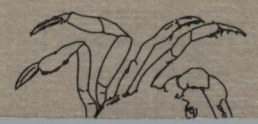
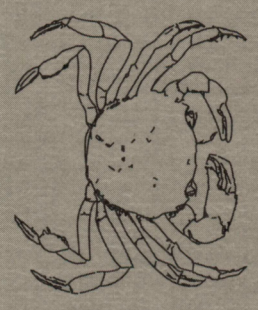
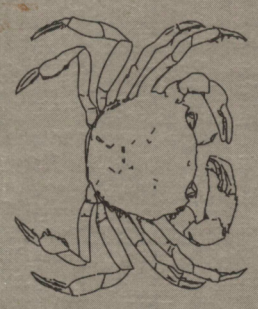
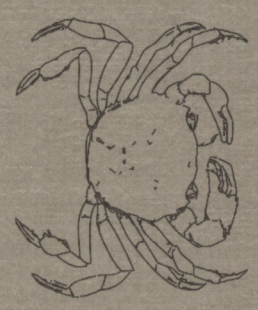


USM

THE FRESHWATER CRABS OF AMERICA

Family
Trichodactylidae
and Supplement
to the Family
Pseudothelphusidae

GILBERTO
RODRÍGUEZ



ORSTOM
Editions

FAUNE TROPICALE XXXI

**THE FRESHWATER
CRABS OF AMERICA**

Conception, réalisation / *design and production control* : Martine LACOMME

Maquette de couverture / *cover page* : Pierre LOPEZ

Dessins / *drawings* : Gilberto RODRÍGUEZ, Iliana RODRÍGUEZ-DÍAZ

Légende de couverture / *legend for the crab represented in the cover* : *Sylviocarcinus piriformis* (Pretzmann, 1968), young male from the Maracaibo Lake basin, carapace breadth 36 mm

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les "copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective" et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, "toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite" (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

ISSN 0152-674-X

ISBN 2-7099-1093-4

© ORSTOM 1992

THE FRESHWATER CRABS OF AMERICA

Family
Trichodactylidae
and Supplement
to the Family
Pseudothelphusidae

GILBERTO
RODRÍGUEZ

Editions de l'Orstom

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE POUR LE
DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection *Faune tropicale* n° XXXI

Paris 1992

CONTENTS

Préface.....	7
Résumé.....	9
Introduction.....	13
The taxonomic structure of the family.....	13
List of species.....	14
Collecting localities.....	15
Repositories and abbreviations.....	15
Aknowledgements.....	15
I - Cladistic analysis of the Family TRICHODACTYLIDAE.....	17
The systematic position of the Trichodactylidae.....	17
Characters examined.....	19
Carapace.....	19
Structures related to respiration.....	21
Reproductive structures.....	23
Pereiopods.....	27
Data Analysis.....	27
II - Systematic Study.....	41
Subfamily Trichodactylinae.....	42
Subfamily Dilocarcininae.....	69
Tribe Holthuisiini.....	69
Tribe Valdiviini.....	85
Tribe Dilocarcinini.....	100
III - Morphometric relationships.....	135
IV - Biogeography.....	137

Areal distribution of the species	137
Disjunctions	143
Literature	147
Appendix	153
I - Generic groupings by BOTT (1969) and PRETZMANN (1968b).....	153
II - A gazetteer of collection localities.....	155
Index	171
Supplement to the Family Pseudothelphusidae (G. RODRÍGUEZ, 1982)	183

PRÉFACE

En présentant, en 1982, le mémoire du Dr Gilberto RODRÍGUEZ sur les Pseudothelphusidae, je soulignais l'intérêt, l'utilité et la qualité de cet ouvrage traitant de l'une des deux familles de crabes propres aux eaux douces néotropicales et largement distribuées dans ce milieu. Offrant, comme beaucoup de Décapodes d'eau douce, une forte variabilité morphologique, ces crustacés étaient d'une identification souvent malaisée : si de nombreux genres, sous-genres, espèces et sous-espèces en avaient été décrits, le groupe n'avait jamais fait l'objet d'une étude systématique d'ensemble comportant une recherche sérieuse des synonymies et l'énoncé des caractères propres à chaque taxon reconnu comme valide.

Ce premier mémoire constituait une excellente remise en ordre de la famille des Pseudothelphusidae. Fondé sur l'examen d'un matériel considérable, incluant en particulier les collections du Muséum national d'Histoire naturelle étudiées par Mary RATHBUN dans sa grande monographie parue en 1904-1905 sous le titre «Les crabes d'eaux douce», il est apparu à l'usage comme un instrument d'identification désormais indispensable dans toute recherche portant sur cette famille.

Le Dr G. RODRÍGUEZ complète ici son oeuvre en nous proposant une révision des Trichodactylidae, dont la distribution et l'écologie diffèrent notablement de celles des Pseudothelphusidae. En effet, alors que ceux-ci sont cantonnés dans les régions montagneuses au nord de l'Amazone, avec une large extension à travers l'Amérique centrale, jusqu'au nord du Mexique, les Trichodactylidae habitent principalement les plaines côtières et les grands bassins fluviaux sud-américains, jusqu'à l'Uruguay au sud, toujours à basse altitude. Moins diversifiée, comptant moins de formes décrites, mais posant les mêmes problèmes d'identification, cette seconde famille est ici traitée comme la première, avec, outre des remarques générales sur le choix et la signification des caractères morphologiques retenus, une révision taxonomique complète et détaillée, incluant la description de plusieurs espèces nouvelles. On trouvera ainsi dans le présent ouvrage, et pour chaque taxon reconnu, une liste des synonymies et des principales références, une diagnose ou une description substantielle, en même temps que des remarques sur les variations, les affinités et la distribution. Pour chaque espèce, la liste du matériel examiné et les données relatives aux types sont également fournies. Enfin, aux différents niveaux taxonomiques, les identifications sont facilitées par des clefs dichotomiques bien construites et par une excellente illustration, l'utilisateur étant de surcroît aidé par une importante bibliographie et par l'index.

Si la systématique des Pseudothelphusidae repose en grande partie sur la conformation des appendices sexuels mâles, les gonopodes, celle des Trichodactylidae fait aussi appel à d'autres caractères somatiques,

nombreux, à valeur diagnostique. G. RODRÍGUEZ a pu, de ce fait, recourir à une analyse cladistique qui l'a orienté vers une classification originale, laquelle s'écarte sensiblement de celles, elles-mêmes diverses, proposées dans le passé. Sur le plan pratique, ce nouvel arrangement a l'avantage de la simplicité, puisque les sous-genres et sous-espèces se trouvent, soit élevés respectivement aux rangs de genres et d'espèces, soit placés en synonymie. La nomenclature du groupe, devenue tri-ou quadriminale par l'action de certains spécialistes des crabes d'eau douce, reprend ainsi une forme strictement binominale.

On notera encore que, en dehors de son utilisation taxonomique, l'analyse cladistique conduit l'auteur à séparer très nettement les Trichodactylidae des Pseudothelphusidae sur le plan phylétique et à les rapprocher au contraire d'une famille de crabes marins, celle des Portunidae. De même, après avoir distingué plusieurs groupements géographiques, c'est encore à la lumière des relations cladistiques qu'il interprète les particularités et l'origine de la distribution actuelle des différents genres et espèces.

Au cours des dix dernières années, beaucoup de chercheurs se sont intéressés aux crabes d'eau douce américains. En ce qui concerne les Pseudothelphusidae, de nombreuses espèces et plusieurs genres ont été décrits comme nouveaux et se sont ajoutés à ceux recensés en 1982. Aussi, dans un souci d'actualisation, G. RODRÍGUEZ a-t-il rassemblé l'essentiel des données récemment acquises sur cette famille en un supplément inséré à la fin du volume qu'il publie aujourd'hui.

Pour sa nouvelle et importante contribution à la connaissance des eaux douces du Nouveau Continent, le Dr G. RODRÍGUEZ a droit à nos félicitations et à nos remerciements. Mais il convient en même temps de rendre hommage à l'organisme qui assure l'édition du mémoire : en l'accueillant dans la série Faune tropicale, l'Institut français de recherche pour le développement en coopération (Orstom) manifeste une fois de plus son intérêt pour des travaux d'ordre systématique, conscient que leur réalisation est un préalable au développement des recherches biologiques, tout spécialement dans le domaine de l'écologie.

Jacques FOREST

Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris

RÉSUMÉ

LES CRABES D'EAU DOUCE D'AMÉRIQUE : FAMILLE DES TRICHODACTYLIDAE, ET SUPPLÉMENT À LA FAMILLE DES PSEUDOTHELPHUSIDAE

Les crabes de la famille des Trichodactylidae sont un élément important de la faune des grandes rivières et lacs de basse plaine dans les plus grands bassins continentaux à l'est des Andes, c'est-à-dire ceux de l'Amazonie, de l'Orénoque, du Magdalena, et du Paraguay-Paraná. On trouve aussi deux genres, isolés de cette région principale, au Mexique, près de l'isthme de Tehuantepec ; parmi les cinq espèces mexicaines, trois sont cavernicoles, une est épigée, et la dernière se rencontre dans les deux milieux.

Ces crabes, comme toutes les autres espèces d'eau douce groupées auparavant dans la famille des Potamidae Ortmann, 1896, appartiennent à la section des Heterotremata Guinot, 1977, regroupant les brachyoures chez lesquels l'orifice génital de la femelle est sternal, l'orifice du mâle pouvant être coxal ou coxo-sternal. Chez toutes les espèces d'eau douce, l'orifice est coxal, mais le pénis est logé dans une gaine péniale de position variable selon la famille. Chez les Pseudothelphusidae la gaine péniale se situe entre le bord postérieur du 7^e épisternite et le bord antérieur du 8^e sternite, suggérant une étape primitive, conduisant aux types d'orifices localisés dans la suture 7/8 des Ocypodidae et Pinnoteridae.

Chez les Trichodactylidae et quelques crabes d'eau douce asiatiques, la gaine péniale se situe au milieu du 8^e sternite, entourée par le 7^e épisternite et un lobe sternal rudimentaire. Une localisation similaire, et les mêmes structures auxiliaires, s'observent chez les crabes de la famille des Portunidae. Les deux familles partagent aussi les caractères suivants dans leur carapace et leurs appendices : présence d'un «lobe portunien» sur l'angle interne de l'endopodite du premier maxillipède qui, chez les Trichodactylidae, forme une expansion latérale ou s'enroule pour former une projection ovale ; présence d'une suture orbitaire ; orbites entières ; antennules pliées transversalement ; carpe du troisième maxillipède articulé près de l'angle antéro-latéral du mérus ; pattes ambulatoires comprimées, dépourvues d'épines, avec le propode et le dactyle frangés de soies. On peut ajouter aussi la forme du premier gonopode mâle de quelques Trichodactylidae, qui est simple, allongé, avec la portion distale s'amincissant régulièrement jusqu'à une fine pointe couverte de fortes épines coniques et avec l'orifice apical (gonopore) en forme de V, similaire au gonopode de *Carcinus maenas* et d'autres Carcininae.

La sous-famille des Carcininae est utilisée comme groupe externe (*out-group*) pour la polarisation des caractères dans l'analyse cladistique parce que c'est, parmi les Portunoidea, celle qui présente le plus d'affinité avec les Trichodactylidae. Cette analyse s'appuie sur les caractères de la carapace et du plastron, les structures respiratoires annexes (orifice supérieur des canaux respiratoires, l'endopodite du premier maxillipède, le troisième maxillipède, les épines péristomiales, les orbites et l'article basal de l'antenne), les structures reproductrices (gaine péniale, abdomen du mâle, premier et second gonopodes), et les péréiopodes.

Le cladogramme résultant de l'analyse cladistique est à la base de la classification adoptée dans cet ouvrage. Deux groupes sont séparés au niveau des sous-familles : les Trichodactylinae H. Milne Edwards, 1853 (genres *Trichodactylus* Latreille, 1828, *Mikrotrichodactylus* Pretzmann, 1968, *Rodriguezia* Bott, 1969, *Avotrichodactylus* Pretzmann, 1968), et les Dilocarcininae Pretzmann, 1978. Cette dernière sous-famille est divisée en tribus : Holthuisiini Pretzmann, 1978 (genre *Sylviocarcinus* H. Milne Edwards, 1853), Valdiviini Pretzmann, 1978 (genres *Valdivia* White, 1847, et *Forsteria* Bott, 1969), Dilocarcinini Pretzmann, 1978 (genres *Zilchiopsis* Bott, 1969, *Fredilocarcinus* Pretzmann, 1978, et *Dilocarcinus* H. Milne Edwards, 1853). Cette classification diverge cependant du cladogramme par la validation du genre *Zilchiopsis* bien que les espèces du genre soient partagées entre les tribus des Holthuisiini et des Dilocarcinini dans le cladogramme.

Dans cet arrangement taxonomique, lequel diffère des classifications employées par d'autres auteurs, tels que RATHBUN (1906), PRETZMANN (1968b) et BOTT (1969) (Appendice 1), 41 espèces sont reconnues dans la famille, parmi lesquelles 5 sont nouvelles pour la science : *Trichodactylus kensleyi*, *Avotrichodactylus oaxensis*, *Dilocarcinus truncatus*, *D. bulbifer* et une espèce de *Sylviocarcinus* classifiée au niveau générique seulement. La partie systématique comprend des descriptions détaillées et des illustrations de toutes les espèces de la famille, aussi bien que les données morphométriques pour chacune. Les distributions géographiques détaillées sont enregistrées, avec un répertoire de localités à l'appui.

Les aires de répartition des espèces sudaméricaines correspondent à 3 types : (1) deux espèces, *Valdivia serrata* et *Sylviocarcinus devillei*, possèdent de larges aires centrées dans l'Amazone, (2) trois espèces couvrent de larges aires comprenant les bassins de l'Amazone, du Madeira et du Paraná, (3) quelques espèces sont restreintes à de petits territoires dans le cours supérieur de l'Amazone et ses tributaires, (4) un dernier groupe est endémique des bassins périphériques à l'Amazone et à l'Orénoque.

Toutes les espèces des cours inférieur et moyen de l'Amazone, de l'Orénoque, et du Paraná ne vivent qu'à de basses altitudes, mais un petit groupe atteint des hauteurs modérées, 350-550 m, dans les Guyanes, les flancs des Andes, la vallée du Magdalena et quelques autres bassins intérieurs. Il y a peu de barrières effectives pour les crabes de ces basses altitudes. En outre, dans le cas de plusieurs rivières de basses terres, une nappe d'eau couvre les plaines pendant la saison pluvieuse. Dans ces conditions, la haute «porosité» des barrières est responsable des aires du type (1) et (2) déjà mentionnées, et même des aires les plus grandes des espèces endémiques des bassins périphériques. Cependant, les espèces du type (3) n'ont pas été capables d'étendre leur distribution aux cours moyen et inférieur de ces rivières.

A une échelle plus grande, l'Amazone et d'autres bassins majeurs communiquent entre eux par un labyrinthe de canaux et de plaines d'inondation. Ainsi, l'Amazone communique avec l'Orénoque par la bifurcation du Cassiquiare, avec les bassins guyanais par le Rio Branco, et avec le système des rivières Paraguay-Paraná par la plaine marécageuse du Madeira supérieur. Ainsi la distribution des espèces de type (2) déjà mentionnées corres-

pond à la communication entre l'Amazone et le Paraná. Au nord, la distribution de *Valdivia serrata* depuis l'Amazone jusqu'aux plaines du sud de l'Orénoque et le plateau guyanais est le produit de la bifurcation du Cassiquiare et de la zone inondée du Rupununi.

La distribution géographique montre quelques disjonctions de «sister groups» du cladogramme entre le Mexique et l'Amérique du Sud, et entre groupes de bassins de l'Amérique du Sud. Les deux disjonctions Mexique-Amérique du Sud concernent les trois clades formés par les espèces d'*Avotrichodactylus* et les autres Trichodactylinae, et les genres *Rodriguezia* et *Trichodactylus*. L'explication de ces disjonctions par une hypothèse dispersaliste comporte l'établissement d'une voie de migration théorique à travers l'Amérique Centrale après le Pliocène (3,1 millions d'années). L'absence d'espèces intermédiaires dans cette région, le long intervalle de temps géologique nécessaire à l'évolution et à la dispersion d'espèces cavernicoles, et l'origine polyphylétique des deux genres mexicains, sont les objections principales à cette hypothèse dispersaliste. D'un autre côté, le postulat d'une hypothèse vicariante demande la continuité des aires de distribution entre le Mexique et l'Amérique du Sud pendant l'époque pré-crétacée, quand l'Amérique du Sud faisait partie du continent gondwanien ; ce contact de plaques aurait permis la première expansion des Trichodactylidae avant 125 millions d'années, dans le crétacé inférieur.

Les disjonctions sudaméricaines intéressent les paires d'espèces («sister species») *Sylviocarcinus devillei-S. piriformis* dans les vallées de l' Amazone et du Maracaibo, respectivement, et les deux groupes *Trichodactylus kensleyi-T. quinquedentatus* et *Sylviocarcinus devillei-S. piriformis* dans les vallées de l'Amazone et du Magdalena. Selon une hypothèse de ROD (1981), le fleuve Orénoque s'ouvre dans le bassin du Maracaibo à l'Eocène inférieur ; l'isolement des deux bassins date de l'Oligocène inférieur, et par conséquent la date de colonisation du bassin de Maracaibo par *Sylviocarcinus* doit être fixée avant cette époque. Une communication directe de la vallée du Magdalena avec l'Orénoque ou l'Amazone jusqu'à l'époque miocène ne peut être exclue. La différenciation allopatrique des paires d'espèces formées par *Trichodactylus kensleyi-T. quinquedentatus* et *Sylviocarcinus devillei-S. piriformis* doit être postérieure à cette époque, quand la vallée inférieure de la Magdalena s'isole des autres bassins.

Le postulat d'une hypothèse vicariante dans le cas des disjonctions mexicaines-sudaméricaines, comme les explications tectoniques pour les disjonctions sudaméricaines, requiert une longue durée de temps pendant laquelle l'évolution des Trichodactylidae a pu avoir lieu. Cette famille se présente en effet comme un groupe très ancien par sa grande diversité morphologique et ses mécanismes respiratoires primitifs ; on ne connaît cependant pas de formes fossiles qui permettraient de préciser son ancienneté. Les premiers restes fossiles connus des Portunoidea, ancêtres potentiels des Trichodactylidae, datent du crétacé inférieur. Les genres de la sous-famille des Trichodactylinae présentent les caractères les plus primitifs de la famille ; ils sont dispersés sur un vaste territoire, avec leurs espèces séparées par des distances considérables. Ce groupe, tel que le montre le cladogramme, constitue une première branche qui a évolué indépendamment pendant une très longue période de temps. D'un autre côté, les espèces de Trichodactylinae mexicaines, avec leur mode de vie troglobie et leurs aires de distribution réduites et isolées, doivent représenter les restes d'une faune très ancienne.

INTRODUCTION

The freshwater crabs are an important faunal element in the inland waters of tropical America. These crabs belong to two different families: (1) the Pseudothelphusidae are found, with few exceptions, in mountainous streams up to an altitude of 3,000 meters, within a geographical range which extends from the State of Sonora in Northern Mexico, to Central Peru. With three exceptions, they do not extend south of the Amazon River. (2) The Trichodactylidae inhabit the large rivers and lakes of the low lands in the major continental basins of South America east of the Andes, that is, the Amazonas, Orinoco, Magdalena, Paraguay-Paraná and the smaller basins of the Guianese and Brazilian coastal plains. Isolated from this main area, there are also 5 species in the states of Tabasco, Veracruz, Chiapas and Oaxaca in southern Mexico. With the exception of one Colombian species reported from Nicaragua, and of one mainland species which extends into Trinidad, the Trichodactylidae are absent from Central America and the Antilles.

The present monograph deals with the cladistics, systematics and biogeography of the family Trichodactylidae as part of a revision of the freshwater crabs of America, published under the auspices of the Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération); the Pseudothelphusidae were already treated in a previous monograph of the series *Faune tropicale* (RODRÍGUEZ, 1982).

The taxonomic structure of the family

The first description of a species of Trichodactylidae, *Cancer orbicularis*, was published by MEUSCHEN (1781). But since his *Index Zoophylacium Gronovianum* is not accepted as a precedent in binomial nomenclature, its junior synonym, *Cancer septemdentatus* Herbst, 1783, is considered the first valid name proposed for a species of this family. From 1825 to 1901, LATREILLE, Henri MILNE EDWARDS, RANDALL, EYDOUX & SOULEYET, GERSTÄKER, WHITE, Alphonse MILNE EDWARDS, VON MARTENS, KINGSLEY, GÖLDI, STIMPSON, RATHBUN, ORTMANN, NOBILI, and MOREIRA, added 26 new species. RATHBUN's monograph of 1906 included 29 species, 9 of which were new species. During the first half of the twentieth century only three new species were described by PEARSE (1911), MOREIRA (1912) and PARISI (1923), respectively, but from 1966 there have been a relatively copious literature. Thirteen new species have been published in the contributions by BOTT, COTTARELLI and ARGANO, PRETZMANN, PRETZMANN and SCHMITT, PRETZMANN and MAYTA, RODRÍGUEZ and MANRIQUE, and SMALLEY and RODRÍGUEZ, bringing the total number of published specific names to 52.

From this large number of taxa, probably no more than 41 are good species. As a result, and notwithstanding the relatively modest dimensions of the family, its systematic is encumbered with a large

remnant of synonyms. In addition, BOTT and PRETZMANN have described 7 and 15 subspecies each. At least two of PRETZMANN's subspecies are in fact distinct species, but others cannot be differentiated from the typical forms. This situation is further complicated by the existence of different competing systems of genera.

The taxonomic arrangement used by RATHBUN (1906) for the family reflected the work done by previous workers during the nineteenth century. LATREILLE (1828), WHITE (1847a) and H. MILNE EDWARDS (1853), respectively, had erected *Trichodactylus*, *Valdivia*, *Sylviocarcinus*, and *Dilocarcinus* as separate genera. RATHBUN (1906) gave generic status only to *Trichodactylus*, reduced *Valdivia* and *Dilocarcinus* to subgenera of the first, and discarded *Sylviocarcinus*. This simple arrangement was used by all latter authors until PRETZMANN (1968b) and BOTT (1969) proposed two alternative systems, with little in common with RATHBUN's and between themselves (Appendix 1).

The differences in rank between these systems imply also considerable differences in the grouping of the species. For example, the species *Sylviocarcinus pictus* H. Milne Edwards, 1853, is placed by RATHBUN (1906) in the genus *Dilocarcinus*, by BOTT (1969) in the genus *Sylviocarcinus* and by PRETZMANN (1968b) as the type species for his new genus *Holthuisia*.

List of species

The list that follows indicates the classification employed herein, based on the cladistic analysis presented in the following section, and shows the species numbers referred to in the appendices.

Family TRICHODACTYLIDAE H. Milne Edwards, 1853

Subfamily TRICHODACTYLINAE H. Milne Edwards, 1853

Genus *Trichodactylus* Latreille, 1828

1. *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828
2. *Trichodactylus maytai* Pretzmann, 1978
3. *Trichodactylus kensleyi*, new species
4. *Trichodactylus petropolitanus* (Göldi, 1886)

5. *Trichodactylus quinquentatus* Rathbun, 1893

6. *Trichodactylus ehrhardti* (Bott, 1969)

Genus *Mikrotrichodactylus* Pretzmann 1968

7. *Mikrotrichodactylus borellianus* Nobili, 1896

8. *Mikrotrichodactylus panoplus* (von Martens, 1869)

Genus *Rodriguezia* Bott, 1969

9. *Rodriguezia mensabak* (Cottarelli & Argano, 1977)

10. *Rodriguezia villalobosi* (Rodríguez & Manrique, 1967)

Genus *Avotrichodactylus* Pretzmann, 1968

11. *Avotrichodactylus bidens* (Bott, 1969)

12. *Avotrichodactylus constrictus* (Pearse, 1911)

13. *Avotrichodactylus oaxensis*, new species

Subfamily DILOCARCININAE Pretzmann, 1978

Tribe HOLTHUISIINI Pretzmann, 1978

Genus *Sylviocarcinus* H. Milne Edwards, 1853

14. *Sylviocarcinus devillei* H. Milne Edwards, 1853

15. *Sylviocarcinus maldonadoensis* (Pretzmann, 1978)

16. *Sylviocarcinus pictus* (H. Milne Edwards, 1853)

17. *Sylviocarcinus piriformis* (Pretzmann, 1968)

18. *Sylviocarcinus* sp.

Tribe VALDIVIINI Pretzmann, 1978

Genus *Valdivia* White, 1847

19. *Valdivia camerani* (Nobili, 1896)

20. *Valdivia gila* Pretzmann, 1978

21. *Valdivia harttii* (Rathbun, 1906)

22. *Valdivia latidens* (A. Milne Edwards, 1869)

23. *Valdivia serrata* White, 1847

Genus *Forsteria* Bott, 1969

24. *Forsteria venezuelensis* (Rathbun, 1906)

Tribe DILOCARCININI Pretzmann, 1978

Genus *Zilchiopsis* Bott, 1969

25. *Zilchiopsis chacei* (Pretzmann, 1968)

26. *Zilchiopsis cryptodus* (Ortmann, 1893)

27. *Zilchiopsis emarginatus* (H. Milne Edwards, 1853)

28. *Zilchiopsis sattleri* Bott, 1969

Genus *Dilocarcinus* H. Milne Edwards, 1853

29. *Dilocarcinus argentinianus* (Rathbun, 1906)

30. *Dilocarcinus truncatus*, new species

31. *Dilocarcinus bulbifer*, new species

32. *Dilocarcinus castelnaui* H. Milne Edwards, 1853

33. *Dilocarcinus dentatus* (Randall, 1839)
 34. *Dilocarcinus laevifrons* Moreira, 1901
 35. *Dilocarcinus medemi* Smalley & Rodriguez, 1972
 36. *Dilocarcinus niceforei* (Schmitt & Pretzmann, 1968)
 37. *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861
 38. *Dilocarcinus septemdentatus* (Herbst, 1783)
 39. *Dilocarcinus spinifer* H. Milne Edwards, 1853

Genus *Fredilocarcinus* Pretzmann, 1978

40. *Fredilocarcinus raddai* (Pretzmann, 1978)
 41. *Fredilocarcinus musmuschiae* (Pretzmann & Mayta, 1980)

species *incertae sedis*

42. *Trichodactylus (Dilocarcinus) gurupensis* Rathbun, 1906
 43. *Trichodactylus petropolitanus paranensis* Bott, 1969
 44. *Trichodactylus (Valdivia) faxoni* Rathbun, 1906

Collecting localities

The exact location of collecting places is indispensable for the delimitation of the ranges of the species. This task, however, is fraught with difficulties in such a vast area as the plains of South America, overall when the collector only gives the name of a small village, a stream or even the nearest farm. For these reasons I have appended a gazetteer (Appendix 2) of all the localities mentioned in the text or found in the literature, compiled with the help of many sources, too numerous to be listed. The Columbia Limpicott Gazetteer of the World (1951) was used in many instances. The location of several collecting stations recorded by BOTT (1969) was provided by Dr Harald STOLI through the courtesy of Dr Hans KLINGE.

Repositories and abbreviations

The materials reported herein are deposited in the following institutions: Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas, Caracas (Ivic); Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas (MB); Museo de la Sociedad de Ciencias

Naturales La Salle, Caracas (LS); Museo de Historia Natural De La Salle, Bogota (LSB); Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Bogota (ICN-MHN); Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de San Marcos, Lima (ML); Museo de la Universidad de Santa Ursula, Recife (Usu); Museo de Biología, Universidad Nacional Autónoma, Mexico (Unam); Muséum national d'histoire naturelle, Paris (MP); US National Museum, Washington (USNM); Zoologisches Museum, Hamburg (MH); Zoologische Staatssammlung, Munich (ZSM); Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (RNH). Other abbreviations employed are: Disca = Division de Investigaciones Sobre Contaminacion Ambiental, Venezuela; cl = carapace length; cb = carapace breadth; alt = altitude of collecting localities.

Acknowledgements

I wish to express my appreciation to the following curators and specialists for making material available to me: Marta CAMPOS (ICN-MHN), Jorge LAMAS, and Enrique DEL SOLAR (ML), Marcos SIQUEIRA TAVARES (Usu), Jorge VILLALOBOS IRIART (Unam), Jacques FOREST, Alain CROSNIER, and Danièle GUINOT (MP), Raymond MANNING, Horton H. HOBBS jr, and Bryan KENSLEY (USNM), Horst WILKENS (MH), Ludwig TIEFENBACHER and Ernst J. FITKAU (ZSM), and C. H. M. FRANSEN (RNH).

Pierre LE LÆUFF, antennae Orstom, centre Ifremer, Nantes, has kindly made all arrangements for the publication of the present work in the collection *Faune tropicale*.

I thank Guido PEREIRA for his invaluable help with the cladistic analysis, and Elías RODRIGUEZ for the adaptations of the computer programs used in this analysis. Vicente CALLEJAS and Iliana RODRIGUEZ executed most of the illustrations. Hector SUAREZ gave invaluable help at different stages of the work.

I - CLADISTIC ANALYSIS OF THE FAMILY TRICHODACTYLIDAE

The systematic position of the TRICHODACTYLIDAE

As has been pointed out by GUINOT (1978), the position of the sexual openings is a character of fundamental phylogenetical significance in the Brachyura. All the freshwater crabs formerly grouped in the family Potamidae belong in the section Heterotremata Guinot, 1977, i.e. brachyuran crabs in which the female opening is sternal, but the male opening could be coxal or coxo-sternal. The heterotrematous condition suggests an evolutionary process beginning with the location of the penis in the coxa of the fifth pereopod; in successive stages the penis is lodged in a sternal groove which latter forms a channel due to the disposition of the sternites in this area; finally 7th and 8th sternites completely cover the channel and the penis is implanted in the sternum, although the male duct still reaches the coxa.

In the Trichodactylidae, as well as in some Asiatic freshwater crabs like *Sommaniathelphusa sexpunctata* (Fig. 11C), the penial groove is located along the 8th sternite; this disposition suggests a primitive condition which could have led to the situation found in the Grapsidae. In some species of this latter family the penis is implanted near the lateral margin of the 8th sternite (Fig. 11D, E), while in others it is located away from the margin, but leaving a slight furrow which suggests a progressive migration of the appendage along the mid-line of the sternite (Fig. 11F). From this point of view, the penial groove of the Grapsidae could be considered as the apomorphic state in relation to the one found in the Trichodactylidae and thus unavailable as an out-group for the present cladistic analysis.

The development of the penial groove followed a different path in other freshwater crabs. Thus, in the Pseudothelphusidae, the penial groove is located between the posterior margin of the 7th episternite and the anterior margin of the 8th sternite (Fig. 11G). This is probably a primitive stage in the process leading to the orifices located near the 7/8 sutures in the Ocypodidae and Pinnotheridae, as illustrated by GUINOT (1978, Fig. 3H). Consequently, any close relationship between the two families of neotropical freshwater crabs should be ruled out.

According to the heterotrematous condition of the Trichodactylidae, their closest phylogenetic affinities should be looked for in other members of the Section in which the penial groove is not only rudimentary, but also centrally located along the 8th sternite. Some members of the superfamily Portunoidea satisfy both conditions (Fig. 11A) since their penial grooves form a very shallow depression along the 8th sternite. The primitive condition of this groove is reflected also in the 7th episternite which do not overlap the 5th coxa. On

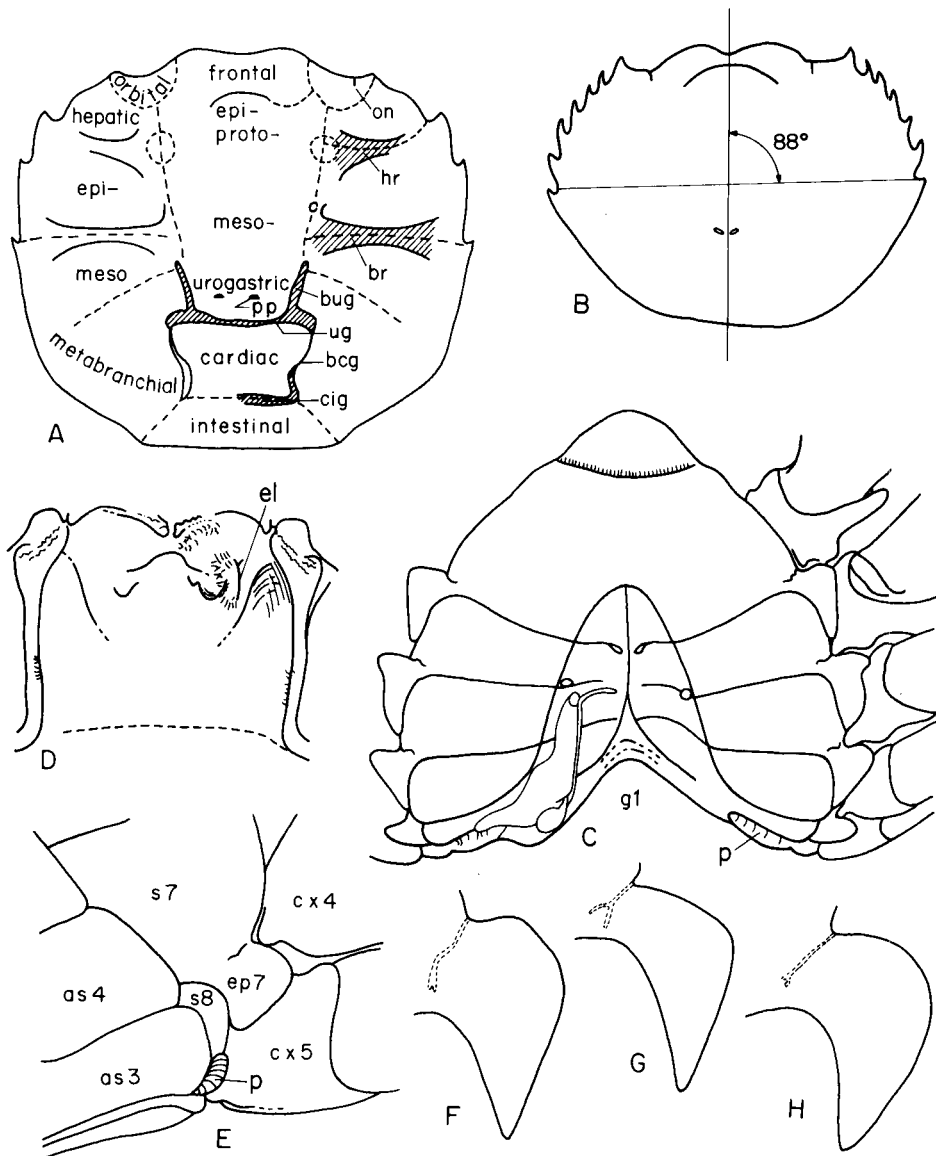


FIGURE 1

A, Carapace of a Trichodactylidae; B, carapace of *Dilocarcinus pagei* with horizontal and vertical axes of symmetry; C, plastron of *Trichodactylus quinquedentatus*, male, with abdomen and left gonopods removed; D, buccal frame and endostome in *Trichodactylus fluviatilis*; E, left posterior corner of plastron in *T. fluviatilis*; F-H, fourth epipodites (between 1st and 2nd pereopods) in *Valdivia serrata*, *Forsteria venezuelensis*, and *Dilocarcinus dentatus*. as3, 3rd abdominal segment; as4, 4th abdominal segment; bcg, branchio-cardiac groove; br, branchial ridge; bug, branchio-urogastric groove; cig, cardio-intestinal groove; cx4, 4th coxa; cx5, 5th coxa; el, elevated line; ep7, 7th episternite; g1, first male gonopod; hr, hepatic ridge; on, orbital notch; p, penis; pp, postgastric pits; s7, 7th sternite; s8, 8th sternite.

the other hand, in some members of the Portunoidea the penial groove is supplemented by a rudimentary sternal lobe (Fig. 11A; r), which is also present and more developed in the Trichodactylidae (Fig. 11B, C; r). This sternal lobe should be considered as an autapomorphy shared by both groups.

Another possible autapomorphy shared by the Trichodactylidae and Portunoidea is the small lobe on the inner angle of the endopodite of the 1st maxilliped ("portunid lobe", Fig. 5A). In the Trichodactylidae it forms a lateral expansion (Fig. 5G-I) or rolls over to form an oval-shaped projection located on the cephalic surface of the endopodite (Fig. 5B-F, K-N).

Finally, the reduced orbital suture present in the Trichodactylidae could be considered the apomorphic state of the well developed suture found at least in some species of Portunidae.

Other characters shared by both groups are the following: (1) orbits complete, (2) antennules folding slantwise or transversely, (3) carpus of third maxilliped articulating at or near the antero-lateral angle of the merus, (4) walking legs compressed, without spines, propodus and dactylus with upper and lower rows of setae.

Most species of Trichodactylidae fit into the definition of the subfamily Carcininae given by STEPHENSON & CAMPBELL (1960): "*legs stout and long, at least one pair as long as chelipeds, last pair with lanceolate dactylus, but otherwise similar to the 3 other pairs. Carapace not broad, antero-lateral borders cut into 4 or 5 teeth. Basal joint of second antenna fixed, longer than broad, lying in longitudinal axis of carapace*". Further, the first male gonopod in many Trichodactylidae is simple, long, with the neck tapering evenly to a fine tip, with the apex provided with stout spines and the apical opening (gonopore) V-shaped. A similar morphology is found in *Carcinus maenas* (see STEPHENSON & CAMPBELL, 1960, Fig. 1A, 2A) and other Carcininae.

According to the preceding considerations, the Carcininae can be considered as the most likely sister group of the Trichodactylidae and will be used as an out-group for the polarization of characters in the cladistic analysis discussed below.

Characters examined

CARAPACE

The outline of carapace in the Trichodactylidae could be either hexagonal or suborbicular, but always it is slightly wider than long. The hexagonal outline is related to the outline found in some Carcininae, like *Carcinus maenas*, and thus should be considered as the plesiomorphic state of the character. The relative position of the widest part of carapace on the longitudinal axis varies in different species from 36 % of the carapace length in *Zilchiopsis emarginatus* to 57 % in *Mikrotrichodactylus borellianus*. The values show a normal unimodal distribution around a mean of 43.0, with a strong skewness to the left (0.65). The slight bilateral asymmetry found in some specimens (Fig. 1B) is associated with a strong development of the left cheliped.

The progressive smoothness of the upper surface is a character often accompanied by the progressive convexity from front to back and in frontal view.

In figure 1A is presented the nomenclature for the regions, grooves, etc., of carapace, used in the description of the species. A more pronounced delimitation of the regions and the presence of ridges and grooves is closer to the condition found in the Carcininae. This is the case of the transbranchial ridge present in several species, the crescent shaped triangular prominence on each side of the mesogastric region in the species of *Valdivia*, and

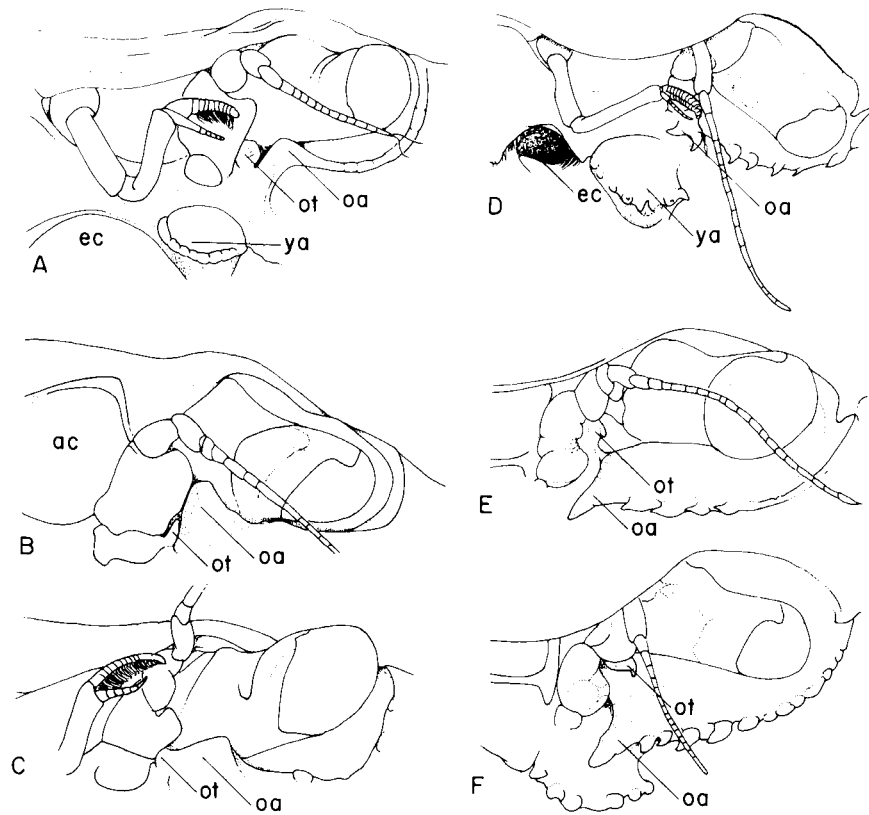


FIGURE 2

Orbital area: A, *Avotrichodactylus constrictus*; B, *Mikrotrichodactylus borellianus*; C, *Valdivia camerani*; D, *Dilocarcinus dentatus*; E, *D. bulbifer*; F, *Fredilocarcinus musmuschiae*. ac, antennal cavity; ec, endostomial cavity; oa, internal orbital angle; ot, occlusive tooth; ya, buccal angle.

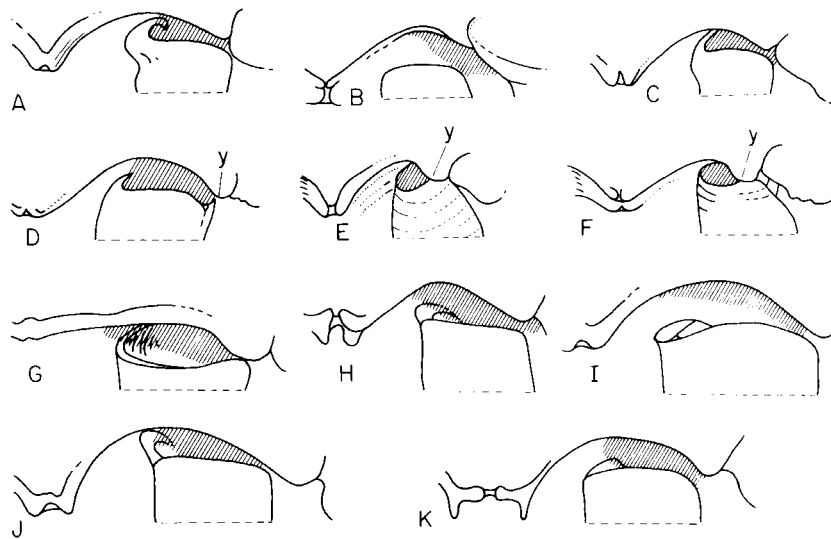


FIGURE 3

Aperture of left efferent channel: A, *Trichodactylus fluviatilis*; B, *T. quinquedentatus*; C, *Avotrichodactylus oaxensis*; D, *T. kensleyi*; E, *Mikrotrichodactylus borellianus*; F, *M. panoplus*; G, *Zilchiopsis emarginatus*; H, *Valdivia serrata*; I, *Sylviocarcinus piriformis*; J, *Z. sattleri*; K, *Dilocarcinus truncatus*. y, lateral yugal lobe.

the transverse cervical groove of *Z. emarginatus*. A similar plesiomorphic state can be assigned to the angulation of the lateral margins, forming a thin ridge directed laterad, versus the margin regularly rounded. The presence or 4-5 large lateral teeth (versus the presence of 6 to 10) is also closer to the number found in the Carcininae.

The front is wider in the Trichodactylidae than in Carcininae. In this subfamily most species have the front cut into teeth, but there are also a few, like *Nectocarcinus integrifrons*, which have the anterior margin entire, similar to the shape of the front in some Trichodactylinae, *Valdivia* and *Sylviocarcinus*. The strong bilobation of the front in other species, particularly in *Dilocarcinus*, is related to the forward projection of the epistome discussed below as a respiratory adaptation. The depth of the frontal sinus was determined as a percentage of the total length of the front (Fig. 17E; a/bx100). In those cases where the sinus was larger than 10%, the front was considered as bilobed (table III).

The postgastric pits, which mark the position of the internal pillars for the insertion of the gastric muscles, are present in the majority of species; their obsolescence in the Trichodactylinae is indeed an apomorphic condition.

The plastron in this family is considerably wide (Fig. 1C). The first and 2nd+3d tergites of male in some species, like *Valdivia serrata*, have deep depressions on both sides, and their surface is conspicuously eroded. The episternites, inserted as supplementary plates between the coxae of successive pereopods, are delimited from the nearest sternal plate by a suture sometimes reduced to a translucent dendritic pattern reminiscent of the respective suture in the Portunidae.

STRUCTURES RELATED TO RESPIRATION

The environmental constrictions imposed by the freshwater habitat are manifested in the freshwater crabs by adaptations in the respiratory structures (RODRÍGUEZ, 1986). The main adaptations found in the Trichodactylidae concern (1) the reduction of the opening of efferent channels, achieved by transformations in the endostome, folding of the endopodite of 1st maxilliped, prolongation of external angle in the ischium of 3d maxilliped, projection of the two channel arches, and relative projection of the epistome, and (2) the reorganization of the external currents of water by means of the perioral spinulation and the closing of the orbit.

Mouth

The buccal frame is square, bounded distally by the two strong arches of the efferent channels (Fig. 1D). There are no conspicuous endostomial ridges, characteristic of the more advanced portunids, but at least in some *Trichodactylus* a thin elevated line is present on each side (Fig. 1D; eI). The function of the endostomial ridges is taken in the trichodactylids by a row of long hairs which restrict the efferent channels to the sides of the endostome.

Aperture of efferent channels

The upper arch of the efferent channels shows a variable degree of curvature in different species of the family. *Zilchiopsis emarginatus* shows the lowest arch (Fig. 3G), whereas *Forsteria venezuelensis* shows one of the higher; the other species are arranged between these extremes. The endopodite of 1st maxilliped restricts the aperture of the channel to a segment of this arch. In *Valdivia* and *Sylviocarcinus* this segment is located at the center, but in *Trichodactylus* it is usually restricted to the lateral corner; in *T. kensleyi*, *Mikrotrichodactylus borellianus* and *M. panoplus* the aperture is restricted to a small orifice formed by the rolling of the exopodite, a portion of the arch and a lateral yugal lobe (Fig. 3D, E, F; y).

The variability of the arches of efferent channels is reflected in the middle of the epistome where both channels meet to form a mid-gutter. This gutter consists of a single point in *Sylviocarcinus devillei*, *S. piriformis*, and in the young of *Zilchiopsis emarginatus* (Fig. 4H, K, O); in the other species there are two distinct points, which are farthest apart in *Dilocarcinus dentatus*.

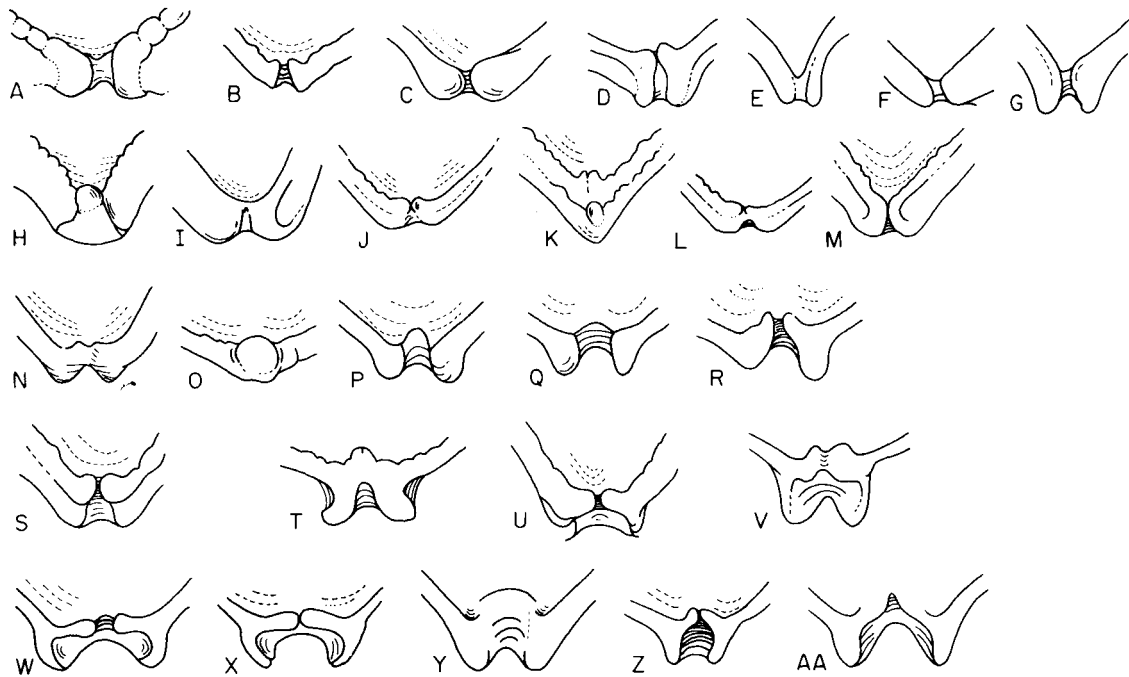


FIGURE 4

Middle gutter of epistome: A, *Trichodactylus fluviatilis*; B, *T. kensleyi*; C, *T. petropolitanus*; D, *T. quinquedentatus*; E, *Mikrotrichodactylus borellianus*; F, *M. panoplus*; G, *Avotrichodactylus oaxensis*; H, *Sylviocarcinus devillei*; I, *S. maldonadoensis*; J, *S. pictus*; K, *S. piriformis* (Maracaibo basin); L, *S. sp.*; M, *S. piriformis* (Magdalena Valley); N, *Valdivia camerani*; O, *Zilchiopsis emarginatus*, young; P, *V. gila*; Q, *V. barttii*; R, *V. serrata*; S, *Forsteria venezuelensis*; T, *Z. emarginatus*; U, *Z. sattleri*; V, *Fredilocarcinus musmuschia*; W, *Dilocarcinus truncatus*; X, *D. bulbifer*; Y, *D. dentatus*; Z, *D. niceforei*; AA, *D. pagei*.

Endopod of first maxillipeds

The distal margin of the endopod of first maxillipeds forms the lower boundary for the efferent respiratory channels; the portunid lobe, present in the Portunidae and Trichodactylidae, constitutes an accessory structure for the delimitation of the channels on the mesial side. In many portunids, the lobe is separated from the main blade of the endopodite by a deep incision (Fig. 5A). In the Trichodactylidae the mesial side of the blade is separated from the rest of the blade by a prominent hairy ridge which runs longitudinally along the inner (cephalic) surface of the appendage; in all species, except in *Sylviocarcinus piriformis*, the blade is bent over this ridge to form a mesial boundary to the efferent channel (Fig. 2D). In *Mikrotrichodactylus* the portunid lobe is retracted to a lateral position, restricting the channel openings to circular orifices located close to the external buccal angle (Fig. 3E, F).

Third maxillipeds

The general morphology of the third maxillipeds in this family is characterized by (1) the palp articulated at the antero-mesial angle of ischium, (2) the antero-lateral angle of this segment produced into a long, curved spine which forms part of the lower boundary of the efferent channels, and (3) the merus with a longitudinal or oblique depression also present in species of the family Portunidae. For the rest the group displays considerable