intercalated plate. Recently, DEVILLEZ & CHARBONNIER (2017) recognized *Galicia* and *Protoclytiopsis* to be junior synonyms of *Eryma*.

1.3. New hypothesis and aims of the study

Recently, phylogenetic results of SCHRAM & DIXON (2004) suggested to reunite Erymidae and Enoplometopidae Saint Laurent, 1988 into the same clade: Erymida (Fig. 1A). Indeed, they reported the presence of an intercalated plate on the extant *Enoplometopus* A. Milne-Edwards, 1862. This morphological feature is considered to be unique among Decapoda (FELDMANN et al. 2012) and could link these reef lobsters to erymids. If this link is verified, *Enoplometopus* would be a relic form of erymid and constitutes a new case of "living fossil", like the the lobster *Neoglyphea* Forest & Saint Laurent, 1975.

Finally, considering the contribution of SCHRAM & DIXON (2004) and the recent phylogenetic analyses that questioned about the relationships between Erymidae and other fossil and extant lobsters, the first purpose of this work is to clarify the systematic position of Erymidae and their possible links with supposed closely related taxa such as astacidean, enoplometopid, glypheidean and pemphicid lobsters. Additionally, as there is no clear consensus to the genera that should be considered as erymids, this work also aims to delimit Erymidae. Therefore this will allow to explore the internal relationships of the group.

2. Material and methods

The present phylogenetic analysis is mostly based on data derived from recent reviews on erymid lobsters of HYŽNÝ et al. (2015), DEVILLEZ et al. (2016), DEVILLEZ & CHARBONNIER (2017) and DEVILLEZ et al. (2017) which provided new synthesis with taxonomic treatment of most of erymid genera *sensu* FELDMANN et al. (2015), and some of the species used in this work. The anatomical terminology used in this work is presented in Fig. 2.

2.1. Taxonomic sampling

The considered ingroup is the erymid lobsters that some authors suggested to have close relationships with glypheid while other considered them to be close to actual clawed lobsters. As a consequence, we include in our sampling taxa representing some of the families previously included within Glypheidea by CHARBONNIER et al. (2015), several fossil and extant clawed lobsters recognized to be Astacidea according to FELDMANN et al. (2015) and we also include fossil taxa with erratic systematic position, sometimes referred as erymid lobsters (e.g., *Clytiopsis*, *Lissocardia*).

Outgroup consists of the stenopodid shrimp *Stenopus spinosus* Risso, 1826 because Stenopodidea Claus, 1872 are clearly outside the considered ingroup and phylogenetically distant from the considered sampling (SCHOLTZ & RICHTER 1995;

DIXON et al. 2003; AHYONG & O'MEALLY 2004; SCHRAM & DIXON 2004; BRACKEN et al. 2009). So, it allows us to get the relations between erymid, glypheidean and astacidean lobsters at a large scale.

A total of 32 species are considered in this study (Table 2), encompassing 26 fossil species included within seven families recognized prior to this work (Chimaerastacidae, Clytiopsidae, Erymidae, Glypheidae, Litogastridae, Nephropidae, Pemphicidae) and six extant species included within four families (Astacidae: *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758); Enoplometopidae: *Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862; Nephropidae: *Dinochelus ausubeli* Ahyong, Chan & Bouchet, 2010, *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758), *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758); Stenopodidae: *Stenopus spinosus*, the outgroup).

As far as possible we have examined type specimens in order to ensure the accuracy of names applied to terminal taxa. Most of the genera are coded exclusively based upon their type species to ensure the stability of the inferred classification and to work with a representative sampling. As a consequence, all known genera of erymid lobsters were considered. The species *Clytiella spinifera* Glaessner, 1931, *Glaessnericaris macrochela* Garassino & Teruzzi, 1993 and *Paraclytiopsis hungaricus* Oravecz, 1962 were excluded from the analysis because of the poor state of preservation of the carapace and/or the incompleteness of the type specimens, which does not allow a serious coding of the species. Similarly, Platychelidae was not considered herein due to the poor preservation of the carapace of the holotype of *Platychela trauthi* Glaessner, 1931. Furthermore, considering the broad triangular rostrum, the presence of oblique orbital carina, the carapace groove pattern (absence of intercalated plate, probable presence of gastro-orbital groove, deep cervical and branchiocardiac grooves, almost straight branchiocardiac groove) and the shape of pleonal somites and pleura, we consider *Oosterinkia* as a probable synonym of *Clytiopsis*. *Olinaecaris*, only known by a fragment of carapace, presents an elongated curved rostrum, a median carina above cephalic region and no intercalated plate. We do not believe this genus to be an erymid lobster and follow SCHWEITZER et al. (2010) considering it as Incertae sedis, so it is not considered in this work.

We included some Jurassic erymid species that have not been reviewed recently. We propose a review for two of them: *Eryma bedeltum* (Quenstedt, 1857) and *E. greppini* (Oppel, 1861). Carefull examination of the holotype of *E. compressum* Eudes-Deslongchamps, 1842 (Bathonian, France) and of the lectotype of *E. bedeltum* (Bajocian, Germany) revealed strong similarities (Fig. 3A-D). Both have: a wide, deep and slightly inclined cervical groove; a short and shallow gastro-orbital groove; a slightly curved postcervical groove; a shallow junction extending from the branchiocardiac groove to the ventral extremity of the postcervical groove at carapace mid-height; a deep and sinuous hepatic groove; a slightly inflated attachment site of mandibular muscle; a dense ornamentation, made of fine tubercles preceded by shallow crescent-shaped depressions. These two species share the same groove pattern and ornamentation. Considering these elements we conclude that *E. bedeltum* is a junior synonym of *E. compressum*.

The Bathonian species *E. girodi* (Étallon, 1857) and *E. greppini* share strong affinities (Fig. 3E-J). Both have an inclined cervical groove delimiting a wide cephalic region. They also have wide and deep postcervical and branchiocardiac grooves, slightly curved and not joined to the dorsal midline. Moreover, the postcervical groove has a deep ventral extension. Their attachment site of mandibular muscle and of aductor testis muscle are rounded and inflated. Both species have also the same ornamentation: small tubercles preceded by shallow depressions and a pair of dorsal domes in front of

the junction between the cervical groove and the dorsal midline. These domes were highlighted and considered to be taxonomically significant by CHARBONNIER et al. (2014). So, considering the previous arguments, we consider *E. greppini* to be a junior synonym of *E. girodi*.

2.2. Morphological data

Morphological terms follow the descriptive terminology used in DEVILLEZ et al. (2016) (Fig. 2). For the fossil species, most of the diagnostic characters are mainly located on the carapace. The pereiopods and the pleonal somites are important characters but usually are not sufficiently preserved to be used systematically. The cephalothoracic grooves and their mutual connections are the most appropriate characters with which to distinguish the erymid genera. So, most of the coded characters concern the carapace groove pattern. The carapace ornamentation appears to be important only at specific level.

Following SCHRAM & DIXON (2004), CHARBONNIER et al. (2013) and CHARBONNIER et al. (2015), we did not code characters that may correspond to intraspecific variations such as shape of P1 chelae. Due to the typically poor preservation of fossil crustaceans, delicate morphological features (e.g. antennae, gills, pleopods) were also excluded from the character list.

2.3. Phylogenetic analysis and character mapping

The data matrix comprises 35 characters and 32 taxa with *Stenopus spinosus* as outgroup. Wherever appropriate, we combined characters into multistate features to minimize dependence between characters such that 12 of them were multistate and 23 were binary. The multistate characters were analysed as unordered. We assigned equal weights for all characters. The morphological dataset was analysed using a parsimony method. Analyses were carried out with a heuristic search in PAUP* 4.0b10 (SWOFFORD, 2002) using random stepwise addition with the bisection reconnection (TBR) permutation algorithm and with 1000 replicates.

Trees were examined and characters optimized with Mesquite version 3.2 (MADDISON & MADDISON 2017). If inference for a character on the consensus tree provided several character distributions (resulting in an ambiguous state for some nodes), all optimizations were considered and one selected based upon biological constraints.

2.4. Depositories abbreviations

BAS – British Antarctic Survey, Cambridge (United Kingdom); **BGR** – Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin (Germany); **BM** – Booth Museum of Natural History, Brighton (United Kingdom); **BSPG** – Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München (Germany); **MFN** – Museum für Naturkunde, Berlin (Germany); **MHNL** – Musée des Confluences, Lyon (France); **MJSN** – Musée jurassien des sciences naturelles, Porrentruy (Switzerland); **MNHN** – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France) ; **NHMUK** – atural History Museum, London (United Kingdom); **NM** – Národní Muzeum, Prague (Czech Republic); **NMCR** – National Museum of the Philippines, Manila (Philippines); **PF** – Musée Pierres Folles, Saint-Jean-des-Vignes (France); **SM** – Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge (United Kingdom); **SMNS** – Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (Germany).

3. Results

3.1. List of characters

A total of 35 morphological characters were selected and deemed potentially phylogenetically informative and scorable amongst erymid, glypheidean and astacidean lobsters. The morphology matrix is available Table 3 and the character names with the character states are proposed in the following list.

1 **Dorsal midline**: **(0)** absent; **(1)** present.

2 **Cervical groove**: **(0)** cross entirely the cephalic region; **(1)** does not cross entirely the cephalic region.

3 **Cervical groove**: **(0)** joined to dorsal midline and not to antennal groove; **(1)** joined to antennal groove and not to dorsal midline.

4 **Gastro-orbital groove**: **(0)** absent; **(1)** simple; **(2)** bifurcated.

5 **Antennal groove**: **(0)** absent; **(1)** concave; **(2)** sinuous.

6 **Hepatic groove**: **(0)** concave; **(1)** biconcave; **(2)** concavo-convex; **(3)** absent.

7 **Hepatic groove joined to**: **(0)** two transverse grooves; **(1)** three transverse grooves.

Transverse grooves are the main elongated grooves crossing the height of the carapace: the cervical, post-cervical and branchio-cardiac grooves.

8 **Intercervical groove**: **(0)** present; **(1)** absent.

9 **Number of junctions between postcervical and branchiocardiac grooves**: **(0)** none; **(1)** one ventrally; **(2)** one dorsally; **(3)** two (one ventrally and one dorsally).

10 **Ventral extremity of postcervical groove**: **(0)** joined to posterior extremity of hepatic groove; **(1)** joined to branchiocardiac groove; **(2)** interrupted in hepatic region; **(3)** joined to the middle of hepatic groove; **(4)** joined to antennal groove.

11 **Ventral extension of postcervical groove**: **(0)** absent; **(1)** present.

12 **Branchiocardiac groove**: **(0)** absent; **(1)** present.

13 **Ventral extremity of branchiocardiac groove**: **(0)** interrupted in branchial region; **(1)** joined to postcervical groove; **(2)** joined to posterior extremity of hepatic groove; **(3)** joined to cervical groove.

14 **Cardiac groove**: **(0)** absent; **(1)** present.

15 **Inferior groove**: **(0)** present; **(1)** absent.

16 **Laterocardiac groove**: **(0)** absent; **(1)** present.

17 **Intercalated plate**: **(0)** absent; **(1)** present.

Careful examination of the holotype of *Enoplometopus pictus* and specimens of *E. occidentalis* (Randall, 1840) led us to confirm the presence of a plate above cephalic region in enoplometopid lobsters as reported by SCHRAM & DIXON (2004) (Fig. 4). They suggested that the lines delimiting this "median plate" are homologous with the boundaries of erymid intercalated plate. So, we concur with SCHRAM & DIXON's (2004) opinion and code the intercalated plate as "present" in *Enoplometopus pictus*.

18 **Cardiac region**: **(0)** not inflated; **(1)** slightly inflated; **(2)** strongly inflated.

19 **Hepatic region**: **(0)** not inflated; **(1)** slightly inflated; **(2)** strongly inflated.

20 **Branchial region**: **(0)** not inflated; **(1)** slightly inflated; **(2)** strongly inflated.

21 **Orbital notch**: **(0)** present; **(1)** absent.

22 **Antennal notch**: **(0)** present; **(1)** absent.

23 **Post-orbital area**: **(0)** absent; **(1)** present.

The forward extension of the antennal groove that posteriorly bounds the post-orbital area (Fig. 2B) was firstly reported by TAYLOR (1979: 28) and FELDMANN & TITUS (2006: 64). Recently, the complex structure of the anterior termination of the cephalic region observed in some representatives of *Eryma*, *Palaeastacus*, *Stenodactylina* and *Tethysastacus* was formaly described by DEVILLEZ et al. (2016: 516).

24 **Cephalic region with**: **(0)** horizontal dorsal margin; **(1)** down-curved dorsal margin.

25 **Dorso-ventral compression of cephalic region**: **(0)** absent; **(1)** present.

26 **Antennal spine**: **(0)** absent; **(1)** present.

27 **Orbital spine**: **(0)** present; **(1)** absent.

28 **Cephalic carina**: **(0)** absent; **(1)** present.

29 **Relief at the basis of pleura**: **(0)** none; **(1)** bulge; **(2)** carina.

30 **Shape of pleura**: **(0)** rounded; **(1)** triangular.

31 **Diaeresis**: **(0)** absent; **(1)** present.

32 **Pereiopod 1**: **(0)** chelate; **(1)** pseudochelate.

According to FELDMANN et al. (2012) and CHARBONNIER et al. (2015), we consider to be "chelate" pereiopods in which index and dactylus are of equal or nearly equal length, "pseudochelate" pereiopods in which the occlusal surface is formed by a propodus with or without a distal spine on the ventral margin, and we consider to be "achelate" pereiopods in which the dactylus extends from the distal margin of the propodus without occlusal surface (Fig. 2D-G).

33 **Pereiopod 2**: **(0)** chelate; **(1)** pseudochelate.

34 **Pereiopod 3**: **(0)** chelate; **(1)** pseudochelate.

35 **Pereiopod 4**: **(0)** achelate; **(1)** pseudochelate.

3.2. Description of the trees

The cladistics analysis provided 273 most-parsimonious trees of 103 steps (consistency index CI = 0.4854, retention index RI = 0.7376). Character changes are studied on the strict consensus tree of 104 steps (CI = 0.4600, RI = 0.7327). Character states and character-state changes at each node are given on the strict consensus tree (Fig. 5). The boxes at each node list characters supporting the node (synapomorphies; black when unambiguous, red when ambiguous), with indication of the character-state change in superscript. Ambiguous character 4, 14 and 26 have been optimized following an accelerated transformation parsimony model (ACCTRAN). Ambiguous characters 3, 10, 13 and 30 have been optimized following a delayed transformation parsimony model (DELTRAN). After optimization, number of changes at each node is indicated in italics, with minimum and maximum of changes in parentheses. Nodes and taxonomic distribution among suprageneric groups are reported on Fig. 6.

Node 1 (Astacidea) is supported by one unambiguous synapomorphy: the presence of an antennal spine (26^{1}). This node connects lobsters that belong to Astacidea with the erymid lobsters and support their close relationships. This result is in opposition with those of AMATI et al. (2004) and KARASAWA et al. (2013) which supported close relationships between erymid lobsters and Pemphicidae, within Glypheidea. However, the recent analysis of CHARBONNIER et al. (2015) led to a new definition of Glypheidea which excludes the erymid lobsters. Our results concur with those of CHARBONNIER et al. (2015) and suggest that erymid lobsters are closer to astacidean than glypheidean lobsters. In conclusion, we included erymid lobsters within Astacidea.

Node 2 (Erymoidea). All the erymid lobsters are connected to node 2. They constitute the clade Erymoidea, supported by two unambiguous synapomorphies: the presence of an intercalated plate (17^1) and the presence of a bulge at the basis of pleura (29^1). This clade is different from the Erymoidea *sensu* AMATI et al. (2004) and KARASAWA et al. (2013) which included Erymidae and Pemphicidae. However, the analysis performed by CHARBONNIER et al. (2015) and the present work do not support such relationship. Indeed, our analyses clearly separate Erymidae from Glypheidea while Pemphicidae belongs to this infra-order (see below). So, the clade Erymoidea groups only taxa included within Erymidae according to the most recent works (*Enoploclytia*, *Eryma*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina*, *Tethysastacus*; DEVILLEZ et al. 2016, 2017; DEVILLEZ & CHARBONNIER 2017). Our analyses allows us to explore the relationships within this clade. At this node the erymid are splitted in two groups, detailed through the explanations of the following nodes.

Node 3 (Erymidae) is supported by one unambiguous synapomorphy: the presence of the post-orbital area (23^1). *Eryma* (Fig. 3, 7A-G), *Tethysastacus* (Fig. 7H), *Palaeastacus* (Fig. 8) and *Stenodactylina* (Fig. 9) are connected to this node. Our observations during the acquisition of morphological data on each taxa we coded shows that only the four genera previously cited exhibit this recently described character (DEVILLEZ et al. 2016). This result leads us to modify the systematic definition of Erymidae: this family is now restricted to erymid genera exhibiting a post-orbital area. Moreover, *Tethysastacus* is sister group of the three other genera. It is then possible to distinguish two group morphologically distincts within Erymidae: Tethysastacinae n. subfam. lacking in branchiocardiac groove and orbital spine (12^0; 27^1) and with a down-curved dorsal margin in cephalic region (24^1), including only *Tethysastacus*; and Eryminae, including *Eryma*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina* (detailed explanations in the following node).

Node 4 (Eryminae) is supported by three unambiguous synapomorphies: the gastro-orbital groove is simple (4^1); the hepatic groove is concavo-convex (6^2); the ventral extremity of the postcervical groove is interrupted in hepatic region (10^2). This node connects the species of *Eryma*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina*. Contrary to other genera, *Stenodactylina* appears paraphyletic in the strict consensus tree. This could be the result of the incompleteness of the coded species (carapace of *S. lagardettei* preserved with P1 chelae, carapace of *S. granulifera* preserved with a part of pleon) and/or the too restricted number of considered species. Unfortunately, the fossils of the selected species are the most complete among the genus. Indeed, the other species assigned to *Stenodactylina* are only known by isolated, sometimes incomplete, P1 chelae or isolated carapaces (DEVILLEZ et al. 2016).

Node 5 (*Eryma*; Fig. 3, 7A-G) is supported by two unambiguous synapomorphies: there is one vental junction between postcervical and branchiocardiac grooves (9^1) and the postcervical groove is joined ventrally to the branchiocardiac groove (10^1). Node 6, within *Eryma*, is supported by one unambiguous synapomorphy: a ventral extension of the postcervical groove is present (11^1). This node appears because of the absence of ventral extension of the postcervical groove in *E. compressum*.

Node 7 (*Palaeastacus*; Fig. 8) is supported by two unambiguous synapomorphies: the hepatic groove is joined to the three transverse grooves (7^1); the ventral extremity of the postcervical groove is joined to the middle of the hepatic groove (10^3).

Node 8 (Enoploclytidae) is supported by four unambiguous synapomorphies: a distal bifurcation of the gastro-orbital groove is present (4^2); the ventral extremity of the

branchiocardiac groove is interrupted in branchial region (13^0); the hepatic and branchial regions are slightly inflated (19^1; 20^1). The clade is supported by a particular configuration of the grooves including a weakly developed branchiocardiac groove associated to a strong development of the gastro-orbital groove. Moreover, these erymid lobsters do not have the post-orbital area. On this basis, this clade is erected as a new family, Enoploclytidae n. fam., which includes two genera supported by nodes 9 and 10: *Enoploclytia* and *Pustulina*.

Node 9 (*Enoploclytia*; Fig. 10) is supported by two unambiguous synapomorphies: the hepatic groove is concavo-convex (6^2); a ventral extension of the postcervical groove is present (11^1).

Node 10 (*Pustulina*; Fig. 11) is supported by four unambiguous synapomorphies: the cardiac groove is present (14^1); the cardiac region is slightly inflated (18^1); the dorsal margin of the cephalic region is curved-down (24^1); the orbital spine is absent (27^1).

Node 11 (Nephroidea + Astacoidea + Enoplometopoidea) is supported by three unambiguous synapomorphies: the cervical groove does not cross entirely the cephalic region (2^1); there is one junction between postcervical and branchiocardiac grooves (9^1); the ventral extremity of the branchiocardiac groove is joined to the postcervical groove (13^1). This clade includes both extant lobsters (Fig. 12), crayfish and the fossil *Hoploparia longimana* Sowerby, 1826 (Fig. 13).

Node 12 (Nephropidae + Astacidae + Enoplometopidae) is supported by one unambiguous synapomorphy: the inferior groove is absent (15^1).

Node 13 (*Nephrops* + *Hoploparia*) is supported by one unambiguous synapomorphy: a ventral extension of the postcervical groove is present (11^1); and one ambiguous synapomorphy: a simple gastro-orbital groove is present (4^1). Optimization of this character is ambiguous because of its different state in *Nephrops norvegicus* (gastro-orbital groove bifurcated: 4^2) and it is present in some taxa related to Glypheidea. Then it could be a convergence between *Hoploparia*, *Clytiopsis* and *Lissocardia* (DELTRAN option) or a convergence between Nephropidae of node 13 and Glypheidea (node 17; ACCTRAN option). In order to limit the number of convergences that lead to a higher number of identic transformations we choose the second option. In this analysis, *Hoploparia* and *Nephrops* are sister taxa. This is not exactly in adequation with other morphology-based analyses including fossil and extant taxa that recognized *Hoploparia* to be sister taxon of *Homarus* among Nephropidae (TSHUDY & BABCOCK 1997; KARASAWA et al. 2013), or *Nephrops* to be sister taxon of *Homarus* (AMATI et al. 2004).

Node 14 (*Homarus* + *Astacus* + *Enoplometopus*) is supported by three unambiguous synapomorphies: the hepatic groove is absent (6^3); the ventral extremity of the postcervical groove is joined to the antennal groove (10^4); there is no relief at the basis of pleura (29^0). Our analysis results in the paraphyly of the family Nephropidae, which includes *Homarus* but not *Astacus* (Astacidae) and *Enoplometopus* (Enoplometopidae). This does not correspond to results of most of recent works based on morphological or molecular characters. Indeed, studies of SCHRAM (2001), AMATI et al. (2004), PORTER et al. (2005), KARASAWA et al. (2013) and BRACKEN-GRISSOM et al. (2014) clearly demonstrated that *Astacus* and *Enoplometopus* represent two clades, distincts from Nephropidae. The difference in our results is explained by the fact that our study is mainly focused on erymid lobsters. So, the characters we selected and their coding are mainly suitable to explore in details the phylogenetic relationships of erymid lobsters and does not suit very well to other lobster groups. Moreover, we have choosen to integrate only a few number of astacid, enoplometopid and nephropid taxa.

Node 15 (*Astacus* + *Enoplometopus*) is supported by one unambiguous synapomorphy: the dorsal midline is absent (1^0). The two terminal taxa connected to this node are representatives of two superfamilies: Astacoidea, including the crayfish, and Enoplometopoidea, including lobsters showing weakly marked carapace grooves and an intercalated plate homologous to that of erymid lobsters (Fig. 4; SCHRAM & DIXON 2004). Our analysis clearly demonstrates that the presence of this feature in erymid and enoplometopid lobsters is not sufficient to group them in a same clade as suggested by SCHRAM & DIXON (2004) who included both of them in the clade Erymida. The presence of this plate is probably the consequence of a convergence but its delimitation (more or less complete) and relative size are different in erymids and enoplometopids. So, more detailed descriptions of the intercalated plate should be added to the diagnoses of these groups (see in 5. Systematic implications).

Node 16 (Glypheidea + *Clytiopsis* + *Lissocardia* + *Chimaerastacus*; Fig. 14, 15) is supported by three unambiguous synapomorphies: the hepatic groove is biconcave (6^1); the orbital spine is absent (27^1); there are carina in cephalic region (28^1). This node supporting the Chimaerastacidae (including only *Chimaerastacus pacifluviatilis* Amati, Feldmann & Zonneveld, 2004; Fig. 14D-F) suggests close relationships with Glypheidea, according to KARASAWA et al. (2013) and CHARBONNIER et al. (2015). While KARASAWA et al. (2013) includes *Chimaerastacus* into Glypheidea, CHARBONNIER et al. (2015) excluded it, based on the chelate pereiopods 1-3. In the analysis of CHARBONNIER et al. (2015) the absence of antennal spine was also an unambiguous synapomorphy of the clade and the presence of cephalic carina was included within the synapomorphies, but was ambiguous. Our analysis supports the close relationships between Glypheidea and *Chimaerastacus* based on the shape of the hepatic groove (biconcave) characteristic of this clade. To conclude, we follow CHARBONNIER et al. (2015) to not extend Glypheidea to *Chimaerastacus* because of its chelate pereiopods 1-3, absent in glypheidean lobsters.

Node 17 (Glypheidea + *Clytiopsis* + *Lissocardia*) is supported by two unambiguous synapomorphies: there is one junction located ventrally between postcervical and branchiocardiac grooves (9^1); the pereiopods 4 are pseudochelate (35^1); and three ambiguous synapomorphies: the gastro-orbital groove is simple (4^1); the ventral extremity of the postcervical groove is joined to the branchiocardiac groove (10^1); the cardiac groove is present (14^1). For the optimization of character 4: see node 13. The character 10 (the connexion of the ventral extremity of the postcervical groove) is ambiguous. It could be optimized on node 16 as a synapomorphy of Glypheidea + *Chimaerastacus* with a convergence between *Chimaerastacus* and *Clytiopsis* from state 1 (postcervical groove joined ventrally to the branchiocardiac groove) to state 2 (postcervical groove interrupted in hepatic region; ACCTRAN option), or it could be optimized on node 17 as a synapomorphy of Glypheidea with a modification from state 1 (postcervical groove joined ventrally to branchiocardiac groove) to state 2 in *Clytiopsis* (DELTRAN option). We select the second optimization and retain the character 10^1 as a synapomorphy of Glypheidea + *Clytiopsis* + *Lissocardia* because all the coded taxa, excepting *Clytiopsis*, included in this clade share this character. The character 14 (presence/absence of a cardiac groove) state transformation is also ambiguous. It could be optimized on node 17 as a synapomorphy of Glypheidea + *Clytiopsis* with a reversion in *Lissocardia* (ACCTRAN option), or as a synapomorphy of Glypheidea with a convergence between the taxa of this clade and *Clytiopsis* (DELTRAN option). We select here the ACCTRAN option and retain the character 14^1 as a synapomorphy of Glypheidea + *Clytiopsis* because all the coded taxa, excepting *Lissocardia*, included in this clade have a cardiac groove. Sometimes considered as

erymids in the litterature (VAN STRAELEN, 1928; FÖTSTER 1966, 1967; ETTER 2004; FELDMANN & HAGGART 2007; DE GRAVE et al. 2009; SCHWEITZER et al. 2010), the systematic positions of *Clytiopsis* and *Lissocardia* remain uncertain. In AMATI et al. (2004) *Clytiopsis* was sister to a clade including Erymidae and Pemphicidae. Such clade was not supported in analyses of KARASAWA et al. (2013) and CHARBONNIER et al. (2015). The first authors recognized *Clytiopsis* to be sister of a clade including *Chimaerastacus* and glypheid lobsters, so they moved this genus within Glypheidea. *Lissocardia* was also considered as member of Glypheidea by KARASAWA et al. (2013). It was integrated within a new family: Litogastridae Karasawa, Schweitzer & Feldmann, 2013, different from Erymidae and Pemphicidae because of the presence of cephalic carina. However, they recognized *Lissocardia* to be particular because of its chelate pereiopods 1-3. The work of CHARBONNIER et al. (2015) clearly rejects the assignation of *Clytiopsis* and *Lissocardia* to Glypheidea because they do not share any synapomorphies with the clade Glypheidea + *Chimaerastacus*. Our results indicate that *Clytiopsis* and *Lissocardia* are not erymid lobsters as suggested in some previous works. Indeed, they share three synapomorphies with *Chimaerastacus* and Glypheidea: a biconcave hepatic groove, the absence of an antennal spine and the presence of cephalic carina. Although *Clytiopsis* and *Lissocardia* are closely related to glypheid and pemphicid lobsters; we do not consider these taxa to be members of Glypheidea, for the same reason we exclude *Chimaerastacus*: the chelate pereiopods 1-3.

The transformations in the following nodes will not be fully detailed and compared with previous works because they concern the relations among the infraorder Glypheidea, which are beyond the purposes of this work.

Node 18 (Pemphicoidea + Glypheoidea) is supported by three unambiguous synapomorphies also found in the study of CHARBONNIER et al. (2015): the presence of antennal and orbital notches and the pseudochelate terminations of pereiopods 1-2. Node 19 (Pemphicidae; Fig. 16), node 20 (Glypheoidea; Fig. 17), and node 21 (Glypheidae; Fig. 17A-D) result in a topology of glypheid lobsters close to that of CHARBONNIER et al. (2015).

4. Discussion

This morphology-based phylogenetic analysis concurs with some of the results of CHARBONNIER et al. (2015). In both works the topologies of Glypheidea are very close and Pemphicidae are sister to Glypheoidea. However, the position of *Clytiopsis* and *Lissocardia* as sister taxa of Glypheidea was not supported by CHARBONNIER et al. (2015), who consider these taxa to be external of the clade *Chimaerastacus* + Glypheidea while our study indicates they share some synapomorphies with this clade. Furthermore, the position of the Triassic *Clytiopsis*, *Lissocardia* and Pemphicidae demonstrates they are not related to erymid lobsters as previously suggested by VAN STRAELEN (1928), FÖRSTER (1966), FELDMANN & TITUS (2006), DE GRAVE et al. (2009), SCHWEITZER et al. (2010), or by the phylogenetic analyses of AMATI et al. (2004) and KARASAWA et al. (2013; Fig. 1).

The exploration of the relations among astacid, enoplometopid and nephropid lobsters is beyond the purposes of this work, and will not be discussed here. As for the glypheid lobsters, they are only used to determine the affinities of erymid lobsters with these groups.

Both representatives of erymids and Astacidea are connected to node 1 based on the presence of an antennal spine. Such topology leads us to integrate the erymid lobsters within this infra-order, as suggested by most of the authors of the 20th century.

Our results show that erymid lobsters constitute the clade Erymoidea, clearly distinct from astacid, enoplometopid and nephropid lobsters among Astacidea. It is partially supported by the presence of the intercalated plate. This structure was considered to be unique among Decapoda but our observations confirmed SCHRAM AND DIXON's (2004) observation: an intercalated plate is also present in *Enoplometopus*, but did not group this extant lobster with the erymids as it has been suggested. The intercalated plate of *Enoplometopus* has the particularity to not be delimited posteriorly (see Fig. 4B), contrary to that in Erymoidea (e.g., Fig. 10A). This absence of posterior boundary could be linked to the absence of dorsal midline in enoplometopid lobsters. As a consequence we decided to emend the diagnoses of Enoplometopoidea and Erymoidea by addition of the presence of an intercalated plate which is respectively not entirely and entirely delimited.

Using the post-orbital area resulted in the constitution of two clades among Erymoidea: one including taxa without the post-orbital area, and one including taxa with the post-orbital area. Considering this result, this character is found of importance in erymid evolution and supports the systematic building of Erymoidea which now includes two families: Enoploclytidae n. fam. (without post-orbital area) and Erymidae (with post-orbital area). This implies a definition of Erymidae more restrictive than that commonly accepted until now, because it now excludes *Enoploclytia* and *Pustulina*. The topology of the clade Erymidae shows *Tethysastacus* to be sister of the clade including *Eryma*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina*. The careful observation of *Tethysastacus* shows the particular simplicity of its carapace groove pattern among Erymidae. Such differences led us to the placement of the previous genera within two subfamilies: Eryminae (including *Eryma*, *Palaeastacus*, *Stenodactylina*) and Tethysastacinae n. subfam. (including only *Tethysastacus*).

5. Systematic implications

5.1. Diagnoses

Enoplometopoidea Saint Laurent, 1988

TYPE GENUS. — *Enoplometopus* A. Milne-Edwards, 1862.

EMENDED DIAGNOSIS. — Wide, fusiform intercalated plate, not delimited posteriorly; short cervical groove; pereiopods 2 and 3 pseudochelate; pleonal somite 2 with appendix interna in the male.

Erymoidea Van Straelen, 1925

INCLUDED FAMILIES. — Erymidae Van Straelen, 1925; Enoploclytidae n. fam.

EMENDED DIAGNOSIS. — Subcylindrical carapace; small, fusiform intercalated plate, entirely delimited; deep cervical groove, crossing all cephalic region height, joined to dorsal margin and to antennal groove; postcervical groove well-developed; hepatic and inferior grooves present; exopodite of uropods with diaeresis; pereiopods 1-3 chelate, massive pereiopods 1; pereiopods 4-5 achelate; pleon with triangular pleura; inflated basis of pleura.

Enoploclytidae n. fam.

TYPE GENUS. — *Enoploclytia* M'Coy, 1849.

DIAGNOSIS. — Slightly inflated cardiac and branchial regions; gastro-orbital groove elongated, with two divergent branches; postcervical groove joined to posterior

extremity of hepatic groove; branchiocardiac groove, subparallel to postcervical groove, interrupted in branchial region, not joined to postcervical groove.

Erymidae Van Straelen, 1925
TYPE GENUS. — *Eryma* Meyer, 1840.
EMENDED DIAGNOSIS. — Presence of a post-orbital area, gastro-orbital groove short or absent.

Eryminae Van Straelen, 1925
EMENDED DIAGNOSIS. — Short gastro-orbital groove; postcervical groove crossing at least half of the carapace height; branchiocardiac groove subparallel to postcervical groove, joined to posterior extremity of hepatic groove; hepatic groove concavo-convex.

Tethysastacinae n. subfam.
TYPE GENUS. — *Tethysastacus* Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016
DIAGNOSIS. — Gastro-orbital groove absent; postcervical groove joined to posterior extremity of hepatic groove; branchiocardiac groove absent; hepatic groove concave.

5.2. Suggested classification of erymid lobsters

Infraorder ASTACIDEA Latreille, 1802
Superfamily Erymoidea Van Straelen, 1925
Family Enoploclytidae n. fam.
Enoploclytia M'Coy, 1849
Pustulina Quenstedt, 1857
Family Erymidae Van Straelen, 1925
Subfamily Eryminae Van Straelen, 1925
Eryma Meyer, 1840
Palaeastacus Bell, 1850
Stenodactylina Beurlen, 1928
Subfamily Tethysastacinae n. subfam.
Tethysastacus Devillez, Charbonnier, Hyžný & Leroy, 2016

6. Conclusions

Our cladistics analysis demonstrates that taxa of uncertain affinities such as *Clytiopsis* and *Lissocardia* are clearly not erymids but are closely related to Glypheidea and *Chimaerastacus*. Furthermore, our results concur with those of CHARBONNIER et al. (2015) considering pemphicid lobsters, sometimes regarded as erymids, to be sister to Glypheoidea within the infra-order Glypheidea. This study was also the occasion to verify the presence of an intercalated plate in the extant *Enoplometopus* as reported by SCHRAM & DIXON (2004). We observed and figured this structure but the enoplometopids remain clearly external to erymids. So, we consider only six genera, all fossil, to be erymid lobsters: *Eryma*, *Enoploclytia*, *Palaeastacus*, *Pustulina*, *Stenodactylina* and *Tethysastacus*. The clade including all these genera, is sister to the clade including the taxa representatives of Astacidea. Such topology led us to assign the erymids to Astacidea, in opposition to recent works suggesting erymids to belong to Glypheidea. The topology of the clade including the erymids reflects relatively complex relationships between each genera and motivated us to propose a new systematic

classification for this group. All erymid lobsters are assigned to the superfamily Erymoidea, which is subdivided in two families: Enoploclytidae n. fam. (*Enoploclytia*, *Pustulina*) and Erymidae (*Eryma*, *Palaeastacus*, *Stenodactylina* and *Tethysastacus*). The presence of a post-orbital area, a character recently described and used for the first time in a phylogenetic analysis, has proved to be of strong importance in order to distinct erymid families because it is the synapomorphy of Erymidae. This family has also been divided in two subfamilies based on the strong differences in the carapace groove pattern of assigned genera: Eryminae, including *Eryma*, *Palaeastacus* and *Stenodactylina*, and Tethysastacinae n. subfam., including only *Tethysastacus*.

7. Aknowledgements

This work has been possible thanks to the kind support of many people among numerous institutions. We are gratefull to Claire Mellish (Natural History Museum, London, United Kingdom), Liz Harper and Matt Riley (Sedgwyck Museum, Cambridge, United Kingdom), Lee Ismail and John Cooper (Booth Museum, Brighton, United Kingdom), Günter Schweigert (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany), Andreas Abele and Christian Neumann (Museum für Naturkunde, Berlin, Germany), Ingmar Werneburg (Eberhard Karls-Universität, Tübingen, Gernmany) and Bork Ilsemann and Mike Reich (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Germany) who have provided the access to the fossils housed in the collections of their respective institutions. We add our aknowledgements to Laure Corbari (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) who gave us access to the collections of extant crustaceans.

We also greatly thank Hilary Blagbrough (British Antarctic Survey, Cambridge, United Kingdom), Angela Ehling (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Berlin, Germany), Damien Becker (Musée jurassien des sciences naturelles, Porrentruy, Switzerland) for searching and supplying photographs of the specimens stored in the collections of their respective institutions. We are also gratefull to Martina Kočová Veselská (Institute of Geology and Palaeontology, Prague, Czech Republic) for the pictures of the beautiful fossils stored in the collections of the National museum of Prague, and to Matúš Hyžný (Comenius University, Bratislava, Slovakia) to have supplied the pictures of the material of *S. lagardettei*.

We would also really thank Deni Audo for his precious advices about phylogenetic softwares, Colas Bouillet and Yohan Despres (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) for the preparation of some studied specimens, Lilian Cazes, Christian Lemzaouda and Philippe Loubry (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France) for the photographs of some figured specimens.

Finally, we add special thanks to Klaus Klass (Museum für Tierkunde, Dresden, Germany), Stefan Scholtz (University of Rostock, Rostocke, Germany) and the reviewers for their usefull advices and coments which greatly improve this work.

8. References

AGUIRRE-URRETA M. B. 1982. Crustaceos Decapodos Barremianos de la region del Tucu-Tucu, Provincia de Santa Cruz. – Revista de la Asociación Paleontológica Argentina **19** (3-4): 303-317.

AGUIRRE-URRETA M. B. 1989. The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. – Palaeontology **32** (3): 499-552.

AGUIRRE-URRETA M. B., RAMOS V. A. 1981. Crustaceos Decapodos del Cretacico Inferior de la Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina. – Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur **2**: 599-623.

AHYONG S. T. 2006. Phylogeny of the clawed lobsters (Crustacea: Decapoda: Homarida). – Zootaxa **1109**: 1-14.

AHYONG S. T., CHAN T.-Y., BOUCHET P. 2010. Mighty claws: a new genus and species of lobster from the Philippine deep sea (Crustacea, Decapoda, Nephropidae). – Zoosystema **32** (3): 525-535.

AHYONG S. T., O'MEALLY D. 2004. Phylogeny of the Decapoda Reptantia: resolution using three molecular loci and morphology. – The Raffles Bulletin of Zoology **52** (2): 673-693.

AMATI L., FELDMANN R. M., ZONNEVELD J.-P. 2004. A new family of Triassic lobsters (Decapoda: Astacidea) from British Columbia and its phylogenetic context. – Journal of Paleontology **78** (1): 150-168.

ASSMANN P. 1927. Die Decapodenkrebse des deutschen Muschelkalks. – Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt **48**: 332-356.

BACHMAYER F. 1959. Neue Crustaceen aus dem Jura von Stramberg (ČSR). – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1. Biologie, Mineralogie, Erdkunde, und verwandte Wissenschaften **168**: 937-944.

BEIKIRCH D. W., FELDMANN R. M. 1980. Decapod crustaceans from the Pflugerville Member, Austin Formation (Late Cretaceous: Campanian) of Texas. – Journal of Paleontology **54** (2): 309-324.

BELL T. 1850. Notes on the Crustacea of the Chalk Formation. Pp. 344-345 in: DIXON F. (ed.), The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. – Longman, Brown, Green and Longmans, London.

BELL T. 1863. Crustacea of the Gault and Greensand, A monograph of the fossil malacostracous Crustacea of Great Britain, Part II. – Palaeontographical Society Monograph, London, 40 pp.

BEURLEN K. 1927. Zur Stammesgeschichte der jurassischen Macruren. – Paläontologische Zeitschrift **8**: 98–105.

BEURLEN K. 1928. Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. – Palaeontographica **70**: 115-278.

BEURLEN K. 1933. Crustacea Decapoda aus den Tendaguru-schichten. – Palaeontographica suppl. 7 (2): 89-94.

BEURLEN K., GLAESSNER M. F. 1930. Systematik der Crustacea auf stammesgeschichtlicher Grundlage. – Zoologische Jahrbüch **60**: 49-84.

BILL P. C. 1914. Über Crustaceen aus dem Voltziensandstein des Elsasses. – Besonderer Abdruck aus den Mitteilungen der Geologischen Landesanstalt von Elsass-Lothringen **8** (3): 289-338.

BIRSHTEIN J. A. 1958. Ein Vertreter der ältesten Ordo der Crustacea Decapoda Protoclitiopsis antiqua gen. nov. sp. nov. aus dem Permo West-Sibiriens. – Doklady Akademii Nauk, SSSR **122**: 477-480.

BOAS J. E. V. 1880. Studier over Decapodernes Slaegtskabforhold. Mémoires de l'Académie Royale de Copenhague **6**. B. – Lunos, Copenhague, 210 p.

BORRADAILE M. A. 1907. On the Classification of the Decapod Crustaceans. – The Annals and Magazine of Natural History 7 (114): 457-486.

BRACKEN-GRISSOM H. D., AHYONG S. T., WILKINSON R. D., FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., BREINHOLT J. W., BENDALL M., PALERO F., CHAN T.-Y., FELDER

D. L., ROBLES R., CHU K.-H., TSANG L.-M., KIM D., MARTIN J. W., CRANDALL K. A. 2014. The emergence of lobsters: phylogenetic relationships, morphological evolution and divergence time comparisons of an ancient group (Decapoda: Achelata, Astacidea, Glypheidea, Polychelida). – Systematic Biology **63** (4): 457-479.

BRACKEN H. D., TOON A., FELDER D. L., MARTIN J. W., FINLEY M., RASMUSSEN J., PALERO F., CRANDALL K. A. 2009. The Decapod Tree of Life: Compiling the Data and Moving toward a Consensus of Decapod Evolution. – Arthropod Systematics & Phylogeny **67** (1): 99-116.

BRAVI S., GARASSINO A., BARTIROMO A., AUDO D., CHARBONNIER S., SCHWEIGERT G., THÉVENARD F., LONGOBARDI C. 2014. Middle Jurassic Monte Fallano Plattenkalke (Campania, southern Italy): first report on terrestrial plants, decapod crustaceans and fishes. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen **272** (1): 79-107.

BURKENROAD M. D. 1963. The evolution of the Eucarida, (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record. – Tulane Studies in Geology **2** (1): 3-17.

CHARBONNIER S., AUDO D., GARASSINO A., HYZNÝ M. 2017. Fossil Crustacea of Lebanon. – Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle **210**, 252 pp.

CHARBONNIER S., AUDO D., BARRIEL V., GARASSINO A., SCHWEIGERT G., SIMPSON M. 2015. Phylogeny of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda) as revealed by morphological characters. – Cladistics **31**: 231-249.

CHARBONNIER S., GARASSINO A. 2012. The marine arthropods from the Solnhofen Lithographic Limestones (Late Jurassic, Germany) in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. – Geodiversitas **34** (4): 857-871.

CHARBONNIER S., GARASSINO A., PASINI G. 2012a. Revision of Mesozoic decapod crustaceans from Madagascar. – Geodiversitas **34** (2): 313-357.

CHARBONNIER S., GARASSINO A., SCHWEIGERT G., AUDO D., FERNANDEZ S. 2014. New look at the lobster *Eryma greppini*, Oppel, 1861 (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Middle Jurassic of France and Switzerland. – Neues Jahrbuch ür Geologie und Paläontologie – Abhandlungen **272** (3): 331-339.

CHARBONNIER S., PÉRÈS D., LETENNEUR C. 2012b. Exceptionally preserved crustaceans from the Oxfordian of eastern France (Terrain à Chailles Formation, Haute-Saône). – Geodiversitas **34** (3), 531-568.

CHARBONNIER S., GARASSINO A., SCHWEIGERT G., SIMPSON M. 2013. A worldwide review of fossil and extant glypheid and litogastrid lobsters (Crustacea, Decapoda, Glypheoidea). – Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle **205**, 304 pp.

CLAUS C. 1872. Gründzuge der Zoologie, Zum gebrauche an Universitäten und Höheren Lehranstalten sowie zum Seblststudium (2nd ed.). – Elwert'sche Universitäts-Buchshandlung, Marburg and Leipzig, 1170 pp.

CRÔNIER C., COURVILLE P. 2004. A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of north-east France. – Palaeontology **47** (4): 999-1014.

DE GRAVE S., PONTCHEFF N. D., AHYONG S. T., CHAN T.-Y., CRANDALL K. A., DWORSCHAK P. C., FELDER D. L., FELDMANN R. M., FRANSEN C. H. M., GOULDING L. Y. D., LEMAITRE R., LOW M. E. Y., MARTIN J. W., NG P. K. L., SCHWEITZER C. E., TAN S. H., THSUDY D., WETZER R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. – The Raffles Bulletin of Zoology, supplement **21**: 1-109.

DE SAINT LAURENT M. 1988. Enoplometopoidea, nouvelle superfamille de Crustacés Décapodes Astacidea. – Comptes rendus de l'Académie des sciences **307** (3): 59-62.

DESMAREST A.-G. 1817. Crustacés fossiles. Pp. 495-519 in : Société de Naturalistes et d'Agriculteures (eds.), Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Appliquée aux Arts, à l'Agriculture, à l'Économie rurale et Domestique, à la Médecine, etc. Tome 7. – Deterville, Paris.

DESMAREST A.-G. 1822. Les crustacés proprement dits. Pp. 67-142 in: BRONGNIART A., DESMAREST A.-G. (eds.), Histoire naturelle des crustacés fossiles sous les rapports zoologiques et géologiques. – F.-G. Levrault, Paris.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S. 2017. The genus *Eryma* Meyer, 1840 (Crustacea: Decapoda: Erymidae): new synonyms, systematic and stratigraphic implications. – Bulletin de la Société Géologique de France **188** (3): 1-10.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., PEZY J.-P. 2018. First Jurassic occurrence of *Enoploclytia* M'Coy, 1849 (Crustacea: Decapoda: Erymidae). – Annales de Paléontologie **104**: 143-148.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., HYŽNÝ M., LEROY L. 2016. Review of the Early Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. – Geodiversitas **38** (4): 515-541.

DEVILLEZ J., CHARBONNIER S., KOCOVÁ VESELSKÁ M., PEZY J.-P. 2017. Review of the Late Cretaceous erymid lobsters (Crustacea: Decapoda) from the Western Tethys. – Proceedings of the Geologists' Association **128**: 779-797.

DIXON C. J., AHYONG S. T., SCHRAM F. R. 2003. A new hypothesis of the decapod phylogeny. – Crustaceana **76** (8): 935-975.

ÉTALLON A. 1857. Esquisse d'une description géologique du Haut-Jura et en particulier des environs de St-Claude avec une carte géologique et une planche de coupes. J.-B. Baillière et fils, Paris, 108pp.

ÉTALLON A. 1861. Notes sur les crustacés jurassiques du bassin du Jura. – Mémoires de la Société de l'agriculture, des sciences et lettres de la Haute-Saône **9**: 129-171.

ETTER W. 2004. Decapod crustaceans from the Middle Jurassic Opalinus Clay of northern Switerland, with comments on crustacean taphonomy. – Eclogae Geologicae Helvetiae **97**: 381-392.

ETHERIDGE JR. R. 1914. The genus *Enoploclytia* in the Cretaceous rocks of Queensland. – Records of the Australian Museum **10**: 271-273.

EUDES-DESLONGCHAMPS J. A. 1842. Mémoire pour server à l'histoire naturelle des Crustacés fossils. – Mémoire de la Société Linnéenne de Normandie **7**: 53-60.

FELDMANN R. M. 1984. Decapod crustaceans from the Late Cretaceous and the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. – Antarctic Journal: 4-5.

FELDMANN R. M., HAGGART J. W. 2007. A new species of lobster (Astacidea, Erymidae) from the Smithers Formation (Middle Jurassic) of British Columbia, Canada. – Canadian Journal of Earth Sciences **44**: 1791-1796.

FELDMANN R. M., MCPHERSON C. B. 1980. Fossil decapod crustaceans of Canada. – Geological Survey of Canada Paper **79-16**: 1-20.

FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., HU S., ZHANG Q., ZHOU C., XIE T., HUANG J., WEN W. 2012. Macrurous Decapoda from the Luoping Biota (Middle Triassic) of China. – Journal of Paleontology **86** (3): 425-441.

FELDMANN R. M., SCHWEITZER C. E., KARASAWA H. 2015. Crustacea. Pp. 1-28 in: SELDEN P. A. (ed.), Treatise online, Part R (Revised), Arthropoda 4 (1), Chapter 8I.

FELDMANN R. M., TITUS A. L. 2006. *Eryma jungostrix* n.sp. (Decapoda; Erymidae) from the Redwater Shale of the Stump Formation (Jurassic; Oxfordian) of Utah. *Journal of Crustacean Biology* 26 (1): 63-68.

FOREST J., SAINT LAURENT M. DE 1975. Présence dans la faune actuelle d'un repésentant du groupe mésozoïque des Glypeides : *Neoglyphea inopinata* gen. nov.,

sp. nov. (Crustacea Decapoda Glypheidae). Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris (Série D) **281** : 155-158.

FOREST J., SAINT LAURENT M. DE 1989. Nouvelle contribution à la connaissance de *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, à propos de la description de la femelle adulte. – Résultats des campagnes de Murorstom **5**: 75-92.

FÖRSTER R. 1965. Decapoden der Neuburger Bankkalke (Mittel-Tithon) von Neuburg an der Donau. – Mitteilungen der Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie **5**: 137-149.

FÖRSTER R. 1966. Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. – Palaeontographica **A125** (4-6): 61-175.

FÖRSTER R. 1967. Die Reptanten Decapoden der Trias. – Neues Jahrbuch ür Geologie und Paläontologie – Abhandlungen **128**: 136-194.

FÖRSTER R., RIEBER H. 1982. Der älteste Vertreter der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea, Decapoda), *Palaeastacus argoviensis* n. sp., aus dem unteren Dogger der Nordschweiz. – Eclogae geologicae Helvetiae **75** (3): 773-778.

FÖRSTER R., SEYED-EMANI K. 1982. First occurrence of *Eryma bedelta* (QUENSTEDT) (Crustacea, Decapoda) from the Aalenian of Iran. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie **22**: 41-45.

GARASSINO A. 1994. The macruran decapod crustaceans of the Upper Cretaceous of Lebanon. – Paleontologia Lombarda, nuova serie **3**: 1-27.

GARASSINO A. 1996. The family Erymidae Van Straelen, 1924 and the superfamily Glypheoidea Zittel, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). – Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia natural in Milano **135**: 333-373.

GARASSINO A., KROBICKI M. 2002. *Galicia marianae* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Astacidea) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of the Southern Polish Uplands. – Bulletin of the Mizunami Fossil Museum **29**: 51-59.

GARASSINO A., SCHWEIGERT G. 2006. The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I. Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. – Memorie della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano **34** (1): 1-64.

GARASSINO A., TERUZZI G. 1993. A new decapode crustacean assemblage from the Upper Triassic of Lombardy (N Italy). – Paleontologia Lombarda, Nuova serie **1**: 1-27.

GLAESSNER M. F. 1929. Crustacea Decapoda. Pp. 1-464 in: J. F. POMPECKJ (ed.), Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 41.

GLAESSNER M. F. 1931. Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. – Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt **81** (3-4): 467-486.

GLAESSNER M. F. 1969. Decapoda. Pp. 399-533 in: MOORE R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4 (2).

HARBORT E. 1905. Die Fauna der Schaumburg-Lippechden Kreidemulde. – Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge **45**: 10-22.

HYŽNÝ M., SCHLÖGL J., CHARBONNIER S., SCHWEIGERT G., RULLEAU L., GOUTTENOIRE M. 2015. Intraspecific variation and taphonomy of a new erymid lobster (Crustacea: Decapoda) from the Middle Jurassic of Belmont (Beaujolais, France). – Geobios **48**: 371-384.

JAGT W. M., FRAAIJE R. H. B. 2002. The erymid lobster *Enoploclytia leachii* (MANTELL, 1822) from the Upper Campanian of northeast Belgium. – Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre **72**: 91-95.

JOLEAUD L., HSU T.-Y. 1935. Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergou, Niger français). – Archives du Muséum national d'Histoire naturelle **13** (6): 99-110.

KARASAWA H., OHARA M., KATO H. 2008. New records for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. – Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana **60** (1): 101-110.

KARASAWA H., SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M. 2013. Phylogeny and Systematics of extant and extinct lobsters. – Journal of Crustacean Biology **33** (1): 78-123.

KATO H., TAKAHASHI T., TAIRA M. 2010. Late Jurassic decapod crustaceans from northeast Japan. – Palaeontology **53** (4): 761-770.

KLOMPMAKER A. A., FRAAIJE R. H. B. 2011. The oldest (Middle Triassic, Anisian) lobsters from the Netherlands: taxonomy, taphonomy, paleoenvironment, and paleoecology. – Palaeontologia electronica **14** (1): 1-16.

KUHN O. 1961. Die Tier- und Pflanzenwelt des Solnhofener Schiefers mit vollständigem Artem- und Schriftenverzeichnis. – Geologica bavarica **48**: 5-68.

LAHUSEN J. 1894. Über die russischen Krebsreste aus den jurassischen Ablagerungen und derunteren Wolgastufe. – Verhandlungen der Russischen Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft **31** (2): 313-324.

LATREILLE P. A. 1802. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Tome 3. F. Dufart, Paris, 468 pp.

LINNAEUS C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. – L. Salvii, Stockholm, 824 pp.

MADDISON W. P., MADDISON D. R. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2. http://mesquiteproject.org

MANTELL G. A. 1822. The Fossil of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex. – Lupton Relfe, London, 327 pp.

MANTELL G. A. 1824. Outlines of the natural history, of the environs of Lewes. In: HORSFIELD T. W. (ed.), The History and antiquities of Lewes and its vicinity. – J. Baxter, Lewes, 344 pp.

MANTELL G. A. 1833. The Geology of the South-East of England. – Longman, Rees, Orme, Brow, Green & Longman, London, 415 pp.

MARTILL D. M. 1991. Other invertebrates. In: MARTILL D. M., HUDSON J. D. (eds.), Fossils of the Oxford Clay. – The Palaeontological Association, London, 286 pp.

MARTIN J. W., DAVIS G. E. 2001. An updated classification of the recent crustacea. – Natural History Museum of Los Angeles County Science Series **39**: 1-124.

MARTÍNEZ-DÍAZ J. L., AGUILLÓN- MARTÍNEZ M. C., LUQUE J., VEGA F. J. 2017. Paleocene decapod Crustacea from northeastern Mexico: Additions to biostratigraphy and diversity. – Journal of South American Earth Sciences **74**: 67-82.

M'COY F. 1849. On the classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection at Cambridge. – Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology **4** (2): 330-335.

MERTIN H. 1941. Decapode Krebse aus dem subhercynen und Braunschweiger Emscher und Untersenon. – Nova Acta Leopoldina **68** (10): 149-264.

MEYER H. VON 1835. Briefliche Mittheilungen. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde: 328-329.

MEYER H. VON 1840a. Briefliche Mittheilungen. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde: 576-587.

MEYER H. VON 1840b. Neue Gattungen fossiler Krebse aus gebilden vom bunten sandstein bis in die Kreide. – E. Schweizerbart, Stuttgart, 28 pp.
MEYER H. VON 1844. Briefliche Mittheilungen. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Peterfaktenkunde: 564-567.
MEYER H. VON 1851. Fische, Crustaceen, Echinodermen und andere Versteinerungen aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. - Palaeontographica **1**: 216-279.
MILNE-EDWARDS A. 1862. Faune carcinologique de l'île de la Réunion : annexe F. Pp. 1-16 in: MAILLARD L. (ed.), Notes sur l'île de la Réunion. – Dentu, Paris.
OPPEL A. 1861. Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Pseudastacus*, *Magila* und *Etallonia*. – Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg **17**: 355-361.
OPPEL A. 1862. Ueber jurassische Crustaceen (Decapoda Macrura). – Palaeontologische Mittheilungen aus dem Museum des koeniglich Bayerischen Staates **1**: 1-120.
ORAVECZ J. 1962. Der erste Macrurenfunden Paraclytiopsis hungaricus nov. gen. nov. sp. aus dem ungarischen Karn. – Földani Közlöny **92** (3): 324-329.
ORTMANN A. E. 1896. Das System der Decapoden-Krebse. – Zoologische Jahrbücher – Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere **9** (3): 409-453.
PORTER M. L., PÉREZ-LOSADA M., CRANDALL K. A. 2005. Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times. – Molecular Phylogenetics and Evolution **37**: 355-369.
QUENSTEDT F. A. 1856-1857. Der Jura. – H. Laupp, Tübingen, 842 pp.
RANDALL J. W. 1840. Catalogue of the Crustacea brought by Thomas Nuttall and J. K. Townsend, from the West Coast of North America and the Sandwich Islands, with descriptions of such species as are apparently new, among which are included several species of different localities, previously existing in the collection of the Academy. – Journal of the Academy of Natural Science of Philadelphia **8** (1): 106-147.
RATHBUN M. J. 1923. Decapod Crustaceans from the Upper Cretaceous of North Carolina. – North Carolina Geological and Economic Survey **5**: 403-408.
RATHBUN M. J. 1926a. Arthropoda. In WADE B. (ed.), The Fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. – Professional Paper **137**: 184-191.
RATHBUN M. J. 1926b. The fossil stalk-eyed crustacea of the Pacific Slope of North America. – Smithsonian Institution United States National Museum Bulletin **138**: 1-155.
REUSS A. E. 1854. Über *Klytia Leachi*, einen langschwänzigen Decapoden der Kreideformation. – Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften **6**: 1-10.
RISSO A. 1826. Histoire naturelle des principals productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles de Nice et des Alpes Maritimes, tome 5. F.-G. – Levrault, Paris, 400 pp.
ROBERTS H. B. 1962. The Upper Cretaceous decapod crustaceans of New Jersey and Delaware. In COOKE C. W., GARNER H. F., HOWELL B. F., JELETZKY J. A., MILLER A. K., MILLER JR. H. W., RAMSDELL R. C., RICHARDS H. G., REESEIDE JR. J. B., ROBERTS H. B., WELLS J. W. (eds.), The Cretaceous Fossils of New Jersey. – Geological Survey of New Jersey Bulletin **61** (2): 163-191.
ROGER J. 1946. Les invertébrés des couches à poisons du Crétacé supérieur du Liban. – Mémoires de la Société Géologique de France **51**: 1-92.
SCHLOTHEIM E. F. VON 1822. Beiträge zur näheren Bestimmung der versteinerten und fossilen Krebsarten. – Nachträge zur Petrefaktenkunde. – Becker, Gotha: 17-37.

SCHOLTZ G., RICHTER S. 1995. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). – Zoological Journal of the Linnean Society **113**: 289-328.

SCHRAM F. R. 2001. Phylogeny of decapods: moving towards a consensus. – Hydrobiologia **449**: 1-20.

SCHRAM F. R., DIXON C. J. 2004. Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistics data set. – Bulletin of the Mizunami Fossil Museum **31**: 1-19.

SCHWEIGERT G. 2013. A new record of the enigmatic lobster genus *Stenodactylina* Beurlen, 1928 (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from the Middle Jurassic of south-western Germany. – Paläontologische Zeitschrift **87**: 409-413.

SCHWEIGERT G., DIETL G., RÖPER M. 2000. Die Panzerkrebse des Familie Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **B** (285): 1-25.

SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M. 2001. New Cretaceous and Tertiary decapod crustaceans from western North America. – Bulletin of Mizunami Fossil Museum **28**: 173-210.

SCHWEITZER C. E., FELDMANN R. M., GARASSINO A., KARASAWA H., SCHWEIGERT G. 2010. Systematic list of fossil decapod crustacean species. – Crustaceana Monographs **10**: 1-222.

SECRÉTAN S. 1964. Les Crustacés décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. – Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série, Série C, Sciences de la Terre **14**: 1-226.

SECRÉTAN S. 1984. Présence d'*Eryma bedelta* (Crustacea Decapoda) dans le Bajocien du Maroc oriental. – Geobios **17** (4): 515-518.

SOWERBY G. B. 1826. Description of a new species of *Astacus* found in a fossil state at Lyme Regis, in Dorsetshire. – Zoological Journal **2**: 493-494.

STENZEL H. B. 1945. Decapod Crustacea from the Cretaceous of Texas. – Texas University Publications **4401**: 401-476.

SWOFFORD D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, MA.

TAYLOR B. J. 1979. Macrurous Decapoda from the Lower Cretaceous of South-Eastern Alexander Island. – British Antarctic Survey Scientific Reports **81**: 1-39.

TSHUDY D., BABCOCK L. E. 1997. Morphology-based phylogenetic analysis of the clawed lobsters (family Nephropidae and the new family Chilenophoberidae). – Journal of Crustacean Biology **17** (2) : 253-263.

VAN STRAELEN V. 1925. Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. – Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique 7: 1-462.

VAN STRAELEN V. 1928. Sur les crustacés décapodes triasiques et sur l'origine d'un phylum de Brachyoures. – M. Lamertin, Bruxelles, 21 pp.

VAN STRAELEN V. 1936. Crustacés décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. – Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique **12** (45): 1-50.

VEGA F. J., GARASSINO A., JAIME R. Z. 2013. *Enoploclytia tepeyacensis* n. sp. (Crustacea, Decapoda, Erymidae) from the Cretaceous (Campanian) of Coahuila, NE Mexico. – Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana **65** (2): 207-211.

VEGA F. J., NYBORG T., FRAAIJE H. B., ESPINOSA B. 2007. Paleocene Decapod Crustacea from the Rancho Nuevo Formation (Parras Basin-Difunta Group), Northeastern Mexico. – Journal of Paleontology **81** (6): 1432-1441.

WITTLER F. 1998. *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell) und *Enoploclytia leachi* (Mantell), zwei seltene Krebse aus dem Turon des Dortmunder Stadtgebietes. – Arbeitskreis Paläontologie Hannover **26**: 15-21.

WOODS H. 1925-1931. A Monograph of the Fossil Macrurous Crustacea of England. – The Palaeontographical Society, London: 1-122.

WOODS J. T. 1957. Macrurous Decapods from the Cretaceous of Queensland. – *Memoirs of the Queensland Museum* **13** (3): 155-175.

WOODWARD H. 1877. A Catalogue of British Fossil Crustacea with their Synonyms and the range in time of each Genus and Order. – Taylor and Francis, London, 155 pp.

WÜST E. 1903. Untersuchungen über die Decapodenkrebse des germanischen Trias. – G. Fischer, Jena, 20 pp.

ZITTEL K. A. VON 1885. – Handbuch der Palaeontologie **1** (2) (Arthropoda, Decapoda): 523-721.

LEGEND FILE

Table 1. Stratigraphic and geographic distribution of erymid lobsters with main references.

Table 2. List of the specimens used for coding. Species names in bold correspond to the type species of the genera.

Table 3. Character matrix used in the analysis.

Fig. 1. Cladistic relationships of erymid lobsters in different works. **A**, Schram & Dixon (2004); **B**, Amati et al. (2004); **C**, Karasawa et al. (2013); **D**, Charbonnier et al. (2015); **E**, present work.

Fig. 2. Anatomical terminology. **A**: carapace grooves in glypheid lobster; **B**: carapace grooves in erymid lobster; **C**: delimitation of the carapace regions in lobsters; **D**: true chelate pereiopod extremity; **E-F**: pseudochelate pereiopod extremities: in glypheid lobster (E), and in enoplometopid lobster (F); **G**: achelate pereiopod extremity. **Abbreviations**: a: branchiocardiac groove; an: antennal notch; an-r: antennal row; ar: antennal region; as – antennal spine; b – antennal groove; br – banchial region; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; c_{ve} – ventral extension of postcervical groove; cc – cephalic carina; cd – cardiac groove; cr – cardiac region; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; gr – gastric region; hr – hepatic region; i – inferior groove; ic – intercervical groove; ip – intercalated plate; lcd – laterocardiac groove; on – orbital notch; or-r – orbital row; os – orbital spine; PoA – post-orbital area; pr – pterygostomial region; χ – attachment site of adductor testis muscle; ω – attachment site of mandibular muscle. Line drawings: J. Devillez.

Fig. 3. *Eryma compressum* Eudes-Deslongchamps, 1842 and *Eryma girodi* (Étallon, 1857). **A-D**: *Eryma compressum*: holotype NHMUK In.22917 (Jurassic, France): lateral view (A), and line drawing (B); lectotype GPIT/43/53-5 of *E. bedeltum* Quenstedt, 1857 (Jurassic, Germany) (C); specimen NHMUK In.27131 (Jurassic, United Kingdom) (D); **E-J**: *Eryma girodi*: syntype MNHN.F.A29783 (Jurassic, France): left lateral view (E), line drawing of the carapace (F), right lateral view (G), and dorsal view (H); lectotype MJSN Col.Del.475 of *Eryma greppini* Oppel, 1861 (Jurassic, France) (I), and paralectotype MJSN Col.Del.1 (J). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ip – intercalated plate; os – orbital spine; PoA – post-orbital area; χ – attachment site of adductor testis muscle; ω – attachment site of mandibular muscle. Photographs: J. Devillez (A, C, D), L. Cazes (E, G, H), D. Becker (I, J). Line drawings: J. Devillez.

Fig. 4. *Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862 (holotype MNHN-IU-AS182; island of Réunion). **A**: dorsal view of the cephalic region; **B**: line drawing. Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: e_1e – cervical groove; ip – intercalated plate. Photographs: L. Cazes. Line drawing: J. Devillez.

Fig. 5. Strict consensus tree (111 steps) of 279 most-parsimonious trees (110 steps) recovered from analysis. Node numbers indicated in white circles. Box at roots indicates hypothesized character state at root (black when unambiguous, red when

ambiguous). Boxes at each node list characters supporting the node (synapomorphies), with indication of the character state change in superscript. Accordingly, the number of changes after optimization (minimum and maximum in parentheses) at each node is indicated in blue.

Fig. 6. Strict consensus tree with indication of node numbers (white circles) and subfamilies, families, superfamilies and infraorders.

Fig. 7. *Eryma* Meyer, 1840 and *Tethysastacus* Devillez et al., 2016. **A-B**: holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.0252 of *Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) (Jurassic, Germany): general view (A), and line drawing of the carapace (B); **C-E**: *Eryma ventrosum* (Meyer, 1835) (Jurassic, France): cast of the holotype MNHN.F.B12484 (C), line drawing (D), and specimen MNHN.F.A29468; **F-G**: neotype SM B11437 of *Eryma sulcatum* Harbort, 1905 (Cretaceous, United Kingdom): lateral (F), and dorsal view (G); **H**: holotype MNHN.F.J03351 of *Tethysastacus tithonius* (Van Straelen, 1936) (Cretaceous, France). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ip – intercalated plate; os – orbital spine; PoA – post-orbital area; χ – attachment site of adductor testis muscle; ω – attachment site of mandibular muscle. Photographs: L. Cazes (E, H), J. Devillez (A, F, G). Line drawings: J. Devillez.

Fig. 8. *Palaeastacus* Bell, 1850. **A-C**: *Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824) (Cretaceous, United Kingdom): lectotype NHMUK 5601 (A), line drawing of the carapace (B), and specimen BMB 007750 (C); **D-E**: holotype MFN 2236 P1383/8 MB.A.0251 of *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim, 1822) (Jurassic, Germany): general view (D), and line drawing of the carapace (E); **F-G**: holotype BAS KG.50.4 of *Palaeastacus foersteri* Taylor, 1979 (Cretaceous, Antarctica): general view (F), and line drawing of the carapace (G). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; PoA – post-orbital area. Photographs: J. Devillez (A, C, D), H. Blagbrough (F). Line drawings: J. Devillez.

Fig. 9. *Stenodactylina* Beurlen, 1928. **A-C**: *Stenodactylina granulifera* (Secrétan, 1964) (Cretaceous, Madagascar): holotype MNHN.F.R03975 (A), line drawing of the carapace (B), and holotype MNHN.F.R03974 of *Eryma madagascariensis* Secrétan, 1964 (C); **D-F**: *Stenodactylina lagardettei* (Hyžný et al., 2015) (Jurassic, France): holotype PF Aal 345 (D), specimen MHNL 20 103064 (E), and line drawing (F). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ip – intercalated plate; χ – attachment site of adductor testis muscle; ω – attachment site of mandibular muscle. Photographs: C. Lemzaouda (A, C), M. Hyžný (D, E). Line drawings: J. Devillez.

Fig. 10. *Enoploclytia* M'Coy, 1849. **A-C**: *Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822) (Cretaceous): specimen NHMUK I.1977 (United Kingdom) (A), specimen NM O7125 (Czech Republic) (B), specimen BMB 007766 (United Kingdom) (C); **D-H**: *Enoploclytia collignoni* Secrétan, 1964 (Cretaceous, Madagascar): holotype MNHN.F.R03925 lateral (D), line drawing (E), and dorsal view (F), paratype MNHN.F.A33130 (G), and paratype MNHN.F.A33203 (H). Scale bars: 10 mm.

Abbreviations: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ip – intercalated plate; P1-3 – pereiopods 1 to 3; χ – attachment site of adductor testis muscle; ω – attachment site of mandibular muscle. Preparation: C. Bouillet (G), Y. Despres (H). Photographs: L. Cazes (H), J. Devillez (A, C), M. Kocová Veselská (B), C. Lemzaouda (D, F), P. Loubry (G). Line drawing: J. Devillez.

Fig. 11. *Pustulina* Quenstedt, 1857. **A-D**: *Pustulina tuberculata* (Bell, 1863) (Cretaceous, United Kingdom): lectotype SM B22368 (A), line drawing (B), paralectotype SM B22370 (C), and paralectotype SM B22369; **E**: syntype MNHN.F.B12485 of *Pustulina perroni* (Étallon, 1861) (Jurassic, France); **F**: specimen SMNS 3682/1 of *Pustulina suevica* Quenstedt, 1857 (Jurassic, Germany); **G-I**: specimens of *Pustulina minuta* (Schlotheim, 1822) (Jurassic, Germany): holotype MFN 2236 P1383/5 MB.A.0254 (G), specimen MFN 2236 P1383/5 MB.A.1119 (H), and line drawing of the carapace (I). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; cd – cardiac groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ip – intercalated plate. Photographs: J. Devillez (A, C, D, F-H), L. Cazes (E). Line drawings: J. Devillez.

Fig. 12. Extant lobsters. **A-B**: holotype NMCR of *Dinochelus ausubeli* Ahyong et al., 2010 (Philippines): original figure of Ahyong et al. (2010: fig. 4A) of the holotype (A), and line drawing of the carapace; **C-E**: holotype MNHN-IU-AS182 of *Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862 (island of Réunion): left lateral view (C), line drawing of the carapace (D), and dorsal view (E). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; an – antennal notch; as – antennal spine; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; cd – cardiac groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ip – intercalated plate; on – orbital notch; os – orbital spine. Photographs: L. Cazes (C, E). Line drawings: J. Devillez.

Fig. 13. *Hoploparia longimana* (Sowerby, 1826) (Cretaceous, United Kingdom). **A-B**: specimen MNHN.F.B14166 (A), and line drawing of the carapace (B); **C-D**: specimen MNHN.F.B14167. Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove. Photographs: L. Cazes. Line drawing: J. Devillez.

Fig. 14. *Clytiopsis argentoratense* Bill, 1914 and *Chimaerastacus pacifluviatilis* Amati et al., 2004. **A-C**: *Clytiopsis argentoratense* (Triassic, France): original figure of Bill (1914: pl. 10, fig. 2) (A), molted specimen (B), and line drawing of the carapace (C); **D-F**: *Chimaerastacus pacifluviatilis* (Triassic, Canada): original figures of Amati et al. (2004: fig. 9.1, 9.7, 9.8) of the paratype RTM 97.121.15 (D), paratype RTM 97.121.77 (E), and paratype RTM 97.121.435 (F). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; cd – cardiac groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; P1-4 – pereiopods 1 to 4. Line drawing: J. Devillez.

Fig. 15. *Lissocardia silesiaca* Meyer, 1851 (Triassic, Germany). **A-B**: lectotype MFN 2236 P1384/8 MB.A.0936: lateral view (A) and line drawing (B); **C**: syntype BGR x268; **D**: syntype BGR x269; **E**: molted specimen. Scale bars: 10 mm (A, B, E), 20 mm (C, D). **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; b – antennal groove; b_1 – hepatic

groove; c – postcervical groove; cc – cephalic carina; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; P1-5 – pereiopods 1 to 4. Photographs: J. Devillez (A), A. Ehling (C, D). Line drawing: J. Devillez.

Fig. 16. Pemphicid lobsters (Triassic, Germany). **A-E**: *Pemphix sueurii* (Desmarest, 1817): specimen MNHN.F.A59979 (A), line drawing of the carapace (B), specimen MNHN.F.A59975 (C), specimen MNHN.F.B07888 (D), and specimen MNHN.F.A59980 (E); **F-G**: *Pseudopemphix alberti* (Meyer, 1840): lateral view of the holotype SMNS 22109 (F), and dorsal view (G). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; an – antennal notch; as – antennal spine; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; cd – cardiac groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; on – orbital notch. Preparation: Y. Despres (D). Photographs: L. Cazes (A, C, D, E), G. Schweigert (F, G). Line drawing: J. Devillez.

Fig. 17. Glypheid and litogastrid lobsters. **A-B**: *Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822) (Jurassic, France): specimen MNHN.F.A29516 (A), and line drawing of the carapace (B); **C-D**: *Glypheopsis robusta* (Feldmann & McPherson, 1980) (Jurassic, Canada): cast of the holotype MNHN.F.R62042 (C), and line drawing of the carapace (D); **E-F**: *Litogaster obtusa* (Meyer, 1844) (Triassic, Germany): holotype SMNS 4401/653 (E), and line drawing of the carapace (F). Scale bars: 10 mm. **Abbreviations**: a – branchiocardiac groove; an – antennal notch; b – antennal groove; b_1 – hepatic groove; c – postcervical groove; cd – cardiac groove; d – gastro-orbital groove; e_1e – cervical groove; i – inferior groove; ic – intercervical groove; lcd – laterocardiac groove; on – orbital notch. Photographs: L. Cazes (A, C), G. Schweigert (E). Line drawings: J. Devillez.

Age	Location	Taxa	Main references
Permian	Asia	*Eryma*	Förster 1966, 1967; Devillez & Charbonnier 2017
Jurassic	Africa	*Eryma* *Stenodactylina*	Beurlen 1933; Secrétan 1964; Secrétan 1984; Charbonnier et al. 2012a
	America	*Eryma*	Feldmann & Titus 2006; Feldmann & Haggart 2007
	Asia	*Eryma*	Förster & Seyed-Emani 1982
	Europe	*Eryma* *Enoploclytia* *Palaeastacus* *Pustulina* *Stenodactylina*	Oppel 1861, 1862; Lahusen 1894; Van Straelen 1925; Beurlen 1928; Bachmayer 1959; Förster & Rieber 1982; Garassino 1996; Garassino & Krobicki 2002; Bravi et al. 2014; Devillez & Charbonnier in press
Cretaceous	Africa	*Enoploclytia* *Pustulina* *Stenodactylina*	Joleaud & Hsu 1935; Secrétan 1964; Charbonnier et al. 2012a
	America	*Enoploclytia* *Palaeastacus* *Pustulina*	Rathbun 1923, 1926a,b; Stenzel 1945; Feldmann & McPherson 1980; Aguirre-Urreta & Ramos 1981; Aguirre-Urreta 1982, 1989; Schweitzer & Feldmann 2001; Vega et al. 2007; Martínez-Díaz et al. 2017
	Antarctica	*Palaeastacus*	Taylor 1979; Feldmann 1984; Aguirre-Urreta 1989
	Asia	*Eryma* *Pustulina*	Roger 1946; Garassino 1994; Karasawa et al. 2008; Kato et al. 2010; Charbonnier et al. 2017
	Australia	*Palaeastacus*	Woodward 1877; Etheridge Jr. 1914; Woods 1957
	Europe	*Eryma* *Enoploclytia* *Palaeastacus* *Pustulina* *Stenodactylina* *Tethysastacus*	Mantell 1833; Bell 1850, 1863; Reuss 1854; Van Straelen 1925; Beurlen 1928; Jagt & Fraaije 2002; Devillez et al. 2016
Paleogene	America	*Enoploclytia*	Vega et al. 2007; Martínez-Díaz et al. 2017

Taxa	Stratigraphy	Specimens used to code the matrix	
		Type material	Additional specimens
***Chimaerastacus pacifluviatilis* (Amati *et al.*, 2004)**	Ladinien (Trias)	Holotype RTM 97.121.221; paratype RTM 97.121.15, 97.121.77, 97.121.435, 97.121.535	-
***Clytiopsis argentoratense* Bill, 1914**	Carnien (Trias)	Type specimens lost	See Bill (1914) and Gall & Fischer (1965)
***Dinochelus ausubeli* Ahyong *et al.*, 2010**	Extant	Pictures of the holotype in original publication	-
***Enoploclytia leachi* (Mantell, 1822)**	Cenomanian - Campanian (Cretaceous)	-	BMB 007766; NHMUK I.1977; NM O7125
Enoploclytia collignoni Secrétan, 1964	Campanian	Holotype MNHN.F.R03925; paratypes MNHN.F.A33130, A33203	-
***Enoplometopus pictus* A. Milne-Edwards, 1862**	Extant	Holotype MNHN-IU-AS182	-
***Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822)**	Kimmeridgian - Tithonian (Jurassic)	Holotype MFN 2236 P1383/2 MB.A.0252	MNHN.F.B13450
Eryma compressum Eudes-Deslongchamps, 1842	Toarcian - Bathonian (Jurassic)	Holotype NHMUK In.22917	GPIT/43/53 (Lectotype of *Eryma bedeltum*); NHMUK In.27131
Eryma girodi (Etallon, 1857)	Bathonian (Jurassic)	Syntype MNHN.F.A29783	MJSN Col. Del.475 (lectotype of *Eryma greppini*); MJSN Col. Del.1 (paralectotype of *E. greppini*)
*Eryma sulcatum*Harbort, 1905	Hauterivian (Cretaceous)	Neotype SM B11437	-
Eryma ventrosum(Meyer, 1835)	Callovian - Kimmeridgian (Jurassic)	Cast of the holotype MNHN.F.B12484	MNHN.F.A29468
***Glyphea regleyana* (Desmarest, 1822)**	Bathonian - Oxfordian (Jurassic)	Neotype MNHN.F.A29512	MNHN.F.A29516
Glypheopsis robusta (Feldmann & McPherson, 1980)	Bajocian (Jurassic)	Cast of the holotype MNHN.F.R62042	-
***Hoploparia longimana* (Sowerby, 1826)**	Albian (Cretaceous)	-	MNHN.F.B14166, B14167
***Lissocardia silesiaca* Meyer, 1851**	Anisian (Trias)	Lectotype MFN 2236 P1384/8 MB.A.0936	Paralectotypes BGR x268, 269; see Garassino et al. (2000)
***Litogaster obtusa* (Meyer, 1844)**	Anisian (Trias)	Holotype SMNS 4401/653	-
***Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758)**	Extant	-	MNHN-IU-AS212
***Palaeastacus sussexiensis* (Mantell, 1824)**	Aptian - Turonian (Cretaceous)	Lectotype NHMUK 5601	BMB 007750 (lectotype of *Palaeastacus dixoni*)
Palaeastacus foersteri Taylor, 1979	Barremian (Cretaceous)	Holotype BAS KG.50.4	-
Palaeastacus fuciformis (Schlotheim, 1822)	Kimmeridgian - Tithonian (Jurassic)	Holotype MFN 2236 P1383/8 MB.A.0251	SMNS Inv.-Nr.64521
***Pemphix sueurii* (Desmarest, 1817)**	Anisian - Ladinian (Trias)	Holotype lost	MNHN.F.A59975, A59979, A59980, B07888
***Pseudopemphix alberti* (Meyer, 1840)**	Anisian (Trias)	Holotype SMNS 22109	-

***Pustulina suevica* Quenstedt, 1857**	Kimmeridgian (Jurassic)	-	SMNS Inv.-Nr.3682/1 (holotype of *Eryma fraasi*)
Pustulina minuta (Schlotheim, 1822)	Tithonian (Jurassic)	Holotype MFN 2236 P1383/5 MB.A.0254	BSPG AS VIII 78; MFN 2236 P1383/5 MB.A.1119; MNHN.F.B13444
Pustulina perroni (Étallon, 1861)	Oxfordian - Kimmeridgian (Jurassic)	Syntype MNHN.F.B12485	-
Pustulina tuberculata (Bell, 1863)	Albian (Cretaceous)	Lectotype SM B22368; paralectotype SM B22369, B22370	-
Stenodactylina granulifera (Secrétan, 1964)	Kimmeridgian (Jurassic)	Holotype MNHN.F.R03975	MNHN.F.R03974 (holotype of *Eryma madagascariensis*)
Stenodactylina lagardettei (Hyžný *et al.*, 2015)	Aalenian (Jurassic)	Holotype PF Aal 346	MNHL 20 103064
Stenopus spinosus Risso, 1826	Extant	-	MNHN-IU-Na3566, Na3567, Na3587, Na3588, Na10437
***Tethysastacus tithonius* (Van Straelen, 1936)**	Valanginian (Cretaceous)	Holotype MNHN.F.J03351	-

Species	Characters																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Astacus astacus	0	0	-	0	1	3	0	1	1	1	0	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Chimaerastacus pacifluviatilis	1	0	-	0	2	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	1	1	?	1	1	0	0	0	0
Clytiopsis argentoratense	1	0	-	1	1	1	0	1	2	2	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Dinochelus ausubeli	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0
Enoploclytia collignoni	1	0	-	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	?	0	0	?	?
Enoploclytia leachi	1	0	-	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Enoplometopus pictus	0	1	0	0	1	3	0	1	0	4	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
Eryma compressum	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?
Eryma girodi	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	?	0	?	?	?
Eryma modestiforme	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Eryma sulcatum	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	?	0	?	?	?
Eryma ventrosum	1	0	-	1	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?
Glyphea regleyana	1	0	-	2	2	1	0	0	3	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	1
Glypheopsis robusta	1	0	-	0	2	1	0	0	3	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	?	1	1	1	1
Homarus gammarus	1	1	1	0	1	3	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Hoploparia longimana	1	1	1	1	1	0	0	1	-	0	1	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	?	?	0
Lissocardia silesiaca	1	0	-	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1
Litogaster obtusa	1	0	-	0	1	2	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?
Nephrops norvegicus	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Palaeastacus foersteri	1	0	-	1	1	2	1	1	0	3	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	?	0	1	1	1	0	0	?	?
Palaeastacus fuciformis	1	0	-	1	1	2	1	1	0	3	0	1	2	0	0	0	1	?	?	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Palaeastacus sussexiensis	1	0	-	1	1	2	1	1	0	3	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?
Pemphix sueurii	1	0	-	2	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
Pseudopemphix alberti	1	0	-	2	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Pustulina minuta	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	1	0	1	0	?	0	?	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Pustulina perroni	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	0	?	?	?
Pustulina suevica	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	?	?	?	0	?	1	?	?	?	0	1	0	1	0	?	?	0	?	?	?	0	0	0	?
Pustulina tuberculata	1	0	-	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	?	0	?	?	?
Stenodactylina granulifera	1	0	-	1	1	2	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?
Stenodactylina lagardettei	1	0	-	1	1	2	0	1	0	2	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	?	0	0	?	0	0	?	?	?	0	?	?	?
Stenopus spinosus	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tethysastacus tithonius	1	0	-	0	1	0	0	1	-	0	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?

Fig. 1

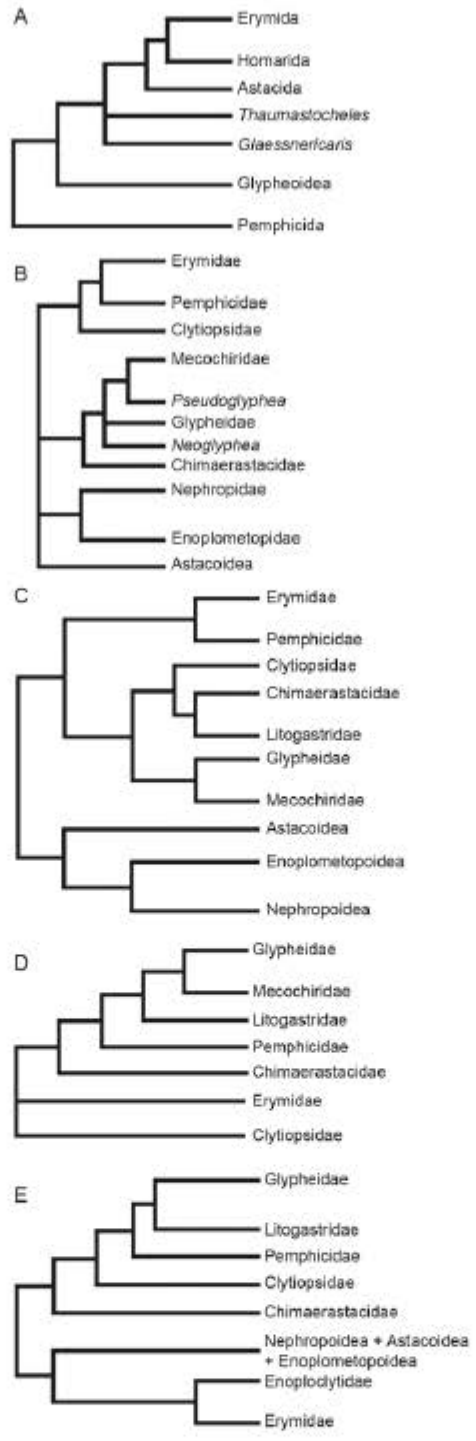

A
Erymida
Homarida
Astacida
Thaumastocheles
Glaessneriicaris
Glypheoidea
Pemphicida
B
Erymidae
Pemphicidae
Clytiopsidae
Mecochiridae
Pseudoglyphea
Glypheidae
Neoglyphea
Chimaerastacidae
Nephropidae
Enoplometopidae
Astacoidea
C
Erymidae
Pemphicidae
Clytiopsidae
Chimaerastacidae
Litogastridae
Glypheidae
Mecochiridae
Astacoidea
Enoplometopoidea
Nephropoidea
D
Glypheidae
Mecochiridae
Litogastridae
Pemphicidae
Chimaerastacidae
Erymidae
Clytiopsidae
E
Glypheidae
Litogastridae
Pemphicidae
Clytiopsidae
Chimaerastacidae
Nephropoidea + Astacoidea
+ Enoplometopoidea
Enoploclytidae
Erymidae

Fig. 2

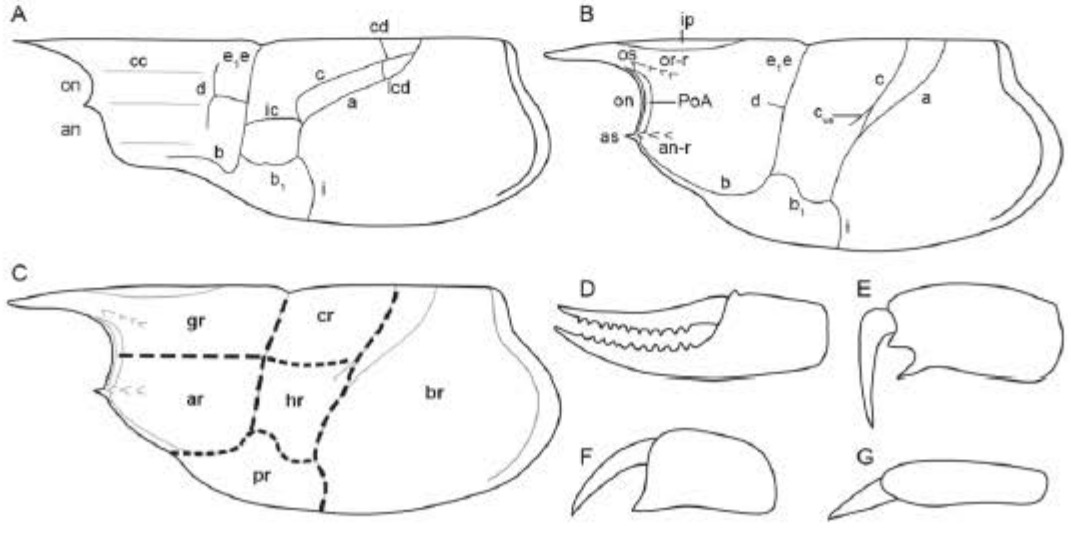

A
cd
cc
e1e
c
on
d
ic
a
icd
an
b
b1
i
B
ip
os
or-r
e1e
on
PoA
d
c
a
as
an-r
b
b1
i
C
gr
cr
ar
hr
br
pr
D
E
F
G

Fig. 3

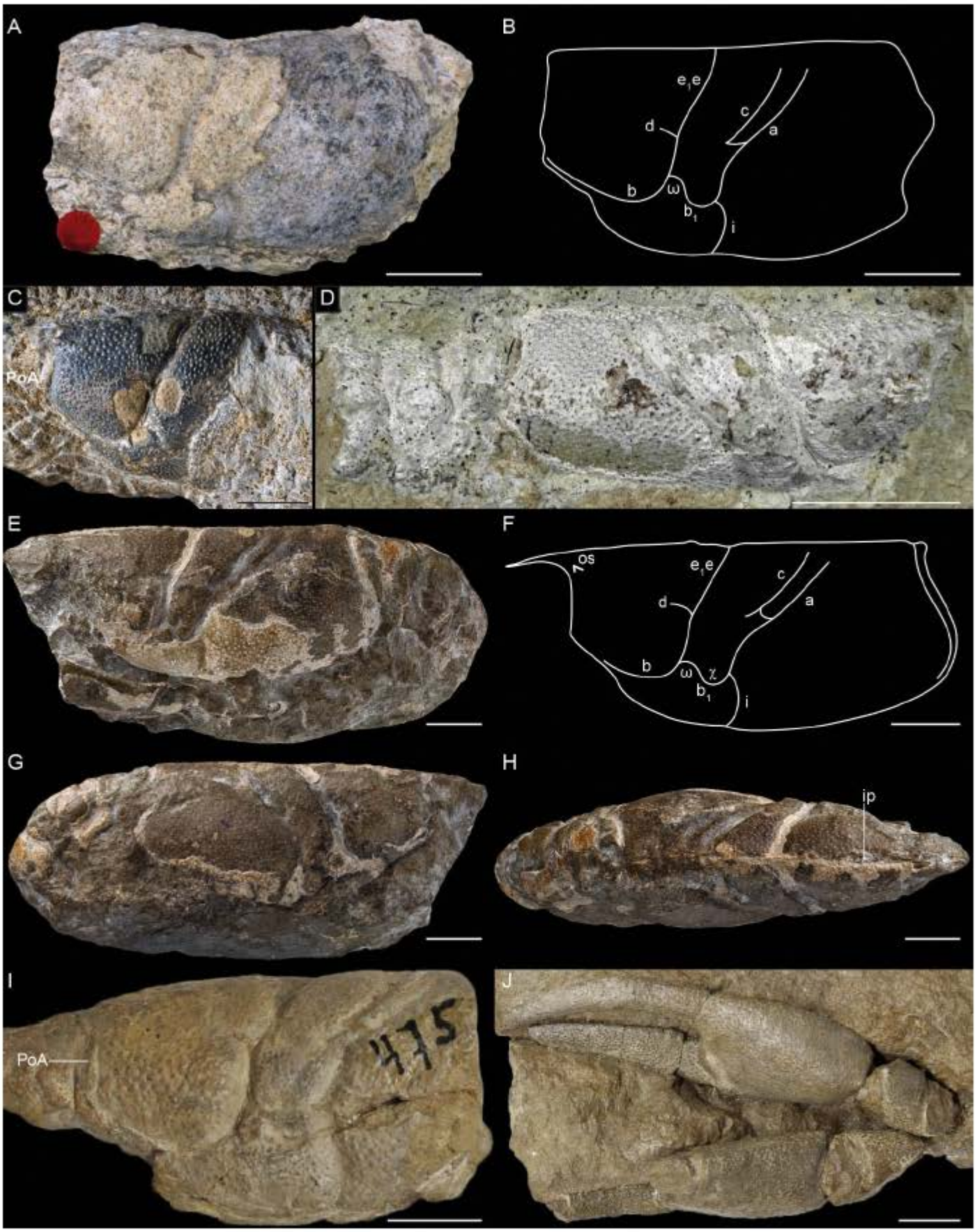


Fig. 4

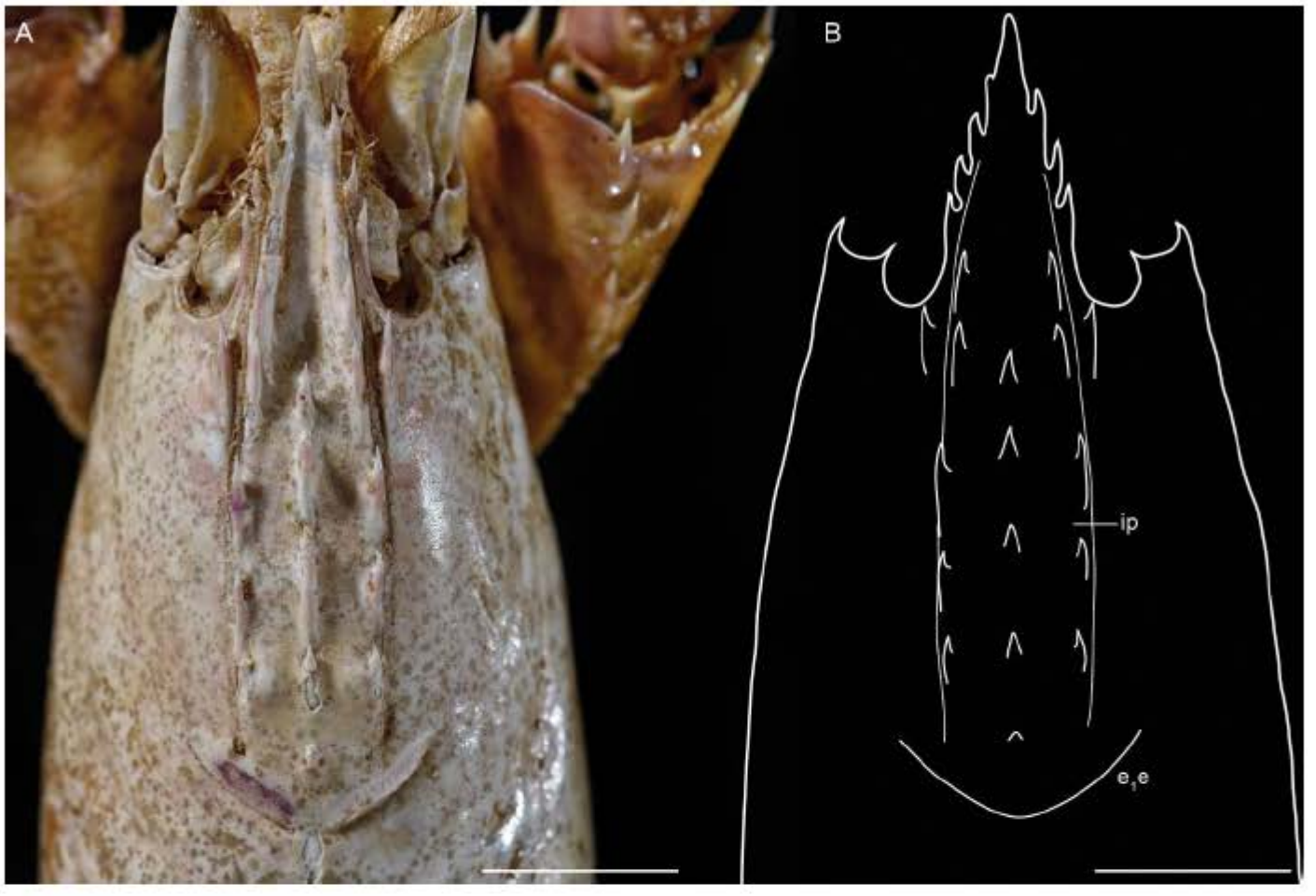


Fig. 5

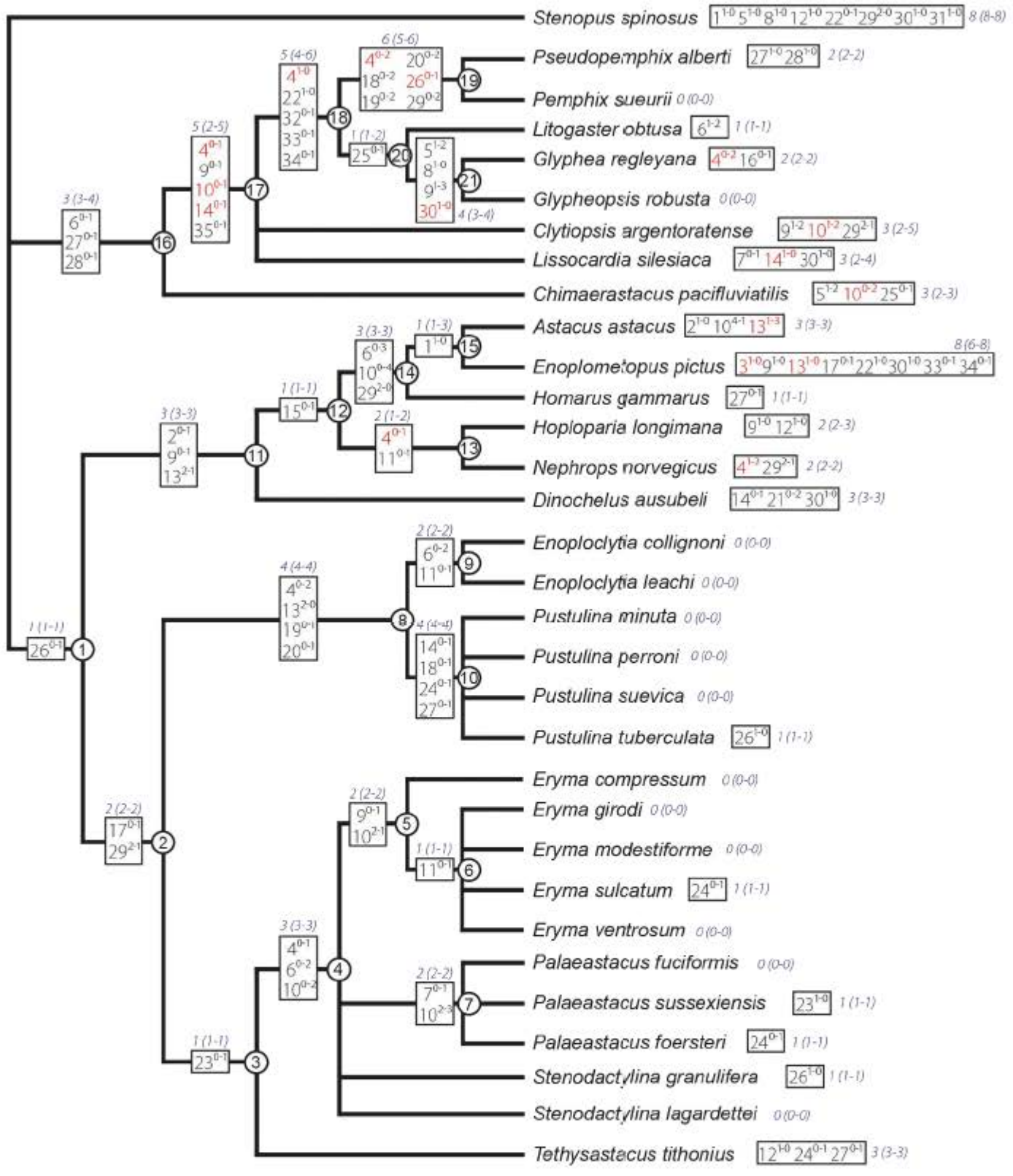

Stenopus spinosus 1^1-0 5^1-0 8^1-0 12^1-0 22^0-1 29^2-0 30^1-0 31^1-0 8 (8-8)
Pseudopemphix alberti 27^1-0 28^1-0 2 (2-2)
Pemphix sueurii 0 (0-0)
Litogaster obtusa 6^1-2 1 (1-1)
Glyphea regleyana 4^0-2 16^0-1 2 (2-2)
Glypheopsis robusta 0 (0-0)
Clytiopsis argentoratense 9^1-2 10^1-2 29^2-1 3 (2-5)
Lissocardia silesiaca 7^0-1 14^1-0 30^1-0 3 (2-4)
Chimaerastacus pacifluviatilis 5^1-2 10^0-2 25^0-1 3 (2-3)
Astacus astacus 2^1-0 10^4-1 13^1-3 3 (3-3)
Enoplometopus pictus 3^1-0 9^1-0 13^1-0 17^0-1 22^1-0 30^1-0 33^0-1 34^0-1 8 (6-8)
Homarus gammarus 27^0-1 1 (1-1)
Hoploparia longimana 9^1-0 12^1-0 2 (2-3)
Nephrops norvegicus 4^1-2 29^2-1 2 (2-2)
Dinochelus ausubeli 14^0-1 21^0-2 30^1-0 3 (3-3)
Enoploclytia collignoni 0 (0-0)
Enoploclytia leachi 0 (0-0)
Pustulina minuta 0 (0-0)
Pustulina perroni 0 (0-0)
Pustulina suevica 0 (0-0)
Pustulina tuberculata 26^1-0 1 (1-1)
Eryma compressum 0 (0-0)
Eryma girodi 0 (0-0)
Eryma modestiforme 0 (0-0)
Eryma sulcatum 24^0-1 1 (1-1)
Eryma ventrosum 0 (0-0)
Palaeastacus fuciformis 0 (0-0)
Palaeastacus sussexiensis 23^1-0 1 (1-1)
Palaeastacus foersteri 24^0-1 1 (1-1)
Stenodactylina granulifera 26^1-0 1 (1-1)
Stenodactylina lagardettei 0 (0-0)
Tethysastacus tithonius 12^1-0 24^0-1 27^0-1 3 (3-3)

Fig. 6

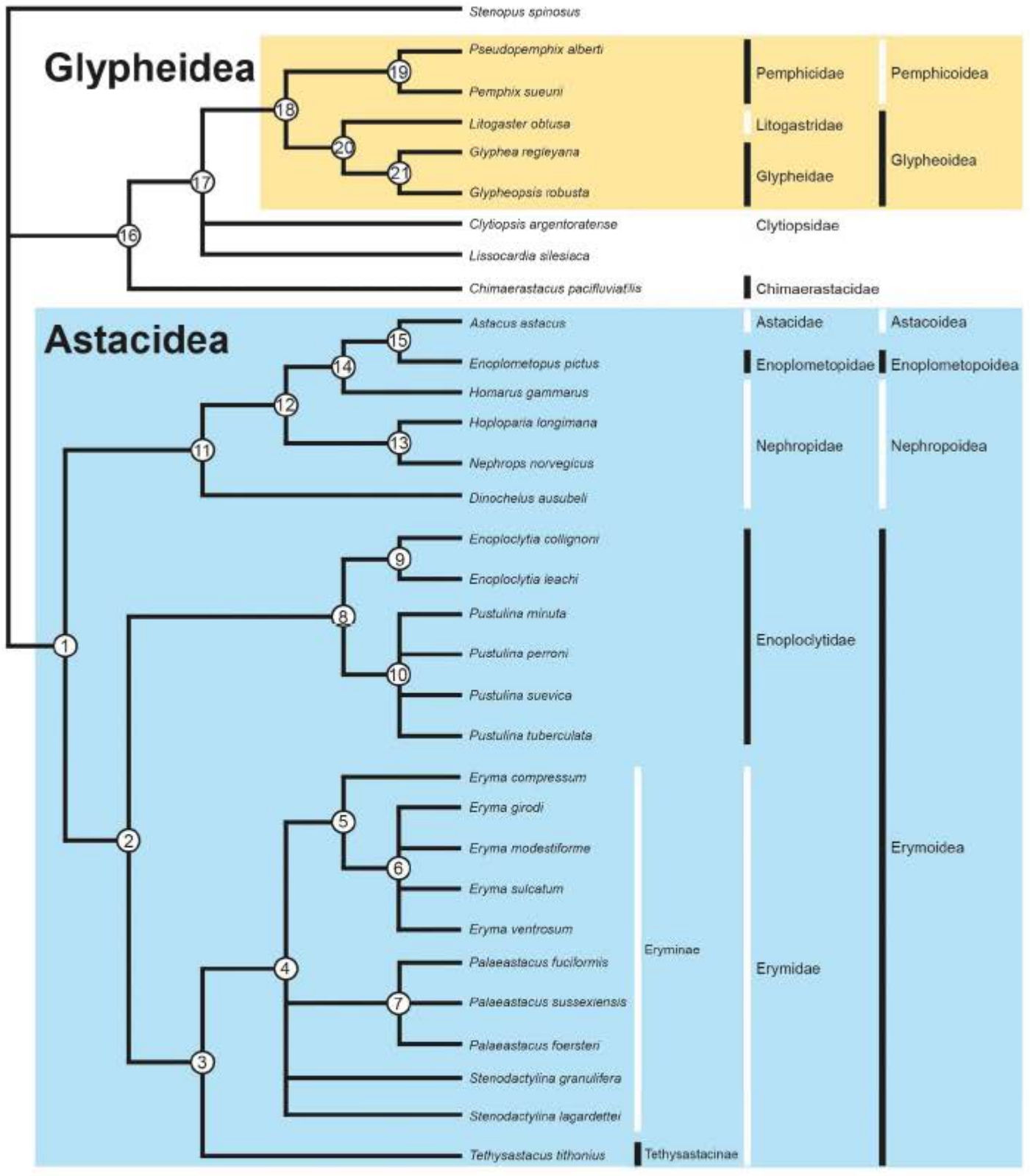

Stenopus spinosus
Glypheidea
Pseudopemphix alberti
Pemphix sueuri
Litogaster obtusa
Glyphea regleyana
Glypheopsis robusta
Pemphicidae
Litogastridae
Glypheidae
Pemphicoidea
Glypheoidea
Clytiopsis argentoratense
Lissocardia silesiaca
Clytiopsidae
Chimaerastacus pacifluviatilis
Chimaerastacidae
Astacidea
Astacus astacus
Enoplometopus pictus
Homarus gammarus
Hoploparia longimana
Nephrops norvegicus
Dinochelus ausubeli
Astacidae
Enoplometopidae
Nephropidae
Astacoidea
Enoplometopoidea
Nephropoidea
Enoploclytia collignoni
Enoploclytia leachi
Pustulina minuta
Pustulina perroni
Pustulina suevica
Pustulina tuberculata
Enoploclytidae
Eryma compressum
Eryma girodi
Eryma modestiforme
Eryma sulcatum
Eryma ventrosum
Palaeastacus fuciformis
Palaeastacus sussexiensis
Palaeastacus foersteri
Stenodactylina granulifera
Stenodactylina lagardetteri
Eryminae
Tethysastacus tithonius
Tethysastacinae
Erymidae
Erymoidea
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

Fig. 7

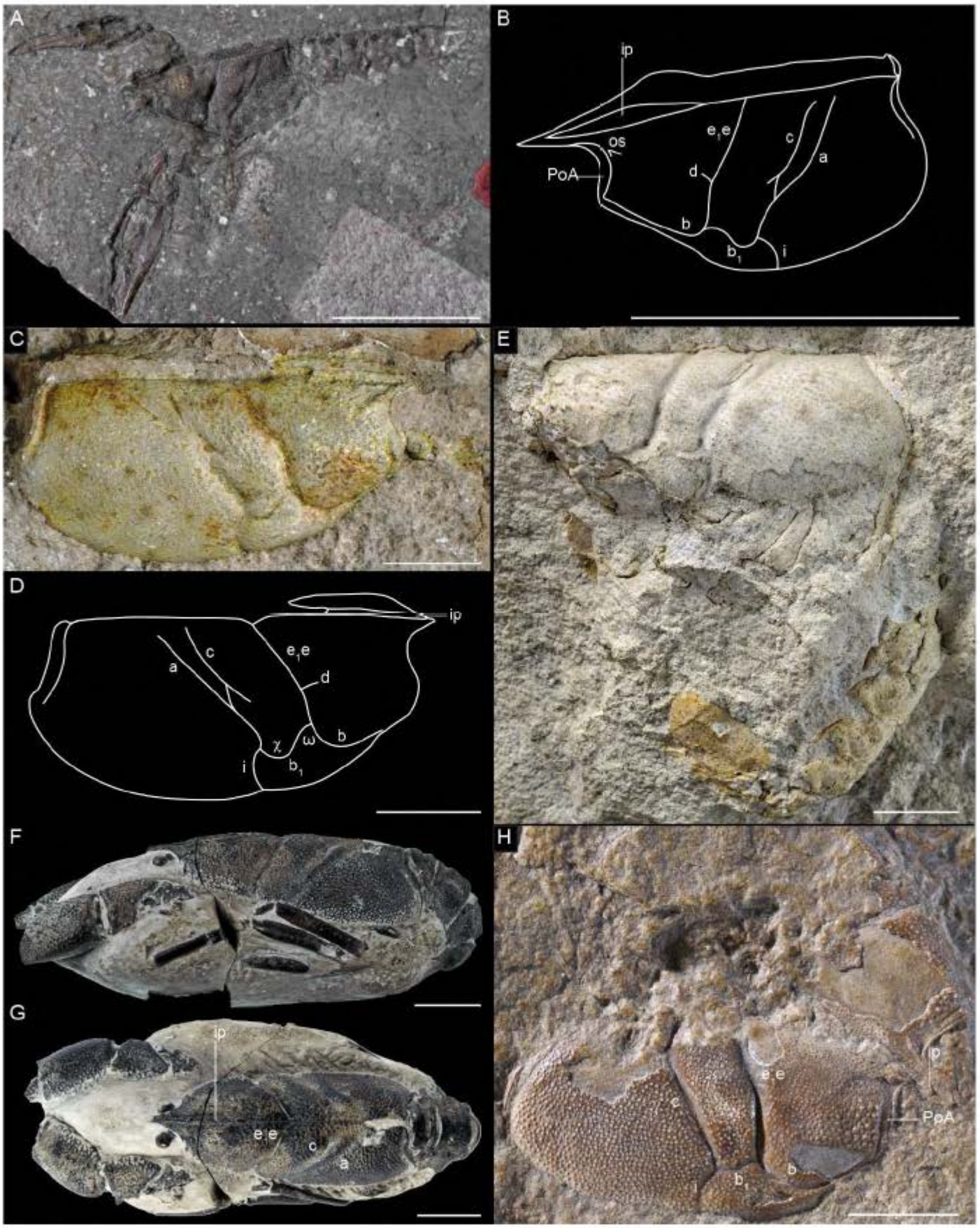

A
B
ip
os
PoA
e,e
c
a
d
b
b1
i
C
E
D
ip
a
c
e,e
d
b
χ
ω
i
b1
F
G
ip
e,e
c
a
H
p
e,e
c
PoA
b1
b

Fig. 8

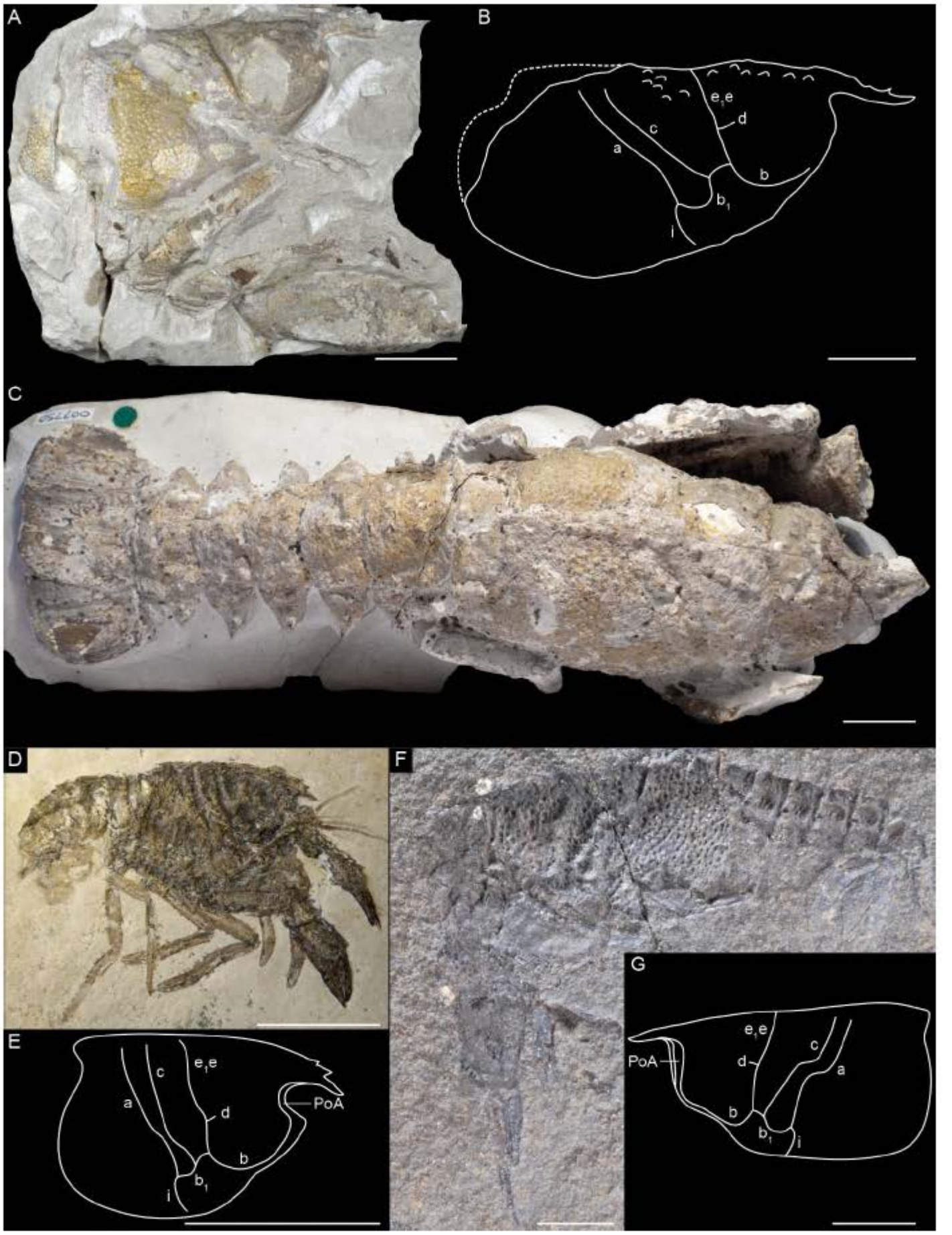


Fig. 9

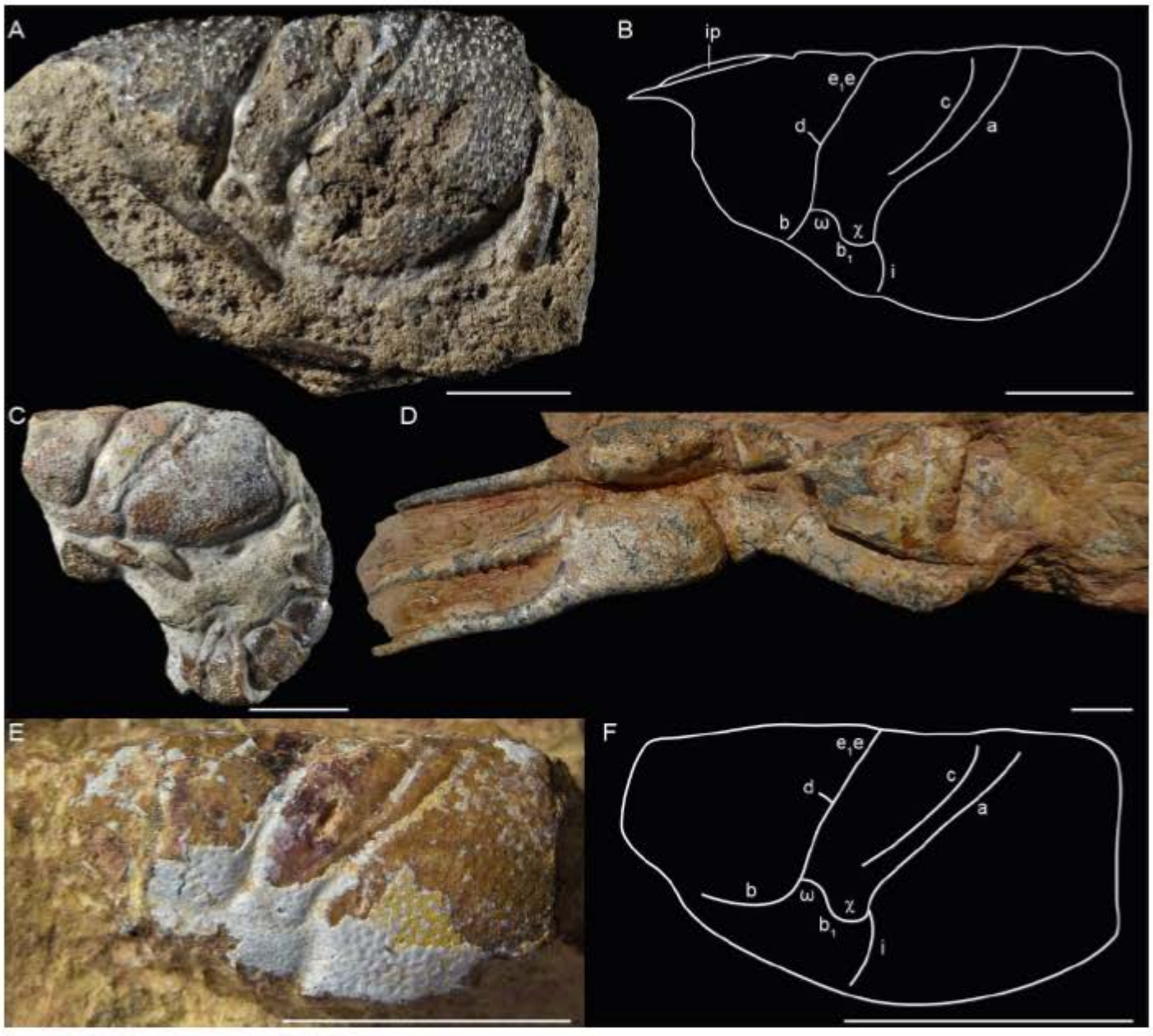


Fig. 10

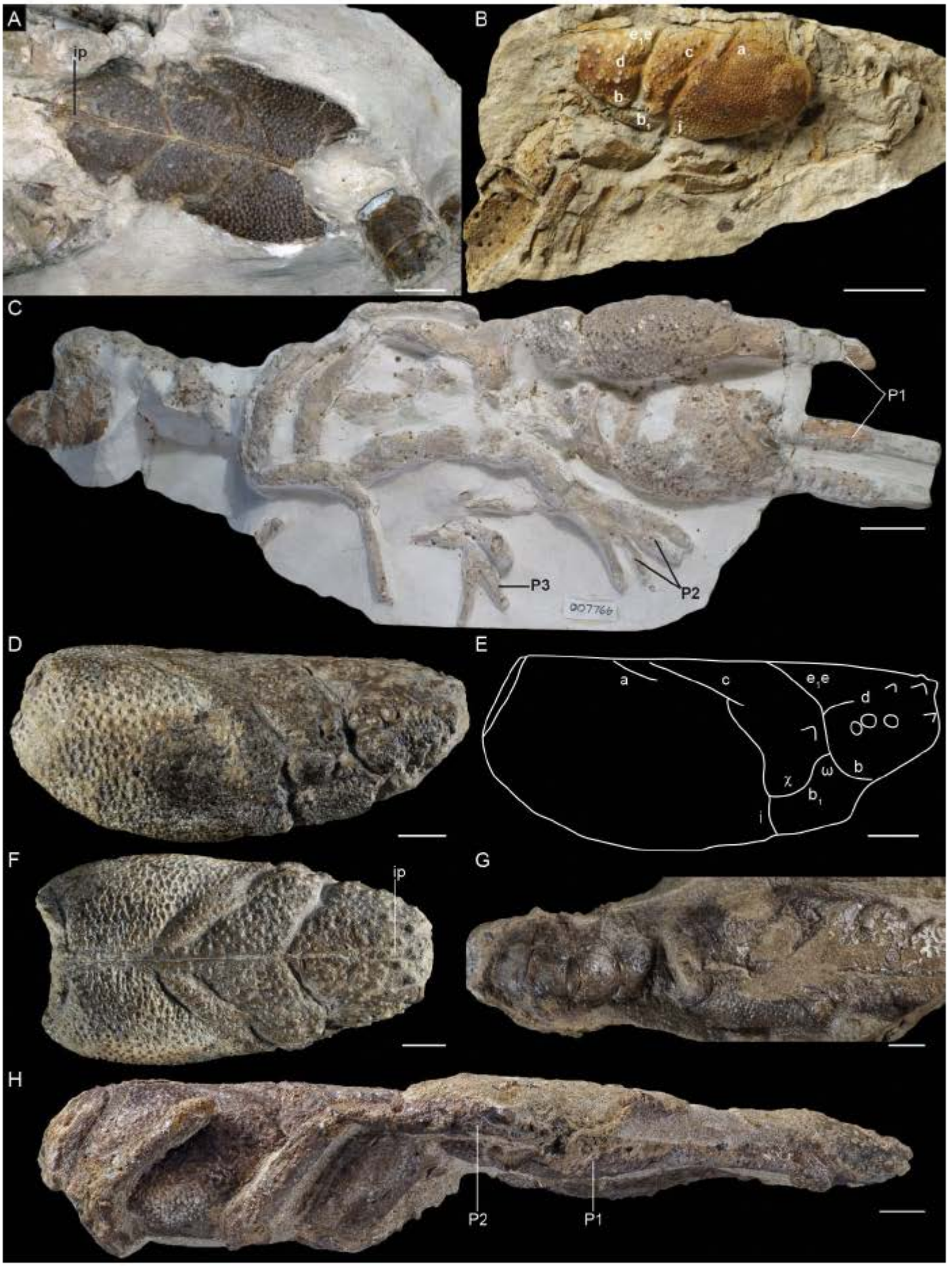


Fig. 11

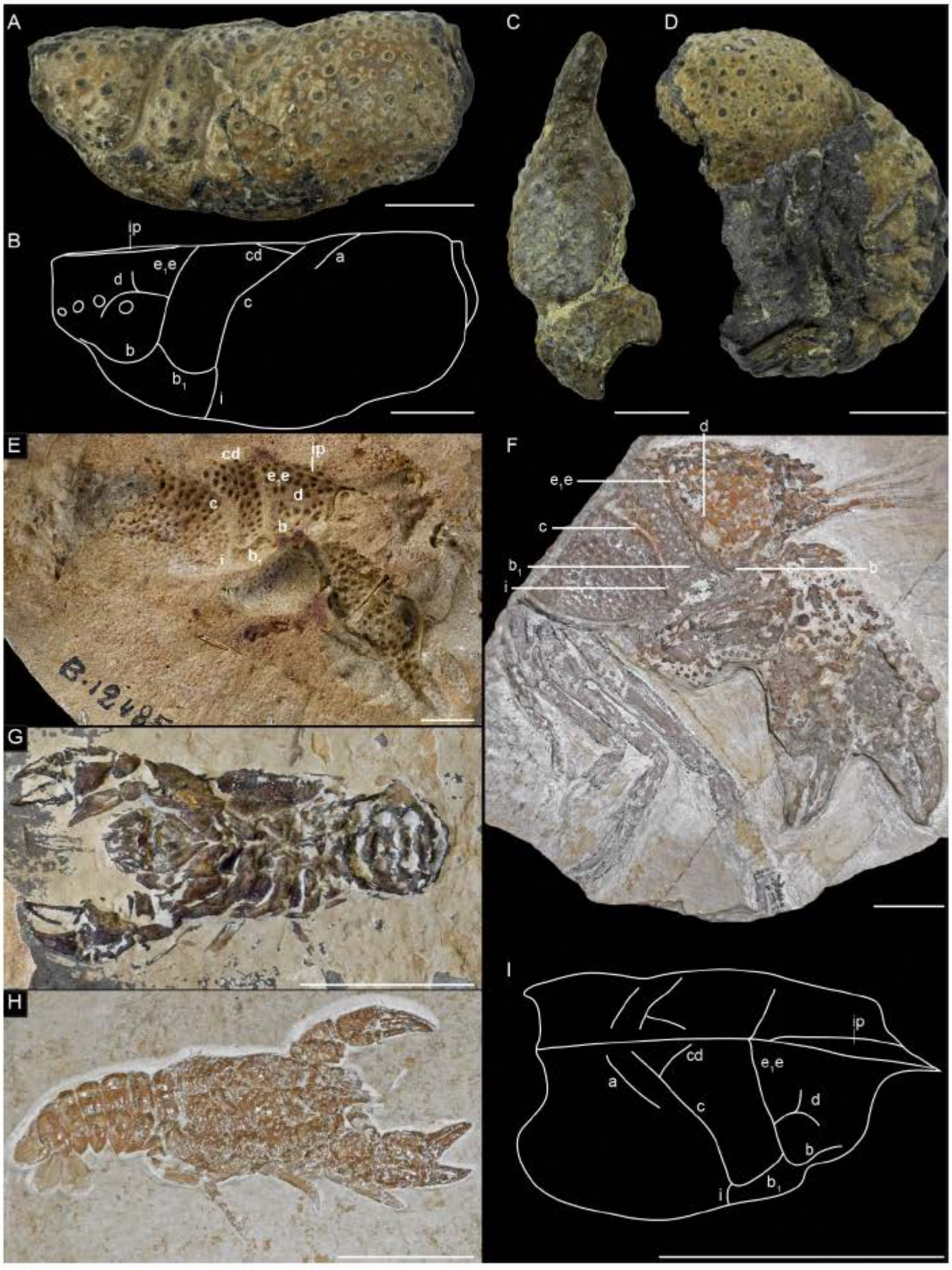

A
B
ip
cd
e,e
a
d
c
b
b1
i
C
D
E
cd
ip
e,e
d
c
b
i
b1
B.12485
F
d
e,e
c
b1
b
i
G
H
I
ip
cd
e,e
a
c
d
b
b1
i

Fig. 12

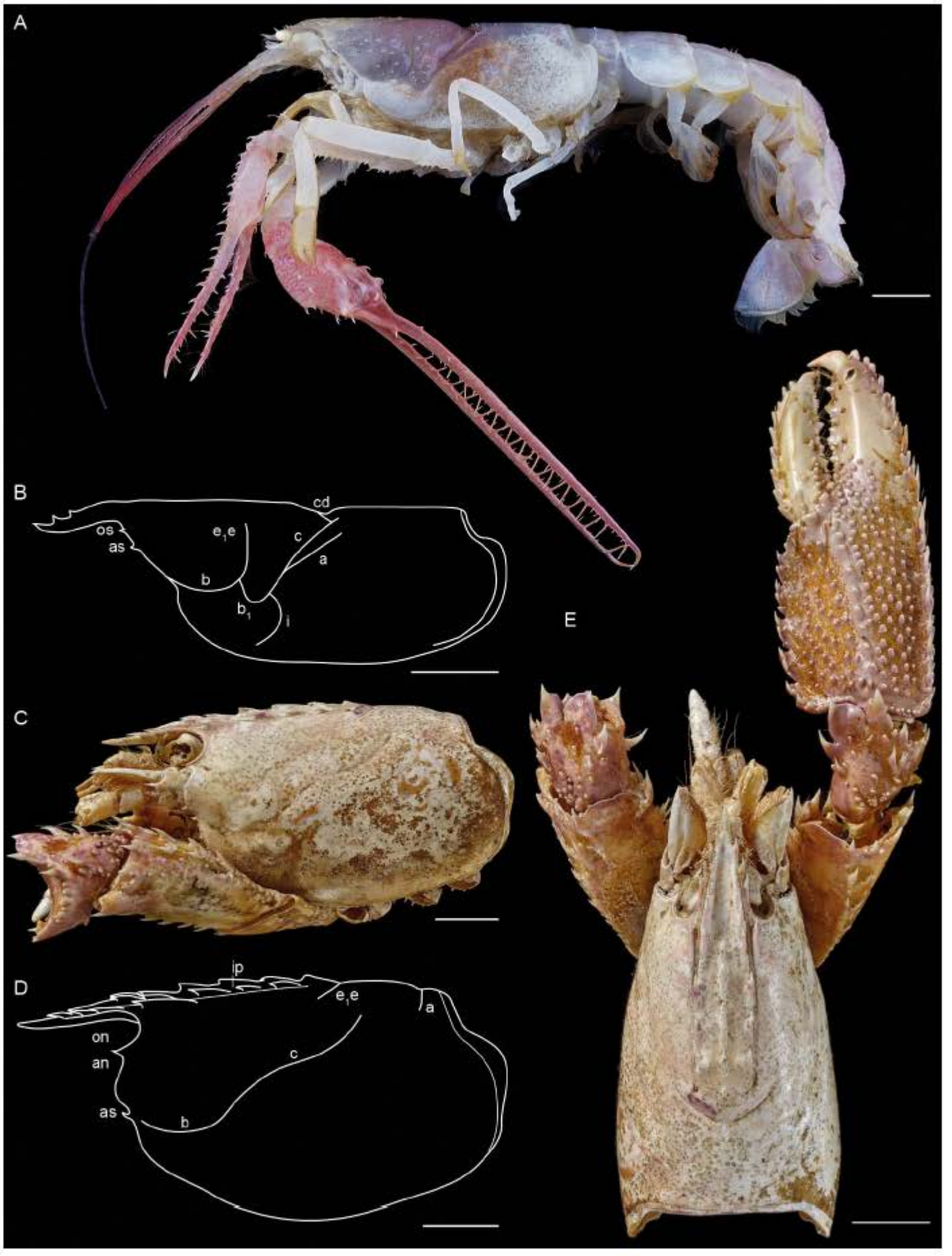


Fig. 13

Fig. 14

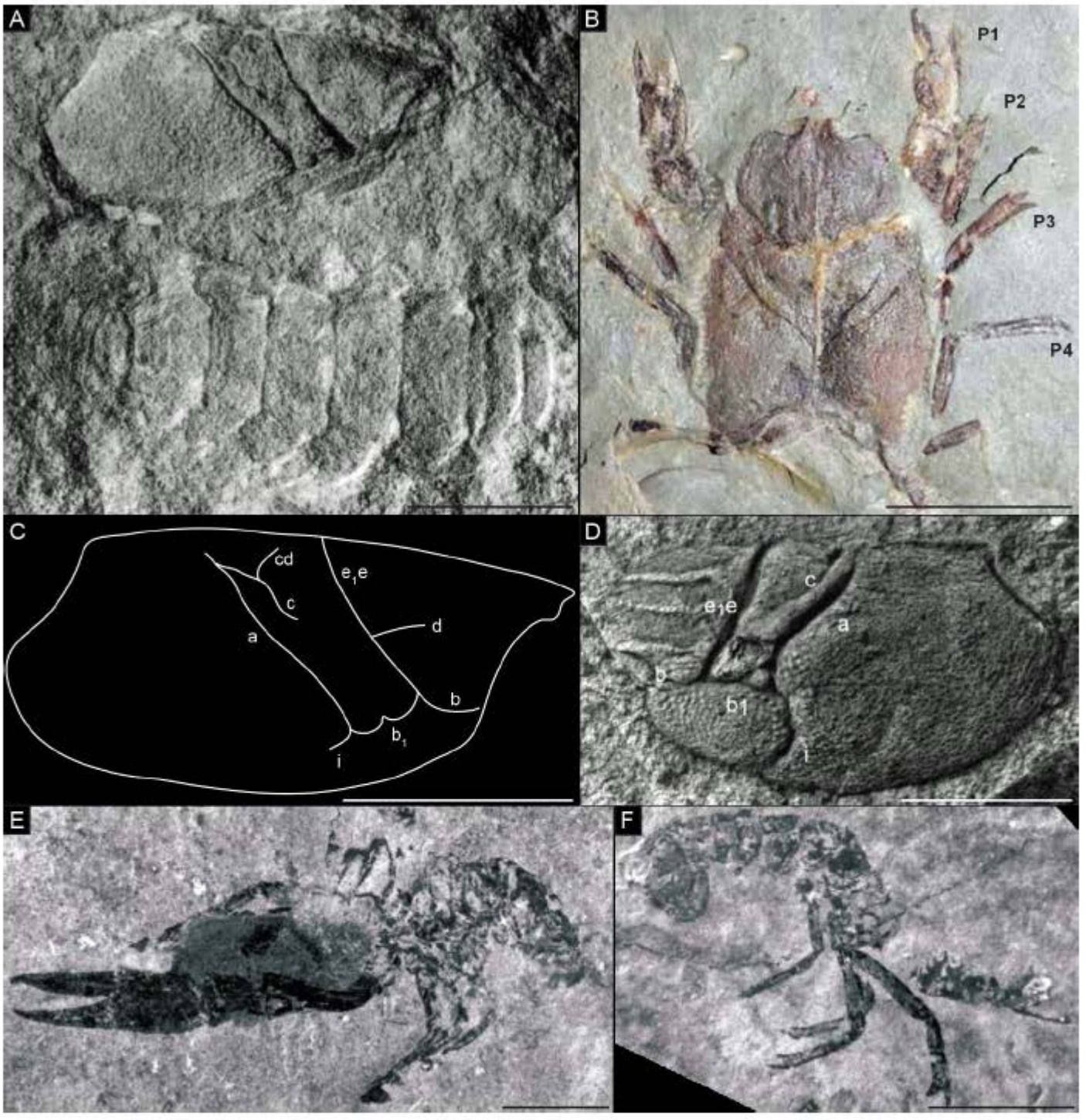


Fig. 15

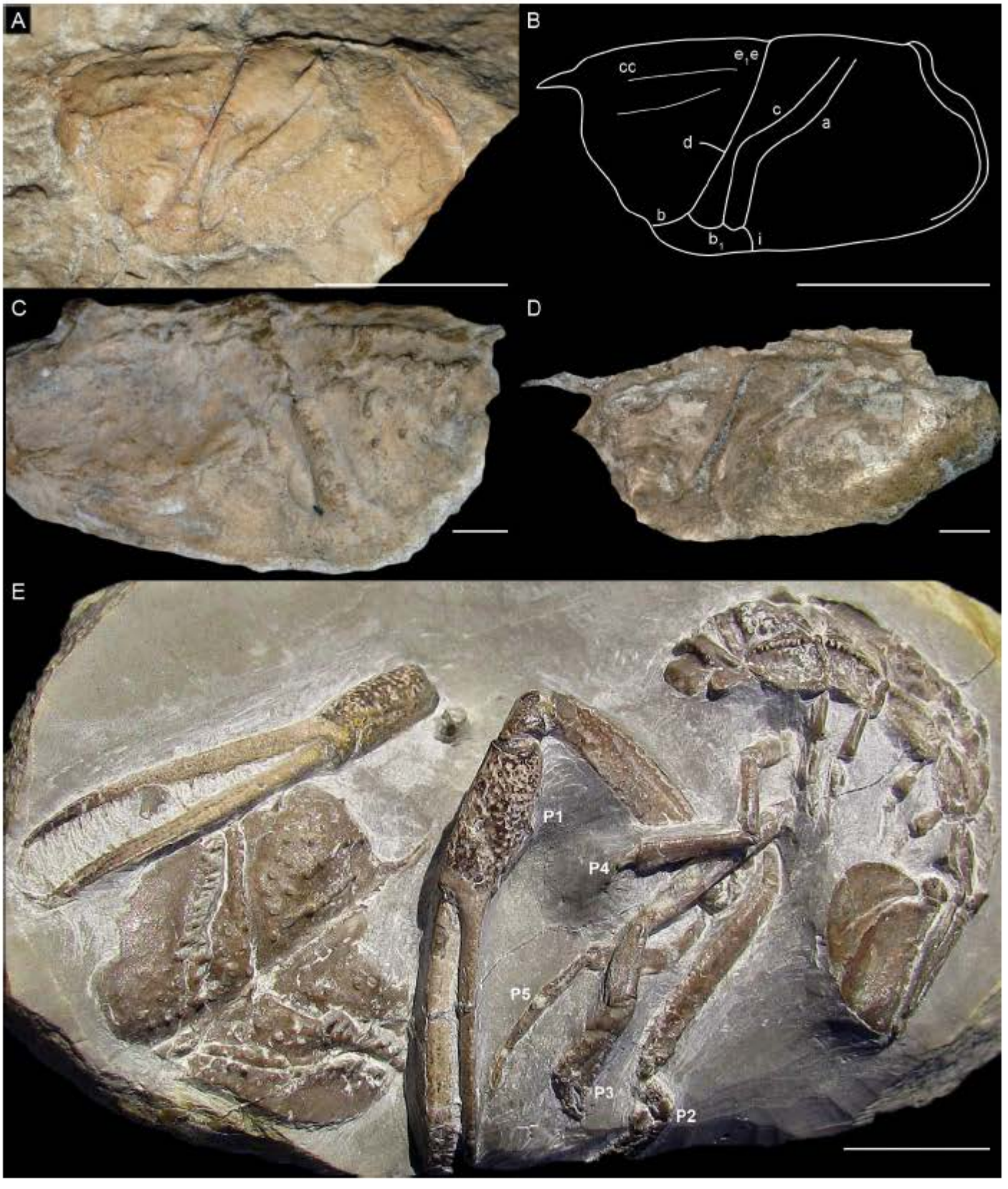


Fig. 16

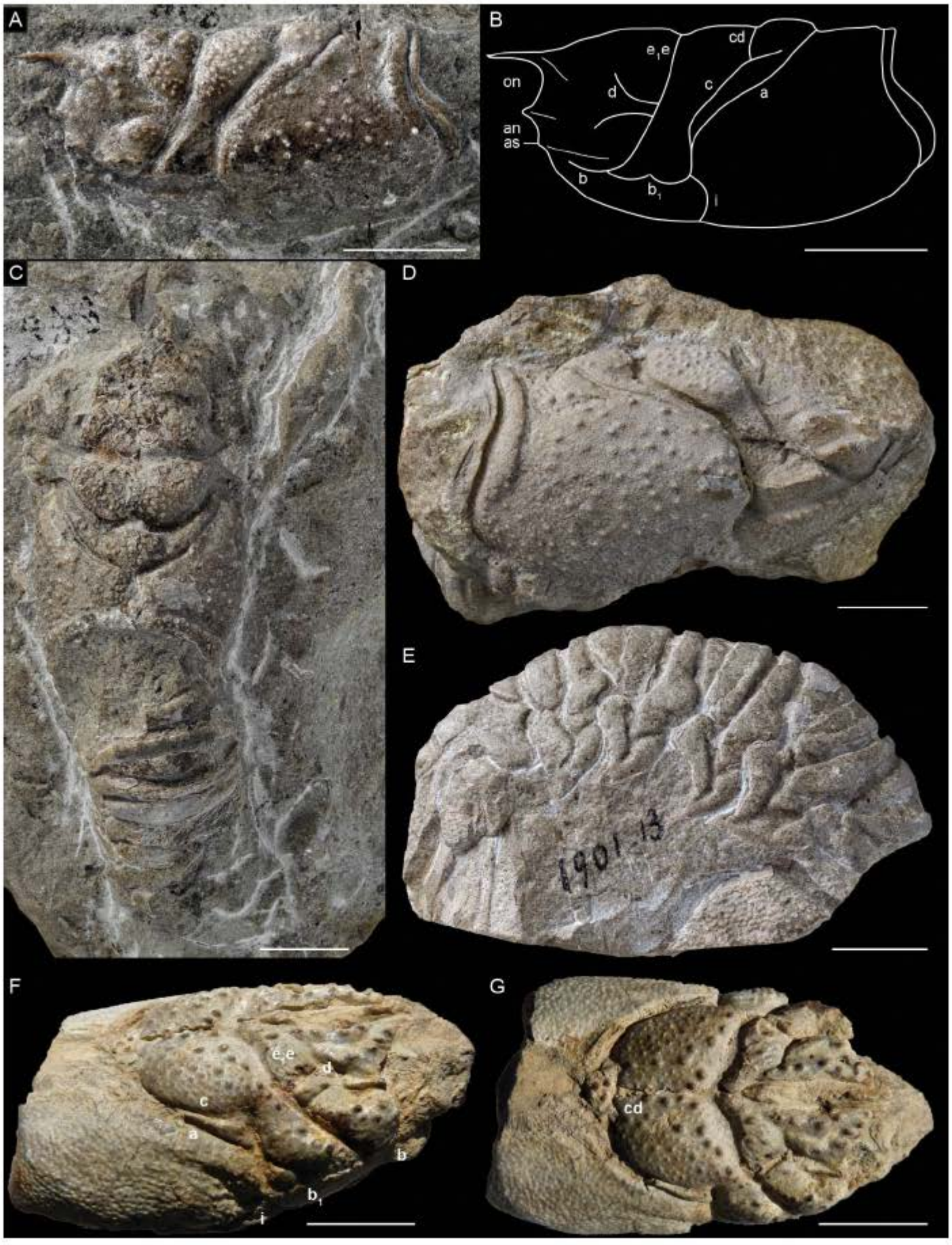
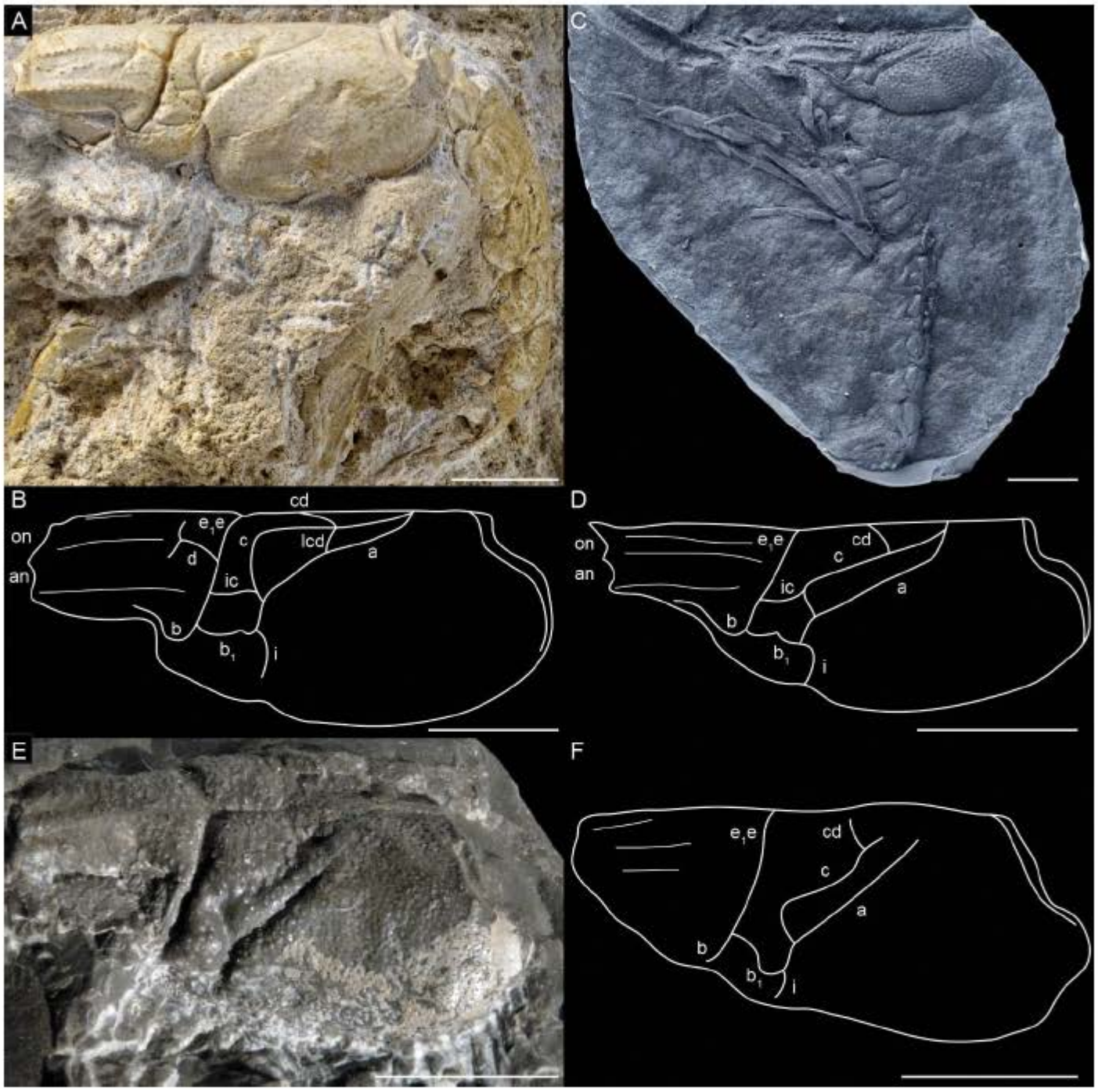


Fig. 17


A
C
B
cd
on
e1e
c
lcd
a
an
d
ic
b
b1
i
D
on
e1e
cd
c
an
ic
a
b
b1
i
E
F
e1e
cd
c
a
b
b1
i

Abstract

Erymids are marine decapod crustaceans with a morphology close to that of extant lobsters. They are grouped within an unique family, Erymidae Van Straelen, 1925, based on the presence of a characteristic intercalated plate. These crustaceans were already present in the Permian, have become diversified and widespread during the Jurassic and have lasted until the Paleocene. The erymids are abundant during the Jurassic. They fossilized in deposits from various paleoenvironments: shallow water environments – like lithographic limestones from Solnhofen (Germany) –, from deep environments – like in La Voulte (France) –, and also from different platform environments – like the Terrain à Chailles (France).

Since the first descriptions of erymids in the first part of the XIXth century, numerous authors have described new species and have attempted to establish the phylogenetic affinities of these extinct crustaceans. This high number of studies resulted with the apparition and propagation of confusions. So, the systematics of the erymids has become doubtful at both generic and specific levels. These taxonomic problems strongly affecting the erymids — the so called « erymidian problem » — are increased by their uncertain phylogenetic relationships among the Pleocyemata. Until the XXIst century, most of the authors classified the erymids within the infraorder Astacidea but recent phylogenetic analyses suggest an integration within Glypheidea. Moreover, a study has led to question the extinct status of the erymids. Indeed, Schram & Dixon (2004) have observed an intercalated plate in the extant *Enoplometopus* A. Milne Edwards, 1862. Their analysis has resulted with the clustering of this extant lobster together with the erymids within a same clade named Erymida.

So, the purposes of this thesis are to rectify the taxonomic problems of the erymids, to elucidate their phylogenetic affinities and to provide observations which enable a better comprehension of their lifestyles and their evolutionary success.

To reach these goals, a systematic review, supported by the examination of more than a thousand specimens, has been done. It has resulted in a homogenisation of the descriptions of the 6 genera and 75 species herein recognized and in the identification of useful characters for the phylogenetic study.

The phylogenetic tree obtained clearly shows that erymids form a particular group of Astacidea and that *Enoplometopus* does not belong to this group. Moreover, the topology of the strict consensus tree supports a new systematic building of the group. From an unique family, the erymids are now spread into two families supported by the absence/presence of a post-orbital area: Enoploclytidae n. fam. and Erymidae. The last is also divided in subfamilies, Eryminae Van Straelen, 1925 and Tethysastacinae n. s.-fam., based on the very simple carapace groove pattern of *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016.

This new study on the erymids was also an occasion to provide some paleobiogeographic hypotheses. But, unfortunately, they remain speculative and incomplete due to geographic and stratigraphic discontinuities of the fossil record. Observations of larval stages, of eyes, of P1 chela morphologies, of cuticular pores, and of intraspecific variability on some specimens have also enabled comparisons with extant forms. These observations led to provide hypotheses on the lifestyle of these extinct lobsters. Finally, the strong environmental tolerance was probably one of the keys of the success of the erymids during the Mesozoic but raised interrogations about the reasons of their extinction.

Résumé

Les érymides sont des crustacés décapodes marins ayant une morphologie comparable à celle des homards actuels. Ils sont regroupés au sein d'une unique famille, les Erymidae Van Straelen, 1925, caractérisée par la présence d'une plaque intercalaire dorsale. Ces crustacés sont présents dès la fin du Permien. Ils se sont diversifiés et répandus dans le monde entier au Jurassique et ont perduré jusqu'au Paléocène. Ils sont particulièrement abondants au Jurassique, fossilisés dans des dépôts issus d'environnements variés : de faible profondeur – comme les calcaires lithographiques de Solnhofen (Allemagne) –, très profonds – comme La Voulte (France) –, ou encore dans différents milieux de plate-forme – comme le Terrain à Chailles (France).

Depuis les premières descriptions d'érymides, au début du XIX^{e} siècle, de nombreux auteurs se sont attachés à décrire de nouvelles formes et à tenter d'élucider les affinités phylogénétiques de ces crustacés éteints. Ces nombreux travaux ont abouti à l'installation et à la propagation de confusions rendant douteuse la systématique des érymides tant au niveau des genres que des espèces. Ces problèmes taxinomiques particulièrement marqués chez les érymides — on parle d'ailleurs de « problème érymidien » — sont accompagnés d'un débat sur leur classification au sein des Pleocyemata. Jusqu'au début du XXI^{e} siècle, la majorité des auteurs les classaient dans l'infraordre des Astacidea mais de récentes analyses phylogénétiques suggèrent l'intégration des érymides au sein des Glypheidea. Une autre étude a même abouti à la remise en cause du statut éteint des érymides. En effet, Schram & Dixon (2004) ont observé la plaque intercalaire sur l'actuel *Enoplometopus* A. Milne Edwards, 1862. Leur analyse a ensuite conduit au regroupement de cette forme actuelle avec les érymides au sein d'un même clade nommé Erymida.

Les objectifs de cette thèse sont donc de remédier aux problèmes taxinomiques des érymides, d'élucider leurs affinités phylogénétiques et d'apporter des éléments permettant de mieux comprendre leur mode de vie et leur succès évolutif.

Pour ce faire, une révision systématique aussi exhaustive que possible, appuyée sur l'étude de plus d'un millier de spécimens, a été réalisée. Elle a permis d'homogénéiser la description des 6 genres et des 75 espèces reconnues et d'identifier les caractères nécessaires à l'étude phylogénétique.

L'arbre obtenu montre clairement que les érymides constituent un groupe particulier d'Astacidea auquel *Enoplometopus* n'appartient pas. De plus, la topologie de l'arbre de strict consensus soutient une refondation complète de la systématique du groupe. D'une unique famille, les érymides se retrouvent désormais répartis dans deux familles, distinguées par la présence/absence de la zone post-orbitaire : les Enoploclytidae n. fam. et les Erymidae. Cette dernière est d'ailleurs elle-même divisée en sous-familles, Eryminae Van Straelen, 1925 et Tethysastacinae n. s.–fam., en raison de l'architecture très simple des sillons de la carapace de *Tethysastacus* Devillez *et al.*, 2016 comparée à celle des autres genres.

Cette étude a aussi été l'occasion de formuler des hypothèses paléobiogéographiques qui demeurent, hélas, en grande partie spéculatives et incomplètes du fait des importantes discontinuités géographiques et stratigraphiques du registre fossile. Les observations de stades larvaires, des yeux, de la morphologie des pinces, de pores cuticulaires et de la variabilité intraspécifique chez certains spécimens ont également permis, en s'appuyant sur les formes actuelles, d'émettre des hypothèses sur le mode de vie de ces crustacés disparus. Enfin, la grande tolérance environnementale déduite des différentes formations géologiques ayant livré des érymides fossiles est probablement une des clés de leur succès au Mésozoïque et soulève la question des raisons de leur extinction.