

ISBN 2-11080-725-3

*Au Dr. J.P. Garth
en vieux hommage
DGuinot*

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A,
TOME 112

Danièle GUINOT

MORPHOLOGIE ET PHYLOGENÈSE DES BRACHYOURS

JOHN S. GARTH
Allan Hancock Foundation
University of Southern California
Los Angeles, California 90007

JUN 27 1980

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e)

1979

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Erratum

P.24, dans la légende de la fig.3, dernière ligne ; au lieu de évolutioon
buisssnnante lire évolution buissonnante.

P.45, 10e ligne ; au lieu de groite lire droite

P.70, 37e ligne ; au lieu de strenum lire sternum

P.170, 34e ligne ; au lieu de sous-familles lire sous-famille

P.214, 25e ligne ; Oedipleura, ne pas unir O et e et lire Oedipleura

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie, Tome 112

DONNÉES NOUVELLES SUR LA MORPHOLOGIE, LA PHYLOGENÈSE ET LA TAXONOMIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES

par

Danièle GUINOT *

SOMMAIRE

INTRODUCTION	10
CHAPITRE I. — QUELQUES PROBLÈMES PARTICULIERS À LA TAXONOMIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES.....	13
I. LES TROIS NIVEAUX DE LA CARCINISATION.....	14
1. LA CARCINISATION CHEZ LES DÉCAPODES.....	18
2. LE PARALLÉLISME DE LA CARCINISATION DANS DIVERS CLADES DE BRACHYOURES.....	22
3. LA CARCINISATION À L'INTÉRIEUR DES LIGNÉES BRACHYOURIENNES.....	22
II. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE CARCINOLOGIQUE.....	23
CHAPITRE II. — LA CARAPACE, STRUCTURE TRADITIONNELLEMENT UTILISÉE DANS LA SYSTÉMATIQUE CARCINOLOGIQUE.....	29
I. FORME GÉNÉRALE DE LA CARAPACE.....	31
II. BORDS DE LA CARAPACE.....	35
III. QUELQUES AUTRES CARACTÉRISTIQUES DE LA CARAPACE.....	37
1. RÉGIONS GASTRIQUES, FOSSETTES GASTRIQUES ; LES DIVERS TYPES DE « SILLONS » ET LEUR INTERPRÉTATION.....	37
2. ARÉOLATION DE LA CARAPACE.....	46
3. ORNEMENTATION	48
4. ANNEXES	57
ANNEXE A : Genre <i>Demania</i> Laurie.....	57
ANNEXE B : Genre <i>Lophozozymus</i> A. Milne Edwards.....	61
ANNEXE C : Genre <i>Glyptoxanthus</i> A. Milne Edwards.....	65

* Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris,

CHAPITRE III. — STERNUM THORACIQUE.....	69
I. DÉFINITIONS	69
1. CONFORMATION GÉNÉRALE.....	69
2. LIGNE MÉDIANE OU SAGITTALE.....	71
3. ÉPISTERNITES.....	72
4. SELLE TURCQUE.....	73
II. VALEUR TAXONOMIQUE DU STERNUM THORACIQUE.....	73
III. UTILISATION DU PLASTRON STERNAL COMME INDICE DE LA MONOPHYLIE.....	78
IV. TENDANCES ÉVOLUTIVES ET NIVEAUX ANAGÉNÉTIQUES DU STERNUM THORACIQUE DANS LES GRANDS GROUPES DE BRACHYOURES STERNITRÈMES.....	80
1. LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES ININTERROMPUES.....	81
2. LES SUTURES TRANSVERSALES ANTÉRIEURES INCOMPLÈTES.....	86
XANTHIDAE (<i>pro parte</i>).....	88
OXYSTOMATA (<i>pro parte</i>).....	96
PARTHENOPIDAE (<i>pro parte</i>).....	96
PARTHENOXYSTOMATA.....	98
BELLIOIDEA (<i>pro parte</i>).....	98
GERYONIDAE	99
3. LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES.....	100
BELLIOIDEA (<i>pro parte</i>).....	100
PORTUNIDAE	100
DORIPPIDAE	101
ORITHYINAE.....	103
LEUCOSIIDAE.....	103
MAJIDAE.....	104
PARTHENOPIDAE (<i>pro parte</i>).....	104
OCYPODIDAE	105
GRAPSIDAE.....	105
GECARCINIDAE.....	106
PINNOTERIDAE.....	107
4. CAS COMPLEXES, AVEC LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOM- PLÈTES	107
MICTYRIDAE.....	107
HYMENOSOMATIDAE	110
PALICIDAE	111
RETROPLUMIDAE	114
HEXAPODIDAE	114
V. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES.....	118
CHAPITRE IV. — CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ET APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDO- MEN.....	120
I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE. VALEUR TAXONOMIQUE DE L'APPAREIL D'ACCROCHAGE.....	120
II. BRACHYOURES <i>s.l.</i> À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES).....	123
DROMIACEA	123
DROMIIDAE. (modalités variées des dispositifs de rétention de l'abdomen).....	124
DYNOMENIDAE (appareil spécial de rétention mais non fonctionnel, tout au moins au-delà d'une certaine taille).....	125

HOMOLOIDEA.....	126
HOMOLIDAE (rétention de l'abdomen assurée par plusieurs dispositifs chez une même espèce).....	126
RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA (appareil de rétention absent, sauf dans le genre <i>Lyreidus</i> de Haan).....	127
AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES	129
HOMOLODROMIIDAE. (maintien de l'abdomen hypothétique).....	129
TYMOLIDAE (appareil de rétention absent, semble-t-il).....	129
III. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »).....	131
1. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ABSENTE ET PAS DE DISPOSITIF D'ACCROCHAGE	132
Genre <i>Corystes</i> Latreille.....	132
Genre <i>Pseudocorystes</i> H. Milne Edwards.....	132
2. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE MAIS PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE ; AUCUNE COAPTATION SPÉCIALE STERNUM-ABDOMEN.	133
Genre <i>Orithyia</i> Fabricius.....	133
3. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PEU PRONONCÉE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, DU TYPE BOUTON-PRESSION, MAIS NON FONCTIONNEL.	133
Genre <i>Nautilocorystes</i> H. Milne Edwards.....	133
4. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION PRÉSENT MAIS NON FONCTIONNEL..	133
a) Non-coïncidence des deux éléments sternal et abdominal.....	133
Genre <i>Bellia</i> H. Milne Edwards.....	134
Genre <i>Peltarion</i> Jacquinet.....	135
b) Fossettes abdominales rudimentaires, voire absentes.....	135
Genre <i>Thia</i> Leach (<i>pro parte</i>).....	135
Gecarcinidae (<i>pro parte</i>).....	136
5. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION, FONCTIONNEL.....	136
Genre <i>Thia</i> (<i>pro parte</i> : <i>Thia polita</i> Leach).....	136
Genre <i>Atelecyclus</i> Leach.....	136
Genres <i>Kraussia</i> Dana et <i>Paraxanthus</i> Lucas.....	136
Genres <i>Erimacrus</i> Benedict et <i>Telmessus</i> White.....	136
Genre <i>Trachycarcinus</i> Faxon.	137
CANCRIDAE.	137
PORTUNIDAE	137
MAJIDAE.	137
PARTHENOPIDAE	138
PARTHENOXYSTOMATA	138
OXYSTOMATA (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	139
XANTHIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	141
OCYPODIDAE (<i>pro parte</i>).....	141
GRAPSIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957) (<i>pro parte</i>).....	142
POTAMIDAE	144
PALICIDAE	144
HEXAPODIDAE (HEXAPODINAE <i>sensu</i> BALSS, 1957).....	145
GECARCINIDAE (<i>pro parte</i>).....	145

6. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE; PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE SPÉCIAL MAIS COAPTATION, VOIRE « ADHÉRENCE », DE L'ABDOMEN AVEC LES BORDS DE LA CAVITÉ..	145
LEUCOSIIDAE (<i>pro parte</i>).....	145
7. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ET ÉTROITEMENT COAPTÉE AVEC LES BORDS DE L'ABDOMEN ADHÉRENCE; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL.....	146
LEUCOSIIDAE (<i>pro parte</i>).....	146
8. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL (SAILLIE + ENCOCHE SUR LE STERNITE 5; ANGLES LATÉRO-POSTÉRIEURS DU SIXIÈME SEGMENT ABDOMINAL DE FORME PARTICULIÈRE).....	148
RETROPLUMIDAE	148
9. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE; DOUBLE APPAREIL D'ACCROCHAGE (UNE PAIRE DE GROSSES PROTUBÉRANCES SUR LE STERNITE 5 ET UNE PAIRE DE SAILLIES PLUS PETITES SUR LE STERNITE 4).....	148
PINNOTERIDAE (<i>pro parte</i>).....	148
10. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION MAIS ATYPIQUE EN RAISON DE LA POSITION DES FOSSETTES SOUS-ABDOMINALES	149
HYMENOSOMATIDAE	149
11. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, VESTIGIAL OU DISPARU.....	150
OCYPODIDAE (<i>sensu</i> Balss, 1957) (<i>pro parte</i>).....	150
GRAPSIDAE (<i>pro parte</i>).....	151
GECARCINIDAE (appareil facultatif selon les genres).....	152
MICTYRIDAE (appareil d'accrochage absent).....	152
12. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; SUR LE STERNITE 4, UNE PAIRE DE CRÊTES DE RÉTENTION FORMANT UN CRAN D'ARRÊT QUI BLOQUE LE TELSON DANS SA PARTIE BASALE.....	153
OCYPODINAE (<i>pro parte</i>) : sous-genre <i>Minuca</i> du genre <i>Uca</i> Leach, ainsi que quelques autres espèces d' <i>Uca</i>	153
IV. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN AU COURS DE LA CROISSANCE.....	156
V. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE CHEZ LA FEMELLE.....	157
VI. LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE CHEZ LES FEMELLES. FORMATION D'UNE CAVITÉ INCUBATRICE.	159
VII. TENDANCE DE LA PREMIÈRE PAIRE DE PLÉOPODES SEXUELS À SORTIR DE LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE. RAINURES ET « TRANCHÉES » STERNALES.....	163
VIII. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES.....	170
CHAPITRE V. — ORIFICES GÉNITAUX FEMELLES.....	171
I. DÉFINITIONS DE DEUX CATÉGORIES DE BRACHYOURS : PÉDITRÈMES ET STERNITRÈMES.....	171
II. BRACHYOURS <i>s.l.</i> À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURS PÉDITRÈMES).....	173
DROMIACEA	173
DROMIIDAE.	173
DYNOMENIDAE.	173
HOMOLOIDEA.....	174
RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA.....	174

AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES.....	174
HOMOLODROMIIDAE.....	174
TYMOLIDAE.....	174
III. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »).....	174
1. VAGIN ET OPERCULE.....	175
2. VULVES NON RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN.....	176
a) Abdomen de la femelle pubère n'atteignant pas le sternite 6.....	176
Genre <i>Corystes</i> Latreille.....	176
Genre <i>Pseudocorystes</i> H. Milne Edwards.....	177
Genre <i>Neutilororystes</i> H. Milne Edwards.....	177
Genre <i>Orithyia</i> Fabricius.....	177
b) Position très latérale des vulves.....	177
Genres <i>Erimacrus</i> Benedict et <i>Telmessus</i> White.....	178
Genre <i>Bellia</i> H. Milne Edwards.....	180
3. VULVES RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN.....	180
Genre <i>Peltarion</i> Jacquinet.....	181
Genre <i>Trachycarcinus</i> Faxon.....	181
Genres <i>Kraussia</i> Dana [et <i>Paraxanthus</i> Lucas].....	181
Genre <i>Thia</i> Leach.....	181
Autres Brachyours.....	183
Exemple de la sous-famille des PLATYXANTHINAE Guinot.....	183
4. POSITION DES VULVES SUR LE STERNUM THORACIQUE.....	183
PALICIDAE.....	185
HYMENOSOMATIDAE.....	186
IV. LE RÔLE DE LA MUE DANS LA COPULATION.....	186
CHAPITRE VI. — ORIFICES GÉNITAUX MÂLES.....	189
I. BRACHYOURES s.l. À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES).....	191
DROMIACEA.....	191
DROMIIDAE.....	191
DYNOMENIDAE.....	191
HOMOLOIDEA.....	193
RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA.....	193
AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES.....	194
HOMOLODROMIIDAE.....	194
TYMOLIDAE.....	194
II. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »).....	195
OXYSTOMATA <i>sensu</i> BALSS, 1957 (sauf TYMOLINAE et RANINIDAE).....	195
OXYRHYNCHA <i>sensu</i> BALSS, 1957 (sauf HYMENOSOMATIDAE).....	196
PARTHENOXYSTOMATA (<i>sensu</i> GUINOT, 1966-1967 ; 1978b).....	197
BELLIOIDEA (<i>sensu</i> GUINOT, 1976).....	197
BRACHYRHYNCHA (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	197
CORYSTIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	198
ATELECYCLIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	198
CANCRIDAE et PERIMELIDAE.....	198
PORTUNIDAE.....	198
RETROPLUMIDAE.....	200

XANTHIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	200
XANTHINAE des genres <i>Medaeus</i> Dana et <i>Monodaeus</i> Guinot.....	202
PILUMNINAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	203
PANOPEINAE Ortmann.....	204
GONEPLACIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	206
GRAPSIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	206
1. GRAPSINAE	208
2. VARUNINAE	208
3. SESARMINAE	208
4. PLAGUSIINAE.....	209
OCYPODIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957 ; plus CAMPTANDRIINAE).....	209
1. OCYPODINAE.	209
2. MACROPHTHALMINAE	211
3. SCOPIMERINAE	211
4. CAMPTANDRIINAE.	212
PINNOTERIDAE.	212
GECARCINIDAE (<i>sensu</i> BALSS, 1957).....	212
MICTYRIDAE.	214
PALICIDAE	214
HEXAPODIDAE (= HEXAPODINAE <i>sensu</i> BALSS, 1957).....	215
HYMENOSOMATIDAE	215
III. RÉSUMÉ DES ACQUISITIONS NOUVELLES SUR LES ORIFICES GÉNITAUX MÂLES.....	215
CHAPITRE VII. — PLÉOPODES SEXUELS MÂLES.....	221
I. HISTORIQUE.....	221
II. DESCRIPTION GÉNÉRALE.....	224
III. DISPOSITION DES PLÉOPODES MÂLES CHEZ CERTAINS ASTACOURS.....	224
IV. BRACHYOURS <i>s.l.</i> À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURS PÉDITRÈMES).....	227
DROMIACEA	227
DROMIIDAE.	227
DYNOMENIDAE.	230
HOMOLOIDEA.....	230
RANINOIDEA OU GYMNOPLÉURA.....	232
AUTRES BRACHYOURS PÉDITRÈMES.....	235
HOMOLODROMIIDAE.	235
TYMOLIDAE	236
V. BRACHYOURS À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURS STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »).....	239
VI. CHANGEMENTS DU PREMIER PLÉOPODE SEXUEL MÂLE AU COURS DE LA VIE.....	245
VII. REMARQUES SUR LES PLÉOPODES SEXUELS MÂLES EN TANT QU'ORGANES DE COPULATION....	248
CHAPITRE VIII. — SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE.....	251
I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE.....	251
II. LE SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE CHEZ LES BRACHYOURS.....	254
1. BRACHYOURS <i>s.l.</i> À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURS PÉDITRÈMES).....	254
DROMIACEA	254
DROMIIDAE.	254

DYNOMENIDAE.	255
HOMOLOIDEA.	255
RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA.	255
AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES.	256
HOMOLODROMIIDAE.	256
TYMOLIDAE.	256
2. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »).	256
NIVEAU III A. Squelette avec les lames endosternales complètes, parallèles, équidistantes.	256
NIVEAU III B. Squelette avec les lames endosternales 4/5, 5/6, 6/7 incomplètes et avec la lame endosternale 7/8 complète ; formes initiales de condensation du squelette.	258
NIVEAU III C. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et plus ou moins confluentes ; condensation accusée.	259
NIVEAU III D. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et confinées latéralement, d'où l'existence d'une très large zone médiane indivise.	261
III. CONFORMATION PARTICULIÈRE DU SQUELETTE CHEZ LES MICTYRIDAE (BRACHYOURES STERNITRÈMES)	262
IV. CONFORMATION PARTICULIÈRE DU SQUELETTE CHEZ LES LEUCOSIIDAE (BRACHYOURES STERNITRÈMES)	263
V. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE ILLUSTRANT L'ÉVOLUTION DU SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE	263
VI. INFLUENCE DU MODE DE VIE, DIMORPHISME SEXUEL, CAS PARTICULIERS ET CONCLUSIONS SUR LE SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE.	264
<i>Plaque médiane</i>	265
<i>Selle turcique</i>	266
<i>Dimorphisme sexuel</i>	267
<i>Réduction du somite 8.</i>	267
CONCLUSIONS	268
BIBLIOGRAPHIE.	269
LISTE DES ABRÉVIATIONS CONCERNANT LES DESSINS ET LES PHOTOGRAPHIES.	297
PLANCHES.	299
LÉGENDES COMPLÈTES DES PLANCHES DE PHOTOGRAPHIES.	301
INDEX	339

INTRODUCTION

L'essentiel de ce travail constitue notre thèse de doctorat d'État ès sciences soutenue le 21 juin 1977 à l'Université Pierre-et-Marie-Curie à Paris ¹ (cf. GUINOT, 1977a). La proposition d'une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours, qui en était l'aboutissement, a fait l'objet d'une note préliminaire présentée par le P^r Théodore MONOD à l'Académie des Sciences de Paris (cf. GUINOT, 1977b).

Un travail approfondi sur la famille des Xanthidae nous a fait sentir depuis longtemps les difficultés intrinsèques de la systématique traditionnelle. Nous avons l'impression, il faut l'avouer, que continuer avec le seul recours à la carapace, aux pinces et à quelques autres caractères de moindre envergure, risquait d'aboutir à une impasse. Peu à peu, nous avons pris en considération des caractères jusqu'ici négligés ou méconnus. En nous familiarisant davantage avec les méthodes modernes de l'évolution et avec les découvertes récentes de la génétique des populations, ayant pris en même temps conscience de l'effervescence qui se manifeste à propos des principes de la taxonomie dans la littérature zoologique internationale, nous avons été encouragée à généraliser l'emploi de nouveaux caractères et à en tirer des conclusions sur les liens phylogénétiques des divers taxons carcinologiques. Les premiers fruits de cette démarche sont consignés dans nos « Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Brachyours » (cf. GUINOT, 1966-1971).

La mise en œuvre de cette thèse a été précédée d'un examen critique des théories actuelles de la classification (GUINOT, 1978a, sous presse). Dans ce texte, nous avons tout particulièrement souligné l'importance des récents efforts pour une systématique cladistique et mis en lumière les principes méthodologiques, en partie nouveaux, qui doivent guider le zoologiste dans la reconstitution des groupes naturels. Dans la mesure où une classification se veut cladistique, exigence très légitime, il est nécessaire de pouvoir l'étayer et la valider par l'établissement de morphoclines ; la morphocline étant une série phylogénique de transformations de caractères homologues, le problème le plus délicat est la distinction entre les caractères plésiomorphes (primitifs) et les caractères apomorphes (avancés, dérivés). La concordance de plusieurs morphoclines permet de juger de l'avance anagénétique d'une lignée. Bien que l'appréciation par grade doive être secondaire, subsidiaire, elle est — du moins dans l'état actuel de la recherche — très utile pour la définition des taxons de rang supérieur.

Le désir de reconstituer des groupements vraiment « naturels » a compliqué progressivement la tâche des systématiciens. Cependant, bien qu'à la notion-clef d'archétype se soit substituée celle de liens génétiques, les classifications n'ont pas été vraiment bouleversées : le concept opérationnel d'archétype s'est maintenu d'une certaine manière, à la fois très proche en pratique et très différente sur le plan épistémologique, sous la forme de morphotype moderne (ensemble de caractères hypothétiques attribués à l'ancêtre commun d'un groupe naturel). Nous avons montré que bon nombre des inconséquences du classement habituel étaient si profondes, le poids du passé si lourd, que l'on n'a pas osé rompre les axes principaux de l'ancien échafaudage taxonomique.

Nos recherches morphologiques et nos lectures sur le débat actuel entre les tenants des systématiques évolutionniste, phénétique et cladistique nous ont suggéré des réflexions sur les nouvelles exigences logiques de la taxonomie. Il nous a paru nécessaire de faire précéder la partie essentielle de notre thèse d'une introduction sur les théories de la classification et les nouvelles méthodes d'inves-

1. Devant le jury composé des P^{rs} Pierre DRACH (Président), Théodore MONOD, Max VACHON, Robert HOFFSTETTER et Jean VOVELLE.

tigation taxonomique. Ce texte a été maintenant détaché et publié à part (*cf.* GUINOT, 1978a). L'étude morphologique n'étant pas un but en soi, notre thèse s'achevait par des propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. Pour des raisons matérielles, ce dernier chapitre de la thèse a dû être publié séparément (*cf.* GUINOT, 1978c). Les trois textes forment dans notre esprit une unité : le présent travail constitue l'essentiel de la recherche morphologique et les deux autres publications en sont, l'une la justification épistémologique et l'autre la synthèse, l'aboutissement en vue duquel ont été entreprises toutes nos recherches analytiques.

AVERTISSEMENT POUR L'ILLUSTRATION¹

Les plastrons sternaux sont toujours dessinés d'un seul tenant, sur une surface plane, en intégrant, dans les nombreux cas de plastrons convexes, plusieurs angles de vue ; ainsi on échappe aux déformations dues à la perspective. Leur représentation peut être dite « figuration développée » : les sternums thoraciques à profil arrondi sont dessinés en plusieurs fois, chacune des parties étant représentée dans sa plus grande dimension. Tous les détails du plastron sternal et de l'abdomen, y compris les sutures sternales cachées par l'abdomen, ont été volontairement dessinés en traits pleins pour montrer plus clairement la position relative des diverses parties.

LISTE DES PERSONNES ET INSTITUTIONS NOUS AYANT FOURNI DOCUMENTATION OU MATÉRIEL

Un tel travail n'aurait pu être fait sans l'examen comparatif d'un matériel abondant et varié. De nombreuses personnalités, conservateurs de Musée, nous ont fait l'honneur de leur confiance en nous envoyant, en prêt ou en don, des spécimens, parfois rares, voire uniques. Plusieurs zoologistes nous ont entretenu de leur propre expérience. Notre reconnaissance associe à des titres divers les personnes et institutions dont la liste figure ci-après :

D^r A. J. BRUCE ; D^r B. M. CAMPBELL, Deputy Director, Queensland Museum, Fortitude Valley, Australie (QM) ; D^r A. CAPART, directeur de l'Institut Royal des Sciences naturelles Bruxelles (IRSN) ; D^r R. CATALA, directeur de l'Aquarium de Nouméa (Fondation R. CATALA-STUCKI), Nouvelle-Calédonie ; D^r F. A. CHACE, Jr, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington (USNM) ; D^r P. A. COELHO, Laboratoire de Ciências do Mar, Recife-Pernambuco, Brésil ; D^r A. CROSNIER, directeur du Centre ORSTOM de Nosy Bé, Madagascar ; D^r R. K. DELL, directeur du Dominion Museum, Wellington ; M. R. DÉRIJARD ; D^r D. M. DEVANEY, Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawaï (BPM) ; D^r W. ENGELHART, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, Munich (ZSM) ; Prof. D^r J. S. GARTH, Chief Curator, Allan Hancock Foundation, Los Angeles (USC) ; D^r L. FORCART, Muséum d'Histoire naturelle, Bâle (MHN) ; D^r C. B. GOODHART, University Museum of Zoology, Cambridge, Grande-Bretagne (UMZC) ; D^r I. GORDON ; D^r D. J. G. GRIFFIN, The Australian Museum, Sydney (AM) ; D^r J. R., GRINDLEY, The South African Museum, Cape Town (SAM) ; D^r H. E. GRUNER, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin (ZMB) ; D^r Gerd HARTMANN, Zoologisches Staatinstitut und Zoologisches Museum, Hambourg (ZMH) ; D^r W. D. HARTMAN, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Conn. ; D^r R. G. HARTNOLL, Marine Biological Station, Port Erin, Isle de Man ; D^r B. HAUSER, Muséum d'Histoire naturelle, Genève (MHNG) ; D^r Hiroshi HAYASHI, Tokyo ; D^r J. R. HEATH, Fisheries Institute, Dar es Salaam ; D^r L. B. HOLTHUIS, Rijksmuseum van

1. Les dessins sont l'œuvre de M. Maurice GAILLARD, les photographies celle de M. Jacques REBIÈRE ; nous les assurons tous deux de notre reconnaissance.

Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH) ; Dr R. W. INGLE, British Museum (N.H.), Londres (BM) ; Dr H. JANUS, Hauptkonservator, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNT) ; Prof. KUENZER, Zoologisches Institut und Museum der Universität, Göttingen (ZMG) ; Dr H. V. LEVI, Curator, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass. (MCZ) ; Dr R. B. MANNING, Smithsonian Institution, U.S. National Museum, Washington (USNM) ; Dr Claude MICHEL, directeur, Mauritius Institute, Port-Louis, île Maurice (MI) ; M^{me} PEYROT-CLAUSADE, Station marine d'Endoume, Marseille ; Dr E. POPP, Zoologisches Staatssammlung, Munich (ZSM) ; Dr Y. PLESSIS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Dr G. PRETZMANN, Naturhistorisches Museum, Vienne (NHMW) ; Dr H. B. ROBERTS, Smithsonian Institution, Washington (USNM) ; Dr T. SAKAI, Yokohama National University, Tokyo ; Dr B. SALVAT, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Dr E. SANTAELLA, Universidad de la Laguna, Tenerife, îles Canaries ; Dr S. SECRETAN, Laboratoire de Paléontologie du Muséum à Paris ; Dr A. G. SMITH, California Academy of Sciences, San Francisco (CAS) ; Prof. W. STEPHENSON, University of Queensland, Australie ; Dr Z. ŠTEVCIC, Institut za Biologiju Mora, Rovinj, Yougoslavie ; Dr J. H. STOCK, Zoologisch Museum, Amsterdam (ZMA) ; M. B. THOMASSIN, Station marine d'Endoume, Marseille ; Dr TRAN NGOC LOI, directeur de l'Institut océanographique de Nhatrang, Viet-nam (ION) ; Dr L. VÍA, Laboratorio de Geologia, Barcelone ; Dr T. WOLFF, directeur, Universitetets Zoologiske Museum, Copenhague (UZMC) ; Dr N. A. ZARENKOV, Université Lomonossov, chaire de Zoologie des Invertébrés, Moscou.

Nous adressons également nos remerciements à MM. les directeurs : du South Australian Museum, Adélaïde, Australie (SAMA) ; du National Museum of Singapore (NMS) ; du South African Museum, Cape Town, Afrique du Sud ; de l'American Museum of Natural History, New York (AMNH) ; de l'Institute Marine Research Indonesia, Djakarta, Indonésie (IMR) ; du Musée Zoologique de l'Université et de la Ville, Strasbourg, France (MZUS) ; du Natur-Museum und Forschungsinstitut, Frankfurt am Main-1 (NMSF).

En outre, nous avons reçu de précieux renseignements du Dr L. G. ABELE, Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Canal Zone ; de M. P. CALS, Université Pierre-et-Marie-Curie ; du Dr J. E. LEWIS, Tulane University, New Orleans, U.S.A. ; du Dr R. SERÈNE, Laboratoire de Cancérologie et d'Océanographie biologique (EPHE), Paris ; du Dr R. G. WEAR, Victoria University of Wellington, Nouvelle-Zélande ; du Dr C. W. WRIGHT, Londres.

CHAPITRE I

QUELQUES PROBLÈMES PARTICULIERS À LA TAXONOMIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURS

« L'étude des animaux sans vertèbres prise ailleurs que dans l'art de distinguer les objets, est la seule source où l'on peut puiser non seulement les vrais principes de la zoologie, mais même ceux qui peuvent nous donner une juste idée de la vie, de l'organisation animale et de ce que sont les animaux eux-mêmes ».

LAMARCK, *Discours d'ouverture pour le cours de 1816*
(VACHON et al., 1972).

Du fait de l'extrême diversification des nombreux représentants de la classe des Crustacés, lorsque l'on aborde les Décapodes, on se trouve déjà en face d'un niveau taxonomique désigné comme *ordre* et, lorsque, finalement, l'on s'adresse aux Brachyours, le rang atteint est déjà celui de *tribu*¹ (certaines classifications anciennes néontologiques ; BEURLEN et GLAESSNER, 1930), d'*Abteilung* (BEURLEN, 1930 ; BALSS, 1957 ; GRUNER, 1969 ; VÍA, 1969) ou de *section* (CALMAN, 1909 ; BOUVIER, 1940 ; WATERMAN et CHACE, 1960 ; KAESTNER, 1970). Toutefois, pour certains paléontologistes modernes, les Brachyours sont un *infra-ordre* (GLAESSNER, 1960 ; 1969 ; WRIGHT et COLLINS, 1972).

Les catégories hiérarchiques à l'intérieur des Brachyours sont donc très limitées. Cette place des Crabes — qui sont représentés dans le monde par près de 5 000 espèces vivantes — à un bas niveau de l'échelle hiérarchique crée une situation difficile car elle restreint la liberté d'action du taxonomiste. Par ailleurs, depuis longtemps, la tentation est grande de séparer certains groupes (par exemple Dromiacea, Gymnopleura) des Brachyura *sensu stricto*, afin que ces derniers deviennent un ensemble strictement monophylétique. Or, il ne suffit pas de soustraire des Brachyours « vrais » les formes que les premiers auteurs déjà appelaient Brachyura Anomala et que l'on considère aujourd'hui encore comme un « stock pré-brachygnathe » (WILLIAMSON, 1965) ou comme des Pseudobrachyours (ŠTEVCIC, 1971b) ; il faut leur trouver une place adéquate, ce qui exige une réorganisation de la systématique de l'ensemble des Décapodes.

C'est pourquoi nous nous sommes interrogée sur la signification réelle des taxons carcinologiques existants et nous avons réexaminé les méthodes ainsi que les résultats de nos prédécesseurs. Évidemment, toute tentative d'explication taxonomique se heurte à une certaine relativité des appréciations, tant du concept « brachyours » que des notions de « lignée » et de « grade » chez les Crabes.

En passant en revue les essais de définition et de classification des Brachyours, on voit comment le désir de reconstituer des groupements vraiment « naturels » complique progressivement la tâche des systématiciens. Dans une certaine mesure, d'anciens carcinologistes, comme Henri MILNE EDWARDS et Alphonse MILNE EDWARDS, ont anticipé sur la classification phylogénétique. SIMPSON (1945) fait

1. Dans certaines classifications carcinologiques couramment utilisées, le terme *tribu* s'applique à un taxon de rang élevé. C'est ainsi que, dans la classification de BALSS (1957), la tribu est une catégorie supérieure à la famille, ce qui n'est pas conforme aux règles hiérarchiques. Comme nous nous référons dans ce travail au système de BALSS, nous sommes souvent obligée d'employer l'appellation de tribu dans le même sens que l'auteur allemand.

l'éloge de LINNÉ pour certains accords surprenants entre sa classification et celle des auteurs récents. Il ne s'agit pas d'un hasard. Si la notion d'archétype est foncièrement erronée du point de vue de la biologie évolutionniste, il n'en est pas moins vrai qu'elle comporte un contenu empirique recouvrant en grande partie celui de *morphotype* moderne¹. Le morphotype n'est pas une structure idéale qui fait partie de l'échelle des êtres : il se rapporte à une forme réelle qui est l'ancêtre supposé d'un taxon monophylétique.

L'examen critique des principes et des caractères utilisés jusqu'à présent dans la classification des Brachyours nous a convaincue de la nécessité d'une remise en cause des conceptions classiques et d'un choix différent des structures de référence diagnostique. Une révision mondiale du matériel carcinologique était indispensable ainsi qu'un certain recours aux données paléontologiques.

Nous avons tenté de faire la distinction entre les relations par clade et celles par grade, à savoir par lignée et par niveau. La constatation et l'étude des caractères apomorphes permettent d'aboutir à la présentation de séries morphologiques, de morphoclines, qui illustrent la transformation des lignées. Diverses facettes du processus de carcinisation ont pu être mises en lumière.

I. LES TROIS NIVEAUX DE LA CARCINISATION

Dans le domaine des Décapodes, l'exemple le plus frappant de transformations corrélatives est, sans doute, le processus de *carcinisation*². Celui-ci consiste en une évolution associée de nombreux caractères, notamment : réduction de la longueur relative du céphalothorax et agrandissement du rapport largeur/longueur de certaines structures (carapace ; plastron sternal ; cadre buccal ; éventuellement, chambre branchiale ; etc.) ; aplatissement général du corps et « abaissement » de diverses formations internes ; réduction de l'abdomen et son repliement contre le sternum thoracique ; réduction du rostre ; condensation céphalique ; perte partielle de la segmentation initiale, linéaire et régulière ; régression des surfaces membraneuses souples ; renforcement de la calcification.

Nous ne parlerons pas ici du processus de *céphalisation*, également rencontré chez les Décapodes. Nous renvoyons aux importants travaux de SECRETAN (1964 ; 1966 ; 1972) : « La céphalisation des Décapodes est en liaison avec une rotation des pleurites [portions originellement latérales du corps de chaque segment] des segments masticateurs, par rapport au plan des pleurites de la région thoracique, rotation qui s'accompagne d'une réduction de taille, de sorte qu'ils adhèrent latéralement à la carapace par leur bord initialement supérieur » (SECRETAN, 1966, p. 1062).

Par le processus complexe de carcinisation s'acquiert le *faciès crabe*. Cette évolution « orientée » vers la réalisation du « type brachyoursien » affecte des lignées différentes de Décapodes, avec des décalages chronologiques et des limitations à des niveaux divers. Les Porcellanidae et Lithodidae en sont un exemple classique. Le phénomène de convergence est patent.

Selon Van STRAELEN (1925, p. 439), on peut rapporter les Crustacés Décapodes à deux types morphologiques : « un type fusiforme, adapté à la vie nectique ; un type dépressiforme, adapté à la vie benthique ».

Chez les Décapodes nageurs, le corps est mince, souvent semi-transparent, comprimé et cylindrique. La carapace est prolongée par un abdomen souvent très long, puissamment musclé, et aux

1. Nous entendons ce terme non pas dans l'acception des paléontologistes, selon laquelle il s'agit de variants morphologiques, mais définissons le morphotype comme un ensemble de caractères hypothétiques attribués à l'ancêtre commun d'un groupe naturel.

2. Nous aurions préféré le terme *cancérisation*, qui évoque le genre *Cancer* Linné, considéré comme typique des Brachyours, mais ce mot désigne communément un processus pathologique. Nous utilisons donc le terme *carcinisation*, qui a la même racine que carcinologie et évoque le genre *Carcinus* Leach. L'expression *brachyoursisation*, introduite par ŠTEVCIC (1971b, p. 333), devrait être employée dans une acception plus restreinte, c'est-à-dire s'appliquer exclusivement aux transformations aboutissant aux Brachyours.

segments flexibles. Les principaux organes de la locomotion sont les pléopodes, qui permettent à ces Crustacés de nager ou de sauter avec vigueur. On admet communément le concept *Natantia* et l'on parle de type « pénéide » ou « caridoïde ». Ce sont les *Penaeidea* qui sont parmi les premiers connus à l'état fossile, depuis le Trias au moins. Ces *Natantia* étaient certainement très nombreux, notamment au Jurassique. Les *Caridea*, plus tardifs et remplaçant en quelque sorte les *Penaeidea*, sont représentés par des types nectiques, planctoniques, benthiques (ces derniers étant parfois marcheurs, avec le corps déprimé), mais il n'y a pas de types cancéroïdes. Les *Stenopodidea* sont benthiques et reptantiformes (cf. Van STRAELEN, 1925, p. 441).

Les Décapodes marcheurs du type *macroure* (à « queue » grande) sont généralement des formes au test épais, au corps déprimé, composé d'un céphalothorax allongé, auquel fait suite un abdomen important, à forte musculature et doté d'appendices ne servant que peu à la nage. Les bases des appendices thoraciques opposés sont séparées par des sternites le plus souvent étroits, de sorte qu'elles peuvent sembler presque contiguës. Chez les *Macroures*, la contraction brusque des muscles fléchisseurs de l'abdomen et les battements de la nageoire caudale permettent un mouvement rapide de fuite vers l'arrière. Le repliement de la partie terminale de l'abdomen apparaît comme un facteur de ralentissement de la locomotion normale vers l'avant. Les péréiopodes sont les principaux organes locomoteurs.

Parmi les *Reptantia* *Palinura* fossiles, les † *Eryonidae* sont représentés par certaines espèces à corps dépressiforme et céphalothorax largement étalé, ce qui — d'après Van STRAELEN (1925) — suggère une adaptation à la vie benthique. Au Trias et au Jurassique, les † *Eryonidae* jouent le rôle qu'auront plus tard les *Brachyours*, les *Eryonidae* s'éteignant au moment où les *Crabes sensu lato* s'épanouissent. « L'acquisition d'un corps dépressiforme est donc en relation avec la vie sur le fond » (p. 442-443). Les *Eryonidae* jurassiques présentent des caractères de convergence avec les *Brachyours* actuels (par exemple, développement d'yeux placés à l'extrémité de pédoncules longs et mobiles), ces Crustacés ayant dû vivre enfouis dans la vase, les yeux seuls dépassant. Van STRAELEN considère que, si les *Eryonidae* sont les *Reptantia* connus les plus primitifs, ils ne constituent toutefois pas la souche de ces derniers.

Chez les *Anomoures*, l'abdomen se modifie par diverses voies. Chez les formes fouisseuses, comme les *Thalassinoidea*, la calcification du tégument est affaiblie, les pleurons abdominaux se réduisent ou disparaissent ; le dernier somite thoracique est libre. Un phénomène similaire se produit chez certains *Paguroidea* qui abritent leur abdomen mou dans une coquille. En revanche, les *Paguriens* qui mènent une vie libre, sans avoir recours à une coquille, se calcifient et acquièrent le faciès crabe (cf. *infra*). Dans l'évolution des *Galattheoidea*, pendant les premiers stades, l'abdomen, qui ne renferme qu'une faible partie des viscères, ne diminue pas de taille mais se replie plus ou moins sous le céphalothorax. Il y a réduction du dernier somite thoracique, lequel est libre, et la dernière paire de péréiopodes, qui n'a pas de support fixe, ne peut pas servir à la locomotion. Chez les *Galathées*, seule la nageoire caudale est normalement rabattue. Chez les *Porcellanes*, l'abdomen, qui conserve telon et nageoire caudale, s'est considérablement aplati et se rabat tout entier contre la paroi sternale, les premiers somites abdominaux étant seuls visibles en vue dorsale. Un faciès crabe, différent de celui des *Paguriens* cités plus haut, se réalise.

Selon Van STRAELEN (*ibid.*, p. 449), les *Galatheidæ* ont fourni des genres à partir du Bathonien ; les formes portlandiennes avaient déjà le faciès actuel.

Chez les *Brachyours*, l'organisme se raccourcit et s'élargit, devient plus ramassé, s'aplatit. L'abdomen n'est plus l'organe du mouvement. Il se réduit à un appendice de faible taille, aminci ; il peut s'infléchir sans que soit perdu le support du dernier somite thoracique, lequel est non pas mobile mais soudé au céphalothorax. La nageoire caudale a disparu. Progressivement, les segments abdominaux se fusionnent entre eux. La fonction locomotrice de l'abdomen est éliminée. Les pléopodes, qui manquent sur le premier somite abdominal femelle, perdent tout rôle ambulateur : ils sont ovifères chez la femelle et il ne reste plus que deux paires d'appendices copulateurs chez le mâle. La fonction locomotrice, qui était assurée par les muscles abdominaux, est transférée aux muscles thoraciques qui actionnent les péréiopodes, devenus souvent de vigoureux appendices marcheurs, fouisseurs ou

nageurs. Les sternites correspondant aux somites thoraciques se réunissent en un plastron plus ou moins vaste, sur lequel les traces de la métamérie primitive persistent plus ou moins.

Nous montrons, dans le chapitre consacré au sternum thoracique, que le plastron sternal, étroit, allongé et métamérisé dans la région postérieure, tend à s'élargir et à perdre sa structure segmentaire sur une plus ou moins grande étendue de la partie médiane, lorsque l'on passe des formes primitives aux formes supérieures de Brachyours. Les divisions intermétamériques, à l'origine continues, parallèles, régulières, deviennent incomplètes, s'incurvent, se déforment. Le « perfectionnement » de la carcinisation entraîne une condensation segmentaire thoracique (*cf.* notamment le cas des Hexapodidae, chapitre III).

Le début des Brachyours se situerait au Jurassique, époque à laquelle on a découvert des Homolodromiidae et des Dromiidae. Van STRAELEN (*ibid.*, p. 447) signale que l'« on n'a pas trouvé de types qui puissent être considérés au point de vue morphologique comme établissant le passage de la série homolienne à la série dynoméno-dromienne ». L'origine des Brachyours hautement diversifiés demeure problématique, surtout en raison du manque de connaissances sur les Crabes du Crétacé (GLAESSNER, 1969, p. R 440).

Si, au cours de l'évolution des Décapodes, la prise en charge de plus en plus importante de la fonction locomotrice par les péréiopodes entraîne un renforcement des sternites thoraciques, la diminution corrélative de la fonction de l'abdomen et de ses appendices s'accompagne de la réduction des sternites abdominaux.

La plupart des Brachyours se déplacent par un mouvement latéral (*cf.* CLARAC et COULMANCE, 1971), à l'exception, au moins, des Mictyridae, Crabes grégaires qui accomplissent sur les plages de grandes randonnées avec marche vers l'avant (CAMERON, 1966).

Un autre facteur de transformation intervient : la conformation de la chambre branchiale. Chez les Macroures, les branchies sont placées verticalement ; la région de la carapace correspondant à la voûte de la chambre respiratoire s'étale peu en largeur et descend presque verticalement jusqu'à la base des péréiopodes. C'est pourquoi, chez les Macroures, la portion dorsale du bouclier céphalothoracique est étroite, semi-cylindrique. Le branchiostégite est souvent très développé, parfois partiellement visible en position dorsale.

Chez les Brachyours typiques, la chambre branchiale se développe beaucoup en largeur et diminue en hauteur. Les branchies sont placées obliquement, couchées sur un plan très incliné. La voûte de la chambre respiratoire est presque horizontale. C'est ainsi que, chez les Crabes, la portion dorsale du bouclier céphalothoracique est très élargie et à peu près horizontale. Le branchiostégite est étroit et refoulé ventralement. Les régions hépatiques peuvent se développer en largeur, jusqu'à dépasser l'angle exorbitaire.

Selon HARTNOLL (1964a), chez les Oxyrhynques, la réduction de la région antérieure du corps, donc de la chambre branchiale, a entraîné la disparition de certaines branchies antérieures. La présence de plusieurs stades de régression dans des sous-familles distinctes de Majidae indiquerait que la « perte de branchies se serait produite en plusieurs fois et dans des stocks indépendants » (HARTNOLL, 1964a, p. 147).

Replié sous le céphalothorax et inséré dans une dépression du sternum où le maintient un dispositif d'accrochage, variable selon les groupes, l'abdomen brachyoursien s'intègre dans la silhouette générale du corps, qui est dominée par la carapace. La formation d'une *cavité sterno-abdominale* recevant complètement l'abdomen est une véritable novation évolutive des Brachyours (voir le chapitre IV sur la cavité sterno-abdominale et l'appareil d'accrochage de l'abdomen).

Le véritable faciès crabe (*cf.* fig. 1 H, I) se caractérise donc par un corps élargi, raccourci, comprimé dorso-ventralement, et par un abdomen rudimentaire, lame plate et courte, non visible dorsalement, ne sortant qu'exceptionnellement de son réceptacle. L'ensemble est devenu plus rigide par suite de la formation du plastron sternal et du développement d'une vaste carapace, fortement calcifiée. Une condensation s'opère à la suite du processus de céphalisation. L'épistome est soudé à la carapace.

Les chélipèdes sont ramenés sous la face ventrale. Des articles des appendices se fusionnent : ainsi, sur le chélipède, l'articulation entre le basis-ischion et le mérus, mobile chez certaines formes, s'ankylose depuis

l'ankylose légère jusqu'à la perte totale du mouvement et, finalement, jusqu'à la soudure, pratiquement sans traces de l'ancienne ligne de suture (GUINOT, 1968b ; et cf. pl. 10, fig. 4 : genre *Carpilius*, où la ligne de suture a complètement disparu à l'exception de deux fossettes vestigiales).

Alors que chez les Pénéides les pattes-mâchoires sont partiellement pédiformes et que les autres appendices n'offrent que des différenciations limitées, ces diverses parties se diversifient et se spécialisent fortement chez les Décapodes évolués. Dans la condition primitive, pénéide, l'apparence est encore celle d'un complexe de métamères. Les formes plus avancées sont plus « condensées » et, en même temps, présentent davantage d'organes spécialisés : ce « progrès » permet l'adaptation à des environnements beaucoup plus variés, la conquête de nouveaux habitats et de nouvelles niches écologiques.

KINNE (1963) a bien montré que les différences structurales macroévolutives ne pouvaient être expliquées par des adaptations à la température, à la salinité et à la vie terrestre. Elles proviendraient de différences dans le mode de locomotion, de respiration, d'alimentation.

Les transformations indiquées ci-dessus s'accompagnent d'une restructuration interne, notamment le développement d'un système endophragmal et apodémien solide, sur lequel s'insère la musculature des appendices thoraciques. On sait (DRACH, 1971) que le mode et aussi le degré de soudure des segments « endosquelettiques » donnent des informations précieuses, principalement sur le niveau évolutif. Chez les Natantia, le squelette se présente sous une forme très simple, en liaison avec la calcification peu accentuée et avec l'importance relativement faible des péréiopodes. Les Reptantia présentent une novation évolutive fondamentale, en corrélation avec l'accroissement de la taille et du volume musculaire, ainsi qu'avec le nouveau type de locomotion : les lames squelettiques, interconnectées, assurent à la musculature thoracique une charpente d'insertions rigides et compliquées. Chez les Brachyours, la condensation antéro-postérieure, en rapport avec le raccourcissement de l'axe céphalothoracique, caractérise le système squelettique : il y a convergence latérale postérieure des endosternites et des endopleurites, réunis par une lame de jonction elle-même raccordée à la selle turcique (voir le chapitre sur le système endophragmal). Au départ, cylindrique et régulièrement métamérisé (dans sa partie postérieure), le squelette « interne »¹ s'élargit, se tasse, et les délimitations entre les métamères prennent des formes complexes ou disparaissent, tout au moins dans le milieu du corps.

Il faut souligner que, en dépit de ces transformations, le système endophragmal garde son plan structural initial. Bien que le processus de carcinisation amène — comme nous le montrerons — à des formes semblables, il est possible de démasquer cette convergence par un examen attentif du système endophragmal.

Parmi les phénomènes de réorganisation de l'anatomie interne, mentionnons la concentration progressive du système nerveux.

Dans sa forme primitive, le système nerveux est scalariforme, c'est-à-dire constitué par la succession métamérique d'une paire de ganglions correspondant aux différents somites et réunis transversalement par une commissure ; chaque paire de ganglions est rattachée à la précédente et à la suivante par un connectif longitudinal. Schématiquement, d'arrière en avant, on distingue dans l'abdomen une chaîne nerveuse ventrale ; dans le céphalothorax, cinq paires de ganglions nettement séparés, correspondant aux cinq paires de péréiopodes ; plus en avant, une masse ganglionnaire provenant de la fusion de trois ganglions appartenant au thorax et de trois autres appartenant à la tête ; enfin, antérieurement, le ganglion cérébroïde, lequel, d'après l'étude des nerfs qui en partent, correspond à trois masses nerveuses (ganglions des yeux, des antennules et des antennes).

Chez les Macroours se produit une contraction latérale (les ganglions d'une même paire entrent en contact), avec laquelle coïncide une concentration longitudinale de tous les ganglions innervant les appendices buccaux (de la mandibule à mxp3). Dans le thorax, s'échelonnent cinq paires de gan-

1. C'est-à-dire *topographiquement* interne.

glions innervant les péréiopodes ; dans l'abdomen, six paires. BOUVIER (1940, p. 31) indique que cette conformation caractérise la plupart des Macroures marcheurs, sauf les Scyllarides où il y a fusion de tous les ganglions thoraciques.

« A mesure qu'on s'éloigne des Macroures on voit s'accuser la concentration, la chaîne abdominale restant encore dans l'abdomen (*Porcellana longicornis*)¹ ou, réduite, rentrant dans le céphalothorax (*Porcellana platycheles*, Dromies) pour se fusionner finalement avec la masse céphalothoracique. La masse résultante est encore traversée par l'artère sternale (comme chez les Macroures où elle passe entre les ganglions des pattes III et IV), mais dans les Crabes supérieurs, la masse est imperforée et précède l'artère » (BOUVIER, 1940, p. 31).

Toujours selon BOUVIER (1940, p. 307), à propos du système nerveux des Brachyours, les Oxyrhyncha présentent un haut degré de concentration : « la masse ganglionnaire thoracique est d'ordinaire compacte, sans perforation pour l'artère sternale, particularité que l'on observe d'ailleurs chez les Cyclométopes très évolués du groupe des Xanthes ».

Un autre processus, qui est engagé par suite de l'élargissement de la carapace et du sternum thoracique, a pour effet d'écarter les bases des péréiopodes : c'est la *migration de l'orifice mâle qui, de coxal, devient sternal*. Chez les Brachyours à plastron sternal étroit, l'orifice mâle est coxal, le pénis pouvant pénétrer dans le pléopode 1 tout proche. Lorsque, entre l'appendice sexuel et le pénis du même côté, s'intercale une large portion sternale, l'orifice mâle quitte sa position coxale et se déplace sur la surface sternale, de sorte que le pénis ne se trouve pas éloigné du pléopode (voir le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

Il conviendrait de bien étudier les corrélations qui existent entre les caractères qui se transforment. La contraction antéro-postérieure du céphalothorax doit-elle être mise en relation avec l'élargissement du corps ? L'écartement des péréiopodes de part et d'autre du plan sagittal médian et l'intercalation, entre ceux-ci, d'un plastron sternal sont-ils des phénomènes liés au raccourcissement ? Le raccourcissement général entraîne-t-il un raccourcissement céphalique, la céphalisation, la limitation du cadre buccal, la brachygnathie, la position plus horizontale des antennules ?

Le processus complexe que nous venons de décrire aboutit donc à ce que l'on appelle le « faciès crabe ». La carcinisation se manifeste de trois façons, qu'il faut se garder de confondre et que nous allons maintenant évoquer.

1. LA CARCINISATION CHEZ LES DÉCAPODES

L'apparition, dans des groupes divers de Décapodes, de tendances évolutives analogues « induit » par *convergence* une certaine similitude et permet l'accomplissement de fonctions semblables. En ce sens, la carcinisation affecte des Décapodes autres que les Brachyours. On peut supposer qu'une ressemblance profonde dans la structure du génome des divers Décapodes est à l'origine de ce parallélisme des réponses à des demandes similaires de l'environnement. Pour le systématique, la constatation de ce phénomène est gênante dans la mesure où elle justifie le doute sur le caractère strictement monophylétique de tous les Brachyours actuels.

Schématiquement, on divise depuis longtemps les Décapodes Reptantia en trois types : macroure, anomoure et brachyoure. Comme nous l'avons vu précédemment, de nombreuses classifications adoptent un tel partage tripartite comme s'il correspondait à une réalité phylogénétique.

Chez les Macroures, au corps allongé, l'abdomen est un véritable prolongement caudal, symétrique, protégé par des formations tégumentaires calcifiées. Nous avons déjà montré que, à partir du type nageur, la carcinisation, en grande partie liée au changement du mode de locomotion, favorise le céphalothorax et réduit la partie abdominale.

Chez les Anomoures², la carcinisation revêt des aspects assez singuliers qui ont retenu l'atten-

1. C'est-à-dire *Pisidia longicornis* (Linné) de la littérature actuelle.

2. Pour la partie du texte concernant la carcinisation chez les Anomoures (p. 18-21), nous avons montré notre manuscrit à deux spécialistes : tout d'abord, en 1976, à Mme de SAINT-LAURENT, du Muséum national à Paris ; puis, en mai 1978, au Dr Janet HAIG, Associate Curator of Crustacea, University of Southern California, Los Angeles :

tion de plusieurs carcinologistes. Nous inspirant de BORRADAILE (1916, fig. 13), nous avons représenté sur la figure 1 divers exemples d'Anomoures « carcinisés » (A-F), à côté de trois Brachyoures *sensu lato* : *Homola* Leach (fig. 1G) qui combine, aux stades larvaires, des traits anomouriens et des traits brachyouriens ; *Carcinus* Leach (fig. 1H) et *Ocypode* Weber (fig. 1I), deux Crabes « vrais », le dernier nous montrant une carapace quadrilatère, fort élargie et un abdomen très réduit.

Le phénomène de carcinisation a été analysé par BORRADAILE (1916), après la découverte d'une espèce néo-zélandaise de Pagure appartenant au genre *Porcellanopagurus* Filhol, dont le faciès crabe est remarquable (fig. 1D). L'élargissement du céphalothorax, l'aplatissement et l'ornementation de la plaque dorsale, la forme du rostre, ainsi que la réduction de l'abdomen, où l'asymétrie est plus ou moins visible, donnent à cet Anomoure (*Paguroidea* Paguridae) l'apparence d'un Brachyoure.

MELIN (1939) puis WOLFF (1961) ont bien souligné que la classification des Paguroidea tient compte en premier lieu de la forme générale du corps. Or, dans un groupe qui montre une telle variété de modes de vie et d'adaptations biologiques, accorder trop d'importance aux caractères résultant de l'ajustement à l'environnement ne permet pas de déceler les véritables affinités phylogénétiques.

De nombreux Paguroidea se présentent comme des tentatives vers le type Crabe, et cela dans des groupes différents. Le céphalothorax s'élargit, s'aplatit, s'orne de lobes latéraux, s'avance en un rostre pointu ; dans la région antérieure apparaît une plaque dure, calcifiée, ressemblant à la carapace cancérienne. Chez *Porcellanopagurus*, les trois premières paires de pattes empruntent certains traits brachyouriens ; l'abdomen, presque symétrique, est réduit. Une coquille, non spiralée, est simplement tenue sur le dos, couvrant la partie molle du céphalothorax et l'abdomen, susceptible de porter une grande masse d'œufs (cf. BORRADAILE, 1916).

Chez un autre Anomoure, *Tylaspis* Henderson (fig. 1A), la forme est moins cancérienne ; toutefois, la partie postérieure du céphalothorax est plus dure que chez les autres Pagures et l'abdomen, symétrique et très réduit, ne semble pas avoir recours à un abri.

Le genre *Ostraconotus* A. Milne Edwards offre un céphalothorax calcifié vers l'arrière et un très court abdomen, également non recouvert ni protégé.

Pour un nouveau genre, *Probeebei*, BOONE (1926, p. 73) a créé une famille d'Anomoures, les Probeebeiidae. Chez *Probeebei mirabilis* Boone, qui mène une vie libre, c'est sur le céphalothorax tout entier que porte la calcification ; les tergites abdominaux 1 à 5 sont fortement calcifiés ; l'abdomen prend une attitude de repliement très nette. Rejetant la famille des Probeebeiidae, WOLFF (1961, p. 26) montre que *Probeebei* est un membre hautement spécialisé de Paguridae. Actuellement, les genres *Probeebei* ainsi que *Tylaspis* sont rangés dans la famille des Parapaguridae Smith, 1882 (HAIG, *in litt.* juin 1978).

Il est des cas où la carcinisation (aussi bien le changement de forme que la calcification) touche seulement la carapace et épargne l'abdomen. Par exemple, *Labidochirus splendescens* (Owen) combine un céphalothorax élargi, atypique, non pagurien, avec un abdomen mou, asymétrique, qui s'abrite dans une coquille de Gastéropode. On peut se demander, avec WOLFF (1961, p. 26), ce qui, chez cette espèce, a induit une carcinisation si marquée du thorax.

La structure cancéroforme représente le terme évolutif des Paguroidea dans plusieurs lignées. Les Lithodidae (fig. 1C), parfois confondus avec les Brachyoures Majidae à cause de leur carapace triangulaire, entièrement calcifiée et spinuleuse, mènent une vie libre, sans besoin d'un abri. Bon nombre de caractères spéciaux apparaissent chez eux : structure cancéroforme par élargissement du thorax, réduction de l'abdomen en une lame plate, profondément modifiée dans son revêtement cuticulaire (plaques sclérifiées), disparition des uropodes, etc., avec réapparition d'une symétrie plus ou moins parfaite. Un large plastron thoracique sépare les péréopodes et l'abdomen s'applique contre la paroi sternale. Un exemple très frappant est celui de *Cryptolithodes sitchensis* Brandt (pl. 1, fig. 1, 2), de l'Alaska à la Californie, chez lequel la carapace, étendue en forme de bouclier, recouvre tous les appendices ainsi que l'abdomen replié, et où un vaste rostre, plat et foliacé, cache les yeux et les antennules. La similitude avec certains Brachyoures Parthenopidae du genre *Cryptopodia* H. Milne Edwards (pl. 1, fig. 3, 4) est remarquable.

Un autre Paguroidea, du genre *Lopholithodes* Brandt (= *Echinocerus* White), manifeste une convergence avec les Crabes du genre *Calappa* Weber par le développement de la région branchiale et par l'operculisatation des pinces qui protègent les appendices céphaliques. On constate la tendance à acquérir une forme peltastique. Chez *Lopholithodes foraminatus* Stimpson, l'existence de coaptations accusées et la formation d'un canal res-

nous remercions très chaleureusement le Dr HAIG de nous avoir signalé deux inexactitudes dans notre manuscrit initial. Nous avons donc modifié notre texte, notamment en ce qui concerne la position taxonomique des Probeebeiidae et plus précisément le rattachement des genres *Probeebei* et *Tylaspis* à la famille des Parapaguridae Smith par de SAINT-LAURENT en 1972.

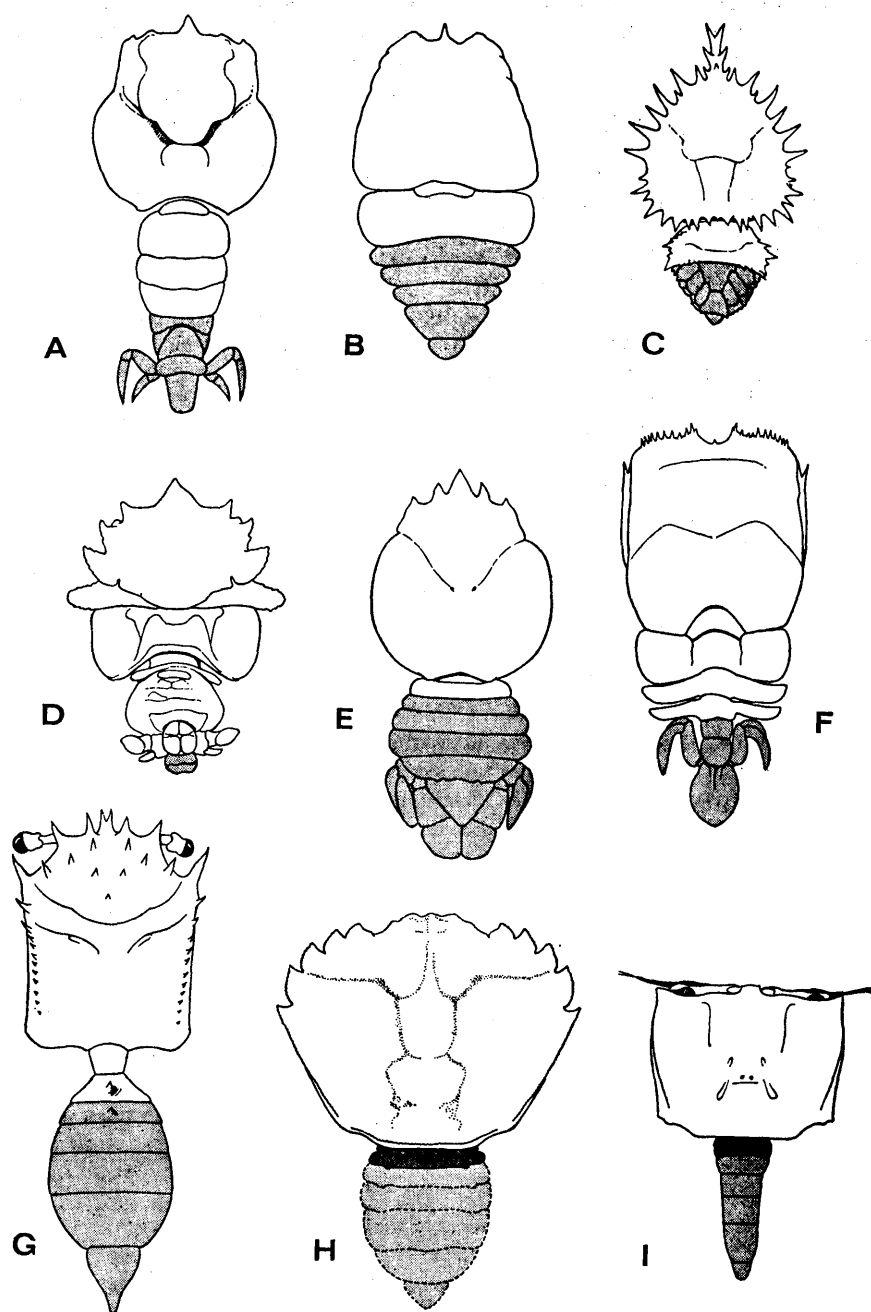


FIG. 1. — Série de carcénisation chez les Décapodes. (La trame indique la partie de l'abdomen normalement rabattue sous le céphalothorax). D'après BORRADAILE, 1916, fig. 13, un peu modifié. A-D, Anomoures Paguroidea ; E, Anomoure Galatheoidea ; F, Anomoure Hippoidea ; G-I, Brachyours *sensu lato*.

A, *Tylaspis* Henderson ; B, *Lomis* H. Milne Edwards ; C, *Lithodes* Latreille ; D, *Porcellanopagurus* Filhol ; E, *Porcellana* Lamarck ; F, *Albunea* Weber ; G, *Homola* Leach (♀ juv.) ; H, *Carcinus* Leach (♀) ; I, *Ocypode* Weber (♂).

piratoire rendent la ressemblance encore plus surprenante ; ce *Lopholithodes* serait adapté au même genre de vie que les Calappes, c'est-à-dire vivrait enfoui dans le sable.

Le genre *Lomis* H. Milne Edwards (fig. 1B), Paguroidea de la famille des Lomidae, offre aussi un abdo-

men en grande partie calcifié et pouvant s'appliquer, à l'exception du premier segment, contre la paroi sternale.

Le genre *Birgus* Leach, avec l'espèce bien connue et improprement désignée sous le nom de « Crabe voleur » [*Birgus latro* (Linné)], appartient à la famille des Coenobitidae : la carapace est dure ; l'abdomen ne s'abrite pas dans une coquille ; une grande partie de la surface externe des segments abdominaux est couverte par un large tergum et par de petites plaques subsidiaires. Cette calcification de l'abdomen a été mise en rapport avec la vie sur terre. Les habitudes nutritionnelles auraient entraîné une croissance importante.

Parmi les Anomoures que nous venons d'évoquer, les Lithodidae représentent le stade le plus avancé vers l'organisation brachyoure, surtout en raison de l'application complète de l'abdomen contre le thorax. Mais, par le simple aspect, du moins de la partie antérieure du céphalothorax, *Porcellanopagurus* est le Paguride qui offre le plus un faciès crabe.

D'autres Anomoures manifestent une tendance à la carcinisation. L'exemple le plus connu est celui des Porcellanidae, Galatheoidea dès l'origine symétriques, qui ont acquis un faciès cancéroforme, avec leur carapace arrondie, aplatie, et leur abdomen rabattu tout entier contre un large sternum thoracique (fig. 1E).

Rappelons, enfin, le cas des Hippoidea (fig. 1F), Anomoures au corps cylindrique ou ovale, à la carapace parfois nettement marginée, qui vivent dans le sable et possèdent, par convergence, certains traits en commun avec divers Brachyours fouisseurs.

Le processus de carcinisation, dont nous avons indiqué certaines des caractéristiques principales, conduit enfin à l'organisation brachyoure, c'est-à-dire à un haut degré de condensation et de différenciation. Les Brachyours se sont adaptés à des modes de vie très variés, dans des habitats multiples. Plusieurs types locomoteurs existent : nageurs, marcheurs, fouisseurs, grimpeurs. Les chélipèdes, les pattes-mâchoires, les pièces buccales peuvent se doter d'une morphologie spéciale, permettant des types variés d'alimentation. La pince acquiert de nouvelles fonctions (signaux chez les *Uca* ; perte de la fonction préhensile chez les Polydectinae, la pince se transformant en un instrument tenant des Actinies : cf. GUINOT, 1976). Ayant conquis le domaine terrestre (cf. BLISS, 1968) et s'étant même (Crabes d'eau douce) complètement soustraits du domaine marin, les Crabes s'adaptent à de nouveaux environnements et s'acclimatent à la vie semi-terrestre ou terrestre par divers stratagèmes physiologiques.

Nous citerons les Mictyridae profondément modifiés morphologiquement par leurs habitudes fouisseuses et alimentaires ; les Gecarcinidae qui, vivant à terre, possèdent des sacs péricardiaux ; l'*Eriocheir*, éloigné pendant des mois de la mer, qui développe un mécanisme particulier de régulation osmotique ; les nombreux Crabes qui creusent des terriers, parfois très profonds dans le sable, la vase ou l'argile ; les formes de la mangrove, par exemple du genre *Sesarma*, dont la région ventrale, de part et d'autre du cadre buccal, présente une réticulation spéciale permettant à l'eau efférente de s'oxygéner immédiatement et d'être canalisée vers l'orifice afférent pour être utilisée à nouveau (cf. MACNAE, 1968).

Le rôle de la vision devient plus important. Un comportement « social », avec parades sexuelles, signaux visuels et acoustiques, s'installe chez les formes grégaires les plus évoluées (*Uca* : cf. CRANE, 1975). Des modifications interviennent dans la reproduction, la copulation, le développement des œufs.

Chez les Crabes terrestres, la tendance à une activité exclusivement nocturne est pleinement affirmée. On peut citer le cas des Gecarcinidae, qui sortent la nuit en grandes bandes et dévastent les plantations ; celui de certaines grosses *Sesarma*, qui vivent le jour dans la vase de la mangrove et grimpent la nuit sur les arbres pour en manger les feuilles.

Un certain nombre de Brachyours se sont émancipés de leur élément original, l'eau, sauf à l'époque du frai qui nécessite le retour soit à la mer, soit dans l'eau douce (Potamidae). Par leur résistance à la dessiccation et leur capacité de mobiliser les principaux ions et l'eau nécessaires, on peut dire que, sur le plan physiologique, les Crabes ont bien « réussi » leur invasion de la terre.

Le nombre élevé des espèces de Brachyours est un signe du « succès » de l'organisation brachyourienne. Les niveaux d'évolution très divers où ils se trouvent et les types variés d'adaptations que l'on rencontre portent à croire que ce groupe est encore riche en potentiel évolutif.

2. LE PARALLÉLISME DE LA CARCINISATION DANS DIVERS CLADES DE BRACHYOURS

L'existence, dans divers clades de Brachyours, de tendances évolutives parallèles a pour résultat l'émergence de faciès semblables. Cette carcinisation se manifeste, chez des groupes variés et nombreux, par des caractères synapomorphes qui permettent d'apprécier les grades analogues.

Pour atteindre l'organisation brachyouriennne décrite précédemment, diverses modifications interviennent : passage d'un front étroit et avancé à un front large et non saillant ; formation de fossettes antennulaires qui, de longitudinales puis obliques, s'abaissent jusqu'à devenir horizontales ; limitation antérieure du cadre buccal qui, d'étroit et allongé, devient largement quadrilatère (brachygnathie) ; disparition de l'aspect subpédiforme des pattes-mâchoires externes, qui s'élargissent et se transforment en de vastes pièces operculiformes ; élargissement du sternum thoracique et réduction de l'écusson antérieur qui, à l'origine, largement implanté entre les mxp3, s'abaisse et s'étale transversalement ; perte progressive de la segmentation primitive sur le sternum thoracique, dans la région médiane (voir le chapitre III) ; formation d'une cavité sterno-abdominale, étroitement coaptée avec l'abdomen, et d'un appareil d'accrochage de l'abdomen (voir le chapitre IV) ; soudure des segments abdominaux ; sur le chélipède, fusion de l'ischio-basis avec le mérus ; migration de l'orifice mâle qui, de coxal, devient sternal (voir le chapitre VI) ; développement, chez la femelle, d'une vaste cavité incubatrice (voir le chapitre IV).

Si l'on considère les Brachyours *sensu lato*, il faut relever que, seuls, les « vrais » Crabes (sternitères) ont des orifices femelles sternaux, c'est-à-dire des spermathèques dépendant directement de l'oviducte ; les Dromiacés, les Homolidae et quelques autres groupes possèdent des orifices femelles coxaux et des spermathèques indépendantes (voir le chapitre V).

La comparaison des divers clades de Brachyours montre que ces novations apparaissent, en tout ou en partie, chez les genres les plus avancés. L'étude de diverses morphoclines, dont l'une est figurée ci-après, en donne de bons exemples.

Nous insisterons ici sur un point : la migration de l'orifice mâle sur le plastron sternal, avec tous les intermédiaires, caractérise la disposition *catométope*, par opposition à la disposition *cyclométope* où l'orifice est encore coxal. Ce transfert de l'orifice en une position de plus en plus sternale, lié à l'élargissement du corps et du plastron sternal, se produit indépendamment dans diverses familles de Catométopes *sensu* H. MILNE EDWARDS (cf. GUINOT, 1969a).

Mais un processus similaire existe dans un autre groupe de Crabes, très éloigné, les Oxystomata (*sensu* BALSS). L'orifice mâle est coxal chez tous (Calappidae, etc.), sauf chez certains Leucosiidae considérés comme les plus évolués des Oxystomata. Chez les Leucosiidae, l'orifice mâle, coxal chez les formes les moins avancées, devient sternal, avec diverses transitions que nous étudierons et illustrerons dans un prochain chapitre (voir le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

3. LA CARCINISATION À L'INTÉRIEUR DES LIGNÉES BRACHYOURIENNES

Les transformations associées que nous venons de décrire se manifestent chez des taxons appartenant à un même clade. C'est la carcinisation au sens strict. Elle peut être mise en évidence par l'établissement de morphoclines. Citons à titre d'exemple l'évolution des genres à l'intérieur de la famille des Belliidae : à partir de formes relativement longues et étroites, représentées par *Bellia* H. Milne Edwards et *Corystoides* Lucas, conduisant à la forme arrondie d'*Acanthocyclus* Lucas, on aboutit à l'aspect trapu d'*Heterozius* A. Milne Edwards (cf. GUINOT, 1976, p. 15-60, notamment fig. 2A-D).

Chez les Crabes nageurs, le raccourcissement du corps et son étalement transversal, avec prolongement par une longue épine, est tout à fait remarquable. Pour la nage latérale, tout raccourcissement antéro-postérieur représente un avantage dynamique. C'est ainsi que certains grands nageurs, comme *Portunus pelagicus* (Linné), *P. sanguinolentus* (Herbst), *Lupella forceps* (Fabricius), de nombreuses espèces du genre *Callinectes* Rathbun, montrent un raccourcissement du corps accompagné d'une elongation transversale. En quelque sorte, ces formes acquièrent une double symétrie, la symétrie bilatérale originaires se doublant d'une symétrie qui lui est perpendiculaire et correspond à l'axe de la locomotion (cf. fig. 2). SCHÄFER (1954) et HARTNOLL (1971) ont bien montré le passage entre les nageurs à corps étroit et ceux à corps presque pisciforme (lorsqu'on les regarde dans le sens latéral). Corrélativement, surtout chez les formes nageant longuement en eau profonde, l'épaisseur du test diminue, la calcification s'atténue, l'ornementation s'efface ; en bref, le corps devient plus léger : par exemple chez *Euphyllax dovii* Stimpson, *Portunus sayi* (Gibbes) et, aussi, chez *Polybius henslowi* Leach qui nage activement à la surface ou entre deux eaux (cf. BOUVIER, 1940, p. 244-245).

Nous renvoyons à HARTNOLL (1971), qui a indiqué les nombreuses adaptations morphologiques qui se sont développées pour parfaire les techniques natatoires : modifications des pattes ambulaires, notamment de p5 (dont la partie terminale se transforme en palette natatoire), mais aussi des chélicèdes qui, souvent, augmentent de taille ; mobilité accrue de certaines articulations ; rotation de l'articulation coxo-sternale ; accroissement des muscles et, corrélativement, modifications des surfaces d'insertion dans le squelette apodémien et endophragmal.

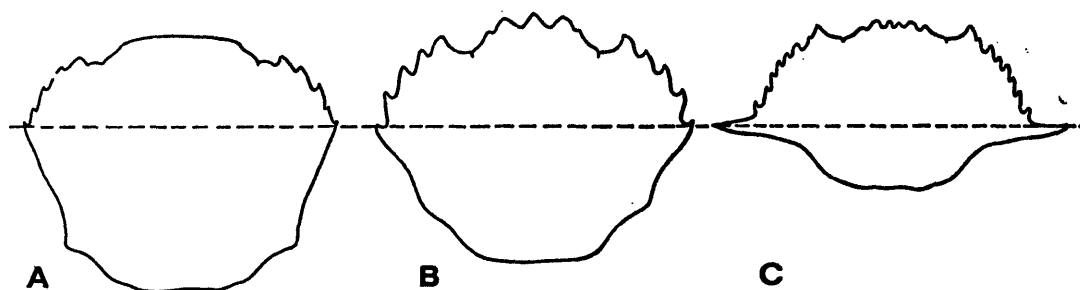


FIG. 2. — Élargissement de la carapace et réduction de la partie postérieure chez les Portunidae, jusqu'au stade nageur à épines latérales très développées. D'après Hartnoll, 1971, fig. 7. A, *Macropipus arcuatus* (0,55) ; B, *Macropipus holsatus* (0,82) ; C, *Portunus hastatus* (1,56).

Le nombre entre parenthèses indique le rapport longueur de la moitié antérieure de la carapace/longueur de la moitié postérieure de la carapace.

Les Crabes dotés de grands boucliers céphalothoraciques et, de ce fait, très lents, ne doivent pas être considérés comme les plus « carcinisés » : il peut s'agir seulement d'une extension marginale de la carapace, indépendante du processus de carcinisation (cf. GUINOT, 1966-1967, p. 745-762, 828-845, la discussion à propos du genre *Aethra* Leach). Par exemple, les Calappes ont une carapace clypéiforme mais un plastron sternal (pl. 14, fig. 1, 2) relativement étroit. L'élargissement n'a porté ni sur le sternum thoracique ni sur le système endophragmal (pl. 14, fig. 3) ; les sutures thoraciques sont presque continues. Ce sont là des caractéristiques plésiomorphes et, pour nous, le genre *Calappa* Fabricius, en dépit de sa carapace cancéroïde très étendue, est un Crabe primitif à un stade évolutif beaucoup moins avancé que les Leucosiidae. Ces derniers possèdent un céphalothorax, arrondi et rétréci antérieurement, avec une région faciale très petite (d'où le nom de Brachyures microcéphalés que A. MILNE EDWARDS, 1861, a donné aux Leucosiens).

II. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE CARCINOLOGIQUE

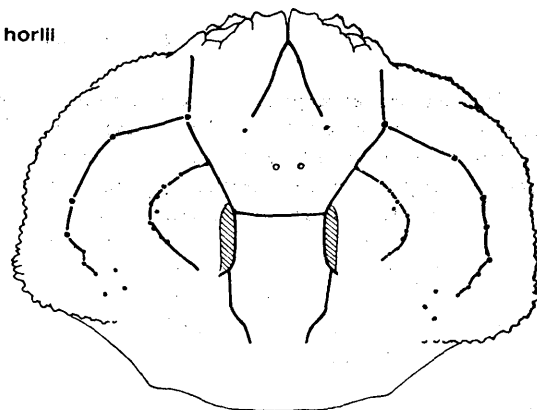
Dans divers travaux antérieurs sur les Brachyours, notre but principal a été la reconstitution et la délimitation précise de groupements naturels, c'est-à-dire, autant que possible, monophylétiques. C'est surtout le recours à des comparaisons entre les structures relativement peu soumises aux influences

FIG. 3. — Représentation schématique de la carapace des Trichiinae. La disposition des dessins illustre la filiation supposée des diverses formes. La figuration des sillons et des ponctuations de la face dorsale a été simplifiée. On distingue les deux fossettes gastriques médianes. En grisé, l'insertion sur la carapace du muscle *attractor epimeralis* que suit le sillon branchiogastrique au sommet de la région gastrique.

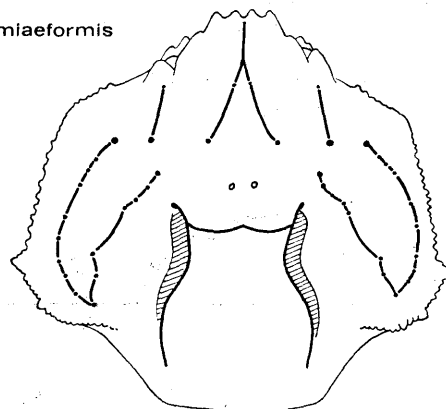
Page de gauche. — La lignée du genre *Trichia* de Haan ; ci-dessous, l'espèce fossile † *Palaeotrichia multispinata* (Noetling) qui serait l'ancêtre dont dérive la série représentée sur la colonne, de bas en haut, à droite : *Trichia sakaii* → *T. imajimai* → *T. dromiaeformis* → *T. horii*.

Page de droite. — Les espèces des genres *Banareia* A. Milne Edwards et *Calvactaea* Ward. Ces Crabes semblent être issus des formes supérieures de la série précédente. Les rapports de filiation ne sont pas aussi clairs que chez les *Trichia*. Il s'agit probablement d'une évolution buissonnante.

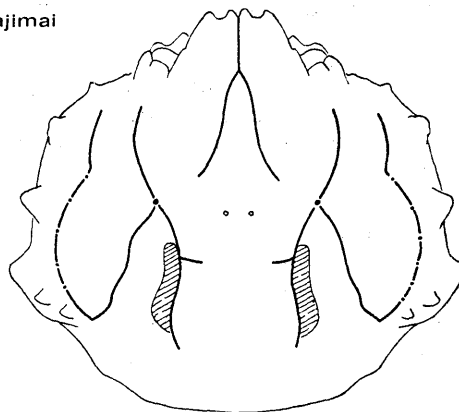
T. horii



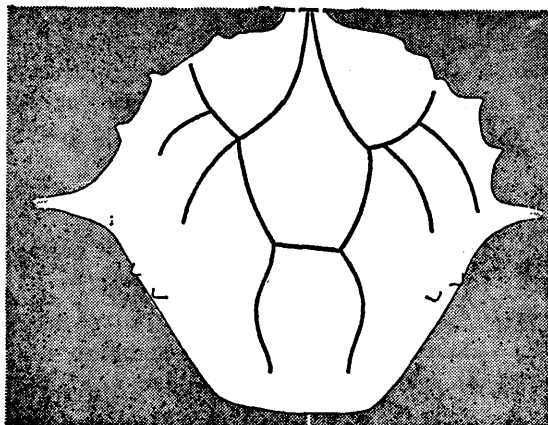
T. dromiaeformis



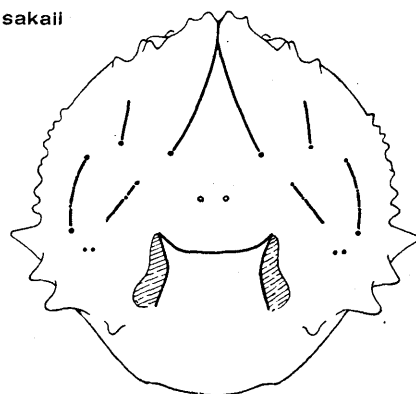
T. imajimai

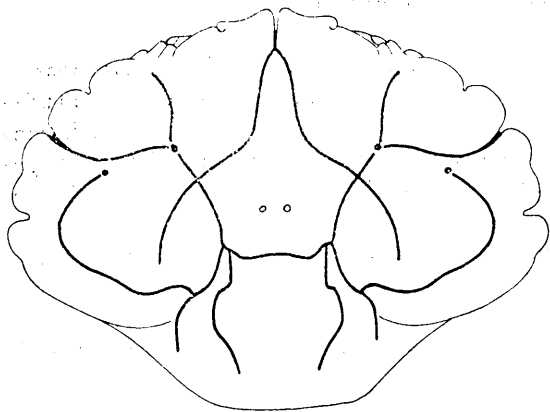


† *Palaeotrichia multispinata*

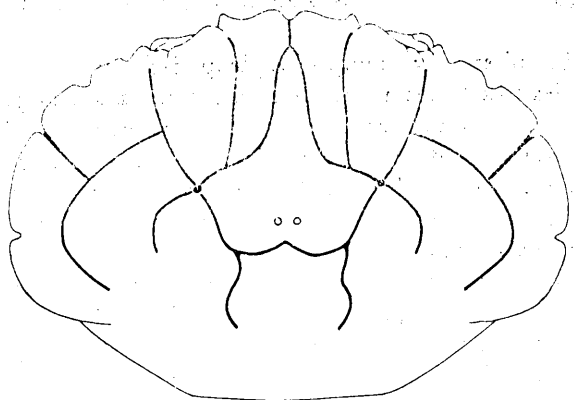


Trichia sakaii

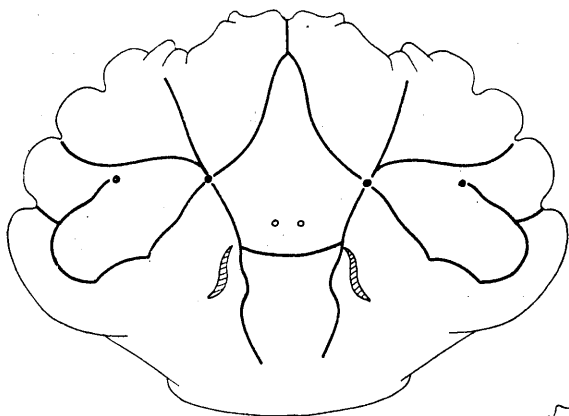




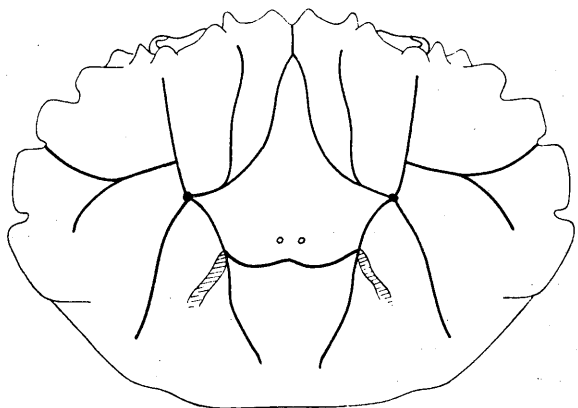
B. subglobosa



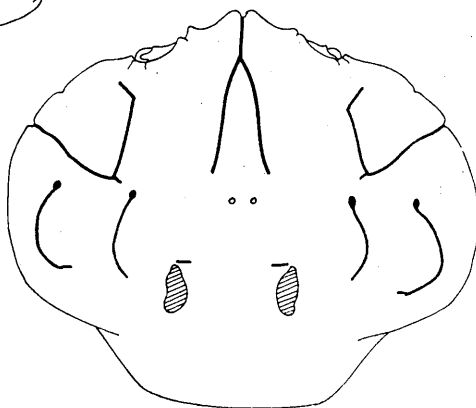
B. nobilii



B. australis

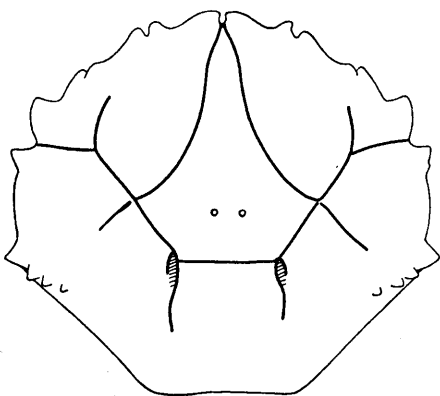


B. armata

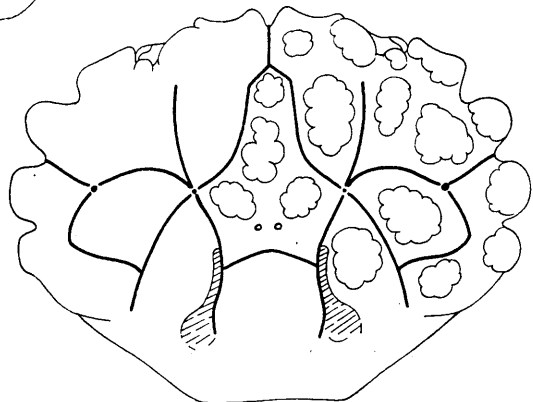


Calvactaea tumida

Banareia (cf.) villosa



Banareia palmeri



du milieu (par exemple les pléopodes sexuels mâles) qui nous a permis de déceler les affinités. Les ensembles constitués au prime abord d'une manière provisoire ont été ensuite étudiés en prenant en considération divers caractères n'étant pas en corrélation étroite. Cette analyse a mis en évidence des discontinuités cladiques. La confirmation de l'unité phylogénétique est venue alors de la possibilité de disposer toutes les formes d'un groupe naturel en plusieurs séries de transformation de caractères homologues qui, par leur concordance, montraient la réalité de la lignée. Une telle étude des morphoclines a fait apparaître des discontinuités de grade, dont l'utilité pour la systématique nous a paru indéniable. La comparaison entre les morphoclines a permis de décider du sens évolutif des clades et, quand il s'agissait de lignées différentes, d'apprécier les analogies du niveau anagénétique. Dans la suite de ce chapitre, nous illustrerons notre méthode par un exemple typique, celui de l'établissement de la lignée des Trichiinae par concordance des morphoclines.

Les Trichiinae de Haan (= Zalsiinae Rathbun), Crabes assez peu connus, étaient jusqu'à présent rattachés à des genres séparés dans les unités taxonomiques très différentes (cf. GUINOT, 1976).

Lors de la description de la première *Trichia* en 1841, DE HAAN instaura une famille spéciale, les Trichidea. Les carcinologistes ne surent pas à quoi la rattacher et subordonnèrent ce groupe à des taxons variés. Par ailleurs, les divers membres le composant n'étaient pas rassemblés et se trouvaient classés loin les uns des autres.

Alertée par la similitude des pléopodes sexuels mâles, nous avons rapproché les genres *Trichia* de Haan, *Banareia* A. Milne Edwards et *Calvactaea* Ward. Une forme fossile, du Nummulitique d'Allemagne du Nord, attribuée de façon erronée au genre † *Psammocarcinus* A. Milne Edwards, nous a paru offrir de grandes similitudes avec *Trichia sakaii* (Balss) (cf. fig. 3). En établissant diverses morphoclines des espèces de ce groupe, nous avons trouvé que la forme fossile était probablement une espèce ancestrale du genre *Trichia* et nous l'avons donc rebaptisée † *Palaeotrichia*. Disposant ainsi d'une espèce avec quelques caractères certainement plésiomorphes, nous avons pu faire appel au critère d'antériorité paléontologique pour orienter la morphocline représentant les aspects de la carapace. Un parfait accord est obtenu avec l'orientation de la morphocline suivant le processus de carcinisation.

La figure 3 (page de gauche) représente la série des *Trichia* disposées selon divers traits du céphalothorax. On voit que † *Palaeotrichia* correspond le mieux à *Trichia sakaii*. Le schéma généalogique (fig. 4) montre d'une manière simplifiée que, d'après notre morphocline, † *Palaeotrichia* est soit l'ancêtre, soit un dérivé de cet ancêtre, dont sont issues toutes les *Trichia*.

La figure 3 rend bien compte du processus de carcinisation : la carapace, étroite et ovale, s'élargit progressivement. Une tendance, rencontrée dans d'autres lignées, se manifeste : l'avortement de certaines différenciations du bord antéro-latéral qui, de spinuleux, devient tuberculé puis lisse et tend à se prolonger sur la région branchiale de la face dorsale. Le front, d'étroit et sans doute tridenté, devient large et bilobé. Au cours du processus d'élargissement, les principales limites sillonnant la face dorsale sont conservées et ne subissent qu'une légère « déformation » sous l'effet du changement des proportions du corps.

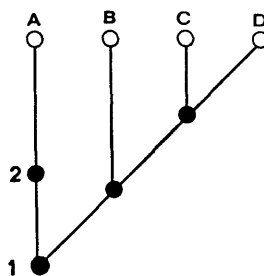


FIG. 4. — † *Palaeotrichia* est soit 1, c'est-à-dire l'ancêtre de tout le genre *Trichia*, soit 2, c'est-à-dire l'ancêtre de A (*Trichia sakaii*). Ce schéma généalogique est simplifié car on ne connaît pas toutes les formes fossiles intermédiaires.

A, *Trichia sakaii*, B, *Trichia imajimai*, C, *Trichia dromiaeformis*, D, *Trichia horiui* ; ●, espèce fossile.

De la *Trichia* la plus carcinisée, *T. hori* (Miyake), sont proches les nombreuses espèces du genre *Banareia* A. Milne Edwards ainsi que le genre *Calvactaea* Ward (fig. 3, page de droite). Dans le genre *Banareia* s'est produit un foisonnement d'espèces, et cela après un hiatus qui, malgré la similitude des traits fondamentaux, sépare ce genre des *Trichia*.

L'homogénéité des Trichiinae est attestée en premier lieu par les pléopodes sexuels mâles 1 et 2. Outre la similitude de l'aspect général des pl1 ♂, on constate une particularité curieuse (fig. 34) : l'appendice sexuel laisse dépasser hors de la cavité sterno-abdominale son extrémité distale, amincie, ornementée et terminée par l'orifice séminal. L'apex du pl1, ainsi à découvert, est toutefois logé dans une rainure creusée dans la paroi sternale (fig. 35) et, en outre, se trouve recouvert par l'épaisse pilosité qui couvre tout le corps. La tendance des pléopodes sexuels de la première paire à sortir de leur abri, protégé par l'abdomen, est assez rare (voir la fin du chapitre concernant la cavité sterno-abdominale).

Le sternum thoracique offre le même plan fondamental chez tous les Trichiinae. Une morphocline a pu être établie en utilisant le degré d'élargissement du plastron à l'intérieur du genre *Trichia*, puis à l'intérieur du genre *Banareia*. L'orientation de cette morphocline est conforme à la précédente. En passant du genre *Trichia* aux *Banareia* les plus avancées, on observe la réduction de l'écusson sternal : d'abord largement implanté entre les maxillipèdes, il se tasse et s'intègre au reste du plastron sternal. Nous avons constaté que le genre *Calvactaea*, à plastron étroit et allongé, s'était sans doute détaché du tronc commun plus tôt que les *Banareia*.

Les morphoclines établies d'après les caractères du cadre buccal et la disposition antennulaire s'orientent avec la même polarité que les morphoclines précédentes. Il ressort que le genre *Trichia* possédait initialement un cadre buccal étroit et allongé, des maxillipèdes subchéliformes et des antennules repliées presque longitudinalement, même chez les espèces très élargies. Dans les genres *Banareia* et *Calvactaea*, le cadre buccal s'est raccourci, la brachygnathie s'est installée, les maxillipèdes sont xanthiformes et les antennules prennent une disposition plus proche de l'horizontale.

Évidemment, certaines de ces transformations anagénétiques sont en corrélation. Par exemple, la disposition des fossettes antennulaires dépend de la forme du front. Lorsque, chez les Trichiinae, le front est étroit et projeté en avant (ce que l'on regarde généralement chez les Crabes comme un caractère plésiomorphe), les antennules n'ont qu'un habitat vertical ou oblique. Lorsque le front s'abaisse et s'élargit, des fossettes peuvent se creuser et s'étaler transversalement.

Si l'unité phylogénétique du groupe des Trichiinae ne fait pas, pour nous, de doute, il en va tout autrement pour la subdivision de cet ensemble. Nous avons gardé la distinction traditionnelle des genres, et cela pour la commodité du diagnostic systématique, sans pouvoir affirmer qu'il s'agit de deux branches séparées dès l'ancêtre commun. Toutefois, il nous paraît parfaitement licite de supposer que la distinction systématique correspond à une bifurcation, les *Trichia* étant la branche conservatrice et les *Banareia* représentant la diversification anagénétique. L'existence de discontinuités dans le développement d'une branche pose un problème de nomenclature, notamment en ce qui concerne l'espèce la plus proche de l'ancêtre supposé.

Un autre problème de systématique est soulevé par l'espèce *Actaea palmeri* Rathbun en laquelle nous avons reconnu un Trichiinae¹. Dans quel genre doit-on la placer ? Par ses caractères, elle se trouve à la charnière des *Trichia* et des *Banareia* et, en même temps, comporte quelques originalités morphologiques. Instituer un nouveau genre pour cette seule espèce ? Nous y avons renoncé, car séparer cette espèce — il est vrai la seule qui ait une distribution atlantique (les autres sont indo-pacifiques) — aurait entraîné, par souci de cohérence, la création de sous-groupes dans le genre *Banareia*.

Le faciès des Trichiinae est, dans l'ensemble, rendu semblable par un dense revêtement qui couvre la carapace et les pattes. L'existence de coaptations (périopodes coaptés avec le bouclier céphalothoracique, appendices coaptés entre eux, pattes-mâchoires étroitement operculiformes) fait que

1. En employant les noms latins des taxons supérieurs pour désigner soit un taxon, soit un spécimen qui lui appartient, nous avons pris l'habitude de ne pas tenir compte, en ce qui concerne l'article, du pluriel formel du substantif. Par exemple, nous écrivons un Xanthidae, un Oxyrhyncha, ce qui sous-entend taxon ou spécimen appartenant aux Xanthidae, aux Oxyrhyncha.

le Crabe ne montre aucune saillie (à l'exception de l'extrémité de quelques tubercules ou des nodules en forme de framboise chez *palmeri*) : la limite entre la carapace et les appendices disparaît sous l'épaisse fourrure.

Un autre trait commun à tous les Trichiinae est la forme des doigts des pinces, en lames de ciseaux (cultriformes).

Ces dernières caractéristiques sont sans doute liées au mode de vie. On connaît mal celui des *Trichia*, mais on sait que toutes les *Banareia* et le genre *Calvactaea* (monospécifique) sont commensaux des récifs coralliens, des Cnidaires, plus particulièrement des Alcyonaires. Certaines espèces de *Banareia* ont été trouvées associées à des Éponges. Il est probable que les *Trichia*, beaucoup moins connues, aient les mêmes habitudes de commensalisme que les *Banareia*. Toutefois, certaines, tout au moins, vivent à plus grande profondeur (jusqu'à 200 m environ) et sont souvent capturées par dragage.

Il n'est pas aisé de préciser la place des Trichiinae parmi les autres Brachyours. C'est en nous fondant sur leurs caractères apomorphes que nous les rattachons aux Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957).

CHAPITRE II

LA CARAPACE, STRUCTURE TRADITIONNELLEMENT UTILISÉE
DANS LA SYSTÉMATIQUE CARCINOLOGIQUE

La carapace décapodienne est un bouclier dorsal de protection qui serait surajouté à la structure segmentaire. Les relations entre la carapace et la métamérie primitive ne sont pas encore éclaircies. Aujourd'hui, prévaut l'opinion que la carapace est d'origine céphalique.

Pour H. MILNE EDWARDS (1834 ; 1851), la carapace ne provient pas des pièces tergaes (= tergites) des segments du corps qu'elle recouvre mais se serait développée, comme une excroissance, à partir des pièces tergaes soudées et des épimères des segments antenne et (ou) mandibulaire. La partie située en avant du sillon cervical serait d'origine antenne, la partie en arrière serait d'origine mandibulaire.

« La carapace, lors même qu'elle recouvre la totalité du thorax aussi bien que toute la portion céphalique du corps, doit être considérée comme une dépendance de la tête dont une portion du squelette s'est développée d'une manière excessive, et a chevauché en avant et en arrière sur les parties voisines ; j'ai établi aussi qu'elle appartenait au système des pièces tergaes, et que celles-ci n'étaient fournies ni par les anneaux ophthalmique ou antennulaire, ni par les zoonites céphaliques postérieurs. Il me paraissait probable qu'elle dépendait de l'anneau antenne ou de l'anneau mandibulaire, c'est-à-dire du troisième ou du quatrième anneau de la tête, mais qu'elle ne procédait que d'un seul de ces zoonites » (H. MILNE EDWARDS, 1851, p. 13).

D'après cette conception, sur la partie latéro-ventale de la carapace se situerait la *ligne de suture épimérale* qui, comme son nom l'indique déjà, représenterait la limite entre les pièces tergaes et les épimères.

Les figures 5A et 5B montrent l'interprétation de H. MILNE EDWARDS relative à la composition élémentaire du somite crustacéen, à l'origine céphalique de la carapace, à la disparition des tergites thoraciques et à la formation des parois de la cavité branchiale.

Pour HUXLEY (1877 ; 1881), ce serait tous les tergites et pleurons (= épimères de H. MILNE EDWARDS) du céphalothorax, à l'exception des segments oculaire et antennulaire, qui participeraient à l'élaboration de la carapace (cf. fig. 5D).

BALSS (1940) voit dans la carapace une *duplication* dermique, provenant de la tête. Considérant que la structure de la carapace est indépendante de la métamérie primitive, BALSS évite la nomenclature fondée sur celle-ci : il utilise le terme de *notum* à la place de tergum et de *pleures* à la place d'épimères (cf. fig. 5C). D'après l'auteur allemand, la « ligne de suture épimérale » de H. MILNE EDWARDS ne représente pas la trace anatomique d'un processus de soudure mais doit être interprétée comme une acquisition morphologique nouvelle due aux exigences de la mue. BALSS la nomme « *Pleuralnaht* » (*suture pleurale*), ce qui correspond en effet à l'abandon du terme épimère pour cette partie de la carapace mais étonne un peu à cause du maintien du terme suture (Naht) pour une ligne de déhiscence, d'exuviation.

En acceptant strictement l'hypothèse de BALSS, nous concevons que la structure de la carapace, notamment la présence des sillons, ne puisse avoir une valeur taxonomique égale à celle du sternum thoracique. Ce dernier conserve toujours, à un degré plus ou moins grand, les traces de la métamérie primitive (voir le chapitre III sur le sternum thoracique) et, pour ces raisons théoriques, on peut déjà s'attendre à ce que le plastron sternal brachyourien soit plus significatif pour la recherche des liens phylogénétiques.

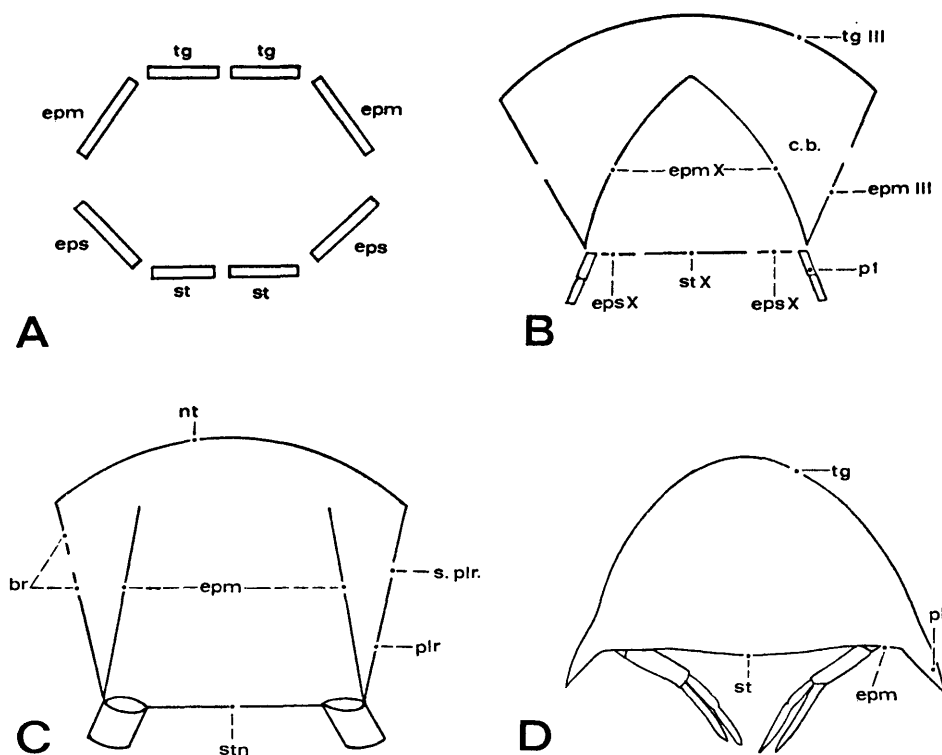


FIG. 5 A-D. — Les éléments du somite crustacéen selon diverses interprétations. A, « Figure théorique de la composition élémentaire d'un anneau du squelette tégumentaire ». D'après H. MILNE EDWARDS, 1837, pl. 1, fig. 3 (seules les abréviations sont un peu modifiées).

tg, tg : « les deux pièces tergaux ou pièces médianes du segment dorsal » ; *epm, epm* : « les deux pièces épimériennes ou pièces latérales du même segment » ; *st, st* : « les deux pièces sternales ou pièces médianes du segment ventral » ; *eps, eps* : « les deux pièces épisternales, ou pièces latérales du segment ventral ».

B, Coupe schématique du corps d'un Brachyoure au niveau du dixième segment (à savoir des chélipèdes). D'après l'interprétation de H. MILNE EDWARDS, 1834, et modifié par BALSS, 1940, fig. 9.

c.b., chambre branchiale ; *epm III*, épimère du somite antennaire (c'est-à-dire de la carapace) ; *epm X*, épimère du sternite X ; *eps X*, épisternite du somite X ; *pI*, premier péréopode ; *st X*, sternite du somite X ; *tg III*, tergite du somite antennaire (c'est-à-dire de la carapace).

C, Coupe à travers le corps d'un Crabe. D'après BALSS, 1940, fig. 30.

br, branchiostégite ; *epm*, les deux parois épimériennes ; *nt*, notum ; *plr*, pleure ; *s.plr.*, suture pleurale ; *stn*, sternum.

D, Coupe schématique au niveau du cinquième segment abdominal de l'Écrevisse. D'après HUXLEY, 1881, repris par BALSS, 1940, fig. 11.

epm, épimère ; *pl*, pleure (feuillet interne et externe) ; *st*, sternite ; *tg*, tergite.

SECRETAN (1964 ; 1966 ; 1972 ; et communication personnelle), suit BALSS quant à l'origine céphalique antérieure de l'expansion tégumentaire insegmentée constituant la carapace. Mais, d'après cet auteur, la carapace ne recouvre jamais les pleurites (portions originaires latérales du corps de chaque segment) du corps segmenté. Au niveau thoracique, la carapace en est séparée par la chambre branchiale. Au niveau céphalique, et au cours du processus de céphalisation, la carapace en se substituant à la région latérale du corps aurait réduit ou repoussé ces pleurites, qui glisseraient en position ventrale. La résorption des endopleurites (invasions lamelleuses séparant les pleurites entre eux) découlerait de ce retrait. Les traces de ce glissement et de cette résorption subsisteraient sous forme de sillons qui témoigneraient ainsi, indirectement, de la métamérie du corps de l'animal. Le branchiostégite (ou branchiostège) est la partie de la carapace recouvrant la chambre branchiale au niveau thoracique. D'après SECRETAN, l'épimère serait le tégument membraneux, non segmenté, qui double intérieurement le volet branchiostégal ; quand il redescend le long de la paroi latérale du corps, l'épimère se transformerait en *pleurites* calcifiés (= épimérites), la carapace recouvrant, elle, la partie dorsale.

I. FORME GÉNÉRALE DE LA CARAPACE

La forme et l'aspect de la carapace déterminent le faciès et s'imposent d'emblée à l'observateur. Il n'est donc pas étonnant que les naturalistes, dans leur recherche de la définition des archétypes, aient choisi en premier lieu les particularités de cette partie du corps, la plus apparente, solide et, à première vue, suffisamment diversifiée pour permettre de bâtir un système de classification.

Après avoir réussi à classer les plantes dans un système « naturel », LINNÉ porta ses efforts vers le règne animal et tenta une classification de tous les êtres vivants.

Dans le vaste genre *Cancer* (inclus dans les *Insecta Aptera*), LINNÉ distingue plusieurs types de *Brachyuri* d'après l'aspect de leur carapace : « *thorace laevi lateribus integerrimo* », « *thorace lateribus inciso* », « *thorace supra hirta aut spinoso* », « *thorace supra spinoso* », et « *thorace inaequali* » (*Systema Naturae*, 10^e édit., 1758). Selon le principe de la nomenclature binominale, chaque espèce reçoit un nom générique traditionnel auquel s'ajoute une spécification simplifiée, en un seul terme, qui évoque le plus souvent l'un de ses traits les plus marquants. Les diagnoses linéennes se fondent en tout premier lieu sur la forme du corps et des pattes. En prenant pour guide non pas certaines propriétés internes (par exemple l'absence de sang rouge) ou le mode de vie, comme l'avait fait ARISTOTE, mais la forme externe, LINNÉ ne range plus les Crustacés parmi les Mollusques. Cette réforme apparaît utile puisqu'elle place les Crustacés près des autres animaux Articulés, mais elle a, finalement, le défaut de confondre Crustacés, Araignées et une partie des Insectes.

Toutes les classifications modernes des Brachyours tiennent compte de l'aspect de la carapace, aussi bien pour la définition des taxons principaux que pour la différenciation des niveaux inférieurs. La classification d'ORTMANN (1896) et celle d'ALCOCK (1895-1900), l'une des plus classiques, ainsi que celle de BORRADAILE (1907) dont se sont inspirés beaucoup de carcinologistes ultérieurs, font toujours appel, et souvent au premier rang, à la forme de la carapace : plus ou moins étroite et triangulaire dans la tribu des Oxyrhyncha, plus large que longue (presque sans exception) dans la tribu des Cyclometopa, transverse et plus ou moins quadrilatère dans la tribu des Catometopa, etc. La distinction plus fine, en sous-familles, alliances, genres et espèces, se fait souvent d'après une évaluation plus serrée de ce même caractère.

La classification de BALSS (1957), la plus suivie aujourd'hui, indique comme critère principal pour *Brachyura* (p. 1599) : « Carapax stets mit Seitenkanten, meist verkürzt und verbreitert... », et utilise la carapace pour de nombreuses divisions. Citons par exemple la séparation des Oxystomata en quatre familles (déjà proposée par BORRADAILE en 1907), selon que le corps a un habitus de Crabe ou un aspect plus ou moins atypique. La « tribu » des Brachygnatha de BALSS comporte deux superfamilles : les Oxyrhyncha, à partie antérieure du corps étroite ; les Brachyrhyncha, à partie antérieure large. La distinction en familles tient compte, dans une large mesure, des proportions de la carapace, de la courbure du bord antéro-latéral, de la convexité de la face dorsale, de la taille et de l'avancée du front.

L'appréciation presque intuitive du faciès tend à faire place à une analyse plus objective, notamment par la biométrie, de paramètres bien définis. On mesure ainsi le rapport largeur/longueur du céphalothorax. Si cet indice peut être en effet précieux pour la discrimination spécifique, il doit être utilisé avec prudence dans les taxons plus élevés : dans un même genre, par exemple, des espèces voisines peuvent avoir des épines latérales développées ou non (cas du genre *Portunus* Weber), des expansions clypéiformes plus ou moins vastes (cas du genre *Calappa* Weber) ; le front peut s'avancer jusqu'à former de longues pointes ou être seulement largement bilobé (cas du genre *Harrovia* Adams et White).

STEPHENSON (1966) s'est livré à une analyse morphométrique de plusieurs espèces de Crabes nageurs du genre *Portunus* : dans le « complexe » *P. xantusii*, la technique biométrique fait apparaître « three intergrading forms linked by clines », méritant le statut de sous-espèces.

Certains carcinologistes, comme GARTH pour les Oxyrhyncha de la côte pacifique américaine (1958), tout en mesurant la carapace dans sa plus grande largeur, c'est-à-dire généralement dans la

région branchiale, excluent de la mesure les épines latérales et, par ailleurs, dans certains cas mesurent également la largeur au niveau de la région hépatique. Selon l'auteur cité, la longueur de la carapace doit être mesurée du bord postérieur jusqu'à l'extrémité du rostre ou jusqu'à la ligne qui unit les deux pointes rostrales ; toutefois, la longueur du rostre seul est indiquée à part, en même temps que sa largeur. Il est certain que les mesures du céphalothorax devraient comporter au moins toutes les précisions exigées par GARTH (*loc. cit.*, p. 27, fig. p. 28). Il faudrait aussi qu'une mesure de l'épaisseur du corps précise la convexité de la carapace, ce qui permettrait de distinguer les formes globuleuses des formes aplaties. En outre, il serait désirable d'exprimer les résultats des mesures sous forme d'indices, c'est-à-dire de rapports judicieusement définis (MAYR, 1969, p. 171 ; WERNER, 1969).

Évidemment, étant donné le mode de croissance discontinue des Crabes, les indices varient avec la taille pour une même espèce ; ils changent après la mue de puberté. Ce stade imaginal peut être atteint à des tailles diverses par les individus d'une même population et l'on observe souvent que les proportions du corps varient avec ses dimensions (allométrie de taille). Puisqu'il existe des juvéniles et des adultes de grande taille par exemple, il faut connaître les *indices extrêmes*. Dans la notation des mensurations, il serait utile d'indiquer, dans la mesure du possible, si l'on a affaire à un Crabe prépubéral ou postpubéral.

Un genre connu peut être caractérisé par la présence constante, chez toutes les espèces qu'on lui a attribuées, d'épines latérales très allongées, donc par une grande largeur. On découvre alors une espèce nouvelle, avec des dents courtes, voire absentes, qui possèdera tous les autres traits génériques. Ainsi, une diagnose générique, résultant d'une synthèse d'après le matériel connu à un moment donné, d'un arrangement approprié, doit être considérée comme provisoire et susceptible d'un remaniement qui la mettra en accord avec les découvertes nouvelles.

La forme générale du Crabe demeure un caractère taxonomique qui oriente l'étude des parentés (voir le chapitre I, Carcinisation).

Toutefois, en dépit de l'optimisme de la plupart des carcinologistes et malgré une stabilité manifeste de certaines caractéristiques, nous pensons que la carapace ne peut être utilisée, à elle seule, comme critère décisif de classification. La forme de la carapace peut subir des variations considérables dans la microévolution. Il semblerait que la partie du corps la plus sujette à variations soit la face dorsale, probablement du fait qu'elle ne porte pas, comme la face sternale, l'implantation des lames du système endophragmal ou endosternites (voir le chapitre III sur le sternum thoracique et le chapitre VIII sur le système endophragmal).

Voici quelques exemples qui illustrent les dangers d'un diagnostic taxonomique fondé presque exclusivement sur l'aspect général du corps et, de ce fait, faussé.

Citons d'abord le cas du genre *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas, endémique de Nouvelle-Zélande avec une seule espèce, *E. australis* H. Milne Edwards et Lucas, Crabe au test très coloré, aux pattes cristiformes rouges et aux pinces pourpres. On l'a attribué tantôt aux Oxyrhyncha et plus précisément aux Parthenopidae, en raison de la forme tout à fait cryptopodienne de sa carapace, et, entre autres caractères, de l'absence d'épines rostrales (DANA, 1852c, p. 141 ; MIERS, 1876b, p. 12 ; FILHOL, 1885a, p. 8 ; BENNETT, 1964, p. 63) ; tantôt aux Brachyrhyncha, à savoir aux Cancridae, eu égard à la conformation de la région antenno-orbitaire (MIERS, 1879d, p. 669 ; FLIPSE, 1930, p. 19). BALSS (1957, p. 1630, 1631), qui fait état de ses hésitations, laisse avec doute *Eurynolambrus* parmi les Parthenopidae. Nous avons étudié (*cf.* GUINOT, 1966-1967, p. 840) les spécimens types de cette magnifique espèce, conservés dans la collection sèche du Muséum à Paris. En effet, la carapace (pl. 1, fig. 5), singulière, subtriangulaire, avec les régions branchiales étalées latéralement, offre un faciès de Parthenopidae [*cf.* pl. 1, fig. 3, 4 : *Cryptopodia fornicata* (Fabricius)]. D'après nos recherches, les caractères essentiels font sans aucun doute d'*Eurynolambrus* un Oxyrhyncha : mais c'est un Majidae, et non un Parthenopidae comme on le croyait. Un examen des appendices sexuels mâles nous renseigne immédiatement : le pl1, par sa forme générale et par son apex (fig. 70C, C1, C2), est typique d'un Majidae, le pl2 (fig. 70D, D1), très court, n'est pas celui d'un Parthenopidae. L'article basal antennaire, très développé, dont la partie proximale s'étale autour de l'article urinaire et se fusionne avec l'épistome (l'article urinaire apparaît comme « noyé » au sein d'une vaste pièce) et dont le sommet se réunit au front

(cf. GRIFFIN, 1966, fig. 8), les antennules repliées longitudinalement, d'autres traits encore doivent faire attribuer le genre aux Majidae, plus spécialement aux Pisinae. Ce remaniement taxonomique explique les observations de KREFFT (1952), que nous ne connaissions pas à l'époque de notre travail et qui se rapportent à deux stades juvéniles connus d'*Eurynolambrus australis*, de 4 et 5,6 mm. La morphologie des jeunes Crabes est celle d'un Majidae typique, à carapace étroite et piriforme, à rostre bifide, à yeux allongés, à face dorsale ornée de soies en crochet (pl. 1, fig. 6a, 6b). Ces soies en crochet ont tendance à disparaître chez l'adulte qui perd la faculté de se camoufler, en usage chez un grand nombre de Majidae. Le développement de soies en hameçon sur les téguments et, corrélativement, la persistance de l'instinct de déguisement, s'observent chez les jeunes *Eurynolambrus* dont le céphalothorax est de faibles dimensions. Un tel comportement n'existe plus chez l'adulte, qui se protège par un autre moyen, grâce au développement d'un vaste bouclier, au test sans doute épaissi. Il est intéressant d'assister chez un même animal à la succession, au cours du passage des stades juvéniles à la vie adulte, de deux systèmes de protection différents. En outre, le cas du genre *Eurynolambrus* est instructif car il nous montre que certaines caractéristiques morphologiques des stades juvéniles sont plus représentatives de la position taxonomique que leur aspect final chez l'adulte.

Se fiant plus à l'apparence du Crabe qu'à d'autres caractères, les carcinologistes ont complètement faussé le diagnostic taxonomique du genre américain monospécifique *Pliosoma* Stimpson. Tous les auteurs s'accordent à le rattacher aux Corystidae, plus précisément aux Atelecyclinae (RATHBUN, 1930, p. 169, pl. 74 ; CRANE, 1937, p. 48, 69 ; BOUVIER, 1942, p. 11, 12, 20, 40, fig. 10 ; BALSS, 1957, p. 1635). Nous avons examiné trois syntypes de *Pliosoma parvifrons* Stimpson, déposés au British Museum et provenant du Cap Saint-Lucas en Basse-Californie. La carapace (pl. 1, fig. 7) offre seulement quelques similitudes superficielles avec certains Crabes de la série atélécyclienne ; en revanche, les autres caractères, notamment le plastron sternal mâle (fig. 70A, A' et pl. 1, fig. 8) et le premier pléopode sexuel mâle (fig. 70B, B1, B2), indiquent nettement l'appartenance à une catégorie très éloignée, à savoir aux Oxyrhyncha, sans doute aux Pisinae. Malgré le pressentiment que *Pliosoma* n'était pas bien à sa place parmi les Corystoidea, BOUVIER (*loc. cit.*, p. 40, 41) s'est servi de ce genre en particulier pour concevoir une origine commune, très ancienne, des Oxyrhynques et des Corystiens. Nous avons déjà fait état du remaniement concernant *Pliosoma* en 1966 (GUINOT, 1966-1967, p. 840, note).

En revanche, le genre *Podocatactes* Ortmann, connu par une seule espèce endémique du Japon, *P. hamifer* Ortmann, que BOUVIER (1942, p. 40) place au même rang que *Pliosoma*, appartient franchement aux Corystoidea (*sensu* BOUVIER). La morphologie antenno-orbitaire et celle des mxp3, le plastron sternal élargi, le pl1 ♂, le pl2 ♂, allongé et à flagelle développé, situent le genre non loin de *Trachycarcinus* Faxon.

Dans l'ANNEXE A, nous révisons le genre *Demania* Laurie, que nous avons déjà étudié dans des travaux antérieurs (GUINOT, 1969b, p. 234 ; 1971a, p. 1074). Nous réunissons dans ce groupe naturel des espèces xanthoïdes qui, jusqu'ici, en raison de l'aspect général de la carapace, avaient été disséminées dans des genres divers, notamment dans le genre *Lophoxanthus* A. Milne Edwards, pourtant fort différent (pl. 5, fig. 8). Les diverses espèces de *Demania* représentées sur les planches 4 et 5 montrent des carapaces peu ressemblantes, aussi bien par les proportions que par la forme du front, celle du bord antéro-latéral et par l'ornementation. Les péréiopodes présentent aussi des traits particuliers à chaque espèce. Néanmoins, les *Demania* ont en commun un certain nombre de caractères (plastron sternal, pléopodes sexuels mâles, etc.). Le rangement des espèces sur les planches 4 et 5 a été fait de façon à mettre côte à côte les espèces les plus approchantes extérieurement et à montrer l'éloignement progressif à partir de l'espèce type *D. splendida* Laurie.

Le concept de « brachyoure » s'est formé dans le cadre d'une systématique archétypale. Certaines caractéristiques brachyouriennes représentent une « tendance fonctionnelle ». Toutefois, il existe un ensemble de caractères qui indiquent l'appartenance à un groupe monophylétique, celui des Crabes « vrais ». Un tel Brachyoure peut être schématiquement défini par un corps complètement calcifié, par une carapace non segmentée, en voie de carcinisation ou fortement carcinisée (pour ce processus, voir le chapitre I, Carcinisation), par un abdomen court, rabattu dans une cavité sterno-abdominale où le maintient un système d'accrochage, par un sternum thoracique parcouru d'un certain nombre de divisions intermétamériques.

Dans les limites qu'impose le plan fondamental brachyourien, le corps des Crabes est modelé par divers facteurs dont, non le moindre, est le mode de vie. On peut distinguer des faciès qui caractérisent les Crabes en fonction de la diversité de leurs activités, notamment en fonction de leur principale habitude de locomotion. On peut montrer que des particularités du plan général d'organisation du corps, qui se reflètent surtout sur l'aspect de la carapace et des appendices, sont communes à tous les Crabes marcheurs, et que d'autres sont constantes chez les Crabes fouisseurs, chez les Crabes grimpeurs et chez les Crabes nageurs. SCHÄFER (1954) a bien mis en évidence les rapports qui existent entre le type d'organisation et le mode de vie. C'est surtout la manière de se mouvoir qui déterminerait, d'après SCHÄFER, l'aspect général d'un Crabe. La charpente centrale, à savoir le céphalothorax, serait la structure primaire à laquelle serait subordonnée la morphologie des chélicèdes. Mentionnons à titre d'exemple les Crabes nageurs, chez lesquels les avantages hydrodynamiques sélectionnent les formes au corps léger, aplati dorso-ventralement et élargi (et souvent prolongé par une longue épine latérale) dans la direction perpendiculaire au plan sagittal médian (c'est-à-dire dans l'axe de la natation).

L'influence des facteurs éthologiques est plus complexe dans le cas des Crabes fouisseurs, qui peuvent présenter plusieurs types. Par exemple, les genres *Corystoides* Lucas, *Bellia* H. Milne Edwards (Belliiidae), tout comme *Corystes* Latreille (Corystidae) ont un corps étroit et allongé ; en revanche, la carapace des Calappes (Calappidae) est cancéroïde et élargie en un bouclier recouvrant les pattes ambulatoires. Ces formes fouisseuses développent des appareils respiratoires particuliers.

Les Mictyridae sont des Crabes modifiés à la fois par la vie fouisseuse (technique de fouissement en spirale ; cf. McNEILL, 1926 ; CAMERON, 1966) et par des habitudes alimentaires spéciales (filtration du sable pour extraire les particules organiques et rejet de boulettes). La carapace est allongée, globuleuse, et les pattes-mâchoires forment ventralement un vaste renflement qui empiète sur le sternum thoracique (voir Mictyridae dans le chapitre consacré au sternum thoracique).

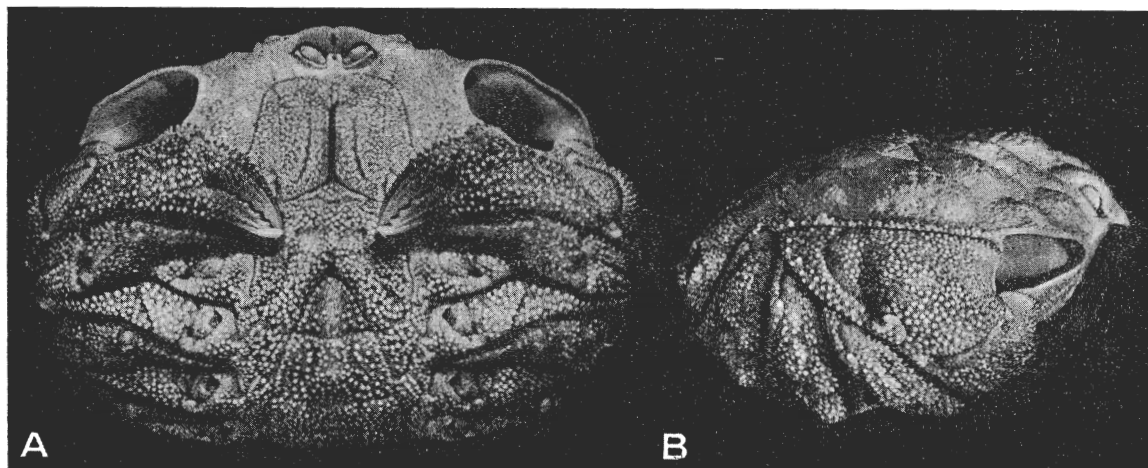


FIG. 6. — *Hypocolpus perfectus* Guinot, holotype, ♀ 53 × 38 mm, Madagascar (MP). A, face ventrale ; B, vue de profil. On distingue la cavité ventrale sous-hépatique, caractéristique du genre *Hypocolpus* Rathbun, à demi recouverte par la pince en position de repli.

Les habitants des récifs coralliens ou de la mangrove, par exemple, se présentent sous divers aspects adaptés aux particularités de leur milieu. Nous avons montré (GUINOT, 1960b) que les *Hypocolpus* Rathbun, Xanthoïdes plus ou moins supposés comme récifaux¹, ont développé des « formes

1. Dans une lettre du 21-9-1977, le Dr M. VANNINI, que nous remercions très vivement, nous a fourni les renseignements suivants à propos de deux espèces du genre *Hypocolpus*, *H. diverticulatus* (Strahl) et *H. perfectus* Guinot, observées sur la côte de Somalie. « They all have been collected under a kind of muddy sand « carpet » (10-20 cm high) on the outer edge of the rocky shore of Sar Uanle (S. Somalia). The carpet is kept together by the roots of the seaweed *Cymodoce*. The muddy sand is very thick and I wonder if the two evident cavities of the *Hypocolpus* might be used as a reser-

correspondantes » très poussées, de sorte que le corps présente une surface continue sans aspérité. Ces Crabes marchent sur le substrat, en soulevant certainement très peu le corps et en appliquant les pinces contre la face ventrale, ce qui leur permet de résister mieux, éventuellement, à de fortes vagues. Chez *Hypocolpus perfectus* Guinot (cf. fig. 6), rien n'a pris sur le Crabe replié en une « boule » : chélipèdes et pattes ambulateurs, en position de repli, s'emboîtent les uns dans les autres et s'encastrent dans les échancrures postéro-latérales de la carapace. Il y a aussi coaptation du chélipède et de la région sous-hépatique correspondante creusée d'une cavité ; ce « complexe » constitue un dispositif ayant peut-être un rôle dans la circulation et le maintien de l'eau respiratoire, à des périodes où le Crabe doit se préserver de la dessiccation ou dans la mise en réserve d'eau pure avant son entrée dans la chambre branchiale.

La silhouette du corps vue de profil fait découvrir des différences caractéristiques entre les quatre principaux groupes éthologiques de Crabes. La différence la plus notable concerne la position dorsale du céphalothorax par rapport à la disposition d'ensemble des sternites. Chez les marcheurs, le plastron sternal suit bien la courbure générale de la face ventrale. Chez les grimpeurs, qui tiennent leur corps soulevé au-dessus du sol, le sternum thoracique est orienté dans une direction différente de celle du reste de l'organisme, qui le surplombe. Chez les nageurs, la surface sternale est plane, subparallèle au céphalothorax.

II. BORDS DE LA CARAPACE

Lié essentiellement à la forme générale du corps, le bord latéral de la carapace se présente avec une extrême diversité chez les Crabes. Il est droit et presque parallèle à l'axe antéro-postérieur céphalothoracique chez les formes allongées et cylindriques ainsi que chez les formes dont la carapace a adopté un contour quadratique ; il peut être doté d'une courbure variable, formant avec le front un arc de cercle à petit ou grand rayon, selon que la carapace est ellipsoïdale longitudinalement ou ovoïde transversalement, en passant par tous les intermédiaires ; il est dirigé obliquement chez les formes à contour triangulaire.

Qu'il soit court ou long, le bord antéro-latéral, qui offre typiquement une armature, se distingue en général du bord postéro-latéral, le plus souvent inerme. Chez de nombreuses formes, à la jonction de ces deux bords, il se produit une rupture dans la direction : une dent, une épine, un bourrelet ou, seulement, un angle indique la limite des portions antérieure et postérieure du bord de la carapace. Dans certains cas, au lieu d'être ainsi marqué, le bord antéro-latéral se prolonge transversalement, de chaque côté, sur la face dorsale, vers la ligne médiane de la carapace, parfois sous forme d'une crête.

C'est là une tendance fréquente chez les Xanthoïdes. Elle est, par exemple, manifeste chez les Trichiinae de Haan (cf. fig. 3). Dans le genre † *Palaeotrichia* Guinot, une forte dent termine le bord antéro-latéral et des tubercules garnissent le bord postéro-latéral. Chez les *Trichia* de Haan actuelles, à caractères plésiomorphes, dont la carapace est étroite et le bord découpé, une crête dentée ou granulée, incluant une partie de bord postéro-latéral, tend à se recourber et à se prolonger sur la face dorsale. Le bord de la carapace de *T. dromiaeformis* de Haan porte une crête saillante et denticulée, dirigée obliquement. Chez *T. horiii* (Miyake), forme plus évoluée à carapace très élargie et bord entier, la crête forme une courbe régulière avec le bord antéro-latéral, devenu très long, et revient sur la carapace. La carcinisation qui s'est opérée à l'intérieur même du genre, et jusqu'à son maximum chez *T. horiii*, s'accompagne d'une telle évolution du bord (cf. GUINOT, 1976, p. 101-200).

Prenons maintenant l'exemple de la superfamille des Bellioidea Dana, qui contient une seule famille, les Belliidae, composée de quatre genres (cf. GUINOT, 1976, p. 15-60). Chez *Corystoides* Lucas et chez *Bellia* H. Milne Edwards, à carapace étroite et longue, au faciès macrourien et au mode de vie fouisseur, le bord antéro-latéral ne se distingue guère du bord postéro-latéral que par la présence de dents, allant en s'atténuant vers

voir of water to be made circulating through the gill chambers since, when the claws are nearly closing the cavities, the mud would be somehow filtered and only pure water will come into the cavities. On the other hand, the carpet only remains out of the water few hours a month and under the carpet the water never really goes away. Therefore, the hypothesis that the cavities might be used as a reservoir of water against deshydration during low waters should be, I presume, rejected ».

l'arrière ; le branchiostégite a une position presque verticale. Chez les trois espèces d'*Acanthocyclus* Lucas, au corps moins étroit, presque aussi large que long, et où il n'y a pas d'adaptation à la vie fouisseuse, le bord antéro-latéral se raccourcit ; le branchiostégite acquiert une position ventrale. *Heterozius* A. Milne Edwards, forme non fouisseuse, à la carapace élargie et aplatie, offre un tout autre faciès : la carcinisation et la brachygnathie sont complètement installées ; le bord antéro-latéral, seulement lobé, se termine par un épais bourrelet et se trouve très nettement délimité du bord postéro-latéral ; le branchiostégite est en position tout à fait ventrale.

L'armature du bord antéro-latéral de la carapace est diverse : dents, épines, lobes, granules, amas de tubercules, élévations en forme de champignon, crête, etc. Épais ou mince selon la voussure du corps, formant ou non une bordure aplatie (A. MILNE EDWARDS distingue les carapaces *marginées* ou non), il peut aussi être non incisé, lisse, sans dents ni lobes. DANA (1851a) a bien montré les relations assez constantes, du moins dans certains groupes, entre les dents du bord antéro-latéral (dont le nombre « normal » serait de 5) et les divisions de la partie correspondante de la carapace en régions ou en lobes. Ces relations varient beaucoup selon les Crabes considérés. Chez nombre de Xanthoïdes, la disposition est la suivante : la première dent est exorbitaire, les deux suivantes sont hépatiques, les deux dernières branchiales.

Si l'on regarde les Carpiliinae, Xanthoïdes très particuliers (cf. GUINOT, 1968c), on constate que, chez la plupart des formes fossiles, le bord antéro-latéral porte des tubercules, sur toute sa longueur ou sur une grande partie de celle-ci : c'est le cas de nombreux † *Palaeocarpilius* A. Milne Edwards, notamment de l'espèce type † *P. macrocheilus* (Desmarest) (pl. 10, fig. 9), de † *P. stenurus* Reuss (pl. 10, fig. 8), ainsi que du genre † *Ocalina* Rathbun (pl. 10, fig. 7). Chez les trois seules espèces de *Carpilius* Leach actuellement vivantes (*C. convexus*, *C. maculatus*, *C. corallinus*), il est entier et ne montre qu'un tubercule mousse postérieur, en plus de l'exorbitaire qui est petit. H. MILNE EDWARDS (1851, p. 29) a remarqué que, dans l'armature marginale de la carapace, le lobule exorbitaire et la dent épibranchiale sont les formations les moins sujettes à avorter, les dents hépatiques étant les moins constantes. Il semble que, au cours de l'évolution des Carpiliinae, l'armature du bord antéro-latéral de la carapace ait disparu, tout comme l'ornementation de la face dorsale et des péréiopodes. En même temps qu'une grande taille, les formes carpiliennes d'aujourd'hui ont acquis un test pratiquement lisse.

Chez certains Crabes, même xanthoïdes, des dents surnuméraires apparaissent. Chez les Portuniens, où il y a typiquement cinq dents, les tendances sont différentes de celles que nous venons de constater. S'il y a avortement, c'est la 4^e dent qui devient rudimentaire (certaines *Thalamita* Latreille) ou manque. Des dents supplémentaires se constituent jusqu'à former une série de neuf dents, la dernière étant souvent considérablement développée (*Portunus* Weber).

Chez les Oxyrhyncha classiques, la naissance de dents surnuméraires ou le dédoublement de certaines dents accroît le nombre « normal » des éléments de l'armature marginale ; des dents peuvent en outre apparaître le long des bords postéro-latéral et postérieur.

Chez les Oxystomata (*sensu* BALSS), l'armature marginale est souvent rudimentaire mais, dans diverses sous-familles, il y a, de chaque côté du thorax, conservation de la dernière dent, développée en un lobule conique ou pointu (*Matuta* Weber, *Acanthocarpus* Stimpson, *Orithyia* Fabricius, etc.). Chez les Calappes, tout comme chez les Parthénopiens (pl. 1, fig. 3, 4), un prolongement marginal se développe en forme de voûte au-dessus des pattes et constitue une grande expansion lamellaire dans toute la moitié postérieure de la carapace. Nous avons vu que ce mode de conformation est une tendance qui se réalise dans des groupes très divers ; on la trouve également chez certains Majidae (genre *Eury-nolambrus*, pl. 1, fig. 5) et même chez certains Anomoures (genre *Cryptolithodes*, pl. 1, fig. 1, 2).

Chez les Catométopes de la conception milne-edwardsienne, l'armature marginale tend à disparaître et, chez nombre d'entre eux (*Ocypode* Fabricius, *Uca* Leach, etc.), le bord de la carapace n'est marqué tout au plus que par des granulations ou par une petite crête.

On notera que, selon les cas, le bord antéro-latéral rejoint l'angle externe de l'orbite ou, au contraire, se prolonge ventralement vers les angles latéro-antérieurs du cadre buccal.

Les carcinologistes utilisent fréquemment le bord antéro-latéral comme critère générique. En utilisant comme exemple le genre *Lophozozymus* A. Milne Edwards, révisé dans l'ANNEXE B ci-après, nous montrons que les caractéristiques du bord antéro-latéral sont variables, du moins dans

certaines limites, à l'intérieur du genre. Toutes les espèces de *Lophozozymus* possèdent un bord mince et cristiforme, mais les dents sont saillantes, parfois carénées ou, au contraire, émoussées ; par ailleurs, entre l'angle exorbitaire et la première dent, il y a continuité ou, en revanche, un hiatus net (cf. pl. 7 et 8).

D'autres exemples pourraient illustrer de façon plus frappante le caractère variable du bord antéro-latéral : citons, par exemple, le genre *Lybia* H. Milne Edwards (cf. GUINOT, 1976), le genre *Trichia* de Haan (cf. fig. 3), ainsi que le genre *Demania* Laurie, étudié dans l'ANNEXE A (cf. pl. 4 et 5).

III. QUELQUES AUTRES CARACTÉRISTIQUES DE LA CARAPACE

1. RÉGIONS GASTRIQUES, FOSSETTES GASTRIQUES ; LES DIVERS TYPES DE « SIL-LONS » ET LEUR INTERPRÉTATION

Dans son « Histoire naturelle des Crustacés fossiles », A. G. DESMAREST (1822, p. 72) a été l'un des premiers à bien étudier la configuration de la face supérieure de la carapace des Décapodes. Cet auteur constate que les bosselures et les sillons dont la face dorsale est marquée offrent une certaine constance et peuvent servir à la distinction des espèces.

« Réfléchissant d'ailleurs que les Crustacés ont leurs principaux organes intérieurs situés immédiatement sous le test ou la carapace, nous avons été conduit à rechercher s'il existait des rapports marqués entre la place qu'occupent ces viscères et la distribution des inégalités extérieures du test » (*ibid.*, p. 73).

DESMAREST propose donc de désigner les diverses portions de la carapace par des termes rappelant les organes sous-jacents : régions *stomacale*, *génitale*, *hépatique*, *cordiale*, *branchiale*, etc.

En 1851 (p. 9-32), H. MILNE EDWARDS fait l'analyse des dispositions morphologiques de la carapace chez divers Décapodes et, en particulier, établit clairement les principales divisions de celle-ci chez plusieurs genres de Crabes. Nous allons résumer les conclusions de cet auteur concernant la région *gastrique* et le sillon *cervical* des Brachyours, car les carcinologistes ultérieurs ne se sont pas tenus à la même interprétation. H. MILNE EDWARDS a choisi comme point de départ, dans son texte et ses figures, la carapace de *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) (atlas, pl. 8, fig. 6) et, comme autres exemples, celles de *Parthenope horrida* (Linné) (= *Daldorfia horrida*), de *Zozymus tomentosus* H. Milne Edwards (= *Actaea tomentosa* = *Actaeodes tomentosus*), de *Zosimus aeneus* (Linné) et d'*Eriphia gonagra* (Fabricius) (*ibid.*, pl. 8, fig. 7-10).

La région *gastrique* de H. MILNE EDWARDS (= région *stomacale* + région *génitale* de DESMAREST) occupe la partie médiane du bouclier céphalothoracique. Elle comprend : 1) deux lobes *épigastriques* symétriques ; 2) un lobe *mésogastrique*, « lobe impair et médian », situé entre les deux lobes *protogastriques* (*loc. cit.*, p. 21) ; 3) deux lobes *métagastriques*, postérieurs et latéraux par rapport au *mésogastrique* ; 4) un lobe *urogastrique*, « petit lobe impair qui ressemble ici [chez *Mithrax spinosissimus*] à un bourrelet transversal », et auquel fait suite la région *cardiaque*.

Dans certains cas, bosselures et sillons se multiplient et déterminent un plus grand nombre de divisions et, même, des subdivisions. D'autres fois, les lobes disparaissent ou se confondent, ce qui aboutit à donner une simplicité de conformation à la région *gastrique* : un cas fréquent est la fusion du lobe *mésogastrique* avec les deux lobes *métagastriques*. Il peut y avoir aussi disparition de toute séparation entre ces derniers et le lobe *urogastrique*, de sorte que toute cette portion de la région *gastrique* ne constitue plus qu'une seule aire médiane, dont l'extrémité antérieure (pointe *mésogastrique*) s'avance plus ou moins loin entre les lobes *protogastriques* (*ibid.*, p. 22). C'est à ce point de son exposé que H. MILNE EDWARDS fixe chez les Crabes l'emplacement de deux zones fort importantes : le *sillon cervical*, situé en arrière de deux petites impressions en forme de fossette, les *fossettes gastriques*, qui sont la marque de l'attache des muscles de l'estomac.

en avant du bord postérieur de l'arceau céphalique (*ibid.*, pl. 12). H. MILNE EDWARDS a homologué les régions anté- et postcervicales chez les Brachyours et d'autres Décapodes, notamment les Astacoures. Depuis, ce problème d'homologie des régions a été l'objet de nombreuses discussions.

Il est dommage que les carcinologistes n'aient pas utilisé la position des fossettes gastriques médio-dorsales pour déterminer l'emplacement des diverses régions. Ces fossettes sont souvent seules visibles au sein d'une face dorsale lisse ou, au contraire, sont dissimulées par la pilosité ou par les bosselures et sillons d'une carapace très subdivisée. Les fossettes gastriques indiquent la limite, parfois difficile à préciser sans elles, entre les lobes métagastriques et le lobe urogastrique. C'est en arrière de ces fossettes que l'on doit reconnaître le sillon cervical brachyourien de H. MILNE EDWARDS, c'est-à-dire la limite entre l'aire urogastrique et l'aire cardiaque.

Nous reproduisons ici (fig. 7A, B) deux des dessins de H. MILNE EDWARDS (1851, pl. 6, fig. 6, 9), représentant d'une part *Mithrax spinosissimus*, à la carapace aréolée de façon « simple », et d'autre part *Zosimus aeneus*, à la face dorsale subdivisée à l'extrême. Grâce à la position des fossettes gastriques, on peut facilement reconnaître l'emplacement de la zone urogastrique, limité en arrière par le sillon cervical. On distingue également bien le lobe mésogastrique impair et les deux lobes métagastriques postérieurs, plus ou moins fusionnés.

Nos recherches nous ont montré la valeur de la détermination exacte des fossettes gastriques et du sillon cervical pour la définition des régions chez un grand nombre de Crabes appartenant à des groupes différents. Avant d'aborder ce point, il convient de rappeler les opinions des carcinologistes, qui n'ont pas, pour la plupart, suivi H. MILNE EDWARDS.

Une nomenclature, non strictement liée aux organes sous-jacents (comme chez DESMAREST) mais simplement topographique, a été proposée par DANA en 1851 (1851a, p. 95-98), c'est-à-dire la même année que H. MILNE EDWARDS mais antérieurement à l'ouvrage du savant français puisque ce dernier y fait allusion (*ibid.*, p. 10). Sur la carapace d'un Crabe du « groupe *Cancer* », que nous reproduisons ici (fig. 7C : nous ajoutons seulement l'emplacement des fossettes gastriques), on distingue pour le *medial group*, qui correspond à la région gastrique : les deux aires 1M, qui correspondent aux lobes épigastriques ; les deux aires 2M, qui représentent les lobes protogastriques ; 3M, « a central areolet, elongated anteriorly between the areolets 2M » (DANA, *loc. cit.*, p. 95-96), dénomination qui recouvre le lobe mésogastrique et les lobes métagastriques de H. MILNE EDWARDS ; 4M, « a transverse areolet just posterior to 3M » (*ibid.*, p. 96), qui correspond donc au lobe urogastrique de H. MILNE EDWARDS. DANA donne une confirmation de cette homologie : « Two deep punctures usually mark the limit between 3M and 4M, even when there is no depression ». Ces deux profondes ponctuations sont les fossettes gastriques de H. MILNE EDWARDS, qui sont situées à la limite de 3M et de 4M. Il faut donc placer le sillon cervical entre 4M et 1P. Nous donnons ici un schéma (fig. 7D) qui montre les homologies entre les régions gastriques numérotées de DANA et celles de H. MILNE EDWARDS. DANA (*ibid.*, p. 97) signale que 3M « subdivides at times into 3 parts » et qu'il peut y avoir des subdivisions encore plus poussées, avec un grand nombre de petits lobules ou de tubercules à l'intérieur de chaque aire. Les figures 2-4 de DANA (*ibid.*) montrent bien que, pour cet auteur, 3M correspond à l'aire mésogastrique + les deux aires métagastriques de H. MILNE EDWARDS.

Les carcinologistes ont appelé l'aire 3M, soit mésogastrique, soit métogastrique, ce qui est inexact dans les deux cas. Une confusion regrettable s'est introduite dans la littérature, et nous allons essayer de rétablir les homologies topographiques chez les Brachyours en ce qui concerne les diverses régions gastriques.

La figure 1 de RATHBUN (1918, p. 4), vue diagrammatique de la face dorsale d'un Crabe Grapsoïde, montre une large région impaire dite mésogastrique qu'il faut, en fait, considérer comme la réunion de la région mésogastrique et des régions métagastriques ; pourtant, la définition donnée par RATHBUN (*ibid.*, p. 7) de ces régions est exacte. RATHBUN place correctement le sillon cervical, en arrière de la région urogastrique. Ce schéma de la carapace est celui que reproduit fidèlement BALSS (1940, p. 45, fig. 45) dans la partie morphologique du « Bronns Tierreichs ». En revanche, dans sa représentation d'un « Spider Crab », où sont bien indiquées les trois régions (més-, méta- et urogastriques), RATHBUN (1925, fig. 1) place le sillon cervical entre l'aire métogastrique (représentée indivise) et l'aire urogastrique. En 1930 (fig. 1), RATHBUN schématise un

Portunidae en revenant à son interprétation première : la distinction entre région mésogastrique et régions métagastriques est bien faite ; le sillon cervical est placé correctement, c'est-à-dire postérieurement à la région urogastrique.

Dans son traité de Paléontologie des Arthropodes, GLAESSNER (1969, p. R405, R406, fig. 220C, D) reproduit telles quelles les deux figures de RATHBUN, représentant un Portunidae et un Grapsoïde. Le sillon cervical y est bien placé, postérieurement à la région urogastrique ; mais, dans le texte, GLAESSNER écrit : « Behind the cervical groove are, medially, the urogastric, cardiac and intestinal regions », ce qui ne correspond ni à ses figures ni à la définition de H. MILNE EDWARDS. Reproduisant tout aussi fidèlement la figure de RATHBUN montrant un Oxyrhynque, où le sillon cervical est placé autrement, GLAESSNER (*ibid.*, fig. 220B) accorde ses dires avec son illustration, mais c'est — à notre avis — peut-être involontaire. Rappelons que le sillon cervical brachyourien de H. MILNE EDWARDS ne partage pas la région gastrique, mais sépare cette dernière de la région cardiaque. Dans nombre de ses travaux antérieurs, GLAESSNER avait déjà situé le sillon cervical en avant sur la carapace, entre la région mésogastrique et la région urogastrique (par exemple en 1933, fig. 185, chez le genre *Dromia*).

Si nous revenons en arrière, on constate que PEARSON (1908, p. 10-12, fig. 2), dans son étude du genre *Cancer*, situe, selon les recommandations de H. MILNE EDWARDS, le sillon cervical en arrière de la région urogastrique.

Pour IHLE (1913, p. 4-6, fig. 3), le sillon cervical passe sur l'emplacement des fossettes gastriques, qu'il appelle « Cervicalgrübchen » (fossettes cervicales). Chez les Parthenopidae, FLIPSE (1930, p. 3, 4, fig. 1, 2) ne semble pas situer ces « Cervicalgrübchen » au même endroit. La confusion est bien installée et les homologues sont de plus en plus difficiles à établir.

En reproduisant la figure de DANA et en tentant l'homologie des régions numérotées avec les régions topographiques de H. MILNE EDWARDS, KLUNZINGER (1913, p. 120 [24]) donne deux définitions erronées : d'une part, pour 2M qu'il considère comme lobes protogastriques + épigastriques et, en arrière, comme lobe métagastrique (est-ce un lapsus pour mésogastrique ?) ; d'autre part, pour 3M qu'il considère comme lobe métagastrique. Si nous comprenons bien, pour KLUNZINGER, la portion postérieure de 2M est métagastrique, ce qui n'est pas conforme à l'idée de H. MILNE EDWARDS. Il semble que KLUNZINGER ait mal interprété la phrase un peu ambiguë de H. MILNE EDWARDS (1851, p. 21) où sont décrits les rapports des lobes protogastriques, du lobe mésogastrique et des lobes métagastriques.

Dans sa « Faune de France », BOUVIER (1940, p. 13) fournit une interprétation des sillons qui ne nous satisfait pas, tout au moins en ce qui concerne le sillon cervical chez les Brachyours : les « pores » gastriques sont « forts apparents chez les Crabs ; on les aperçoit fréquemment chez l'Écrevisse et les Homards ; et dans tous les cas, ils jalonnent pour ainsi dire la place où devrait se trouver le sillon cervical ». Il y a là une contradiction flagrante avec la formulation de H. MILNE EDWARDS en ce qui concerne les Crabs.

De même, dans son étude des genres *Eriphia* Latreille, *Maja* Lamarck, *Pisa* Leach, ABRAHAMCZIK-SCANZONI (1942) place le sillon cervical entre les régions métagastriques et l'aire urogastrique, sur l'emplacement des fossettes gastriques. A propos du genre *Dromia* Weber, le même auteur écrit : « Die Zervicalfurche tritt bezüglich der Deutlichkeit ihrer Ausprägung gegenüber *Eriphia* zurück » (ABRAHAMCZIK-SCANZONI, 1942, p. 354).

Dans l'ouvrage sur les Crustacés Décapodes des Antilles par CHACE et HOBBS (1969, p. 49, fig. 4), la représentation est conforme à l'interprétation de H. MILNE EDWARDS, avec régions méso-, méta- et urogastriques bien distinctes, et avec le sillon cervical correctement placé. Comme indiqué dans le glossaire (*ibid.*, p. 225), ce sillon « separates the gastric and hepatic regions from the cardiac and branchial regions ».

Sur la figure de la face dorsale représentant un Anomoure, KIM (1973, p. 149, fig. 2) indique des régions conformes aux définitions de H. MILNE EDWARDS : il y a une région mésogastrique impaire, deux aires métagastriques et une aire impaire urogastrique. Mais la figure 70 (p. 258) représentant un Grapsoïde et un Portunien montre une vaste région mésogastrique et, en arrière, une zone métagastrique ; la région urogastrique n'est pas considérée.

Chez le paléontologiste VÍA (1969, encadré 1), les diverses aires sont, à notre avis, bien dessinées sur les formes fossiles représentées, avec régions mésogastrique, métagastriques (appelées par VÍA « hippogastriques ») et urogastrique distinctes. L'emplacement du sillon cervical, indiqué dans une position très antérieure chez les Dromiidae et les Retroplumidae, est discutable si l'on se réfère à H. MILNE EDWARDS.

Les paléontologistes britanniques WRIGHT et COLLINS (1972, p. 16) font remarquer que le terme *métagastrique* a été appliqué à des parties différentes de la carapace, selon les auteurs et selon les groupes envisagés. Par exemple, CARTER (1898) a confondu lobes métagastriques et lobes protogastriques. Chez la forme fossile † *Rathbunopon*, WITHERS (1951) appelle aire métagastrique un lobe transversal situé juste en arrière du sillon cervical et en avant de l'aire urogastrique ; pour WRIGHT et COLLINS, ce lobe transversal (dit métagastrique)

serait la partie antérieure d'un lobe urogastrique double. Ne désirant pas dénommer des régions non homologues et, selon les groupes, situées différemment par rapport aux sillons principaux, WRIGHT et COLLINS évitent l'appellation de métogastrique et désignent comme région mésogastrique l'ensemble de l'aire gastrique médiane située en avant du sillon cervical, la portion gastrique postérieure à ce dernier étant urogastrique. Dans leur vue diagrammatique d'un Crabe imaginaire avec ses aréoles et ses sillons, WRIGHT et COLLINS (1972, fig. 1) dessinent une vaste région mésogastrique vaguement tripartite, avec une avancée antérieure impaire, désignée comme « anterior process of the mesogastric lobe ». Par ailleurs, le sillon cervical, qui devrait passer en arrière de l'aire urogastrique, n'est pas bien placé puisqu'il est représenté en avant de celle-ci. Et doit-on dénommer branchiocardiaque le sillon postérieur qui traverse la face dorsale de part en part chez le Brachyoure en question ? Longé en partie par les empreintes musculaires du *musculus attractor epimeralis*, il se trouve au sommet de la région cardiaque (cf. GLAESSNER, 1969, fig. 224) ; chez les Crabes primitifs, le sillon branchiocardiaque peut-il se continuer latéralement sur la face dorsale comme chez certains autres Décapodes (*Nephrops*, *Thalassinidae*) ? On comprend que, pour situer les sillons chez les Brachyoures, les deux paléontologistes anglais, comme tous les autres, aient dû s'inspirer des nombreuses interprétations des sillons chez les Décapodes inférieurs et aussi chez les Dromiacés, ce qui est bien loin de ce que H. MILNE EDWARDS a défini chez *Mithrax* et *Zosimus*.

En fait, ce n'est pas seulement à propos des régions gastriques que les carcinologistes ont formulé des opinions divergentes. Les paléontologistes et, tout autant, les néontologistes se sont heurtés à la difficulté d'homologuer les principales régions et les sillons du céphalothorax chez les différents groupes de Décapodes. Nous allons brièvement passer en revue les travaux les plus marquants où sont abordés ces problèmes d'homologie.

DANA (1852c, p. 19-43) fait une mise au point chez les Brachyoures et aboutit à la conclusion (p. 28) que la carapace inclut :

« 1) The first and second normal segments, represented by the epistome, or its anterior portion, and the inter-antennary septum.

2) The third normal segment, represented by the main body of the carapax, and the anterior portion of the praelabial plate or palate.

3) The fourth normal, or mandibular segment, represented by the posterior and outer part of the praelabial plate, and the ventral pieces of the carapax. »

Un grand tableau (DANA, *ibid.*, p. 38-39) récapitule les homologies segmentaires et appendiculaires chez les divers groupes de Crustacés.

Au cours d'une étude sur la structure et la fonction des antennes chez les Crustacés, BATE (1855) a essayé d'homologuer les grandes régions du céphalothorax chez un Macroure, *Astacus*, et chez deux Brachyoures, *Corystes* et *Cancer*. Pour cet auteur, toute la région du céphalothorax des Astacoures située en arrière du sillon cervical est l'homologue, chez les Brachyoures, des régions ventrales ptérygostomiennes et, même chez *Corystes*, de toute la portion infléchie de la carapace, à partir de l'armature marginale. Il ressort du texte comme des figures (*ibid.*, pl. 1 et 2) que le sillon cervical de BATE n'est pas celui de H. MILNE EDWARDS. En 1888, le même auteur publie le schéma d'un Macroure type, en délimitant les régions par des sillons qu'il ne nomme pas, à l'exception du sillon cervical (cf. par exemple p. 509 : « cervical suture »).

Dans sa révision des Macroures, STIMPSON (1860) établit une nomenclature des régions, des épines et des angles sur le test d'un Caridea (« *Simulacrum carapacis Carideorum* »).

BOAS (1880) souligne l'importance des sillons du céphalothorax pour la détermination des formes fossiles de Décapodes. Il propose une nomenclature des sillons basée sur l'emploi de lettres. « Seulement, ne reconnaissant pas l'homologie existant entre les régions morphologiques des Natantia et des Reptantia, Boas a désigné différemment les sillons homologues dans les deux groupes » (Van STRAELEN, 1925, p. 32). En ayant recours à des symboles différents, Boas montre qu'il considère les sillons comme non homologues ou bien, tout simplement, n'a-t-il pas voulu essayer de déterminer toutes les homologies. Boas a le mérite de faire la distinction entre les sillons et ce qu'il appelle les *linea*, c'est-à-dire des lignes particulières, non calcifiées, de la carapace : *linea anomurica*, *linea thalassinica*, etc.

Dans son étude des Dromiacés vivants et fossiles, qui tend à démontrer l'origine homarienne des Crabes, BOUVIER (1896) applique aux sillons des Crustacés le type de notations qu'avait employé Boas. Il ne peut assimiler la *ligne latérale* des Dromiens et des Dynaméniens, « simple ligne virtuelle formée par la séparation de deux régions de la carapace qui diffèrent simplement de structure et d'épaisseur » (p. 42-43), à la *ligne anomourienne* de Boas qui, elle, est une « vraie ligne de suture membraneuse » (*ibid.*). Deux régions principales

sont représentées sur la face dorsale, à savoir l'aire gastrique (G) et l'aire cardiaque (H) ; les deux principaux sillons, qui traversent le céphalothorax, sont appelés *cervical* et *branchial*, le premier étant en position antérieure.

Pour identifier les Dromiacea et les Oxystomata recueillis par le « Blake », A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1902) utilisent la terminologie de BOUVIER (1896), notamment la séparation en régions G et H par deux sillons, cervical (*e*, *eI*) et branchial (*bI*, *c*).

Dans son ouvrage consacré aux Pénéidés récoltés par l'« Hirondelle » et la « Princesse-Alice », BOUVIER (1908) introduit une nouvelle nomenclature des sillons, complétant celle de STIMPSON (1860) et qui est différente non seulement de celle utilisée par BOAS (1880) pour les Reptantia mais aussi de celle employée par le même auteur pour les Natantia. BOUVIER considère que « les ornements, en saillie ou en creux, de la carapace fournissent des caractères importants à la systématique et à l'étude des affinités » (BOUVIER, 1908, p. 7, fig. 1) ; il distingue sur le test les *régions*, les *angles* et *épines*, les *sillons* et *lignes*.

Dans sa « Faune de France », BOUVIER (1940) résume ses conceptions concernant la carapace, « simple expansion tergale et pleurale de trois ou quatre segments antérieurs du corps » (p. 9-10), ainsi que les sillons, lignes et régions du corps. Il tente d'homologuer les diverses régions chez les Décapodes qu'il étudie. Pour BOUVIER, chez l'Écrevisse et le Homard, et dans tous les cas, les fossettes gastriques « jalonnent pour ainsi dire la place où devrait se trouver le sillon cervical » (p. 13). Comme nous l'avons vu précédemment, cet auteur ne situe pas le sillon cervical au même endroit que H. MILNE EDWARDS et le place nettement plus en avant, entre ce qu'il nomme aire mésogastrique (mais c'est, en réalité, l'aire mésogastrique + les deux aires métogastriques) et l'aire urogastrique. BOUVIER explique (*ibid.*, p. 12-13) que la dénomination de sillon cervical s'applique fâcheusement à deux sillons différents : le sillon cervical de H. MILNE EDWARDS doit devenir *sillon subcervical* (et remplacer l'appellation de sillon branchial). BOUVIER (*ibid.*, fig. 9-14) distingue des sillons les *lignes* (*linea* de Boas) : ligne latérale chez les Dromiacés et chez « presque tous les Crabes, surtout chez les Cyclo-métopes » (p. 14) ; ligne homolienne (p. 15-16) ; ligne thalassinienne ; ligne anomourienne.

Entre-temps, BORRADAILE (1903f) avait fait le portrait hypothétique du Décapode marcheur ancestral. Bien que reprenant les sillons distingués par Boas (1880) et par BOUVIER (1896), il applique une notation avec numérotation. Il essaie de reconnaître les relations qui existent entre certains sillons et les *linea* de Boas, les sillons étant sans doute des vestiges de *linea*. Pour BORRADAILE, le sillon le plus antérieur (*e* de Boas, « cervical » de BOUVIER) et le sillon placé postérieurement (*c* de Boas, branchial de BOUVIER, cervical de certains auteurs) devraient être appelés respectivement *premier sillon cervical* et *deuxième sillon cervical*, c'est-à-dire numérotés 1 et 2, avec leur continuation 1' et 2' sur les côtés de la carapace (BORRADAILE, 1903f, p. 690-691, fig. 125).

SCHMITT (1921, fig. 1), dans son ouvrage sur les Décapodes de Californie, publie, en s'inspirant de STIMPSON (1860), le schéma d'un « macruran (shrimp-like) decapod » avec ses sillons, ses régions et ses épines. Pour les Brachyours (*ibid.*, fig. 6), il adopte les vues de PEARSON (1908) : il place le sillon cervical à la façon de H. MILNE EDWARDS, en arrière de la région urogastrique.

Le paléontologiste Van STRAELEN (1925) établit l'homologie entre les différents sillons distingués par ses prédécesseurs chez les Natantia et les Reptantia ; notamment, il met en relation les lettres de Boas et les dénominations de BOUVIER. « Lorsqu'on examine un grand nombre de Crustacés Décapodes : *Natantia*, *Macrura*, *Anomura* et *Brachyura*, on observe aisément que tous les principaux sillons du céphalothorax sont constants et que leurs variations portent sur leur position relative et leur plus ou moins grande profondeur » (p. 35-36). « Tous les sillons n'ont pas une valeur égale. Ils existent rarement tous à la fois chez une même forme ; les plus constants sont les sillons *e*, *eI* et *a*, c'est-à-dire le sillon cervical et le sillon branchio-cardiaque » (*ibid.*, p. 37). Pour Van STRAELEN, le sillon cervical franchit toujours la ligne médiane et sépare la région céphalique de la région thoracique : « c'est, probablement, l'unique vestige extérieur de la segmentation primitive qui se retrouve sur le céphalothorax » (*ibid.*, p. 37). Il assigne toujours au sillon cervical la même signification, depuis les Natantia jusqu'aux Brachyours : en avant, ce sillon servirait d'appui aux muscles gastriques postérieurs et aux muscles mandibulaires ; en arrière, aux muscles fléchisseurs profonds de l'abdomen. Le sillon branchiocardiaque correspondrait aux limites de la cavité branchiale et, le long de celui-ci, viendraient s'insérer les muscles extenseurs et fléchisseurs de l'abdomen. SECRETAN (1965) infirmera certaines de ces assertions. A la suite de Boas et de BOUVIER, Van STRAELEN distingue la *linea anomurica* chez beaucoup d'Anomoures, la *linea thalassinica* chez les Thalassinidae, la *linea homolica* chez les Homolidae, la *linea dromiida* chez les Dromiidae. Aucune de ces *linea* n'est présente chez les formes fossiles jurassiques. « Ces lignes sont soit un sillon, soit une ligne de décalcification, parfois une articulation toujours faiblement marquée » (*ibid.*, p. 37). Les relations des *linea* avec les sillons ne sont pas éclaircies. « Peut-être se rattachent-elles aux carènes et aux sillons longitudinaux observés sur la carapace de certains Natantia, notamment de quelques *Penaeus* » (*ibid.*, p. 38).

Les seuls Brachyours jurassiques que reconnaît VAN STRAELEN (*ibid.*, p. 48-52, fig. 35-39) sont des

Dromiacea. Les principaux sillons sont désignés chez les « Homolidea » et chez les « Dromiidea » (Homolodromiidae et Dromiidae-Dynomenidae). Chez tous, le sillon appelé cervical est placé antérieurement et il ne correspond certainement pas au sillon cervical de H. MILNE EDWARDS.

SECRETAN (1964) étudie les zones d'insertion musculaire qui serviront de repère pour situer les sillons et « lier avec certitude tel sillon ou tel fragment de sillon avec la position interne d'un organe ou d'un muscle, ceci à travers divers types de Décapodes » (p. 19). Pour cet auteur, les homologies des régions et sillons entre fossiles et actuels ont souvent été établies de façon inexacte par suite, notamment, de la régression des sillons chez les Décapodes actuels. Nous renvoyons aux conclusions de cet auteur ainsi qu'à ses travaux ultérieurs où l'interprétation est faite de plus en plus rigoureusement (1966 ; 1972). Chez les Décapodes fossiles, SECRETAN désigne les régions en utilisant la dénomination classique (cf. 1964, fig. 102) mais propose une nouvelle nomenclature fondée sur une étude minutieuse de la métamérisation. Voici les équivalences utiles pour la compréhension des Brachyours :

BOAS (Reptantia)	BOUVIER	SECRETAN
e, e1	sillon cervical	W
c	sillon postcervical	X-Y
a	sillon branchiocardiaque	Z

La consultation des figures de SECRETAN montre immédiatement que, comme la plupart des paléontologistes, cet auteur place le sillon cervical en avant de la région urogastrique, c'est-à-dire qu'il ne correspond pas au sillon de H. MILNE EDWARDS.

Au terme de cet exposé historique, il apparaît que des confusions nombreuses ont été faites et, notamment, que l'on place le sillon cervical en des endroits divers. Pour permettre les homologies indispensables, chez les seuls Brachyours qui sont l'objet de cet ouvrage, il conviendrait en tout premier lieu de mieux définir sur le céphalothorax les régions et leurs limites¹, comme l'a préconisé BOUVIER en 1908. Nous distinguons :

a) Les marques correspondant intérieurement à des phragmes

Les fossettes gastriques, reconnues par H. MILNE EDWARDS et dont nous avons déjà souligné l'importance (GUINOT, 1976), correspondent à deux invaginations, à deux phragmes squelettiques, de petite taille mais rigides. Nous avons observé chez de nombreuses espèces de Brachyours que ces endophragmes servent d'attache à des muscles (muscles postérieurs de l'estomac). Ces fossettes peuvent servir de repère pour situer le sillon cervical brachyourien, qui passe en arrière de celles-ci.

Les deux fossettes gastriques sont présentes, semble-t-il, chez presque tous les Crabs. Fentes, soit longitudinales et parallèles, soit plus ou moins obliques, soit, au contraire, presque transversales (*Corystes*, *Sesarma*), parfois en forme de L (*Ocypode*), traces parfois punctiformes, placées en avant ou en arrière sur la face dorsale, plus ou moins rapprochées l'une de l'autre, elles sont présentes chez les formes à test lisse (comme *Carpilius* ou *Thia* où elles sont le seul ornement) et celles à test très subdivisé (*Zosimus* : fig. 7B), chez les Crabs à carapace allongée (*Corystes*, *Nautilocorystes*, *Pseudocorystes*, *Corystoides*, *Bellia*, etc.), à carapace triangulaire oxyrhynque (*Mithrax* : fig. 7A, *Maja*, *Eury-nolambrus*, etc.), à carapace xanthienne (*Xantho*, *Cycloxanthops*, *Globopilumnus*, *Pilumnus*, etc.), à carapace plus ou moins quadratique (*Ocypode*, *Sesarma*, *Grapsus*, *Eriocheir*, etc.), chez les Brachyours à caractères morphologiques particuliers (Retropilumnidae, Hexapodidae).

Chez les Palicidés, plus précisément chez *Palicus caroni*, notre première observation ne nous a pas permis de déceler extérieurement les fossettes gastriques mais nous avons retrouvé leur emplacement grâce aux deux phragmes internes médians.

Chez les Mictyridae, les fossettes gastriques (pl. 26, fig. 7) sont extrêmement écartées et placées antérieurement : deux phragmes, allongés et également très éloignés l'un de l'autre, leur correspondent

1. Il sera intéressant de consulter le travail de B. RENAUD (sous presse) « Les régions et les limites de la carapace d'un Crustacé Décapode *Carcinus maenas* (L.) [Brachyrhyncha Portunidae] : leurs rapports avec les systèmes fonctionnels principaux ». Nous remercions cet auteur de nous avoir fait parvenir son manuscrit ; nous n'avons malheureusement pas pu, faute de temps, tenir compte des résultats contenus dans cette publication.

(pl. 26, fig. 8) : cette localisation inhabituelle des fossettes gastriques est liée à la morphologie particulière des régions buccale et stomacale des Mictyridae qui ont des habitudes alimentaires tout à fait spéciales (voir Mictyridae dans le chapitre consacré au sternum thoracique). Les *Dotilla*, *Ocypodidae* *Scopimerinae* (*sensu* BALSS, 1957) qui montrent des adaptations morphologiques certainement liées à des modes de comportement, notamment de nutrition, analogues à celles des Mictyridae, ont en revanche deux fossettes gastriques médio-dorsales rapprochées l'une de l'autre, sous forme de deux fentes transversales peu visibles sur le test ; à leur emplacement deux phragmes très réduits s'invaginent. Entre *Scopimerinae* et Mictyridae il n'y aurait donc pas de véritable similitude des régions gastriques et des muscles qui leur sont associés, et les ressemblances manifestes ne seraient dues qu'à une convergence superficielle.

Chez les Pinnoteridae nous n'avons pas décelé les deux fossettes gastriques sur le test lisse et mou des genres *Pinnoteretes* et *Ostracoteres* ; en revanche, deux fentes transversales, placées assez postérieurement, sont bien visibles dans le genre *Pinnixa* et deux phragmes courts leur correspondent du côté interne.

Chez les Oxystomata (*sensu* BALSS, 1957), les fossettes sont présentes chez les Dorippidae (deux fentes obliques auxquelles correspondent deux endophragmes puissants), chez les Calappidae (deux courtes fentes presque longitudinales, dans le genre *Matuta* où deux phragmes larges et très rigides leur correspondent intérieurement : pl. 26, fig. 11). En revanche, nous n'avons pas constaté la présence des fossettes gastriques chez les Leucosiidae, ni chez les formes à test lisse (*Leucosia*) ni chez celles à test érodé (*Lithadia*) ou granuleux (*Nucia*), et pas davantage chez les formes considérées comme primitives (*Pariphiculus*) ; nous n'avons pas vu, non plus, de phragmes saillants à la face interne du test sur leur éventuel emplacement. L'absence de fossettes gastriques (à vérifier chez les nombreux genres distribués dans plusieurs sous-familles) chez les Leucosiidae est un indice supplémentaire des caractères singuliers de ce groupe (en tout premier lieu, le système endophragmal ; voir ce chapitre) ainsi qu'un argument de plus pour lui assigner une place particulière.

Les fossettes gastriques, avec les phragmes invaginés à cet endroit, sont présentes chez les Brachyours à orifices femelles coxaux (Crabes péditrèmes) : Dromiacea (*sensu* BALSS, 1957), à savoir Dromiidae, Dynomenidae ; Homoloidea (tout au moins *Homola* et *Paromola* : pl. 26, fig. 9, 10, à contrôler chez *Latreillia* et aff.) ; et chez les Homolodromiidae. Les fossettes gastriques sont difficilement discernables chez les Tymolidae, et nous réservons notre opinion quant à leur présence chez ces Crabes. Les fossettes gastriques sont difficiles à voir chez certains Raninidae : par exemple chez *Ranina* (*Ranina ranina*), où il existe deux fentes longitudinales masquées par les épines du test et prolongées intérieurement par deux phragmes rigides, et aussi chez *Raninoides* et *Lyreidus*, où elles sont peu apparentes sur le test absolument lisse ; il conviendrait de vérifier leur présence chez les autres genres de Raninidae.

En résumé, nous avons localisé les fossettes gastriques chez tous les groupes de Brachyours (ajoutons parmi les groupes non mentionnés : Geryonidae, Parthenoxystomata), sauf chez les Leucosiidae et peut-être chez certains Pinnoteridae. Une autre famille, celle des Hymenosomatidae, semble dépourvue des fossettes gastriques typiques ; mais leur absence ne surprend pas chez ces Crabes au test particulier, avec ses profonds sillons représentés intérieurement par des crêtes continues, et à l'aréolation de la face dorsale si peu habituelle : il est certain que la disposition des régions gastriques et des muscles stomacaux est différente chez les Hymenosomatidae.

Une étude plus complète de la localisation des fossettes gastriques et des endophragmes correspondants fera l'objet d'un travail ultérieur. Nous n'en avons donné ici qu'un bref aperçu et il est évident qu'une revue détaillée des principaux genres de Brachyours devient nécessaire : ainsi, nous ne pouvons pas affirmer que les fossettes gastriques sont présentes chez tous les Majidae ou chez tous les Xanthidae. Par ailleurs, il conviendra de rechercher si d'autres sillons de la carapace forment des invaginations ; de toute façon, chez aucun Crabe nous n'avons vu de phragmes aussi saillants que les deux phragmes gastriques mentionnés plus haut.

b) Les lignes d'impressions musculaires

Chez les Brachyours, la fusion complète de la tête et du thorax aboutit à la disparition des muscles intersegmentaires : la face dorsale ne possède pas les muscles nombreux et complexes qui

se trouvent chez des Décapodes à thorax segmenté. Néanmoins, divers systèmes musculaires s'insèrent sur la carapace et déterminent des impressions que jalonnent certaines lignes. Nous ne citerons ici que les principaux.

1. Le *musculus attractor epimeralis* réunirait le bord dorsal de la paroi pleurale thoracique (ou l'épimère — si l'on préfère ce terme) à la face interne de la carapace ; il s'insère à moitié sur la région urogastrique, à moitié sur le sommet de la région cardiaque, c'est-à-dire que sa surface d'insertion se place en partie dans le sillon appelé généralement branchiocardiaque, en partie en arrière de celui-ci. Les impressions de cette attache musculaire sont très marquées chez de nombreux Crabes : par exemple, on les distingue parfaitement, chez les espèces du genre *Trichia* de Haan (fig. 3, page de gauche) ainsi que chez celles du genre *Banareia* A. MILNE EDWARDS (fig. 3, page de droite). Elles sont apparentes chez les Belliidae, dans le genre *Dermania* Laurie (pl. 4, 5) et, en général, chez la plupart des Brachyours.

2. Plusieurs muscles relient les parois de chaque cavité branchiale à la carapace. Les empreintes de ces muscles sont indiquées par des ponctuations ou taches dépigmentées et sont groupées le long de sillons, généralement arqués, qui limitent en avant chaque région épibranchiale. Ainsi, la voûte de la cavité branchiale se trouve rattachée à la carapace. PEARSON (1908, p. 135) fait état des *muscles dorso-ventraux*, série de muscles issus de la voûte membraneuse de la cavité branchiale et qui permettent à cette dernière d'augmenter ou de diminuer son volume. On les sépare en muscles dorso-ventraux *antérieurs* et *postérieurs*. Nous renvoyons à ABRAHAMCZIK-SCANZONI (1942) qui a longuement décrit et figuré ce système musculaire. DRACH (1939, p. 314, fig. 8) a bien indiqué chez *Carcinus maenas* les zones d'attache qui « rendent solidaires du bouclier d'autres parties du squelette tégumentaire ».

3. Les *muscles abducteurs et adducteurs de la mandibule* (cf. ABRAHAMCZIK-SCANZONI, *loc. cit.*, p. 305), qui permettent le mouvement des mandibules, sont représentés sur la carapace par plusieurs surfaces d'insertion.

4. Les *muscles stomacaux*, qui s'insèrent en partie directement sur la carapace, en partie (muscles postérieurs) sur les deux phragmes invaginés à l'emplacement des fossettes gastriques (cf. *supra*).

c) Les limites entre les principales régions de la carapace

La face dorsale est plus ou moins aréolée chez les Brachyours et un certain nombre de régions sont délimitées par des sillons (cf. *infra*, « Aréolation de la face dorsale »).

d) Les alignements de granules, de tubercules ou de soies, les crêtes et les carènes

Les régions de la face dorsale sont souvent délimitées par des alignements diversement ornements. Nous avons peu de renseignements sur la structure de ces formations, notamment sur les éventuelles différenciations qui leur correspondent à la face interne du test.

e) Les zones en creux ou les dépressions plus ou moins linéaires

Ces formations semblent différentes des sillons, par définition étroits et profonds. Ce sont souvent des subdivisions secondaires (voir par exemple les espèces du genre *Banareia* A. Milne Edwards : fig. 3, page de droite).

f) Les lignes d'exuviation ou de déhiscence (linea DE BOAS)

Chez les Brachyours, sur la face ventrale se situe une ligne (appelée « Epimeralnaht », soit ligne épimérienne ou pleurale, ou ligne latérale ; cf. *supra*), qui correspond à la zone de rupture au moment de la mue. L'homologie chez les Décapodes entre la *linea anomurica*, la *linea thalassinica*, la *linea dromioidica* et la *linea homolica* est loin d'être clairement établie, même s'il s'agit chaque fois de la ligne de déhiscence propre à chaque groupe désigné mais située différemment d'un groupe à l'autre.

Peut-on donner une interprétation métamérique des sillons de la carapace ? Comme nous l'avons vu au début de ce chapitre, pour H. MILNE EDWARDS (1851) le sillon cervical représente la limite entre l'arceau céphalique (innervé par les nerfs des ganglions cérébroïdes et sus-œsophagiens), d'origine antennaire, et l'arceau scapulaire (innervé par les nerfs des ganglions post-œsophagiens), d'origine

mandibulaire. Parmi les sillons de la carapace, seul le sillon cervical pourrait être considéré comme la marque de séparation des deux tagmes, mais une étude approfondie reste à faire. PEARSON (1908) tient aussi le sillon cervical pour la délimitation de la région céphalique et de la région thoracique.

Pour quelques paléontologistes, certains sillons représentent les traces de divisions intersegmentaires et nous renvoyons aux travaux de GLAESSNER (1930 ; 1933 ; 1960 ; 1969) et de SECRETAN (1964 ; 1966 ; 1972).

CALS (1972, p. 522) juge comme « aléatoire de vouloir délimiter des territoires métamériques en fonction d'origines topographiques musculaires, au moins dans le cas où une profonde adaptation éloigne l'exemple étudié du cas primitif ».

Les zones d'insertions musculaires sur la carapace peuvent néanmoins servir de point de repère pour déterminer les régions et, en cela, permettre des homologues. Une étude embryologique ainsi qu'une analyse détaillée de la morphogenèse tégumentaire sont tout à fait souhaitables.

Pour nous, chez les Brachyours, les divisions métamériques les plus apparentes et les plus sûres se trouvent sur le sternum thoracique. Les quatre sutures postérieures y sont toujours marquées, plus ou moins complètement, et des phragmes s'invaginent à leur emplacement. C'est pourquoi, plus qu'à la carapace, nous avons consacré notre étude au plastron sternal (*cf.* le chapitre III).

2. ARÉOLATION DE LA CARAPACE

La carapace des Brachyours est généralement parcourue de sillons. Certains — nous en avons ci-dessus fait mention — délimitent les principales régions ; ils sont, du reste, plus ou moins marqués, parfois obsolètes, de sorte que la face dorsale apparaît parfois complètement lisse et unie. Un certain nombre d'autres sillons peuvent être présents et correspondent à des subdivisions secondaires. Une face dorsale sillonnée, lobulée à l'extrême, peut caractériser un genre (par exemple *Paractaea* Guinot). Parfois, les sillons dorsaux s'approfondissent, sont recouverts par une pilosité formant une sorte de

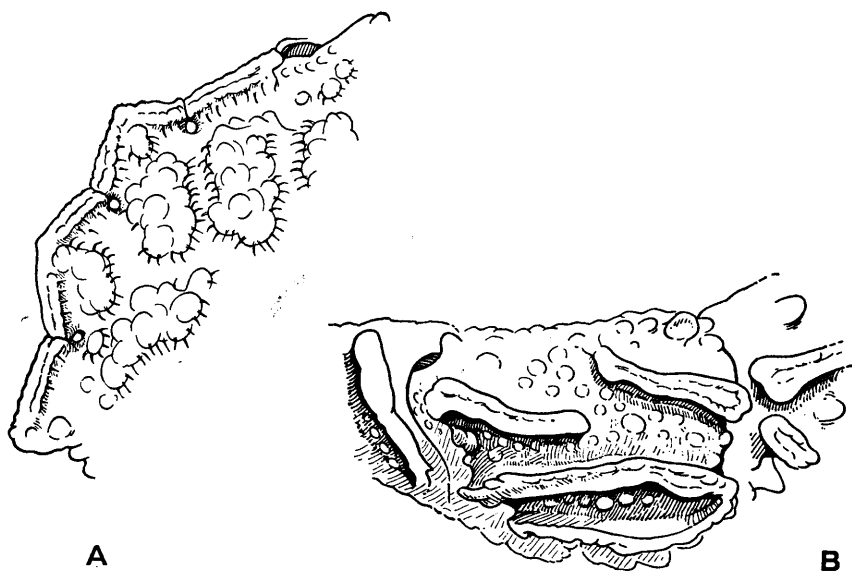


FIG. 8 A-B. — Ornamentation de la carapace, du bord antéro-latéral et du chélicépède chez *Pseudactaea multicristata* (Zehntner), ♂ 7 × 9,5 mm, Indonésie, Biaro, Exp. Dana, st. 3742, 6-7-1929, 11 m (UZMC). A, bord antéro-latéral formant une crête lamellaire, découpée en quatre lobes coalescents. On distingue les fissures interlobulaires et, à la base de celles-ci, les trous qui traversent la carapace dorso-ventralement. La face dorsale est aréolée, chaque aire étant granuleuse et garnie de soies sur son pourtour (x 10) ; B, carpe du chélicépède droit, avec les hautes carènes qui délimitent des anfractuosités (x 10). (Pilosité non représentée).

toit et se prolongent sur la face ventrale dans la région sous-hépatique : un réseau de canaux est ainsi créé, qui joue certainement un rôle dans le maintien ou la circulation de l'eau respiratoire et sa canalisation vers les orifices afférents. Le genre *Banareia* A. Milne Edwards (fig. 3, page de droite) et le genre *Pseudactaea* Serène (fig. 8A, B) représentent de bons exemples de telles dispositions.

L'aréolation de la face dorsale peut être profondément modifiée dans certains genres. Nous avons particulièrement étudié à cet égard le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, petit groupe naturel très homogène tant par ses principaux caractères structuraux que par son faciès particulier, érodé-vermiculé. Le genre contient huit (peut-être neuf) espèces à faible répartition, souvent de vocation strictement insulaire. Toutes les régions habitées par les *Glyptoxanthus* sont peuplées de Coraux et il est probable que ces Crabes sont plus ou moins inféodés au récif, sans doute au Corail vivant.

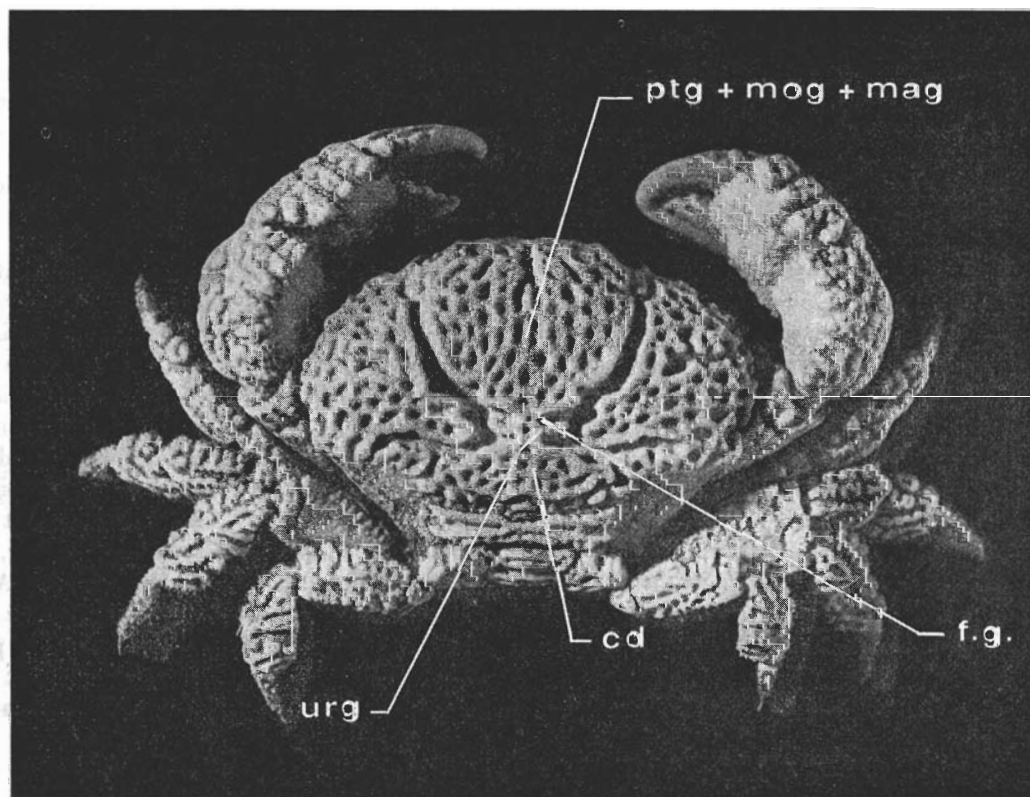


FIG. 9. — *Glyptoxanthus corrosus* (A. Milne Edwards), holotype de *Xantho corrosus*, ♂ 18,5 × 27 mm, îles du Cap Vert, St-Vincent, M. BOUVIER 1869-68 (MP-B3015S) : vue dorsale.

cd, région cardiaque ; f.g., fossettes gastriques, de part et d'autre dans un sillon ; ptg + mog + mag, aire résultant de la fusion des régions protogastriques et métogastriques ainsi que du lobule mésogastrique ; urg, région urogastrique avec, en arrière, le sillon cervical.

Le test, abondamment sculpté avec des lobules foliacés, vermiculés, plus ou moins anastomosés, se creuse d'alvéoles, d'anfractuosités, selon des modalités diverses. L'aréolation principale est plus ou moins conservée, parfois tend à disparaître presque complètement, par suite de la réunion très poussée des diverses aires. C'est chez *G. corrosus* (A. Milne Edwards) (fig. 9), espèce endémique des îles du Cap Vert, que la fusion des diverses aires de la carapace et des lobules est la plus complète : l'aréolation est masquée, le test a une apparence alvéolaire, la face dorsale est seulement creusée d'une gouttière large, profonde et continue, à l'emplacement du sillon cervical et du sillon branchiocardiaque (Bou-

VIER, 1922, p. 65, 67, pl. 6, fig. 4, 6 ; MONOD, 1956, p. 219, 298). Pour BOUVIER (*loc. cit.*, p. 65), *G. corrosus* « est, de toute évidence, la forme la plus évoluée ».

Sur l'holotype, déposé au Muséum, des soies garnissent le fond et les bords de cette gouttière ainsi que le pourtour des alvéoles. On distingue les fossettes gastriques, de part et d'autre, dans le sillon qui limite en arrière le vaste massif composé par la réunion des aires protogastriques, de l'aire mésogastrique et des deux aires métogastriques ; le lobe étiré transversalement constitue l'aire urogastrique, séparée par un sillon incomplet de la région cardiaque (*cf.* fig. 9).

La valeur adaptative des caractères morphologiques qui déterminent le faciès des *Glyptoxanthus* semble double : d'une part, protection vis-à-vis des prédateurs par ressemblance avec le substrat corallien, dont les *Glyptoxanthus* imitent également la coloration ; d'autre part, avantage physiologique que représentent les anfractuosités et les gouttières du test, la pilosité qui borde celles-ci contribuant à la formation d'une sorte de réseau sous-jacent où l'eau est retenue, canalisée.

Chez les *Glyptoxanthus* on observe une étroite correspondance du corps et des pattes ainsi que des divers appendices entre eux ; toute la surface exposée montre un aspect uniforme, sans parties saillantes. Les chélipèdes sont appliqués contre la face ventrale, en laissant dégagées la partie antenno-orbitaire et une grande fraction de la région buccale ; les appendices forment un tout avec la carapace. Une ornementation similaire caractérise la face dorsale et aussi la face externe des appendices, la région sous-orbitaire, les mxp3, le sternum thoracique et l'abdomen, c'est-à-dire toutes les parties exposées du corps. Ces dispositions sont typiques des Crabes qui marchent sur les Coraux et doivent résister à de fortes vagues (SCHÄFER, 1954).

Dans l'ANNEXE C ci-après, nous révisons le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, dont toutes les espèces sont remarquables par l'aréolation et la sculpture de la carapace (*cf.* pl. 6).

Tous les *Glyptoxanthus*, en dépit de leurs différenciations variées, offrent un habitus similaire. L'unité du groupe étant prouvée à l'aide d'autres caractères, la forme de la carapace peut être utilisée subsidiairement comme critère de classement. Il n'en va pas de même pour d'autres genres, chez lesquels l'aspect de la face dorsale ne constitue pas un critère utile pour la discrimination générique. Ainsi, un même genre peut renfermer à la fois des espèces qui possèdent une carapace avec de nombreux sillons dorsaux provoquant une lobulation accentuée, et d'autres très peu sculptées ou lisses. Un exemple nous est fourni par le genre *Zosimus* Leach in DESMAREST¹, *char. emend.*, dont il faut exclure toutes les espèces qu'on lui attribue, sauf l'espèce type *Z. aeneus* (Linné) (*cf.* GUINOT, 1967b, p. 559, note ; 1971a, p. 1072 ; 1976) et auquel appartient certainement la *Platypodia actaeoides* (A. Milne Edwards). Le genre se présente sous deux formes. *Zosimus aeneus* offre une carapace sillonnée et subdivisée à l'extrême, tandis que *Z. actaeoides* montre un nombre réduit de sillons et une surface presque lisse, sans reliefs, seulement munie de nombreux faisceaux de soies. L'appartenance de ces deux espèces à un même genre est confirmée par l'identité des autres caractères, y compris la structure cristiforme des pattes ambulatrices.

3. ORNEMENTATION

L'ornementation du squelette tégumentaire externe est d'une variété extrême chez les Brachyours : granules, tubercules, épines, carènes, bosselures, stries, ponctuations, etc. Autrefois, la discrimination générique se basait en grande partie sur ce caractère et notre systématique actuelle garde encore les traces d'une telle méthode de classement. Les caractères tirés de l'ornementation peuvent aider le taxonomiste averti en lui indiquant des affiliations possibles mais nous montrerons qu'il faut les utiliser avec précaution et fonder les conclusions sur d'autres affinités morphologiques, car l'ornementation, à elle seule, peut résulter d'une convergence. En ce qui concerne la discrimination spécifique, une étude comme celle de BOUVIER (1898) sur les *Xantho* des mers d'Europe, qui fait appel seulement à l'ornementation, constitue un exemple classique.

1. Le genre *Zosimus* doit être daté de 1823 (LEACH in DESMAREST, Dict. Sci. nat., 28, p. 228, note) et non de 1825. En 1818 (p. 7), LEACH avait mentionné ce genre mais sous une désignation non latinisée, *Zosime*, donc non utilisable dans la nomenclature.

Nous donnerons d'abord un exemple où la similitude de l'ornementation a fait croire à une parenté non justifiée, celle des genres *Actaea* et *Daira*. Puis, un autre exemple, celui de la position systématique des genres actuels *Dairoides* et *Daira* et du genre fossile † *Phrynomambrus*, nous servira pour illustrer l'utilité de l'ornementation en tant qu'indice d'une parenté phylogénétique.

Le fait que de nombreuses *Actaea* offrent un test analogue à celui des deux espèces du genre *Daira* de Haan a sans doute contribué à ce que les carcinologistes rangent les deux genres au voisinage l'un de l'autre. Nous avons montré (GUINOT, 1967b) que, en dépit de cette similitude, *Daira* se situait loin d'*Actaea*, Xanthidae Xanthinae (*sensu* BALSS, 1957). Il n'est pas étonnant de retrouver le même type d'ornementation dans des groupes éloignés, en l'occurrence chez *Actaea* et chez *Daira*. La Nature se répète. Il y a une limite au nombre des solutions morphologiques possibles à partir d'une organisation générale déjà fixée dans ses grandes lignes, d'un programme biologique dont les lois d'équilibre

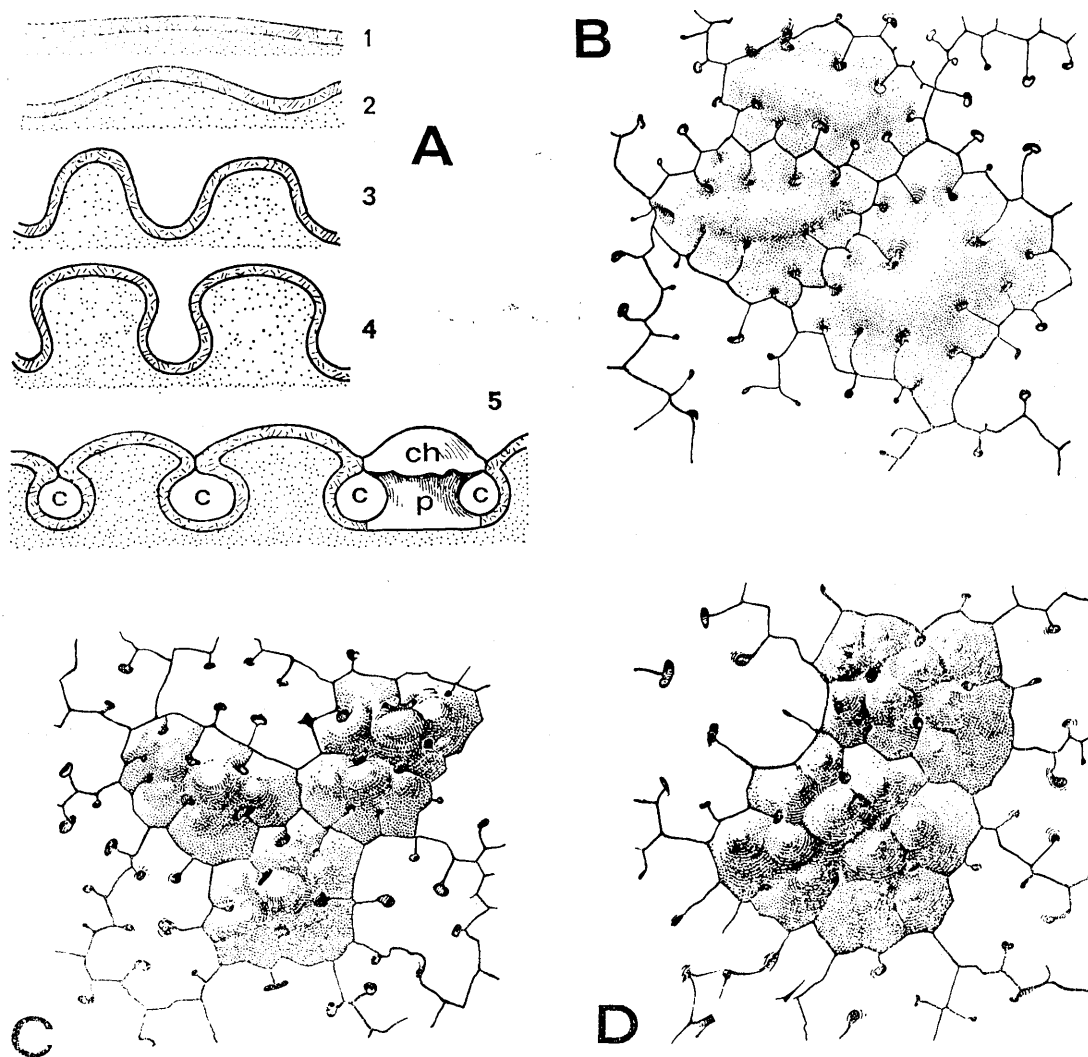


FIG. 10 A. — Schéma du processus hypothétique de la formation des ornements du test en forme de champignons. 1, test lisse ; 2, 3, soulèvement progressif du test ; 4, formation de champignons isolés ; 5, réunion des champignons par les bords de leur chapeau (ch) et formation de canaux (c) ; p, pédoncule du champignon.

FIG. 10 B-D. — Détail ($\times 22$) d'une portion du test en mosaïque dans le genre *Actaea* de Haan, *char. emend.* B, *Actaea semblatae* Guinot, paralectotype, ♀ 16,7 $\times$ 20 mm, Japon, FRANCK coll. (MP) ; C, *A. catalai* Guinot, ♂ 12 $\times$ 16 mm, Nouvelle-Calédonie, Canal Woodin, 24 m, CATALA leg. (MP) ; D, *A. savignyi* (H. Milne Edwards), ♂ 16 $\times$ 21,5 mm, canal de Suez, Lac Timsah, MONOD det. (MP).

ne permettent pas des variations infinies quant aux « modèles » des réponses aux stimuli du milieu.

Une partie des *Actaea* de Haan, *char. emend.*, à savoir les *Actaea* du « groupe *savignyi-calculosa* » (cf. GUINOT, 1976) ont une ornementation caractérisée par la juxtaposition de plaquettes au contour pétaloïde, les parois de chaque « pétale » étant accolées à celles des « pétales » adjacents, sauf au niveau de certains interstices : l'aspect est celui d'une mosaïque percée de pores. Le test se compose donc d'une face externe (ou supérieure) composite et d'une face profonde, sous-jacente, où l'eau pénètre par les pores. A l'aide de photographies en gros plan, nous avons montré chez plusieurs espèces d'*Actaea* (pl. 2) les nombreux types d'ornements tuberculés et les diverses modalités de leur coalescence, extension et proéminence. Pour complément, nous publions ici un dessin du test chez trois espèces voisines : *Actaea savignyi* (H. Milne Edwards) (fig. 10D), *A. catalai* Guinot (fig. 10C) et *A. semblatae* Guinot (fig. 10B). Les *Actaea* qui possèdent une telle conformation du test composent un petit groupe naturel auquel il faudra peut-être réserver le nom d'*Actaea* sensu stricto. Ce sont des formes récifales et ces dispositions concourent certainement au maintien d'une certaine humidité sur le corps, à la circulation de l'eau respiratoire.

Un certain nombre d'espèces du genre *Actumnus* Dana (par exemple *A. tessellatus* Alcock, *A. miliaris* A. Milne Edwards, *A. margarodes* McGilchrist) ont une ornementation analogue, avec plaquettes accolées et percées de pores. Les liens entre *Actaea* et *Actumnus* sont assez lointains, bien que ces deux genres soient des Xanthidae (*sensu* BALSS).

Au terme de longues recherches, nous avons mis en évidence les affinités qui relient le genre *Daira*, déconcertant en raison de ses particularités, au genre *Dairoides* Stebbing (= *Asterolambrus* Sakai), Crabe énigmatique certainement apparenté aux Parthenopidae.

L'examen minutieux du tégument de *Dairoides* permet de mieux comprendre le processus par lequel a pu s'édifier un test comme celui de *Daira* et aussi des *Actaea*. Chez *Dairoides*, certains tubercules du test laissent apercevoir leur structure initiale ; chez *Daira* et chez *Actaea*, la coalescence des divers éléments est totale (sauf au niveau des nombreux pores), avec pour aboutissement le revêtement serré, singulièrement orné qui les caractérise.

Nous redécrivons brièvement le test de *Dairoides* et de *Daira* en apportant des précisions supplémentaires et en procédant à quelques modifications par rapport à nos explications et illustrations de 1967 (1967b, p. 544, 545, 549, 550, fig. 5-8).

La surface de la carapace de *Dairoides* (fig. 11 ; pl. 3, fig. 2, 2a, 2b) est composite : elle se présente comme une juxtaposition de plaques, de taille petite et sensiblement uniforme, plus ou moins coniques, de contour vaguement hexagonal et percées de pores (fig. 11A). A l'observation, chaque plaque se révèle soutenue par un pédoncule trapu et forme, avec lui, une sorte de champignon (fig. 11B). Les chapeaux de ces champignons sont pétaloïdes ; les bords des « pétales » sont accolés deux à deux et s'écartent, à la base, en constituant un pore, de diamètre très variable (fig. 11D). La partie centrale du chapeau est plus ou moins saillante, et l'ensemble apparaît parfois comme une élévation conique, entourée d'orifices (pores). Les parois des chapeaux des champignons sont elles-mêmes coalescentes sur tous leurs côtés (exceptionnellement, le fusionnement est incomplet et il subsiste des fentes) ; la surface des chapeaux consiste en de petits granules augmentant de taille vers le sommet. Étant formé par une invagination très prononcée de la face interne de la carapace, le pied du champignon est creux et se présente, en coupe, comme une voûte plus ou moins haute (fig. 11C). Par endroits, la cuirasse formée par les chapeaux accolés est interrompue, ce qui laisse voir la face profonde sur laquelle sont, çà et là, implantés quelques champignons isolés. Les champignons isolés (fig. 11E) sont plus courts et ont un chapeau aplati, dont le pourtour se prolonge en de nombreuses expansions filiformes, au lieu de larges « pétales ». De semblables expansions se retrouvent partout où le bord du chapeau des champignons est libre (fig. 12).

L'eau pénètre par les pores de la face externe et se répand librement sous celle-ci jusque sur la face profonde, entre les pédoncules qui limitent tout un réseau de canaux. Cette eau peut s'écouler sur le pourtour de la carapace, aussi bien par la région rostrale, les bords latéraux et le bord postérieur, en passant sous des sortes de ponts constitués par une ou plusieurs rangées de champignons coalescents, à pédoncules espacés. De profondes rigoles vermiculées, garnies de champignons isolés, occupent les régions sous-hépatiques, ptérygostomiennes et latéro-ventrales : l'eau doit y être canalisée jusqu'aux orifices afférents, c'est-à-dire à la base des p1 et, sans doute, aussi à la base des autres appendices thoraciques (fig. 12).

Sur la face dorsale, des rigoles, analogues aux précédentes, entaillent le test. Chez *Dairoides kusei* (pl. 3, fig. 2, 2a, 2b) sont présentes : une rigole longitudinale impaire dans la région frontale ; une autre, incurvée

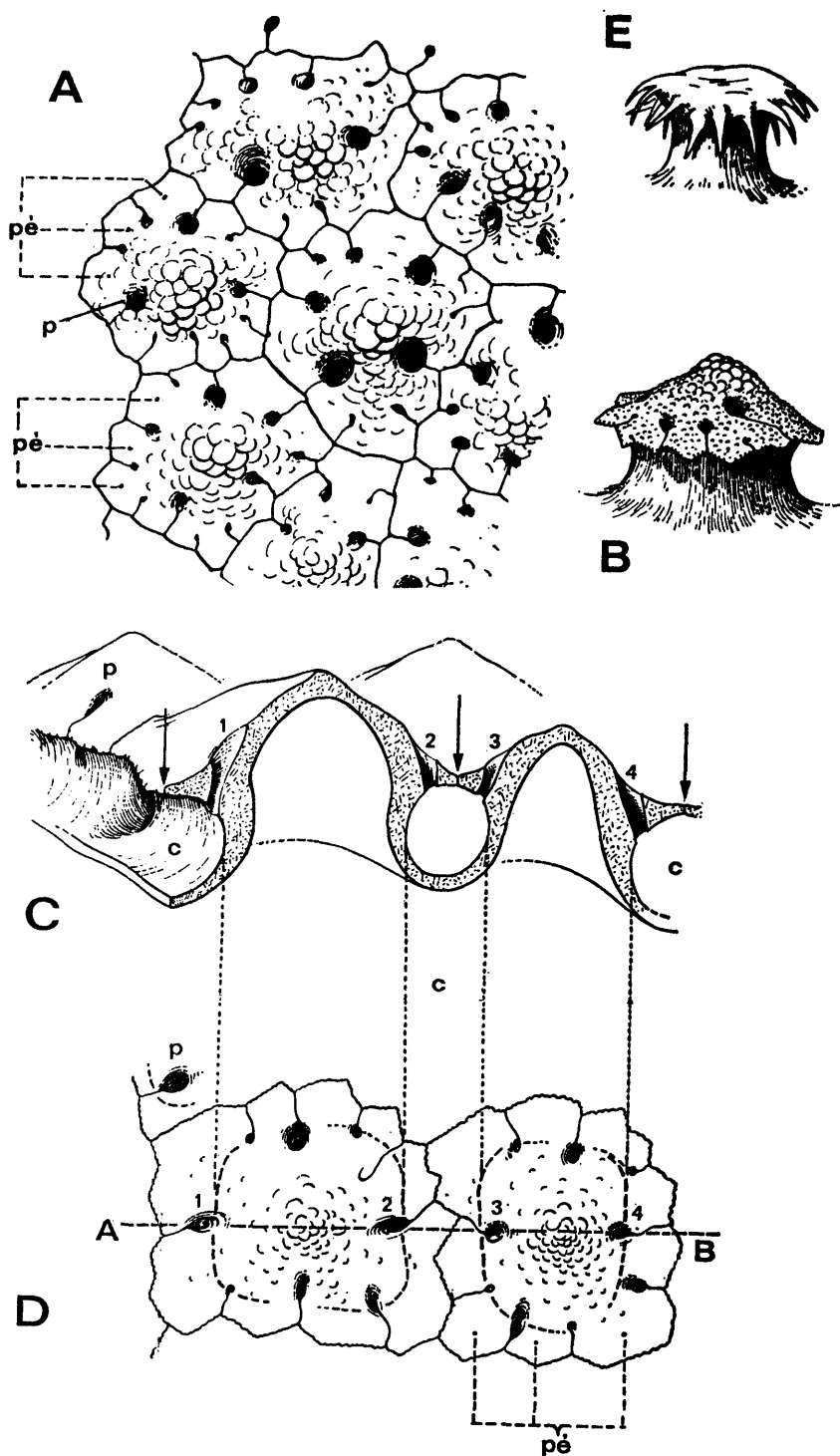


FIG. 11 A-E. — *Dairoides margaritatus* Stebbing, ♂ 32,3 × 42,2 mm, Zululand, BARNARD det. (SAM-A1606). A, vue grossie d'une portion du test de la face dorsale de la carapace (× 16) ; B, représentation d'un champignon pétaloïde dont, sur le test, le chapeau est coalescent par tous ses côtés avec d'autres chapeaux (× 9). On distingue le chapeau et le pédicule du champignon, ainsi que les pores ; C, coupe transversale de deux champignons coalescents (coupe AB de la figure D) (× 16). La texture des champignons n'a pas été représentée. Les flèches indiquent la ligne de coalescence des chapeaux des champignons ; D, deux chapeaux de champignons coalescents (× 16). Les canaux représentés en coupe sur la figure C sont signalés par un pointillé ; E, un champignon isolé (× 9).

c, canal ; p, pores ; pé, pétale des chapeaux ; 1, 2, 3, 4 : pores en coupe (fig. C) ou pores placés sur la ligne de coupe (fig. D).

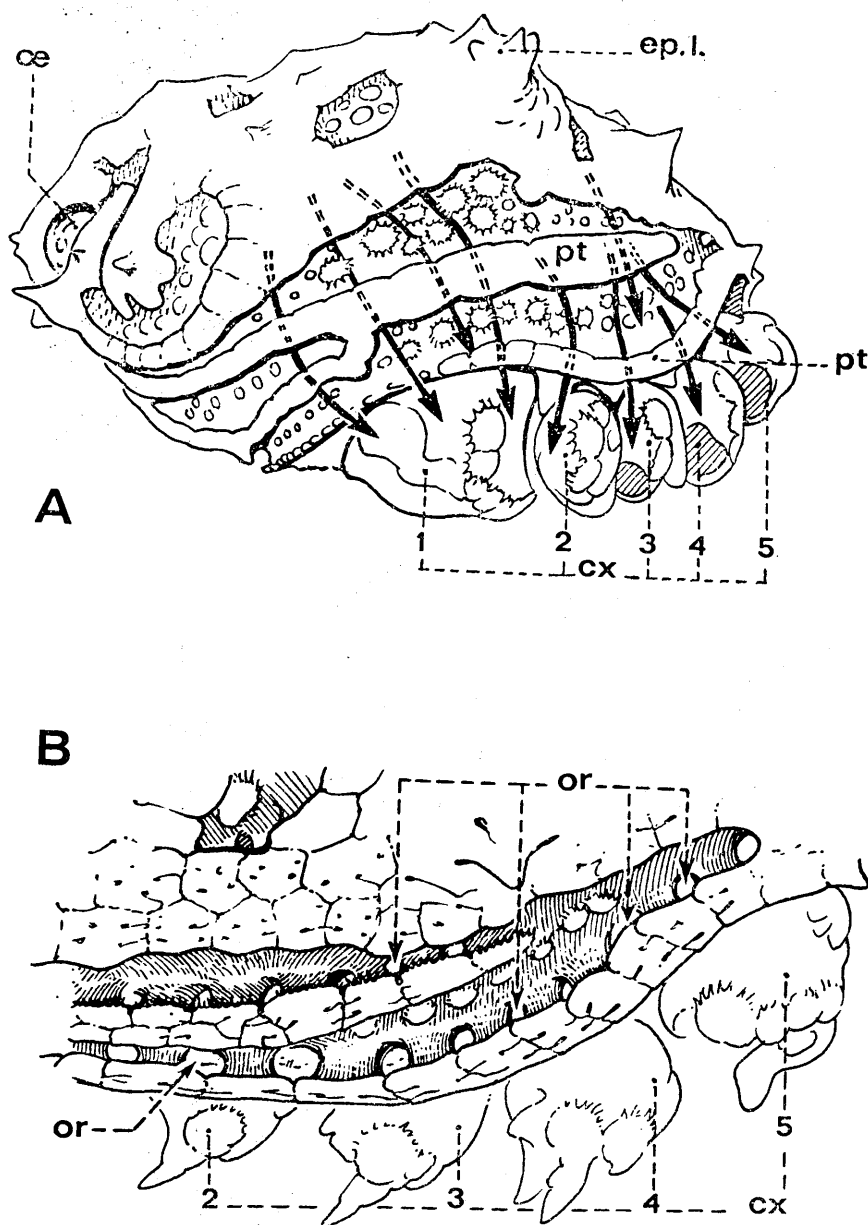


FIG. 12 A-B. — Circulation supposée de l'eau sur la carapace et sa canalisation vers les coxae des péréiopodes thoraciques chez *Dairoides kusei* (Sakai), ♂ 59 mm de large (front cassé), Japon, Kii Minabe, SAKAI det. et leg. (MP) (Pilosité non représentée). A, vue latérale montrant le trajet de l'eau et son passage, depuis la face dorsale vers les coxae, sous des « ponts » formés par la juxtaposition linéaire d'ornements pétaloïdes ($\times 2$); B, chez le même animal, détail grossi des rigoles et des « ponts » de la face latéro-ventrale ($\times 4$).

cx, coxa des appendices thoraciques p1 à p5; ep.l., épine latérale; oe, œil; or, orifice de sortie de l'eau vers les coxae; pt, « ponts ». Les flèches indiquent le sens de la circulation de l'eau vers les coxae.

et très développée, de part et d'autre de la région gastrique; une dans chaque région hépatique; une sous-orbitaire; deux, réduites (surtout l'antérieure), le long du bord latéral dans la région branchiale; une impaire, intestinale.

Il semble que, chez *Dairoides margaritatus*, ces rigoles soient moins nombreuses sur la face dorsale; aussi la couverture apparaît-elle plus dense.

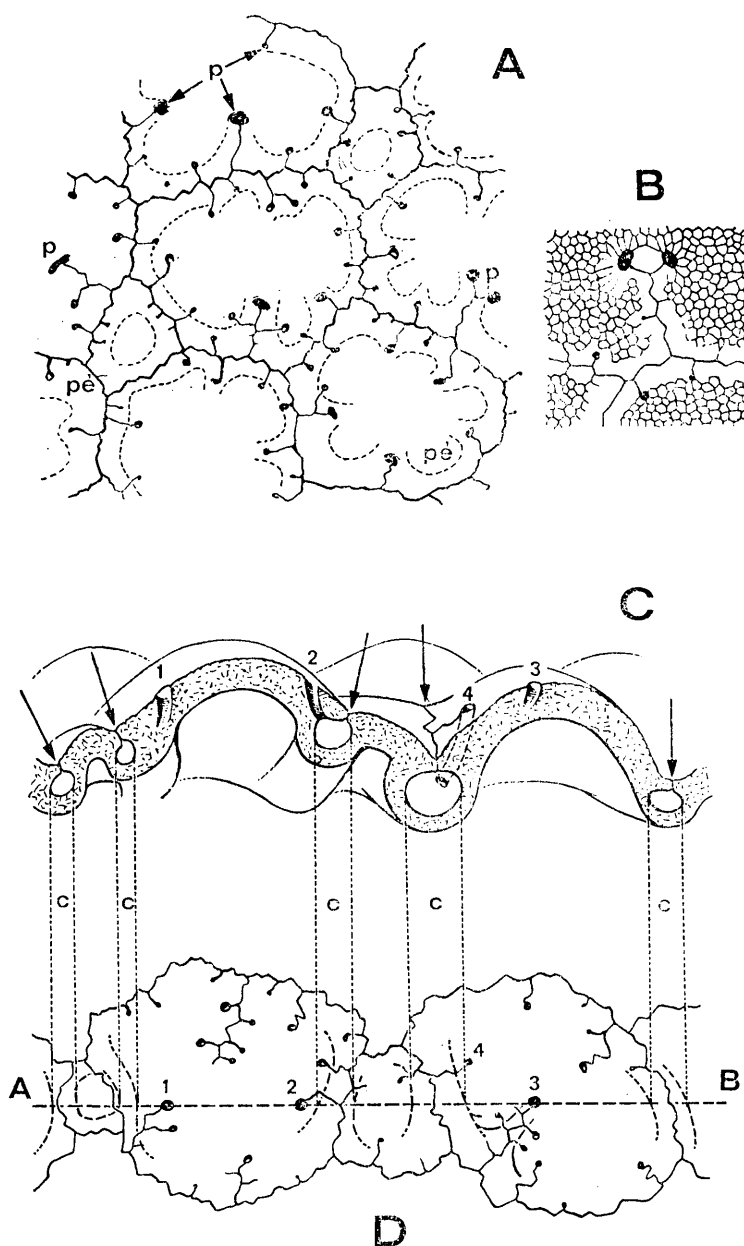
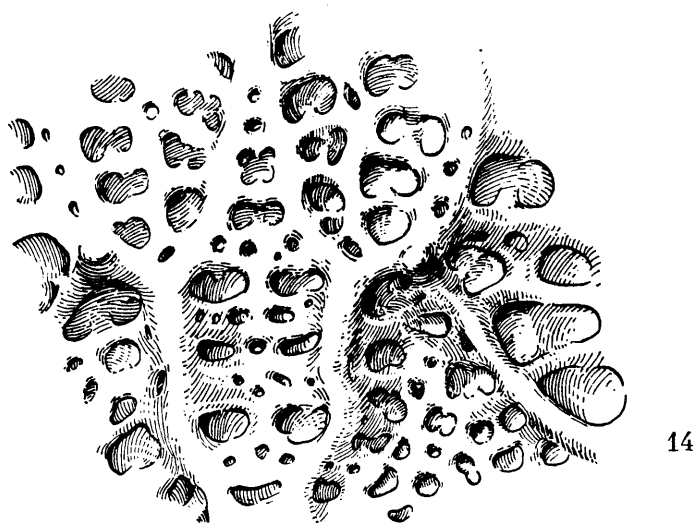


FIG. 13. — *Daira perlata* (Herbst), ♀ 27 × 38,2 mm, Tahiti, FOREST et GUINOT det. (MP). A, vue grossie d'une portion du test de la face dorsale de la carapace (× 9). En pointillé, représentation des canaux sous-jacents ; B, texture de la surface consistant en une mosaïque de minuscules polygones (× 15) ; C, coupe transversale de champignons coalescents (coupe AB de la figure D) (× 9). Les flèches indiquent la ligne de coalescence des chapeaux des champignons ; D, chapeaux de champignons coalescents.

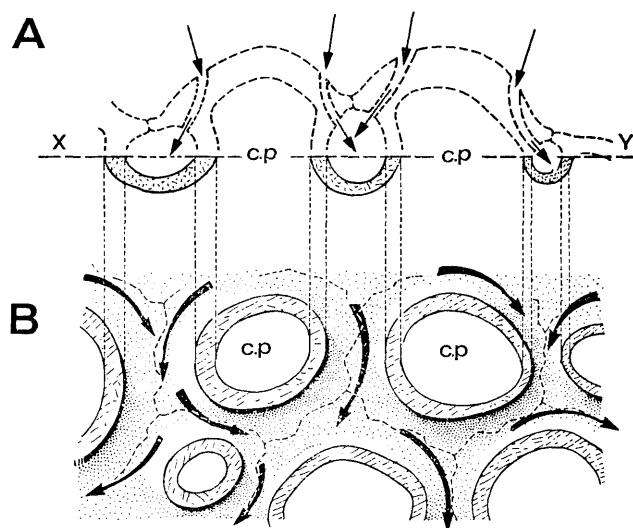
c, canal ; p, pores ; pé, pétale des chapeaux ; 1, 2, 3 : pores en coupe (fig. C) ou pores placés sur la ligne de coupe (fig. D) ; 4, pore.

L'ornementation de *Daira*, dont les deux espèces sont pourtant assez communes, n'a pas été bien décrite.

Comme nous l'avons indiqué en 1967 (1967b, p. 549, fig. 7-8), le test de *Daira* semble bâti sur le même type que celui de *Dairoides*, mais il a subi des modifications. La surface se présente comme un assemblage de



14



15

FIG. 14. — Face interne de la carapace (région mésogastrique) chez *Daira perlata* (Herbst) ($\times 3$).

FIG. 15 A-B. — Chez *Daira* de Haan et *Dairoides* Stebbing, représentation hypothétique de l'admission et de la circulation de l'eau dans le réseau de canaux sous-jacents. A, représentation schématique des chapeaux de champignons, montrant l'arrivée de l'eau dans les canaux par les pores des chapeaux ; B, après suppression de la couche superficielle des chapeaux (figurée en pointillé sur la figure A), figuration de la circulation de l'eau à l'intérieur des canaux. Le contour des chapeaux enlevés est indiqué en pointillé.

c.p, coupe du pédoncule de champignon ; XY, plan de coupe parallèle à la surface et passant au milieu des canaux.

plaques, de taille très inégale, qui sont des chapeaux de champignons accolés. Les plus vastes de ces chapeaux sont soulevés en de gros mamelons, disposés sur la face dorsale selon l'aréolation classique (pl. 3, fig. 3, 4) ; d'autres, plus petits et plus plats, s'intercalent le long des sillons de la carapace. Ces différentes sortes de chapeaux sont formées d'une mosaïque de minuscules polygones (fig. 13B). Comme chez *Dairoides* (fig. 12A), chaque chapeau est pétaloïde et comporte un certain nombre de pores. L'entaille qui sépare deux « pétales », toujours simple chez *Dairoides*, est assez fréquemment ramifiée chez *Daira*, d'où l'existence de pores multiples (fig. 13C, D, 1, 2, 3). En outre, chez *Daira*, les pieds des champignons sont extrêmement courts et aussi très élargis, à peine moins larges que les chapeaux, de sorte que ne subsistent entre eux que des intervalles réduits. La face interne de la carapace (fig. 14 ; pl. 3, fig. 3b) se présente comme un réseau de nervures enserrant de profondes empreintes. Ces nervures sont des canaux, et les empreintes représentent la face interne des mamelons. Vus par la face interne de la carapace, les canaux se situent sous la ligne de coalescence des chapeaux de champignons. Les sillons principaux de la face dorsale correspondent aux nervures les plus importantes de la face interne.

Dans les deux genres *Dairoides* et *Daira*, le mécanisme de l'absorption et de la circulation de l'eau dans le réseau de canaux est le même (fig. 15). Chez *Daira*, l'eau qui pénètre par les pores percés dans l'épaisseur des mamelons débouche dans les canaux sous-jacents à la base des champignons, les uns larges qui suivent les principaux sillons de la carapace (sillons gastriques, branchiaux, etc.), les autres plus petits, secondaires, qui correspondent aux subdivisions, au contour des bosselures de la face dorsale. Sur la face ventrale de la carapace, le long des bords latéraux, des pores sont également présents : il y a, en particulier dans la région sous-hépatique, l'orifice de 2-3 gros canaux qui débouchent sur les flancs et amènent l'eau à proximité des orifices afférents. Chez *Daira*, contrairement à *Dairoides*, aucune rigole n'entaille la carapace.

Les deux espèces de *Daira* sont connues comme récifales : *D. perlata* (Herbst), indo-pacifique, et *D. americana* Stimpson, de la côte pacifique américaine. Chez l'une et l'autre, la structure du test est similaire, à la différence que, chez *D. americana* (pl. 3, fig. 4, 4a), les mamelons de la face dorsale sont plus arrondis, moins nombreux, localement fusionnés (2-3 mamelons) et que, en outre, un duvet épais entoure les mamelons ou groupes de mamelons, percés sur leur pourtour de nombreux petits pores. Les soies plumeuses sont insérées dans des sillons occupés par des plaquettes étroites et non saillantes, munies de pores très apparents, une fois la pilosité enlevée. Chez *Daira perlata* (pl. 3, fig. 3, 3a), l'aréolation générale est plus visible et les sillons interlobulaires sont glabres.

Quelques espèces fossiles ont été attribuées au genre *Daira* (= † *Phymatocarcinus* Reuss). A noter que RATHBUN (1945, p. 379, pl. 59, E-H) a attribué à l'espèce actuelle *D. perlata* plusieurs échantillons des îles Fidji (Lau Group) trouvés dans des formations néogènes (Miocène) : le test paraît analogue à celui que nous avons décrit. Chez † *Daira depressa* (A. MILNE EDWARDS, 1865a, p. 367, pl. 33, fig. 2), du Tertiaire d'Italie, l'ornementation (cf. p. 17, fig. 8) semble également être caractéristique du genre *Daira*. † *Daira speciosa* (Reuss) (cf. LÖRENTHEY-BEURLIN, 1929, p. 197, pl. 12, fig. 10, 11 ; BACHMAYER, 1953, p. 252), du Miocène (Tortonien) d'Autriche et de Hongrie, où les sillons dorsaux sont bien visibles, offre sans doute une ornementation de même type. † *Daira eocenica* (Lörenthey, 1898) (cf. LÖRENTHEY-BEURLIN, 1929, p. 195, pl. 12, fig. 1, 3, 7), de l'Éocène supérieur de Hongrie, montre, sur la face dorsale, des ornements nombreux et saillants dont on se demande s'ils portent des pores et possèdent la conformation dépeinte plus haut (cf. pl. 17, fig. 7).

De toute façon, une ornementation aussi spécialisée que celle rencontrée chez les *Daira* actuelles existait peut-être déjà chez des formes du début du Tertiaire. On peut supposer qu'une telle conformation dérive de celle que nous avons décrite dans le genre *Dairoides*. Nous avons auparavant émis l'hypothèse que le Crabe † *Phrynolambrus corallinus* Bittner, 1893 (p. 19, pl. 2, fig. 3), de l'Éocène supérieur (Priabonien) de Hongrie, était apparenté au genre *Dairoides* en raison de structures similaires (pl. 3, fig. 1). Or, confirmation non négligeable, le test de cette forme fossile, qui a été soigneusement décrit lors de l'établissement de l'espèce et figuré en gros plan (que nous représentons ici pl. 3, fig. 1a), est aussi particulier que celui des deux espèces de *Dairoides* (fig. 11, 12 ; pl. 3, fig. 2). BITTNER (*loc. cit.*) a observé des petites plaques hexagonales, irrégulières, d'environ 2 mm de diamètre ; du bord de ces plaquettes, et pénétrant à l'intérieur de celles-ci, partent des invaginations. Le paléontologiste constate l'existence de cette curieuse ornementation sur les parties non endommagées du test, lequel « donne l'impression d'être couvert d'une colonie de Bryozoaires » : en effet, les zoécies de Bryozoaires appa-

raissent souvent comme des plaquettes étroitement accolées, dont toutes les parois sont communes et perforées par des orifices (septules). Cette analogie avec le squelette des Bryozoaires concerne non seulement le genre fossile *Phrynoslambrus* mais aussi *Dairoides*, *Daira*, les *Actaea* du « groupe *savignyi-calculosa* » et, sans doute, bien d'autres Crabes.

BITTNER (*ibid.*) ajoute que, là où le « lambrissage » de la couche externe a disparu sur le fossile, on distingue des formations cylindriques et basses ou des bâtonnets courts et épais, espacés : il s'agit manifestement des pédoncules des ornements en forme de champignon dont le sommet a été abrasé au cours de la fossilisation.

LÖRENTHEY-BEURLIN (1929, p. 154, pl. 7, fig. 6, 7, 9, 10), qui ont retrouvé *Phrynoslambrus corallinus* dans des calcaires à Nummulites hongrois, datés à peu près de la même époque (Bartonien inférieur), n'ont pas observé correctement l'ornementation spéciale de ce fossile et donnent une interprétation erronée de la structure du test : les « pores » serviraient à l'insertion des soies en crochet devant permettre le camouflage. Pour ces deux auteurs comme pour BITTNER et, plus récemment, pour ROGER (1954, p. 354, pl. 9, fig. 8C) et pour VIA (1969, p. 408), † *Phrynoslambrus*¹ est un Parthenopidae. GLAESSNER (1969 p. R506, fig. 317) met ce genre fossile en synonymie avec *Pseudoslambrus* Paulson, 1875 (sous-genre de *Parthenope* Weber). Sans aller aussi loin, nous reconnaissons d'étroites affinités entre certains Parthenopidae actuels et *Phrynoslambrus*. Ces affinités sont démontrées par la synapomorphie. La conformation du test fait apparaître ce qui pourrait n'être qu'une convergence mais qui, en l'occurrence, constitue une disposition morphologique provenant d'une origine commune. On observe, par exemple chez *Platylambrus echinatus* (Herbst), des ornements en forme de champignon, à chapeaux pétaloïdes et ayant tendance à se fusionner localement. RATHBUN (1906, p. 884, pl. 15, fig. 1, 2) a décrit une espèce, *Platylambrus stellatus*, où la surface de la carapace et des chélicèdes est munie d'une dense couverture de granules aplatis, serrés, étoilés : nous nous demandons si, chez ce Crabe, il existe des pores analogues à ceux de *Phrynoslambrus*, de *Dairoides* et de *Daira*. Nous expliquerons dans un autre chapitre comment l'on peut envisager la position taxonomique de ces divers genres.

Pour terminer, nous ferons observer que l'ornementation du test peut être la même sur la face dorsale, les chélicèdes, les pattes ambulatrices et, en presque totalité, sur la face ventrale : c'est par exemple le cas du genre *Glyptoxanthus* (fig. 9 et pl. 6), où toutes les surfaces exposées du corps offrent le même aspect (seules la face interne des appendices et la région ptérygostomienne, sur laquelle s'appuient les chélicèdes, ne sont pas sculptées).

Dans d'autres cas, il n'y a pas uniformité de l'ornementation. Chez *Daira* (pl. 3, fig. 3, 4), les plaquettes coalescentes de la face dorsale, saillant comme des mamelons, se retrouvent sur les chélicèdes, tandis que, sur les pattes ambulatrices, près du bord supérieur, elles proéminent sous forme de tubercules pointus ; sur la face ventrale, la disposition en mosaïque percée de pores apparaît comme émoussée, avec des plaques très petites, aplaties, extrêmement confluentes, et n'est présente que localement, notamment près des bords latéraux de la carapace, près des orbites, sur le plastron sternal, sur l'abdomen mâle, sur l'abdomen femelle (sauf sur ses bords). Chez *Dairoides*, le test ne forme une couverture (incisée par des rigoles) que sur la face dorsale (pl. 3, fig. 2) ; ailleurs (pl. 17, fig. 9), règnent les éléments en forme de champignon avec expansions filiformes ou pétaloïdes, soit isolés, soit soudés par leur chapeau de sorte qu'ils forment des amas plus ou moins grands ou des rangées constituant des ponts très caractéristiques (fig. 12, 27) ; sur les chélicèdes (pl. 17, fig. 10) et sur les pattes ambulatrices s'élèvent, en plus, des tubercules extrêmement pointus, à paroi lisse, dont la base est parfois entourée par des ornements fungiformes.

On ne peut qu'être à nouveau frappé par les phénomènes de convergence, par l'apparition chez des Crabes, systématiquement éloignés mais à biotope et mode de vie similaires, d'un même faciès ou de mêmes dispositions anatomiques.

1. Une deuxième espèce a été attribuée au genre † *Phrynoslambrus*, † *Phrynoslambrus weinfurteri* Bachmayer, 1953 (p. 247, pl. 3, fig. 4, 4a), du Tortonien autrichien. Nous ne pensons pas que cette espèce puisse être laissée dans ce genre car de nombreux caractères la séparent de l'espèce type, † *P. corallinus* Bittner. On notera que le test de † *P. weinfurteri* n'est pas constitué de petites plaquettes perforées par des pores.

4. ANNEXES

ANNEXE A : GENRE *DEMANIA* LAURIE

Nous allons maintenant réviser d'une manière critique plusieurs espèces de Crabes xanthoïdes, qui ont été rangées dans un genre inadéquat ou disséminées dans divers genres, et les faire entrer dans un genre unique où elles constituent un petit groupe naturel. A la seule vue de leur habitus, elles apparaissent au premier abord assez différentes, mais un examen plus poussé montre l'unité du groupe en question, à savoir le genre *Demanía* Laurie, 1906. Même si l'on considère seulement la forme de la carapace et du bord antéro-latéral, l'ornementation et la morphologie des péréiopodes, on constate que, entre les deux espèces les plus éloignées, les autres se placent comme des formes intermédiaires.

C'est en 1969 (1969b, p. 234-237) que nous avons commencé à réviser le genre *Demanía*, en lui rattachant plusieurs espèces, et avons décrit une espèce nouvelle. En 1971 (1971a, p. 1074-1075), nous avons publié la liste des *Demanía* que nous avons reconnues¹.

En premier lieu, il convient d'exclure du genre américain *Lophoxanthus* A. Milne Edwards, 1879, toutes les espèces indo-pacifiques qui lui ont été rattachées de façon erronée, soit au rang de genre, soit au rang de sous-genre du genre *Xantho* Leach. Le genre *Lophoxanthus* n'est plus, de ce fait, représenté que par son espèce type, *L. lamellipes* (Stimpson, 1860) (cf. RATHBUN, 1930, p. 317, pl. 148, fig. 3, 4; HULT, 1938, p. 13; GARTH, 1946a, p. 451, pl. 77, fig. 5; 1948, p. 41; CRANE, 1947, p. 77); il s'étend sur la côte pacifique, de la côte occidentale du Mexique à l'Équateur, en même temps qu'il paraît commun aux Galapagos. Les affinités du genre *Lophoxanthus* (pl. 5, fig. 8) sont à rechercher vers le genre *Panopeus* et ses alliés, ainsi que le montre la morphologie de la première paire d'appendices sexuels mâles (fig. 27B, B1) : nous plaçons *Lophoxanthus* parmi les *Panopeinae*.

En revanche, les espèces, autres que *lamellipes*, rapportées à *Lophoxanthus* ou à *Xantho* (*Lophoxanthus*)², doivent être naturellement introduites dans le genre *Demanía* Laurie. Ce genre, à l'origine monospécifique, avec seulement une espèce de Ceylan, *D. splendida* Laurie, 1906, jamais retrouvée depuis sa description, et mal connu jusqu'à nos remarques préliminaires (cf. GUINOT, 1969b, p. 234-237; 1971a, p. 1074-1075), accueille maintenant un grand nombre d'espèces et se présente comme très homogène quant à ses caractères fondamentaux. La carapace, les péréiopodes et l'ornementation des *Demanía* montrent une variabilité certaine; néanmoins, certains traits, même superficiels, se retrouvent dans le genre ainsi unifié.

Le genre *Demanía* est défini par les caractères de son espèce type, *D. splendida* Laurie, dont le spécimen type, une femelle récoltée par HERDMAN, que nous avons examinée, se trouve au British Museum. Le Dr R. SERÈNE a découvert deux autres exemplaires au Musée de Colombo. Les principaux traits génériques de *Demanía* sont à chercher principalement sur la face ventrale, partie antérieure, et sur le plastron sternal (fig. 16A), dont nous donnons ici une figure chez une autre espèce, plus commune, semble-t-il, que les autres, *D. scaberrima* (Walker). Dans le genre *Demanía*, le pl2 est court et de nature xanthienne; le pl1 offre un aspect uniforme chez toutes les espèces, aux différences spécifiques près (cf. fig. 17).

La ressemblance de *D. splendida* avec le genre *Zosimus* Leach, en particulier avec *Z. aeneus* (Linné), tient à une sculpture quelque peu similaire de la face dorsale et des chélicèdes ainsi qu'au

1. Pendant l'élaboration du présent travail, trois espèces ont été décrites par J. S. GARTH, qui ne fait pas état de notre article de 1969 : ce sont *Demanía toxica* Garth, 1971, forme toxique originaire des Philippines, que nous mentionnons ici, ainsi que *D. alcalai* Garth, 1975, et *D. macneilli* Garth, 1976, que nous n'avons pas encore pu comparer aux *Demanía* déjà connues.

2. Le *Lophopanopeus erosus* Parisi, 1916, du Japon, placé dans le genre *Lophoxanthus* par MENZIES (1948, p. 21, pl. 4, fig. 33), est à rattacher au genre *Medaeops* Guinot, plus précisément à *M. granulatus* (Haswell) (cf. GUINOT, 1967a, p. 366).

caractère cristiforme des pattes ambulatoires : ces similitudes ne sont guère significatives et ne peuvent servir à rapprocher les deux genres.

Nous allons maintenant passer en revue toutes les espèces que nous regroupons dans le genre *Demania*, en montrant les changements de l'habitus de la carapace ainsi que du front, des péréiopodes, de l'ornementation. Nous prendrons comme point de départ *D. splendida* et nous nous écarterons progressivement de cette forme. A cette occasion nous décrirons deux espèces.

Demania splendida Laurie, 1906 (p. 397, pl. 1, fig. 8, pl. 2, fig. 1), exclusivement connue de Ceylan, a été simplement mentionnée par BALSS (1938b, p. 51), qui avait soupçonné une parenté avec son *Xantho reynaudi* var. *cultripes* Alcock, 1898, puis par BUITENDIJK (1950, p. 78) qui laisse *splendida* à part ; enfin, elle a été étudiée par SERÈNE (1969, p. 1, fig. 1, pl. 1). *D. splendida* (pl. 4, fig. 1) offre une carapace à bord antéro-latéral arrondi, seulement lobé, un front saillant sous forme de deux pointes proéminentes (pl. 4, fig. 2), des pattes ambulatoires carénées, avec notamment le carpe et surtout le propode foliacés sur p4 et p5 (pl. 4, fig. 3a). La face dorsale porte de grands lobules d'apparence polie ; des ornements squamiformes garnissent la partie postérieure de la carapace et les pinces (pl. 4, fig. 3b). Le pl1 (fig. 17A) n'est connu que chez un jeune mâle de 15 × 17 mm.

☆*Demania toxica*¹ Garth, 1971 (p. 179-183, pl. 1), espèce toxique découverte aux Philippines, est proche de *splendida* par la forme arrondie du corps (pl. 4, fig. 4) ; le front est saillant, mais sous forme de deux lobes et non de deux pointes. Il y a quelques ornements squamiformes à l'arrière de la face dorsale, mais surtout sur le carpe et la main des chélipèdes. Les pattes ambulatoires sont cristiformes comme chez *splendida*, mais aucun article ne présente un aspect foliacé comme chez cette dernière espèce. Le pl1♂ (fig. 17E) offre un lobe apical à peine incurvé et peu effilé à l'extrémité.

Demania rotundata (Serène, 1969, *apud* GUINOT, 1969b, p. 235, note) a été établie d'après trois spécimens récoltés au chalut sur les côtes de Taiwan. C'est encore une forme à carapace (pl. 4, fig. 5) tout à fait arrondie, et cela d'autant plus que le front, composé de deux lobes jointifs et peu sinueux, ne s'avance pas. Aux ornements squamiformes des autres espèces ont fait place, sur la face dorsale et sur les chélipèdes, des tubercules (à tendance localement squamiforme). Les pattes ambulatoires sont cristiformes et cylindriques, nulle part foliacées comme chez *D. splendida* ; à la différence de *D. toxica*, où il est entier et lisse, le bord supérieur du mérus porte une carène granuleuse, principalement sur le mérus de p4 et p5. Le pl1 (fig. 17C, C1) offre un lobe non repley et porte de longues soies plumeuses.

Comme nous l'avons signalé (*ibid.*, p. 235, note), nous rattachons à *D. rotundata* deux échantillons : un spécimen récolté aux Philippines (Pujada Bay, 218 fath.) par l'« Albatross » et déterminé à tort *Lophoxanthus reynaudi cultripes* par BUITENDIJK (USNM 91629) ; un exemplaire mâle, originaire de Bornéo (côte N.W.) et également déterminé *Xantho reynaudi cultripes* (BM).

Demania japonica Guinot, 1977 (1977a, p. xix, pl. 6, fig. 6). Nous avons publié avec quelque hésitation ce nom nouveau pour le *Xantho reynaudi cultripes* Sakai (*nec* Alcock, 1898), 1939, p. 461, pl. 10, fig. 2. C'est une *Demania* japonaise, que nous n'avons pas examinée et très proche de *D. rotunda* (Serène). Mais elle diffère de celle-ci par le corps encore plus arrondi, notamment par le dernier lobe antéro-latéral absolument dénué de pointe ou saillie, complètement arrondi, et par p5 dont le propode et le carpe sont, semble-t-il, plus courts, plus trapus, un peu foliacés (pl. 4, fig. 6). *D. japonica* est signalée par SAKAI (*loc. cit.*) comme vivant entre 100 et 200 m. On ne peut savoir à quelle espèce appartient le *Xantho cultripes*, de mer de Chine orientale, cité par TAKEDA et MIYAKE (1968b, p. 553) qui se réfèrent non seulement à ALCOCK, 1898, mais aussi à SAKAI, 1939.

A l'inverse des précédentes, les espèces de *Demania* révisées ci-après ont un bord antéro-latéral non plus simplement fissuré et orné de lobes jointifs mais découpé en dents souvent proéminentes.

Demania reynaudi (H. Milne Edwards, 1834, p. 392) a été récoltée dans l'océan Indien par REYNAUD, d'où son nom originel de *Xantho Reynaudii*. Le type, étiqueté « mer des Indes », est conservé au Muséum à Paris (MP-B3027S). Il s'agit d'une espèce mal connue, parce que non figurée ; ODHNER (1925, p. 79, 81), qui a identifié *Xantho reynaudi* à *X. scaberrimus* Walker, 1887, a ouvert la voie à une synonymie erronée, empruntée encore récemment par TAKEDA et MIYAKE (1969a, p. 456) à propos d'une *Demania* de Taiwan dont nous ne pouvons reconnaître l'identité. Les deux espèces sont pourtant bien distinctes. *D. reynaudi* (pl. 5, fig. 1) offre une face dorsale à régions bosselées, couvertes d'ornements à tendance squamiforme, et un bord antéro-latéral armé

1. L'astérisque indique que l'espèce n'a pas été examinée.

de dents triangulaires et tuberculeuses ; les pinces sont garnies sur le carpe et le propode de tubercules assez forts mais émoussés, un peu squamiformes, ailleurs plus proéminents ; les pattes ambulatoires (de p2 à p5), cylindriques et à la surface d'aspect chagriné, ont sur le mérus une rangée caractéristique de grosses dents arrondies.

Demania squamosa Guinot 1977 (1977a, p. 20, fig. 77D, D1, pl. 7, fig. 2). Deux spécimens (pl. 5, fig. 2), signalés par ANDRÉ (1931, p. 649) du golfe du Tonkin (Donghoi) sous le nom de *Medaeus Reynaudi*, sont très proches de *reynaudi* mais en diffèrent notamment par les dents antéro-latérales plus arrondies, par la face dorsale ornée d'éléments plus aplatis, notablement émoussés. Les pinces et les pattes ambulatoires sont analogues à celles de *reynaudi* ; les dents du mérus de p2 à p5 semblent cependant un peu moins élevées et non dirigées vers l'avant. L'apex du pl1♂ (fig. 17D, D1) offre un lobe replié et porte quelques longues soies plumeuses. Nous avons donné le nom de *squamosa* à cette *Demania*.

A certains égards, ces deux spécimens rappellent *D. baccalipes* (Alcock) (cf. *infra*), mais la carapace de *squamosa* demeure plus sculptée ; des ornements squamiformes, émoussés mais presque partout présents, garnissent la région gastrique, qui n'est donc pas lisse comme sur notre *D. baccalipes*? du détroit de Malacca (pl. 4, fig. 9). Tant que le type cingalais de *baccalipes* n'aura pas été retrouvé ou, à la rigueur, qu'un échantillon topotypique n'aura pas été découvert, le statut de cette espèce restera incertain.

Demania scaberrima (Walker, 1887, p. 109, 115, pl. 7, fig. 1-4), décrite de Singapour sous le nom de *Xantho scaberrimus*, a été relativement plus souvent récoltée que les autres espèces. Par la forme générale de sa carapace, elle ressemble beaucoup à *reynaudi* mais, en revanche, des différences importantes affectent l'ornementation. La face dorsale de *D. scaberrima* (pl. 5, fig. 5-7) porte des tubercules pointus sur les bords, un peu squamiformes au centre, gros et arrondis postérieurement ; les tubercules des pinces sont bien séparés et aigus, nulle part émoussés. Les pattes ambulatoires sont assez abondamment ornementées : mérus de p2 à p4 caréné, dentelé distalement ; mérus de p5 armé de dents petites mais pointues ; carpe et propode de p2 à p5 garnis sur le bord supérieur de dents aiguës, parfois réunies par deux ou même trois, d'où un aspect tronqué ; surface des articles (sauf le mérus de p2 à p4) couverte de granules ou d'aspérités ; propode de p5 avec le bord inférieur arqué et donc d'aspect légèrement foliacé.

L'une des variations rencontrées chez *D. scaberrima* concerne le bord des pattes ambulatoires, où les dents ont tendance à se fusionner plus ou moins jusqu'à ne former que 2-3 larges dents ou même une carène presque entière (fig. 16B-E, concernant un grand *Xantho scaberrimus* de Nagasaki, déposé au Musée de Copenhague). La présence d'une carène fait que la largeur de certains articles des pattes peut sembler plus grande sur les exemplaires ainsi caractérisés que chez ceux où les dents demeurent séparées, et un aspect foliacé peut en découler (fig. 16E). La symétrie n'est pas la règle, l'ornementation des pattes à gauche et à droite n'étant pas similaire. CHEN (1933, p. 102) indique sur des *scaberrimus* de Ceylan (mais s'agit-il bien de *scaberrimus* ?) une asymétrie marquée de la crête des pattes ambulatoires.

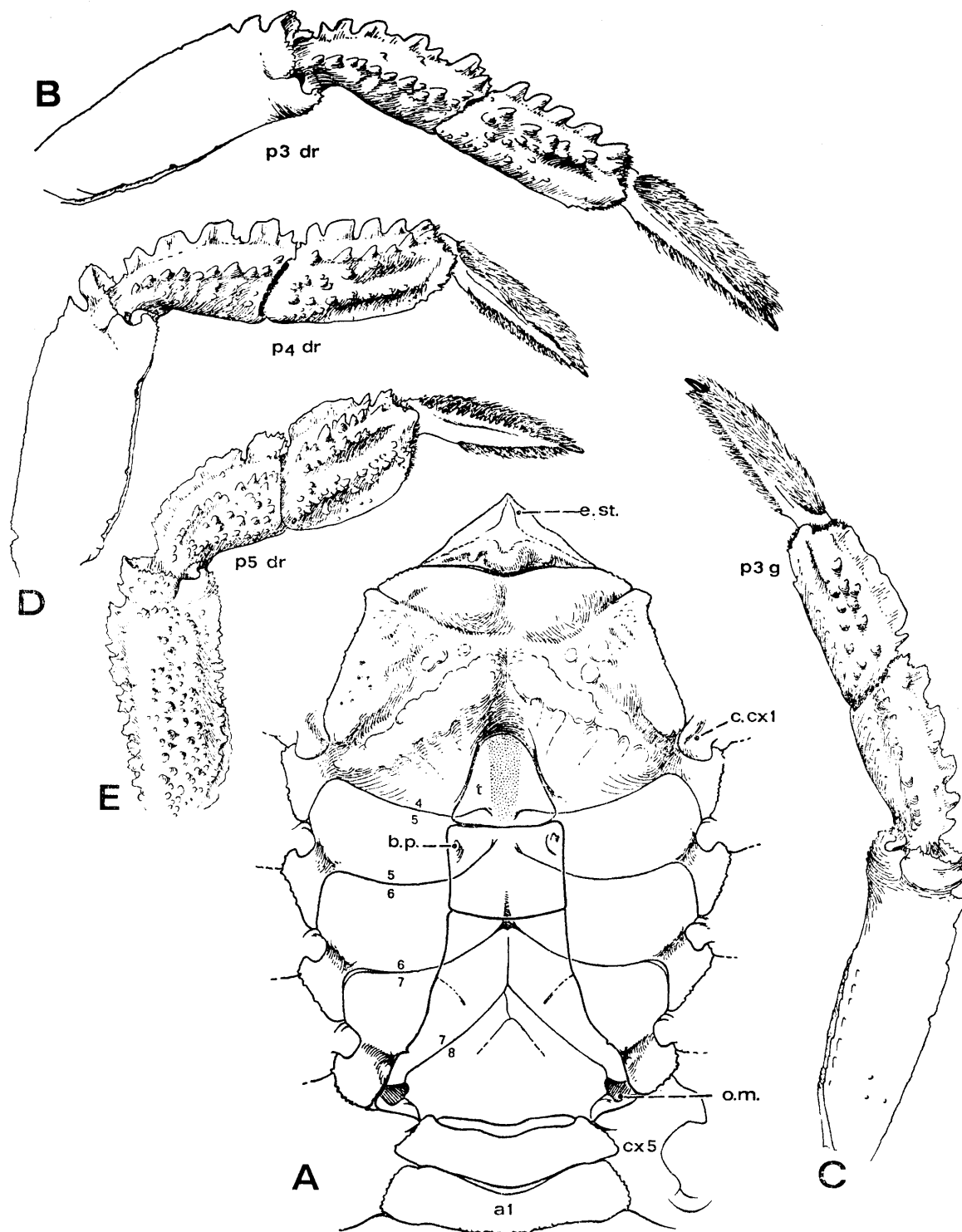
L'ornementation de la face dorsale ne semble pas absolument conforme chez tous nos échantillons, de provenances diverses : elle est plus ou moins saillante et arrondie, localement vermiculée (par fusion de tubercules) ou un peu squamiforme. Sur un même spécimen, les dents antéro-latérales peuvent être plus marquées à droite qu'à gauche, par exemple chez le *Xantho (Lophoxanthus) scaberrimus* (♂ 46 × 59 mm, East coast of the Malay Peninsula) (ZMA) déterminé par DE MAN (1929, p. 108) et figuré ici (pl. 5, fig. 6).

Chez *Demania scaberrima*, le pl1♂ (fig. 17B, B1) offre un lobe apical allongé et incurvé.

Le *Xantho Reynaudi* (nec H. Milne Edwards) de DE MAN (1892, p. 226), récolté par DABRY en Chine (MP), et ceux de SAKAI (1936, p. 149, fig. 71 ; 1939, p. 461, pl. 90, fig. 1), du Japon, sont probablement des *D. scaberrima*.

☆*Demania baccalipes* (Alcock, 1898, p. 117) et ☆*D. cultripes* (Alcock, 1898, p. 117), décrites toutes deux comme des « variétés » de *Xantho (Lophoxanthus) scaberrimus*, sont des espèces mal connues parce que brièvement décrites, non illustrées, peut-être rares. A notre avis, elles doivent prendre le rang d'espèces dans le genre *Demania* char. emend.

D'après la description originale, faite uniquement par comparaison à *Xantho scaberrimus*, *Demania baccalipes* apparaît bien plus proche de *D. reynaudi* que *D. scaberrima*. Malgré nos recherches, nous n'avons pas retrouvé les syntypes de *baccalipes*, originaires de Ceylan ; un doute demeure donc quant aux véritables caractères de cette espèce et quant à ses différences par rapport aux espèces les plus proches, à savoir *D. reynaudi* et *D. squamosa*. Sur la photographie publiée ici (pl. 4, fig. 9) (grâce à l'obligeance du Dr SERÈNE) du *Lophoxanthus reynaudi* var. *baccalipes* signalé par BALSS (1948b, p. 51) puis par BUITENDIJK (1950, p. 77) dans le détroit de Malacca (déposé au Musée de Singapour), apparaissent les caractéristiques mentionnées par ALCOCK.



Encore plus que chez *D. reynaudi*, l'ornementation est émoussée, surtout au milieu de la carapace où la surface semble presque lisse. Le mérus des pattes ambulatoires porte des dents accusées, tandis que le carpe et le propode ne sont munis que d'élévations rugueuses, tout comme chez *reynaudi*.

Demania cultripipes (Alcock, 1898), dont un spécimen (pl. 4, fig. 7) récolté à Singapour a été déposé au Zoological Survey of India (ZSI 4733/9), est très voisine de *D. baccalipes* en raison du caractère émoussé de ses ornements et des portions presque lisses de sa carapace. En revanche, le bord supérieur des pattes ambulatoires est transformé en une carène aiguë et entière, et la surface de ces appendices, dénuée de toute ornementation, est absolument lisse. Un autre exemplaire, également originaire de Singapour, est connu (cf. pl. 4, fig. 8). Nous avons récemment donné au *Xantho cultripipes* japonais de SAKAI (1939, p. 461, pl. 90, fig. 2) le nom nouveau, *D. japonica*. *D. cultripipes* diffère essentiellement de *D. japonica* par l'ornementation beaucoup moins fournie sur la face dorsale et par la présence de dents marquées sur le bord antéro-latéral.

Demania intermedia Guinot (1969b, p. 236, fig. 9, 17), dont l'holotype (pl. 5, fig. 3) originaire de Nouvelle-Guinée est déposé au Musée de Cambridge, pourrait être considéré comme une *D. scaberrima* élargie, peu bombée, à la face dorsale superficiellement sillonnée, plus finement granuleuse, aux dents antéro-latérales pointues au lieu de triangulaires, au front presque droit, aux pattes ambulatoires carénées, à la surface granuleuse, au p1♂ terminé par un lobe moins allongé.

Demania aff. *intermedia* (cf. GUINOT, 1969b, p. 237, fig. 18), qui se distingue d'*intermedia* surtout par les deux dernières dents antéro-latérales à peine saillantes et par les pattes ambulatoires serrulées sur le bord supérieur, devra probablement être dotée d'un nom nouveau lorsque seront découverts d'autres échantillons que le seul exemplaire, femelle et incomplet, en notre possession (pl. 5, fig. 4).

Ainsi conçu, le genre *Demania* Laurie apparaît comme très éloigné du genre *Lophoxanthus* et, si les deux genres sont xanthoïdes, le premier n'appartient nullement aux Panopeinae, qui, à notre sens, doivent accueillir le genre américain. Les affinités du genre *Demania* sont sans doute à chercher au voisinage du genre *Xanthias* Rathbun, ce qui le place dans une tout autre unité taxonomique que *Lophoxanthus*. Le genre *Demania* nous montre, quant à la forme de la carapace, à l'ornementation, et quant à l'armature des pattes ambulatoires, un buissonnement des formes. Une situation analogue se présente dans des lignées voisines.

ANNEXE B : GENRE LOPHOZOZYMUS A. MILNE EDWARDS

Le genre xanthoïde *Lophozozymus* A. Milne Edwards, 1863, est un genre indo-pacifique assez homogène où toutes les espèces sont caractérisées par un bord antéro-latéral mince et cristiforme, découpé en dents plus ou moins saillantes, souvent carénées. Le nombre de dents est constant, c'est-à-dire de quatre, mais la première peut consister en un lobe arrondi, qui ne rejoint pas l'angle exorbitaire (*L. pulchellus*). Par ailleurs, on peut distinguer deux types d'espèces : celles où la première dent est séparée de l'angle exorbitaire par un hiatus, souvent très net (par exemple chez *L. pictor*) et celles où il y a continuité, sans hiatus, entre l'orbite et le bord de la carapace. A noter que la plupart des espèces connues portent aussi une crête plus ou moins tranchante le long des bords (surtout sur le bord supérieur) des pattes ambulatoires et parfois aussi sur le bord supérieur du propode des chélipèdes.

BUITENDIJK (1960, p. 292-299) a reconnu sept espèces dans le genre. A notre avis, le genre *Lophozozymus* en compte beaucoup plus : nous avons rétabli deux espèces presque oubliées : *L. superbus* (Dana) et *L. glaber* Ortmann, et décrit deux espèces nouvelles : *L. guezeti* et *L. evestigatus*. Notre révi-

FIG. 16. — Le genre *Demania* Laurie.

- 16 A. Sternum thoracique dans le genre *Demania* Laurie, plus précisément chez *D. scaberrima* (Walker), ♂ 46 × 63,5 mm, Nagasaki, J. JORDAN coll., ODNER det. *Xantho vermiculatus* (UZMC) (× 3,5). (Pilosité non représentée).
 16 B-E. *Demania scaberrima* (Walker). Pattes ambulatoires (× 2) d'un ♂, 46 × 63,5 mm, Nagasaki (même spécimen que sur la figure A). B, C, p3 du côté droit et du côté gauche, montrant la fusion plus ou moins accentuée des dents, d'où l'asymétrie, notamment de la crête du bord supérieur du propode ; D, p4 droit ; E, p5 droit : à noter l'aspect semi-foliacé du propode.

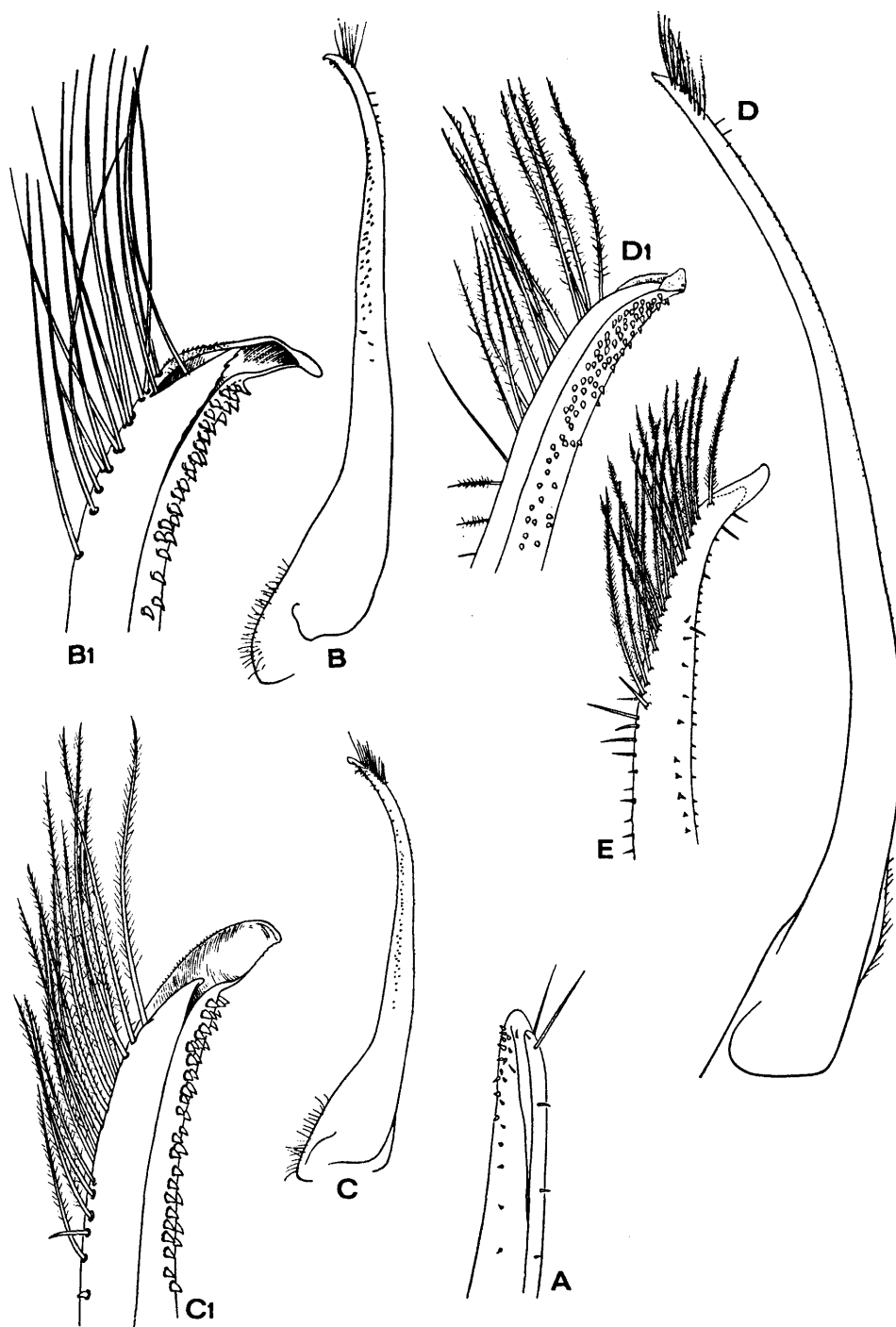


FIG. 17. — Premier pléopode sexuel mâle dans le genre *Demania* Laurie.
A, *Demania splendida* Laurie, ♂ juvénile 15 × 17 mm, Yenkali Reef. D'après SERÈNE, 1969, fig. 1 : pl1 (× 65) ; B, B1, *Demania scaberrima* (Walker), ♂ 46 × 68,5 mm, Nagasaki, J. JORDAN coll., ODHNER det. *Xantho scaberrimus* (UZMC) : B, pl1 (× 5) ; B1, *id.*, extrémité (× 30) ; C, C1, *Demania rotundata* (Serène apud GUINOT), holotype, ♂ 33 × 41 mm, Taiwan, Keelung, SERÈNE det. ? *Xantho rotundatus* (MP) : C, pl1 (× 5) ; C1, *id.*, extrémité (× 35) ; D, D1, *Demania squamosa* Guinot, holotype, ♂ 43 × 56,5 mm, Nord Annam, Donghoi, M. CHEVEY coll., ANDRÉ det. *Medaeus Reynaudi* (MP) : D, pl1 (× 8) ; D1, *id.*, extrémité (× 30) ; E, *Demania toxica* Garth, holotype, ♂ 43,1 × 51,9 mm, Philippines, île Negros : pl1, extrémité (× 30). D'après GARTH, 1971, pl. 1, fig. 6.

sion n'est pas tout à fait complète car certaines espèces nous manquent ; l'examen d'un matériel important de chaque espèce est plus que jamais indispensable, car nous avons constaté la variabilité de certains caractères : un même individu présente des différences de part et d'autre de l'axe du corps, notamment dans les crêtes du bord antéro-latéral de la carapace ou du chélicépède, et aussi dans les lobes frontaux, la lobulation de la face dorsale, etc. Il est certain que la coloration, très remarquable et bien conservée chez certaines formes en alcool, est ici un bon critère de discrimination.

Lophozoyimus incisus (H. Milne Edwards, 1834), dont nous avons examiné le spécimen type (« *Xantho incisus*, mers de l'Australie », 1 ♀ 22 × 36,5 mm) ainsi que d'autres exemplaires, est caractérisé principalement par : une face dorsale lobulée, les lobules portant quelques ponctuations et étant soulignés en avant par une bordure localement cristiforme, longée de soies ; par l'absence d'hiatus entre l'angle exorbitaire et le premier lobe antéro-latéral ; par les deux premiers lobes antéro-latéraux plutôt arrondis, et les deux suivants aigus et carénés ; par la surface du carpe et du propode des chélicépèdes couverte de granules, entremêlés de soies ; par un lobe cristiforme, tronqué (pratiquement non bifide) à l'angle antéro-interne du carpe des chélicépèdes ; par une crête le long du bord supérieur de la main ; par des pattes ambulatoires très larges et trapues, à bords tranchants et cristiformes, frangés de soies. Le spécimen figuré ici (p. 7, fig. 5, 5a), déjà vu par BUITENDIJK en 1960 (p. 295), a été comparé au type conservé dans la collection sèche du Muséum.

Lophozoyimus superbus (Dana, 1852) (1852b, p. 74 ; 1852c, p. 167 ; 1855, pl. 8, fig. 5 : sous le nom de *Xantho superbus*, archipel des Tuamotu) a été mis en synonymie (avec doute) avec *L. incisus* par DE MAN (1888, p. 268), par ALCOCK (1898, p. 107), et par BUITENDIJK (1960 p. 296). Actuellement, l'existence de cette espèce polynésienne semble oubliée, sauf par HOLTHUIS (1953, p. 23) qui signale un spécimen dans la même région. Or, à notre avis, l'espèce de DANA est valide : en effet, une femelle de 19 × 30,6 mm, récoltée à Muruora par Y. PLESSIS en 1965, correspond au *superbus* de DANA et non à *L. incisus*. Les différences les plus importantes sont : chez *superbus* Dana, carapace plus plate, presque déprimée ; lobulation de la face dorsale davantage sous forme de crêtes granuleuses que de reliefs tabulaires ; test moins érodé — ponctué et plus uniformément sétifère ; deux premiers lobes antéro-latéraux triangulaires ; à l'angle antéro-interne du carpe des chélicépèdes, un lobe nettement bifide, avec deux dents bien individualisées, l'antérieure étant la plus forte ; bord inférieur et face interne de la main beaucoup plus granuleux que chez *incisus* ; pattes ambulatoires trapues, cristiformes comme chez *incisus*. Notons déjà ici que le *L. superbus* de A. MILNE EDWARDS, 1873 (*nec* Dana) est *L. edwardsi* Odhner, 1925 (*cf. infra* et pl. 7, fig. 3, 3a). Les *L. superbus* polynésiens de NOBILI (1907, p. 388) correspondent aussi à *L. edwardsi* Odhner.

Lophozoyimus guezei Guinot, 1977 (1977a, p. xxv, fig. 78A, A1, pl. 30, fig. 6, 6a). Nous avons décrit cette espèce pour trois grands spécimens récoltés à La Réunion par M. GUÉZÉ (1 ♂ 48 × 77 mm, qui constitue le lectotype ; 1 ♀ 48 × 77 mm, 1 ♀ ovigère 44 × 71 mm). Proches par le faciès et par de nombreux caractères de *L. incisus*, dont les spécimens examinés par nous sont bien plus petits, *L. guezei* a comme caractères particuliers : en premier lieu, la grande taille de la carapace (pl. 7, fig. 6) ; les lobules dorsaux ni ponctués ni érodés, formant des massifs vastes (notamment 2L ; par ailleurs, la limitation entre les régions gastrique et cardiaque faible ou nulle, alors qu'un sillon très net divise ces deux régions chez *incisus*), saillants, à bord antérieur parfois finement denticulé (5L, 4L), séparés par une pilosité épaisse ; présence de lobes 2F ; première dent antéro-latérale très longue et avec un bourrelet distal ; les dernières dents aiguës et carénées ; le carpe des chélicépèdes orné d'éléments en grande partie squamiformes et vermiculés ; à l'angle antéro-interne de ce dernier deux saillies ayant un aspect curieux, l'une extrêmement forte, piriforme, et l'autre plus petite et pointue ; main avec la face externe munie de granules perliformes jusque sur le bord inférieur et, sur le bord supérieur, une crête épaisse ; dent infra-orbitaire interne (pl. 7, fig. 6a) triangulaire et saillante, formant un angle très ouvert avec la dent infra-orbitaire externe, obtuse (le bord infra-orbitaire forme un bourrelet à courbure régulièrement arrondie chez *incisus* : pl. 7, fig. 5a) ; les pattes ambulatoires formées d'articles courts, trapus, à bords carénés et garnis de soies serrées comme chez *L. incisus* ; pl1♂ : *cf. fig. 18A, A1*.

Il ne semble pas que tous ces caractères, et notamment la conformation du bord infra-orbitaire, puissent être mis en rapport avec la grande taille des trois spécimens sur lesquels nous fondons l'espèce. Au regard de la lobulation de la face dorsale et des deux pointes saillant sur le carpe du chélicépède, le *L. incisus* japonais figuré par SAKAI (1939, p. 452, pl. 98, fig. 2), qui est encore plus grand (82 mm de large), que nos *guezei*, paraît plus proche de notre espèce que de *L. incisus*. Une vérification s'impose pour identifier avec certitude le *Lophozoyimus* de SAKAI.

Lophozoyimus cristatus A. Milne Edwards, 1867 (p. 272 ; 1873, p. 203, pl. 6, fig. 4), dont le spécimen type, néo-calédonien, est déposé au Muséum (MP-B2895S), offre une carapace beaucoup moins lobulée que les

espèces précédentes, la face dorsale n'étant sillonnée que par quelques lignes granuleuses. Le bord antéro-latéral est plus mince, plus tranchant, avec les deux premières dents antéro-latérales pointues (la première s'avancant jusqu'à la hauteur du front et il n'y a pas d'hiatus entre celle-ci et l'angle exorbitaire, contrairement à ce qu'indique BUITENDIJK dans sa clef : 1960, p. 299). Sur le chélipède, le lobe antéro-interne du carpe est très proéminent et bifide ; la face externe de la main ne porte des granulations que sur la moitié supérieure, bordée par une crête entière, la partie inférieure étant lisse. Les pattes ambulateires sont cristiformes et sétifères. La coloration est remarquable ainsi que l'indique la description originale : « pourpre violacé, avec des taches jaunâtres assez régulières ». Le spécimen topotypique, de Nouvelle-Calédonie, que nous figurons ici (pl. 7, fig. 1), récolté au cours de l'Expédition Singer-Polignac (SALVAT coll., Uvea, platier), présente en alcool une coloration orangée et des taches blanchâtres. *L. cristatus* a été signalé en d'autres régions de l'Indo-Pacifique, mais il serait utile de revoir les déterminations.

Lophozozymus pictor (Fabricius, 1798), auquel ont été rattachés de nombreux synonymes (cf. BUITENDIJK, 1960, p. 297, fig. 7c, *pro parte*), a été fréquemment signalé, surtout en Indonésie et en Australie (cf. CAMPBELL et STEPHENSON, 1970, p. 277). Il s'agit d'une espèce de grande taille, à la carapace (pl. 7, fig. 4) lisse, à peine lobulée, presque glabre (sétifère seulement sur les bords). Le bord antéro-latéral est armé d'un premier lobe arrondi, séparé de l'angle exorbitaire par un large hiatus, d'un deuxième lobe plus pointu et à bord cristiforme, et de deux dernières dents, carénées. Les chélipèdes sont lisses et inermes, à l'exception du lobe bifide à l'angle antéro-interne du carpe et de la crête, très accusée et surtout proximale, sur le bord supérieur de la main. Les pattes ambulateires sont cristiformes et frangées de longues soies. La coloration, particulière, se conserve en alcool : des taches claires, petites et nombreuses, se détachant sur un fond orangé-rougeâtre.

Lophozozymus edwardsi Odhner, 1925, p. 82 (nom. nov. pro *L. superbus* A. Milne Edwards, 1873, nec *Xantho superbus* Dana, 1852) : cf. GUINOT, 1977a, p. xxvii, pl. 30, fig. 3, 3a. Une partie des *Lophozozymus superbus* néo-calédoniens d'A. MILNE EDWARDS (1873, p. 205) appartient à une espèce distincte de celle de DANA (cf. sous *L. superbus*) selon l'avis de DE MAN (1888, p. 269, note, pl. 10, fig. 3b) puis d'ODHNER (*loc. cit.*), qui lui donne un nom nouveau. Les syntypes de *L. edwardsi* se trouvent au Muséum à Paris parmi les *Lophozozymus* de Nouvelle-Calédonie déterminés *superbus* par A. MILNE EDWARDS : nous avons choisi un lectotype, un ♂ de 24,4 × 41 mm récolté par M. BANARÉ (MP-B3011S). *L. edwardsi* (pl. 7, fig. 3) ressemble à *L. pictor* par l'aspect général de la carapace et du bord antéro-latéral (hiatus entre la première dent et l'angle exorbitaire) ; néanmoins, chez *edwardsi*, sillons et lobules sont plus marqués et, par ailleurs, le test apparaît ponctué vers les bords dans la région antérieure. Les chélipèdes d'*edwardsi* (pl. 7, fig. 3a) sont proches de ceux de *L. pictor* mais la crête du bord supérieur du propode est plus obscure, surtout dans la partie distale, et la face externe de la main est creusée de ponctuations. Le sternum, aussi, est ponctué chez *edwardsi*, plus lisse chez *pictor*. Les pattes ambulateires trapues et larges (surtout le mérus) sont longées par une crête très élevée sur le bord supérieur chez *L. pictor*, tandis que chez *L. edwardsi* elles sont plus grêles et ornées de crêtes plus basses. Enfin, aucun réseau consistant en taches sur fond coloré (*L. pictor*) n'a été signalé chez *edwardsi*.

Lophozozymus pulchellus A. Milne Edwards, 1867 (p. 273 ; 1873, p. 205, pl. 6, fig. 3) est une espèce joliment colorée, dont la face dorsale est ornée d'un fin réseau de lignes rouges, remplacé par des taches sur les régions hépatique, épibranchiale et cardiaque antérieure, et dont la paume des chélipèdes et les articles des pattes ambulateires sont traversés par une large bande rouge. Deux spécimens néo-calédoniens de la collection sèche du Muséum peuvent être considérés comme les syntypes de l'espèce mais nous figurons plutôt un spécimen encore coloré, couvert d'un tomentum ras sur la carapace et les pattes, récolté à Dar-es-Salaam par J. R. HEATH (pl. 8, fig. 5). Le bord antéro-latéral forme un arc arrondi dans sa fraction antérieure et ne rejoint pas l'angle exorbitaire ; suivent trois dents, les deux dernières acuminées et carénées. La face dorsale est finement tuberculée dans sa partie antérieure ; en outre, elle est parcourue de crêtes granuleuses, caractéristiques. Les chélipèdes sont granuleux et inermes (sauf la dent bifide à l'angle antéro-interne du carpe) ; la pince est dépourvue de crête, plutôt trapue et terminée par des doigts allongés et minces, croisant fortement. Les pattes sont cylindriques, surmontées d'une crête fine et tranchante.

Lophozozymus dodone (Herbst, 1801, p. 37, pl. 52, fig. 5), décrit de l'océan Indien occidental, comporte un synonyme à peu près certain, le *Xantho radiatus* H. Milne Edwards, 1834 (p. 398), originaire de l'île Maurice, ainsi que l'ont affirmé HILGENDORF (1879, p. 789), puis DE MAN (1888, p. 270, pl. 10, fig. 2) après confrontation des types respectifs. Les syntypes de *radiatus* = *dodone* sont déposés au Muséum (MP-B2902S et MP-B2903S). Il s'agit d'une espèce de petite taille (pl. 8, fig. 1), au bord antéro-latéral armé antérieurement d'un lobe arrondi suivi de trois dents, à la face dorsale lobulée, aux pinces très caractéristiques : main très globuleuse munie de ponctuations et de rugosités très nettes ; sur le carpe, de gros granules, entremêlés de poils ; doigts très courts, avec le doigt mobile recourbé (pl. 8, fig. 1a).

Lophozozymus glaber Ortmann, 1893 (p. 457), originaire des îles Fidji et décrit à l'origine comme une variété lisse de *L. dodone* (Herbst), est une espèce mal connue, au sujet de laquelle des confusions semblent avoir été faites. A notre avis, *glaber* qui offre une carapace et des chélicèdes d'une morphologie analogue à celle rencontrée chez *L. dodone*, se distingue surtout de cette dernière par ses pinces pratiquement glabres et lisses (à tout le moins, des granules très atténués). Les carènes de la main (bord inférieur) et des pattes ambulateurs seraient moins aiguës chez *glaber*; les dents antéro-latérales seraient moins émoussées. Nous figurons ici (pl. 8, fig. 2, 2a) un spécimen déterminé à tort *L. dodone* par FOREST et GUINOT (1961, p. 54, fig. 39a, b).

Lophozozymus evestigatus Guinot, 1977 (1977a, p. xxviii, pl. 31, fig. 3, 3a). Nous avons décrit cette espèce pour des Crabes de l'ancienne collection sèche du Muséum déterminés *Xantho radiatus* par A. MILNE EDWARDS (1862, p. 4) et qui ne correspondent pas au *Xantho radiatus* H. Milne Edwards, 1834, lequel est en fait *L. dodone* (Herbst). L'holotype de *L. evestigatus* (pl. 8, fig. 3, 3a) est le ♂ de 13 × 20 mm de l'île Bourbon, étiqueté *radiatus* et déposé au Muséum (MP-B2905S); un autre échantillon, également identifié *radiatus* et récolté à Zanzibar par M. L. ROUSSEAU (MP-B2904S, *pro parte*), représente aussi *evestigatus*. Cette espèce, très proche à la fois de *L. dodone* et de *L. glaber* par sa petite taille et son faciès, par la forme de sa carapace, sa lobulation et les principaux traits de ses péréiopodes, se distingue par la carapace plus large, moins déprimée près des régions latérales; par la pince beaucoup moins globuleuse, c'est-à-dire à main moins haute, moins renflée et à doigts plus allongés. Chez *evestigatus*, le bord inférieur du propode est concave (au lieu de convexe chez *dodone* et *glaber*), avec un creux très prononcé près du doigt fixe; sur le bord supérieur, il y a non pas une crête continue mais seulement une crête proximale épaisse et anguleuse, s'atténuant ensuite. La face externe du carpe et de la main est distinctement rugueuse et ponctuée (ce qui sépare *L. evestigatus* de *L. simplex*: cf. *infra*).

☆*L. intonsus*¹ (Randall, 1840), espèce connue seulement du Pacifique central (notamment des Hawaii), rappellerait *L. pictor* par la forme de la carapace et du bord antéro-latéral, la première dent étant séparée de l'angle exorbitaire par un hiatus. *L. intonsus* (pl. 8, fig. 4) se distingue des autres espèces du genre par la présence de quatre crêtes longitudinales sur la face externe de la main du chélicède. Les pattes ambulateurs, relativement peu élargies (en particulier, le mérus peu trapu), n'apparaissent que peu ou pas cristiformes et offrent une pilosité touffue. Les figures de RATHBUN (1906, p. 846, fig. 8, pl. 8, fig. 8) et d'EDMONDSON (1962a, p. 230, fig. 3, e) ne montrent pas exactement les mêmes caractéristiques.

Restent deux espèces que nous n'avons pas examinées et qui sont rarement signalées: de petite taille, elles semblent peu éloignées de *L. dodone* et de ses proches. Ce sont:

☆*Lophozozymus simplex* de Man, 1888 (p. 271, pl. 10, fig. 3; cf. BUITENDIJK, 1960, p. 299, clef), décrit d'Amboine et que nous reproduisons ici (pl. 8, fig. 6, 6a); les pinces semblent moins larges et plus allongées que chez *L. dodone* et, en outre, lisses et glabres.

☆*Lophozozymus rathbunae* = *L. rathbuni* Ward, 1942 (p. 85) nom. nov. pro *L. dodone* de RATHBUN (*nec* Herbst), 1906 (p. 846, pl. 8, fig. 2), originaire des Hawaii, qui serait voisin de *L. glaber*. A noter qu'EDMONDSON (1925, p. 52; 1962a, p. 230, fig. 3f) signale des petits *Lophozozymus* hawaïens sous le nom de *dodone* en indiquant correctement « wrist and hand granular ».

ANNEXE C : GENRE GLYPTOXANTHUS A. MILNE EDWARDS

Nous allons brièvement réviser le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, 1879, chez lequel la sculpture particulière de la carapace, des appendices et aussi de certaines parties de la face ventrale, notamment du sternum thoracique, constitue un caractère générique.

Jusqu'à présent, tous les auteurs n'étaient pas d'accord pour considérer *Glyptoxanthus* comme distinct d'*Actaea* de Haan, soit le confondant avec ce dernier, soit le tenant pour un sous-genre (ODHNER, 1925; MONOD, 1956; SERÈNE, 1961-1962). Pour les auteurs américains, notamment RATHBUN (1930, p. 263-268), GARTH (1939a, b; 1946a), ainsi que pour BOUVIER (1922), *Glyptoxanthus* est un genre valide. En 1967 (1967b), nous avons proposé la franche séparation des *Glyptoxanthus*.

1. L'astérisque indique que l'espèce n'a pas été examinée.

Les structures sont extrêmement constantes chez toutes les espèces du genre : orbites petites et rondes ; front bilobé, avec une échancrure médiane qui, généralement, permet au proépistome de venir au contact du sillon médio-antérieur de la face dorsale ; article basal antennaire s'avancant assez profondément entre le rebord sous-frontal et la dent orbitaire ; flagelle inclus dans l'hiatus orbitaire ; épistome petit ; crêtes antérieures du cadre buccal saillantes, nettement incisées latéralement ; mxp3 érodé, avec une échancrure marquée sur le bord antérieur du mérus ; exopodite trapu, avec la partie distale défléchie ; chélipèdes égaux, doigts à pointe émoussée ; ankylose plus ou moins accentuée à l'articulation basis-ischion, mais ligne de suture toujours présente. Le pl1♂ offre une morphologie remarquablement homogène chez les diverses espèces : assez fort, allongé, dépourvu de soies (seulement des tubercules et, parfois, deux courtes soies apicales), avec apex jamais effilé mais au contraire large, tronqué, et avec ouverture terminale (cf. *G. erosus* : fig. 18D, D1 ; *G. cavernosus* : fig. 18C, C1, C2 ; *G. angolensis* : fig. 18B, B1 ; *G. vermiculatus* : fig. 18F ; *G. corrosus* : fig. 18E). En ce qui concerne les caractères très particuliers du sternum thoracique, de la cavité abdominale, de l'appareil bouton-pression, notamment chez la femelle, voir sous ces rubriques.

Le genre *Glyptoxanthus* compte cinq espèces atlantiques, à savoir trois espèces ouest-africaines (*angolensis* ; *corrosus* ; *cavernosus*) et deux espèces est-américaines (*vermiculatus* ; *erosus*, l'espèce type) ; trois espèces pacifiques, sur la côte américaine et aux Galapagos (*labyrinthicus* ; *meandricus* ; *hancocki*) ; et, peut-être, une espèce en mer Rouge (*meandrinus*). Il est facile de discerner les « espèces sœurs » qui se retrouvent dans les zones éloignées, de part et d'autre de l'Atlantique ou sur les deux rives du continent américain.

Glyptoxanthus vermiculatus (Lamarck, 1818) est mal connu. On ignore la patrie d'origine de l'échantillon qui a servi à sa description et la localisation exacte de l'espèce. Des confusions nombreuses ont été faites à son sujet ; c'est pourquoi il est nécessaire de rectifier certains points. Les deux exemplaires décrits par LAMARCK (1818, p. 271), revus par H. MILNE EDWARDS (1834, p. 391), sont déposés dans la collection sèche du Muséum avec l'étiquette « ? Floride ». Nous publions une photographie (pl. 6, fig. 6) du spécimen mâle que nous avons choisi comme lectotype (cf. GUINOT, 1977a, p. xxi, fig. 78F, pl. 8, fig. 6). Le fait que LAMARCK et H. MILNE EDWARDS n'aient point indiqué de provenance amènera ODHNER (1925, p. 57) à supposer que *vermiculatus* est indo-pacifique et non américain (cf. sous *G. meandrinus*). Or nous pouvons établir avec certitude que *vermiculatus* vit sur la côte est-américaine, et plus précisément aux Antilles. En effet, les trois *Xantho vermiculatus* signalés par DESBONNE (in DESBONNE et SCHRAMM, 1867, p. 27) de la Guadeloupe et qui se trouvent actuellement au Muséum, sont conformes au *vermiculatus* décrit par LAMARCK. Ils n'appartiennent pas à *G. erosus* (Stimpson) ainsi que l'a cru, à tort, A. MILNE EDWARDS en 1879 (p. 254) ; précédemment, en 1868 (1868a, p. 49), ce même auteur écrivait pourtant : « le *Xantho vermiculatus* des Antilles... », et ne se trompait pas. La présence de *vermiculatus* est donc assurée aux Antilles. RATHBUN (1930, p. 266, pl. 108, fig. 4, pl. 109) signale *vermiculatus* à Curaçao mais, sans doute induite en erreur par A. MILNE EDWARDS (1868a, p. 49) et par ODHNER (1925), confond *vermiculatus* avec *Actaea angolensis* Brito Capello. Le *Glyptoxanthus vermiculatus* rapporté de Cuba par BOONE (1930b, p. 125, pl. 39) nous paraît mal déterminé et serait plutôt *G. erosus* (Stimpson). Les spécimens ouest-africains faussement identifiés à *vermiculatus* sont, en fait, soit *angolensis*, soit *cavernosus* (cf. MONOD, 1956, p. 296-298). En définitive, peu d'exemplaires de *vermiculatus* sont connus, mais il ne fait pas de doute que l'espèce habite sur la côte atlantique américaine. *G. vermiculatus* offre un test couvert de vermiculations anastomosées, les lobes des diverses aires demeurant distincts et séparés par des sillons prononcés ; notamment, sur l'aire cardiaque, deux sillons transversaux. Pour le pl1, cf. fig. 18F.

Glyptoxanthus erosus (Stimpson, 1859, p. 51), l'espèce type du genre (pl. 6, fig. 2), décrite de Floride, offre une assez large répartition sur la côte est-américaine, en Caroline du Nord, en Floride, dans le golfe du Mexique, aux Bahamas, au Yucatan, etc. (cf. RATHBUN, 1930, p. 263, pl. 107 ; WILLIAMS, 1965, p. 185, fig. 167, 183A). L'espèce serait présente à Cuba (*G. vermiculatus* Boone [nec Lamarck], 1930a, p. 125, pl. 39), mais est peut-être absente de la Guadeloupe malgré les assertions d'A. MILNE EDWARDS (1879, p. 254), de RATHBUN (loc. cit.) et de WILLIAMS (loc. cit.) (cf. sous *G. vermiculatus*). Chez *G. erosus*, le test montre des vermiculations rugueuses séparées par d'étroits sillons, d'où une apparence alvéolaire ; l'aire cardiaque n'est pas sillonnée transversalement et a une structure anfractueuse. Pour le pl1, cf. fig. 18D, D1.

Glyptoxanthus angolensis (Brito Capello, 1866) ne pose plus de problème depuis la mise au point de MONOD (1956, p. 296, fig. 361 ; cf. aussi FOREST et GUINOT, 1966, p. 77, fig. 6a, b). C'est une espèce à la fois du domaine insulaire (Annobon, São Tomé) et du littoral ouest-africain (Pointe-Noire). Elle apparaît (pl. 6,

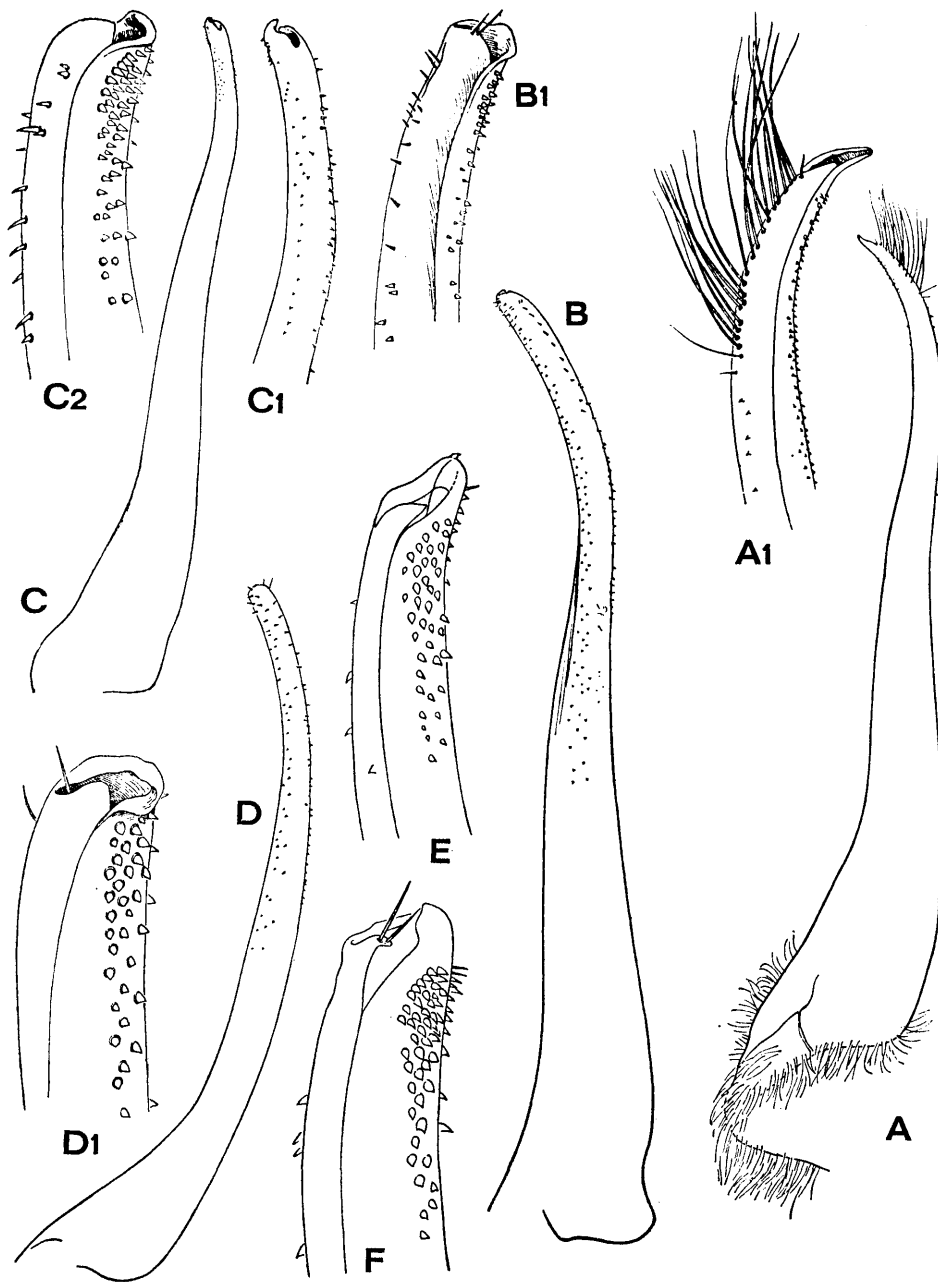


FIG. 18 A, A1. — Premier pléopode sexuel mâle de *Lophozozymus guezei* Guinot, lectotype, ♂ 48 × 77 mm, La Réunion, M. Guézé (MP). A, pl 1 (× 60); A1, *id.*, extrémité (× 20).

FIG. 18 B-F. — Communauté de structure du premier pléopode sexuel mâle dans le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards; B, B1, *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), ♂ 21 × 30 mm, Annobon, st. 50, 7-10 m (MP) : B, pl1 (× 6,5); B1, *id.*, extrémité (× 16); C, C1, C2, *Glyptoxanthus cavernosus* (A. Milne Edwards), ♂ 36 × 49 mm, îles du Cap Vert, îlot Seccos, « Sylvana », det. *G. vermiculatus* (MP) : C, pl1 (× 7); C1, *id.*, extrémité (× 15); C2, extrémité (× 36); D, D1, *Glyptoxanthus erosus* (Stimpson), ♂ 18 × 25,5 mm, Floride, AGASSIZ (MP) : pl1 (× 15); D1, *id.*, extrémité (× 70); E, *Glyptoxanthus corrosus* (A. Milne Edwards), holotype de *Xantho corrosus*, ♂ 18,5 × 27 mm, îles du Cap Vert, Saint-Vincent (MP-B3015S) : pl1, extrémité (× 48); F, *Glyptoxanthus vermiculatus* (Lamarck), ♂ 51 × 33,5 mm, La Guadeloupe, au Moule, DESBONNE (in DESBONNE et SCHRAMM, 1867, p. 27) det. *Xantho vermiculatus* (MP) : pl1, extrémité (× 46).

fig. 3) comme l'« espèce sœur » du *G. vermiculatus* (pl. 6, fig. 6), est-américain, et du *G. hancocki* Garth (pl. 6, fig. 8), ouest-américain. Le test de *G. angolensis* présente des lobulations étroites, plus ou moins fusionnées, avec formation d'alvéoles : l'aspect est vermiculé mais les lobes des diverses aires sont bien apparents. Le sternum thoracique (fig. 42) est également ornementé, sauf dans la cavité sterno-abdominale, laquelle est tout à fait lisse. Le pl1 (fig. 18B, B1) porte deux soies apicales.

Glyptoxanthus cavernosus (A. Milne Edwards, 1878) (1878a, p. 226 [7]), non illustré à l'origine, a été bien décrit par BOUVIER (1922, p. 66, pl. 6, fig. 3, 5) et signalé par MONOD (1956, p. 298, fig. 362). Cette espèce (pl. 6, fig. 5), strictement insulaire (îles du Cap Vert), offre un test d'apparence vermiculé mais se distingue facilement de *G. angolensis*, espèce également ouest-africaine, par la séparation très nette des lobes protogastriques en deux branches et par l'indépendance du massif méso + métagastrique (+ urogastrique). Chez *G. cavernosus* les lobulations sont larges et forment des tubercules multifoliés, arrondis, non excavés.

Glyptoxanthus corrosus (A. Milne Edwards, 1869) (1869b, p. 376 [7]), remarquable par la sculpture de sa face dorsale (fig. 9) (cf. *supra*), serait, comme *G. cavernosus*, endémique des îles du Cap Vert. Ces deux *Glyptoxanthus*, bien différenciés par l'aréolation de la face dorsale et la sculpture du test, sont donc sympatriques ; on connaît mal leur biotope particulier et on ne sait pas s'il y a isolement écologique. On notera la forme peu divergente des organes de la copulation chez les deux espèces : *G. corrosus* (fig. 18E) ; *G. cavernosus* (fig. 18C, C1, C2).

☆ *Glyptoxanthus labyrinthicus*¹ (Stimpson, 1860), qui a été bien étudié par GARTH (1939b, p. 16, pl. 4, fig. 2, pl. 5, fig. 1b, 2b, 3b ; 1946a, p. 437, 438 ; 1948, p. 39), vit sur la côte pacifique américaine, au Mexique, à Panama, en Colombie, etc. Nous n'avons pas examiné cette espèce (pl. 6, fig. 4), qui rappelle l'espèce ouest-africaine *corrosus* par la structure fortement alvéolaire de son test.

☆ *Glyptoxanthus meandricus* (Lockington, 1877), décrit du golfe de Californie et mis à tort en synonymie avec *G. labyrinthicus* (Stimpson) par RATHBUN (1930, p. 266), a été rétabli dans une liste des Brachyours californiens par GLASSELL (1934b, p. 301) puis complètement réhabilité par GARTH (1939b, p. 17, pl. 4, fig. 3, pl. 5, fig. 1c, 2c, 3c ; 1948, p. 39). Nous croyons pouvoir rattacher à *meandricus* (pl. 6, fig. 1) le *Glyptoxanthus felipensis* Rathbun (1933b, p. 147), signalé sous ce nom par CRANE (1937, p. 70, pl. 6, fig. 20, 21) dans le golfe de Californie. Chez *G. meandricus*, le test est couvert de granulations petites et serrées, sauf dans les nombreuses anfractuosités.

☆ *Glyptoxanthus hancocki* Garth, 1939 (1939b, p. 15, pl. 4, fig. 1, pl. 5, fig. 1a, 2a, 3a ; 1946a, p. 437, pl. 76, fig. 1, 2), que nous n'avons pas examiné, serait endémique des îles Galapagos. Le test (pl. 6, fig. 8) est vermiculé, avec l'aréole mésogastrique indépendante de l'aire protogastrique interne ; un sillon transversal sépare la région frontale du reste de la carapace.

☆ *Glyptoxanthus meandrinus* (Klunzinger, 1913, p. 117 [81], 185 [89], pl. 1, fig. 5 a-b, pl. 6, fig. 4 : sous le nom d'*Actaea mäandrina*) a été décrit de Cosseir, en mer Rouge, pour un petit spécimen de 6 mm de long. En l'examinant, ODHNER (1925, p. 57, pl. 4, fig. 1) a pensé qu'il représentait un spécimen juvénile d'*Actaea vermiculata* (Lamarck), espèce qui atteint une assez grande taille. Rappelons qu'ODHNER ignorait la provenance exacte de l'espèce de LAMARCK et n'avait, de ce fait, guère d'hésitation à la considérer comme indo-pacifique. Nous savons aujourd'hui que *Glyptoxanthus vermiculatus* vit sur la côte est-américaine, et il paraît improbable que la même espèce, fût-elle inféodée à des Coraux à large répartition, habite également la mer Rouge. Il est indéniable que la ressemblance est grande entre *meandrinus* et *vermiculatus*. On peut supposer qu'une erreur d'étiquette a attribué une fausse origine au spécimen de KLUNZINGER. En dernière hypothèse, on peut admettre que le genre *Glyptoxanthus* est présent dans l'Indo-Pacifique, tout au moins en mer Rouge, sous la forme d'une espèce distincte (pl. 6, fig. 7).

Le genre *Glyptoxanthus* ne renferme, pour l'instant, aucune autre espèce. Ni l'*Actaea hieroglyphica* Odhner, 1925, au test très sculpté, ni l'*Actaea cavipes* (Dana, 1852), reconnaissable à sa carapace érodée, que SERÈNE (1961-1962, p. 677-678) suspectait d'appartenir à ce genre, n'ont les caractéristiques des Crabes que nous venons d'étudier.

1. L'astérisque indique que l'espèce n'a pas été examinée.

CHAPITRE III

STERNUM THORACIQUE

I. DÉFINITIONS

1. CONFORMATION GÉNÉRALE

Chez les Brachyours, le thorax n'est visible à l'extérieur que ventralement et il se trouve comme englobé dans le bouclier dorsal que forme la carapace. Les arceaux inférieurs des segments thoraciques acquièrent un grand développement et, en se soudant, constituent une sorte de plaque ventrale, à peu près horizontale, qui protège la face inférieure du corps. Voilà la définition qui a été donnée du plastron sternal par H. MILNE EDWARDS (1834, p. 29, 30 ; cf. aussi V. AUDOUIN et H. MILNE EDWARDS, 1827, p. 67 ; H. MILNE EDWARDS, 1851, p. 48). Ce plastron sternal, ou sternum thoracique, est formé par les sternites des huit somites thoraciques, à savoir par ceux, généralement réduits et plus ou moins ankylosés qui portent les trois paires de maxillipèdes, et par ceux, le plus souvent bien développés et séparés par une ligne de suture, complète ou non ¹, d'où naissent les cinq paires de péréiopodes.

En ce qui concerne les sternites de mx1 et mx2, H. MILNE EDWARDS (*ibid.*, p. 31), ajoute : « Enfin, entre le premier des huit anneaux dont il vient d'être question et le bord postérieur de l'ouverture buccale, on trouve encore les vestiges de deux anneaux qui sont soudés aux précédents mais ne concourent pas à la formation du plastron ».

H. MILNE EDWARDS s'inspire visiblement des recherches d'AUDOUIN sur le thorax des animaux articulés (1824) et reprend pour les Crustacés nombre de termes utilisés par ce dernier pour les Insectes dans un sens rigoureux. D'après AUDOUIN, à qui l'on doit la mise au point de la nomenclature de diverses pièces anatomiques, la dénomination de sternum ne doit plus s'appliquer à une « éminence accidentelle » ; celui-ci « forme une pièce à part, plus ou moins développée... » (AUDOUIN, 1824, p. 121).

En 1822 (p. 72), DESMAREST avait déjà bien observé les « pièces assez nombreuses du plastron ou du sternum » et (*ibid.*, p. 81) attiré l'attention sur l'intérêt de cette partie du corps dans l'étude des Brachyours fossiles.

Chez les Crabes, le sternum thoracique se présente comme une pièce rigide, d'un seul tenant : aucun somite, même le plus postérieur, n'est libre, comme cela existe par exemple chez certains Anomoures. Certes, chez les Homoloidea, les Raninoidea et autres Crabes péditrèmes (c'est-à-dire à orifices femelles coxaux), que les carcinologistes tendent à séparer des autres Brachyours, on constate une séparation très nette du plastron en deux parties : les deux sternites postérieurs sont bien distincts de la pièce, au contour irrégulier, formée par les sternites antérieurs. Nous n'étudierons pas dans ce chapitre le plastron sternal des Péditrèmes et n'en dirons que quelques mots au cours du chapitre consacré à la cavité sterno-abdominale et à l'appareil d'accrochage de l'abdomen.

Chez les Brachyours à orifices femelles sternaux, c'est-à-dire chez les Crabes « vrais » ou sternitrèmes, la métamérie primitive est souvent conservée au niveau des sternites 4, 5, 6, 7 et 8 (somites thoraciques 4 à 8) qui assurent l'insertion des péréiopodes, p1 dépendant du sternite 4, et p2, p3, p4, p5, respectivement des sternites 5, 6, 7 et 8. Typiquement, on distingue les quatre sutures transversales délimitant postérieurement

1. Nous appellerons ici *ligne de suture intersegmentaire*, *ligne de suture intermétamérique* ou, tout simplement, *suture* la trace, sous forme de sillon, de l'accolement de deux segments ou métamères, avec disparition de la membrane articulaire et établissement d'un état d'ankylose. Là où il y a soudure totale, la suture disparaît. Ainsi, selon le degré de fusion des somites, le plastron des Brachyours présente des lignes de suture interrompues, plus ou moins largement disparues dans la zone médiane. Nous désignons comme *suture incomplète* celle où une soudure partielle a effacé une partie du tracé.

les sternites 4 à 7 et indiquant l'emplacement de la réunion des somites qui leur correspondent. Chez certains Brachyours (pl. 9, fig. 1, 5, 7), il y a encore une démarcation complète entre ces divers sternites : les lignes de suture s'étendent sur toute la largeur du plastron sternal. Dans d'autres cas, une fusion entre des sternites consécutifs se réalise dans la partie médiane du plastron : c'est donc seulement sur les côtés de ce dernier, là où sont présents des sillons, que demeure la preuve de l'indépendance des somites. Cette fusion médiane intéresse seulement les plus antérieurs des somites locomoteurs ou gagne aussi ceux qui sont situés plus postérieurement. La soudure, plus ou moins complète, d'avant en arrière, des sternites thoraciques 4 à 8 constitue une première tendance dont nous étudierons plus loin les manifestations.

Le thorax se compose de trois autres somites, les trois somites antérieurs, dont dépendent les pattes-mâchoires : les sternites de ces somites participent à l'édification du plastron et forment la partie située en avant du sternite 4 qui s'étend jusqu'à la base des mxp3. Mais les trois premiers somites thoraciques sont atrophiés et se présentent généralement sous forme de rudiments. A leur niveau, le système endophragmal est faible, alors qu'il acquiert un grand développement dans les somites suivants. Chez les Décapodes, c'est dans la partie antérieure du thorax que la consolidation du squelette interne, par la soudure de ses éléments, est portée le plus loin (H. MILNE EDWARDS, 1851, p. 50). DRACH (1939, p. 370) confirme ce fait : « les endosternites et les endopleurites des trois premiers segments thoraciques (ceux des maxillipèdes) ne participent pas à l'ensemble architectural formé par les lames squelettiques des segments ultérieurs ».

C'est ainsi que chez les Crabes, en avant du sternite 4 (sur lequel s'articule ventralement la coxa des chélipèdes), se produit une coalescence des somites antérieurs, avec suppression plus ou moins nette de la segmentation (*lipomérisme*¹ : cf. LANKESTER, 1904, p. 539 ; CALMAN, 1909, p. 4) et réduction des éléments de la charpente apodémienne. Dans la partie antérieure du plastron, les divisions intersegmentaires sont donc souvent peu marquées, ne sont visibles que latéralement, sous forme de sillons ou même de simples dépressions, parfois soulignées par une crête ou une rangée de soies ; elles peuvent finalement disparaître presque complètement. C'est la même tendance que précédemment, dont les effets se font sentir d'abord dans la région antérieure du plastron et, ensuite, dans sa partie postérieure.

On observe bien que, selon les cas, la portion antérieure du plastron montre une réduction plus ou moins poussée. De part et d'autre de l'avant du plastron s'applique le bord inférieur de l'ischion de mxp3, qui masque les flancs et, souvent aussi, la partie la plus antérieure du sternum thoracique. Puisque, généralement, les lignes de suture sont incomplètes ou manquent dans cette région, c'est seulement en enlevant les pattes-mâchoires et en découvrant les cavités arthroïdiales de ces dernières que l'on peut déterminer quelles zones sternales correspondent à mxp3 (sternite thoracique 3), à mxp2 (sternite 2) et à mxp1 (sternite 1).

Se basant sur IHLE (1918, p. 169-171), BALSS (1940, p. 82) semble mettre en doute que, chez les Calappidae, mxp1 fasse bien partie du plastron sternal. Ce n'est pas notre avis. Dans le genre *Calappa* Weber (pl. 11, fig. 1, 2), à l'étroit plastron parcouru de sillons dans la région antérieure, la délimitation des premiers sternites est manifeste : le sternite de mxp1 nous paraît bien réuni aux suivants, comme chez les autres Brachyours.

D'après certains auteurs qui, en cela, s'opposent aux vues de H. Milne Edwards, la portion tout à fait antérieure du sternum thoracique est, en plus, formée par les sternites des deux derniers somites post-céphaliques, à savoir ceux des mâchoires, mx1 et mx2. Par exemple, PEARSON (1908, p. 15, fig. 3) considère que, dans le genre *Cancer* Linné, les sternites des deux derniers somites céphalothoraciques post-oraux se fusionnent avec les sternites des trois paires de maxillipèdes pour former la fraction la plus avancée du plastron. BALSS (1940, p. 75-85, fig. 79) ne contredit pas réellement cette assertion mais a quelque réticence à l'appliquer à d'autres Crabes, par exemple au genre *Corystes* Latreille (*ibid.*, p. 83-84, fig. 78).

Bien que nous n'ayons pas étudié de près cette question ni vérifié la disposition chez des Crabes appartenant à tous les groupes, nous montrerons que les sternites correspondant à mx1 et à mx2 ne participent pas à la formation du plastron sternal. Ils sont situés antérieurement à celui-ci et dans un plan plus inférieur : deux pièces symétriques, sclérifiées, les « bras » antérieurs à mxp3, que nous avons observées chez de nombreux genres de Crabes, les en séparent. Ces « bras » (*b. a. m.*) sont bien visibles chez *Atelecycclus* Leach (pl. 9, fig. 6), chez *Corystes* Latreille (pl. 9, fig. 1), chez *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 2), chez *Cycloxanthops* Rathbun (pl. 11, fig. 5), etc.

Le processus de carcinisation à l'intérieur des Brachyours, au cours duquel le corps et, avec lui, le sternum thoracique s'élargit et se raccourcit, entraîne une condensation segmentaire sur l'ensemble du plastron. La région antérieure, déjà réduite, est d'autant plus touchée. Ainsi, l'avant du plastron qui, parfois s'avance

1. Le *lipomérisme* est la perte de la segmentation par disparition des traces métamériques externes. Les cloisons endophragmiales peuvent aussi disparaître et une concentration des organes internes peut s'opérer. Chez les Décapodes, ce phénomène est général pour les segments céphaliques et s'étend à un nombre variable de métamères thoraciques. Le lipomérisme constitue la douzième loi de LANKESTER (1904, p. 539).

beaucoup et pénètre profondément entre les mxp_3 , se trouve atteint d'une réduction plus ou moins accentuée selon que les Crabes sont plus ou moins fortement carcinisés. Il existe tous les passages entre une partie antérieure bien individualisée, allongée, en forme d'écusson plus ou moins sillonné transversalement, et une partie antérieure basse, obtuse, saillant à peine en avant du sternite 4 (cf. pl. 11, fig. 4-6).

Pour simplifier l'exposé, les sutures entre deux somites thoraciques consécutifs seront appelées : suture 1/2, suture 2/3, suture 3/4, suture 4/5, etc. Correspondant à une double invagination du squelette externe, les endosternites du squelette endophragmal sont désignés de la même façon : nous dirons endosternite 4/5, puisqu'il se compose de deux lames tégumentaires étroitement accolées par leur face externe, à savoir le feuillet postérieur du sternite 4 et le feuillet antérieur du sternite 5. Dans ce chapitre, le mot « thoracique » n'est pas chaque fois formulé mais il est toujours sous-entendu. On compte chez les Brachyours cinq segments céphaliques ; les segments thoraciques deviennent donc les métamères 8-13 du corps.

2. LIGNE MÉDIANE OU SAGITTALE

L'examen du plastron sternal chez des Crabes variés montre qu'il existe très souvent un sillon longitudinal, de longueur variable, qui se confond avec la projection de l'axe antéro-postérieur de l'animal. Ce sillon, dénommé ligne médiane mais qui serait mieux désigné par le terme de ligne sagittale, affecte un nombre variable de sternites. Typiquement, il ne remonte pas très en avant sur le sternite 4 et il occupe une position plus ou moins postérieure sur le plastron, en ne se localisant parfois que sur les tout derniers somites thoraciques ; il peut même être absent.

Nombreux sont les cas où la ligne médiane est courte et s'interrompt assez bas. Pourtant, parfois, sur le sternite 4, donc plus en avant, « réapparaît » (pour ainsi dire) un sillon longitudinal médian ou seulement une simple dépression.

Il s'ensuit que, chez les Crabes, plusieurs sternites thoraciques apparaissent divisés en deux pièces symétriques de part et d'autre du plan sagittal médian. A ce propos, H. MILNE EDWARDS écrit en 1834 (p. 31) : « ... sur un, deux ou même trois des plus postérieurs (anneaux thoraciques), on aperçoit aussi une ligne longitudinale qui les divise en deux parties égales, et qui résulte de la soudure des deux pièces sternales du même anneau ; mais sur les autres segments on ne distingue aucune trace de leur division médiane », et plus loin (p. 257) : « ... sur la ligne médiane, il règne presque toujours une soudure longitudinale qui occupe les deux ou trois derniers anneaux, et correspond à l'origine de l'apodème médian du sternum dont il sera question plus tard ».

A ce point de notre exposé, il convient de rappeler comment H. MILNE EDWARDS concevait le segment crustacéen. « Chacun des anneaux de ce squelette paraît se composer de deux moitiés latérales, semblables entre elles ; on peut aussi y distinguer deux arceaux, l'un supérieur et l'autre inférieur. Le premier résulte de l'assemblage plus ou moins intime de quatre pièces, disposées par paires de chaque côté de la ligne médiane ; les pièces moyennes portent le nom de *tergum*, et les latérales celui de *flancs* ou d'*épimères*. L'arceau inférieur se compose du même nombre de pièces ; les deux médianes se réunissent pour former le sternum, et les latérales peuvent porter le nom d'*Episternum*, à raison de leur analogie avec celles que M. Audouin a désignées sous le même nom chez les Insectes ; elles s'unissent toujours au sternum mais il existe en général, entre l'arceau inférieur et l'épimère placé au-dessus, un espace vide destiné à l'articulation du membre correspondant » (1834, p. 16, 17). Une « figure théorique de la composition élémentaire d'un anneau du squelette tégumentaire », publiée dans l'Atlas de l'Histoire Naturelle des Crustacés (pl. 1, fig. 3), nous montre bien les deux pièces tergaux et les deux pièces sternales (cf. fig. 5A). H. MILNE EDWARDS explique ensuite que certaines pièces peuvent manquer complètement ou bien se souder entre elles, parfois si intimement qu'aucune trace n'est visible : en fait, ajoute-t-il, on ne connaît pas de Crustacés possédant un « anneau » correspondant à cette vue théorique.

En 1851 (p. 4, 5), H. MILNE EDWARDS reprend la même interprétation : les *sclérodermites* sont les parties élémentaires consécutives des « *zoonites* », c'est-à-dire des somites. Lorsqu'il décrit le plastron sternal, il remarque que la tendance à la coalescence manifestée par les somites entre eux s'applique également aux éléments anatomiques d'un même somite et il donne divers exemples de Crabes où le sternum est divisé longitudinalement sur une hauteur plus ou moins grande.

Cette conception du segment crustacéen composé d'un tergum pair et d'un sternum pair n'a pas été retenue par les zoologistes. V. AUDOUIN (1824, p. 121), avec lequel H. MILNE EDWARDS avait publié des remarques sur le thorax et le sternum des Crustacés (AUDOUIN et H. MILNE EDWARDS, 1827), considérait déjà bien différemment le segment arthropodien : « une pièce *unique* constitue la partie inférieure, c'est le *Sternum* ».

Selon la conception maintenant devenue classique, la coupe schématique d'un Crustacé fait intervenir initialement un sternum impair. Dans son excellente mise au point, BALSS (1940, p. 29-32, 44-45, fig. 8-13, 30) distingue un seul *notum*, un seul *sternum* et deux pièces paires, les *épimères*. Les importants travaux de

SNODGRASS sur l'ensemble des Arthropodes (1938 ; 1951 ; 1952 ; 1965) aboutissent à un schéma du segment arthropodien où le sternum est une plaque impaire (*cf.* nos figures 5B et 5C représentant les schémas de BALSS, *loc. cit.*, fig. 9 et 30).

L'idée d'une bipartition originelle, primaire, du sternum thoracique a un aspect séduisant. Une telle disposition, avec séparation longitudinale, existe aussi chez des Anomoures à plastron sternal élargi. BALSS (*ibid.*, p. 76) fait bien remarquer que, chez les Crabes, la configuration du plastron (comme celle de l'épistome, parfois divisé en deux parties, droite et gauche) donne apparemment raison à H. MILNE EDWARDS. Les deux pièces d'un même sternite paraissent se rejoindre sur la ligne médiane et il y a, à cet endroit, un sillon ou une gouttière ; l'auteur allemand fait souvent allusion aux deux éléments pairs du même sternite (« die beiden Sternalelemente ») et adopte la terminologie, sinon la conception, du carcinologiste français. De la même façon, GORDON (1950 ; 1963 ; 1966) parle des septièmes sternites au pluriel. A propos de *Ranina* Lamarck (GORDON, 1966, p. 347, fig. 1A), il est question de deux sternites 5 bien distincts, ce qui s'explique par leur configuration très spéciale, chacun étant en forme d'aile (« aliform sclerites » de BOURNE, 1922, p. 36).

Au cours de son étude du squelette des Crustacés Décapodes, H. MILNE EDWARDS (1851, p. 57), qui connaissait les observations de V. AUDOUIN (1824, p. 124) sur l'entothorax, dépendance médiane du sternum au-dedans du corps de l'Insecte, écrit : « presque toujours toute la portion postérieure du thorax est divisée en deux moitiés par un apodème impair situé sur la ligne médiane au point de soudure des sternites. Ce prolongement, que j'appellerai le mésosternal, correspond par conséquent à la symphyse longitudinale que nous avons déjà remarquée sur la portion postérieure du plastron, et varie en longueur suivant le nombre d'anneaux occupés par cette ligne de soudure. »

Le septum interne en question est un phragme du système endophragmal (*plaque médiane* ou *median plate* des auteurs de langue anglaise), situé dans le plan sagittal du Crustacé, qui se traduit extérieurement sur le plastron par la ligne médiane longitudinale. A notre avis, cette lame verticale n'est pas la marque de la soudure de deux parties paires d'un même sternite ; interprétée comme une invagination médiane du plancher sternal, elle représenterait une zone de renforcement.

A propos du genre *Cancer*, PEARSON (1908, p. 32, fig. 4-6, pl. 3, fig. 18) considère que la ligne médiane est « an ingrowth from the median suture present on the last four thoracic sterna » ; plus loin (*ibid.*, p. 35), le même auteur précise qu'elle est formée par deux parties étroitement accolées de l'exosquelette. Aujourd'hui, c'est de cette dernière façon qu'on interprète l'existence de la ligne médiane et la bipartition apparente d'une partie du plastron sternal. On peut se poser deux questions : la plaque médiane se manifeste-t-elle sur le squelette externe dans tous les cas par la trace que l'on appelle ligne médiane ? Par ailleurs, toute dépression, tout sillon longitudinal dans le plan sagittal, visible sur le plastron, se prolonge-t-il intérieurement par une invagination, par un phragme ?

3. ÉPISTERNITES

Nous avons cité plus haut un passage (*cf.* aussi fig. 5A) où H. MILNE EDWARDS (1834, p. 16) explique ce qu'est l'épisternum. Ce terme a été bien précisé par AUDOUIN, plus particulièrement pour les Insectes (1824, p. 121, 122). DESMAREST (1822, p. 80) fait mention des « pièces latéro-sternales » et en compte quatre paires chez les Brachyours : c'est dire qu'elles ne correspondent pas en nombre aux pièces sternales. Les pièces épisternales se situent sur les côtés du plastron sternal. En 1851 (p. 52), H. MILNE EDWARDS explique qu'elles « concourent à former le gynglyme articulaire inférieur des pattes avec le thorax ».

En effet, les épisternites sont surtout développés au niveau des p1, p2, p3 et p4, et reçoivent souvent (mais pas chez tous les Crabes, *cf. infra*) le condyle ventral (ou sternal) de la coxa. Ils manquent (sauf chez les Crabes à sternite 8 très développé) dans la constitution du somite portant les p5, peuvent être rudimentaires au niveau du sternite 7 (portant p4) et ont presque toujours apparemment disparu en avant du sternite 4. Formations individualisées, apparaissant parfois comme des excroissances, marqués par une ligne de suture chez certains Brachyours, les épisternites montrent une tendance à se fusionner avec le sternite correspondant, jusqu'à se confondre avec ce dernier, sans aucune démarcation et sans prééminence latérale.

D'après AYERS (1885, p. 57, 58), chez les Crustacés, l'épisternite serait une simple projection de l'angle postéro-externe de chaque plaque sternale, et le sillon qui les délimite apparaîtrait tardivement au cours du développement ontogénique : AYERS prend comme exemple *Cancer borealis* Stimpson où, sur le sternum thoracique de la mégaloïde (*loc. cit.*, fig. 18), les épisternites ne sont pas séparés par un sillon et où, sur celui de l'adulte (*ibid.*, fig. 22), des sutures sont au contraire fort apparentes ; mais, sur le sternum de la zoé figuré par le même auteur (*ibid.*, fig. 19), les épisternites sont individualisés et un sillon fort net délimite chacun d'entre eux. L'explication d'AYERS ne nous paraît pas concluante.

4. SELLE TURCIQUE

La *selle turcique* (postérieure) est une partie du squelette endophragmal qui caractérise un grand nombre de Crabes (cf. H. MILNE EDWARDS, 1834, p. 34 ; 1851, p. 57 ; cf. aussi BOURNE, 1922, p. 38 ; GORDON, 1950 ; 1963 ; DRACH, 1939, p. 370). C'est dans la région postérieure du thorax, à la limite du thorax et de l'abdomen, une lame courbe formant une voûte plus ou moins large ou plus ou moins allongée, avec deux ailes (wings) latérales plus ou moins développées selon les groupes considérés. La présence de cette formation et sa morphologie influent sur la disposition de la région postérieure du thorax, donc du plastron et de l'abdomen (voir le chapitre sur le système endophragmal).

Cette selle turcique est par exemple bien développée chez les Brachyours dont les p5 ont un rôle natatoire, c'est-à-dire nécessitent une forte musculature postérieure ; en conséquence, à ce niveau, le sternum est relativement large. Nous mentionnerons le genre *Callinectes* Stimpson, chez lequel les p5 sont très écartées (cf. COCHRAN, 1935, fig. 16, 17, 18) : le sternite 8 offre une partie largement exposée (c'est-à-dire qu'il n'est pas entièrement caché par l'abdomen), la suture 7/8 s'interrompt juste au bord de la cavité abdominale, et les deux premiers segments abdominaux sont fortement élargis. La selle turcique est puissante chez *Callinectes sapidus* Rathbun (pl. 13, fig. 9), tout comme, du reste, chez *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky (pl. 13, fig. 3).

II. VALEUR TAXONOMIQUE DU STERNUM THORACIQUE

Chez la plupart des Brachyours, le plastron sternal est bien développé et aussi visible extérieurement que la carapace ou les pattes. Aussi, est-il surprenant que des carcinologistes ne l'aient pratiquement jamais utilisé dans leurs études systématiques. Pourtant, très tôt, les travaux de H. MILNE EDWARDS avaient montré l'importance de cette partie anatomique et de ses rapports avec le système endophragmal. Par la suite, malgré des publications sur la morphologie externe et interne de Brachyours particuliers où, de toute évidence, le sternum thoracique apparaissait comme une formation essentielle, on a continué à ne regarder les Crabes que par leur face dorsale et à n'observer que l'ornementation, les appendices, etc., en négligeant le plastron sternal.

Alors que des publications anciennes de systématique, telle celle de H. MILNE EDWARDS et LUCAS sur le Voyage dans l'Amérique méridionale (1842-1844), représentent des plastrons sternaux avec une précision extrême (indication soignée des lignes de suture, abdomen présent ou enlevé), ensuite très peu d'ouvrages firent état de cette région du corps. Quelques auteurs figurent le plastron sternal en tout ou en partie : on peut citer DANA (1852c, p. 64, 65 ; 1855), qui se réfère aux travaux de H. MILNE EDWARDS, et des carcinologistes plus récents tels que IHLE (1913 ; 1916 ; 1918), TESCH (1918a ; 1918b) et FLIPSE (1930, p. 10, fig. 11). Ce sont surtout les carcinologistes qui se sont penchés sur les Dromiacés et, plus généralement, sur les formes péditrèmes, qui ont observé et illustré de façon systématique le plastron, en raison de l'existence des deux sillons sternaux qui aboutissent chacun à l'orifice d'une spermathèque. En fait, ce sont principalement les sillons sternaux et les ouvertures des deux spermathèques de la femelle qui ont servi de caractères différentiels (cf. surtout GORDON, 1950 ; 1963 ; 1966 ; FOREST, 1974).

Dans des études monographiques souvent très minutieuses, quelques carcinologistes ont décrit et figuré le plastron sternal, mais cela n'a guère eu d'influence sur les travaux de systématique. L'article de DRACH (1950) sur les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Décapodes fait entrevoir l'intérêt que pourrait revêtir le sternum thoracique ; en 1959, le même auteur tient pour un critère valable du point de vue du classement phylogénétique « les proportions du plastron sternal, partie du corps à croissance généralement isométrique¹ et formant de ce fait l'élément de référence le plus constant dans toute définition biométrique des genres et des espèces » (DRACH, 1959, p. 1).

1. DRACH (communication personnelle) nous a confirmé que la croissance du sternum thoracique était approximativement isométrique chez les Brachyours. Ce mode de croissance a été vérifié par DRACH chez *Macropipus puber* (Linné) ; font exception les femelles dont l'abdomen et, avec lui, le plastron, subissent de grandes transformations à l'approche de la maturité sexuelle.

Les recherches que nous avons commencées il y a plus de dix ans ont apporté une confirmation de l'importance du sternum thoracique en tant que structure d'une grande valeur taxonomique. Il peut aider à reconnaître les espèces d'un même genre, d'une même sous-famille, mais il est encore plus utile dans la détermination des taxons hiérarchiques supérieurs.

Les organes croissent généralement de façon allométrique ; en raison de sa croissance isométrique, le sternum thoracique constitue une structure morphologique exceptionnelle. L'isométrie étant la conservation de la similitude au cours de la croissance, plus faciles deviennent la comparaison des plastrons aux divers âges d'une même espèce, malgré la séquence des mues, et la confrontation des unités taxonomiques différentes.

Chez les Crabes, le squelette endophragmal forme avec le plastron sternal et les parois pleurales un tout continu. La forme de la charpente apodémienne intersegmentaire constitue un caractère fondamental des groupes phylétiquement apparentés (voir le chapitre sur le système endophragmal). Portant extérieurement les marques des formations endophragmales, le plastron constitue un excellent élément pour déceler des relations phylétiques.

GORDON (1966, p. 351, fig. 5, 6) signale dans le genre *Corystes* Latreille un dimorphisme sexuel touchant le système endophragmal, notamment au niveau du somite 4 : chez le mâle, on observe un plus grand développement de cette région, qui doit assurer l'insertion de chélipèdes beaucoup plus forts que chez la femelle. Ce dimorphisme ne se traduit pas extérieurement sur le plastron. Nous avons constaté l'absence de dimorphisme sexuel, en ce qui concerne le sternum thoracique, chez nombre de Crabes. Pourtant, intérieurement, un dimorphisme existe entre mâle et femelle d'une même espèce : nous l'avons bien observé chez *Corystes* (pl. 9, fig. 2 et 3), chez *Peltarion* Jacquinot (pl. 11, fig. 1 et 2), etc.

Il faut toutefois noter que les sutures thoraciques n'ont pas exactement le même tracé dans la zone médiane chez le mâle et la femelle de certains genres : par exemple chez *Daira perlata* (Herbst) (mâle, fig. 21C ; femelle, fig. 40C), chez *Menippe* de Haan (mâle, pl. 12, fig. 1 ; femelle, fig. 40B). Il serait intéressant d'approfondir cette question.

Les caractéristiques principales se façonnent longuement pour donner les formes dromiacéenne, oxyrhynque, parthénopienne, portunienne, xanthienne, etc., selon la physiologie et l'éthologie qui leur sont propres. Elles sont, certes, l'expression du squelette interne, mais elles entraînent aussi la modification de ce dernier, notamment lorsque les péréiopodes se différencient fortement et acquièrent des fonctions spéciales. Le système endophragmal sert de surface d'insertion à la musculature des parties basales des appendices thoraciques. Pour ne parler que des endosternites et de la plaque médiane, qui sont directement reliés au plancher sternal, ces invaginations, donc, vont différer selon l'importance, l'implantation et le nombre des muscles mis en action.

Dans un groupe comme les Raninidae (Gymnopleura), apparu depuis longtemps et fort spécialisé en raison d'habitudes fouisseuses, avec les multiples adaptations qui en découlent, un retentissement sur la forme du plastron sternal s'est manifestement opéré (cf. GORDON, 1966, p. 350). BOURNE (1922, p. 66) observe que, chez les divers genres de Raninidae, l'accroissement en longueur du sternite 8 est corrélatif de la réduction des orifices branchiaux postérieurs et des modifications progressives des deuxième et troisième paires de péréiopodes, indiquant un accroissement de leur fonction natatoire. En effet, quand les appendices locomoteurs deviennent fouisseurs ou nageurs, ils continuent à s'articuler sur le plastron, lequel subira les effets consécutifs à de telles transformations.

Un autre élément susceptible de modifier le plastron est la tendance des orifices sexuels à quitter leur position coxale pour devenir sternaux (cf. le chapitre sur les orifices génitaux mâles et celui sur les orifices génitaux femelles).

Malgré ces modifications adaptatives, la morphologie essentielle du plastron sternal se conserve dans des limites assez strictes, déterminées par la stabilité de son inscription dans le génome. La configuration du sternum fait sans doute partie de la structure fondamentale du génotype brachyourien.

Le maintien de la métamérie primitive sur toute la largeur du plastron ou seulement sur les côtés, le plus ou moins grand degré de développement ou de soudure des somites (surtout antérieurs) entre eux, l'indépendance des épisternites ou leur degré de fusionnement avec les sternites correspon-

dants, l'existence de la ligne médiane au niveau d'un plus ou moins grand nombre de sternites, autant de traits du plastron qu'il ne faut plus méconnaître.

La tendance à la fusion des métamères successifs jusqu'à la soudure totale, avec disparition des lignes de suture, est fréquente dans le thorax des Crabes, où elle se réalise d'avant en arrière et se répercute sur le plastron. En suivant de proche en proche les étapes de ce processus, on pourra estimer la progression évolutive du sternum thoracique dans une lignée.

Le plastron sternal, réduit chez de nombreux Décapodes, n'est pas une innovation organique des Crabes mais, chez ces derniers, il est toujours présent, avec un plan général uniforme dans ses lignes essentielles¹. Cependant, à l'intérieur des Brachyours, il montre un élargissement progressif (*cf. infra*).

Au cours de la carcinisation, il se produit aussi un raccourcissement de l'axe céphalothoracique, accompagné du tassement et du télescopage de certaines parties. Cela est très net dans la région antérieure du thorax où les sternites correspondant aux premiers somites se réduisent, se tassent et se soudent jusqu'à se confondre extérieurement. On a là aussi un indice du niveau évolutif. Dans la région postérieure du sternum, un processus très particulier (*cf. infra*, chez les Hexapodidae) peut également raccourcir le plastron.

En bref, à côté de la communauté de plan structural, laquelle indique l'unité phylétique, se manifeste la tendance anagénétique à l'élargissement et à la condensation qui, elle, témoigne du grade. L'évolution du sternum thoracique chez les Polydectinae (fig. 19) est une illustration de cette dualité.

En raison des tendances qui se manifestent dans l'évolution du plastron sternal, il devient parfois difficile, à un stade avancé, de retrouver les caractéristiques du plan initial qui indiquent la véritable nature de l'animal ou du groupement considéré. L'élargissement du plastron peut déformer les contours de celui-ci, le tassement de certaines parties les rend peu identifiables ; outre cela, il peut se produire une distorsion des sutures : en définitive, il se peut que le plan fondamental ne soit plus reconnaissable et que l'on soit abusé par des ressemblances procédant seulement de l'élargissement. Nous montrerons que ce dernier intervient chez des Crabes phylétiquement éloignés. Il est évident que ce parallélisme fera se ressembler des plastrons élargis de nature fort différente et masquera ainsi le morphotype.

D'autres aspects du plastron sternal méritent l'attention du taxonomiste. Le sternum thoracique porte en arrière une échancrure où s'insère l'abdomen et sa surface se creuse pour former la cavité qui recevra ce dernier. Les étapes de la formation de la *cavité sterno-abdominale*, ses dimensions, sa profondeur, son contour, le degré de sa coaptation avec l'abdomen représentent des éléments diagnostiques. C'est dans cette cavité du plastron sternal que sont logés les pléopodes sexuels mâles, dont l'importance taxonomique n'est plus à démontrer. La place que ces appendices occupent dans la cavité sterno-abdominale, leur situation par rapport aux sutures sternales, leur remontée plus ou moins en avant et, dans certains cas, leur « sortie » hors de la cavité normale (*cf. infra*), parfois accompagnée de l'apparition de « tranchées » creusées dans la paroi sternale, voilà des caractères dont il faut également tenir compte.

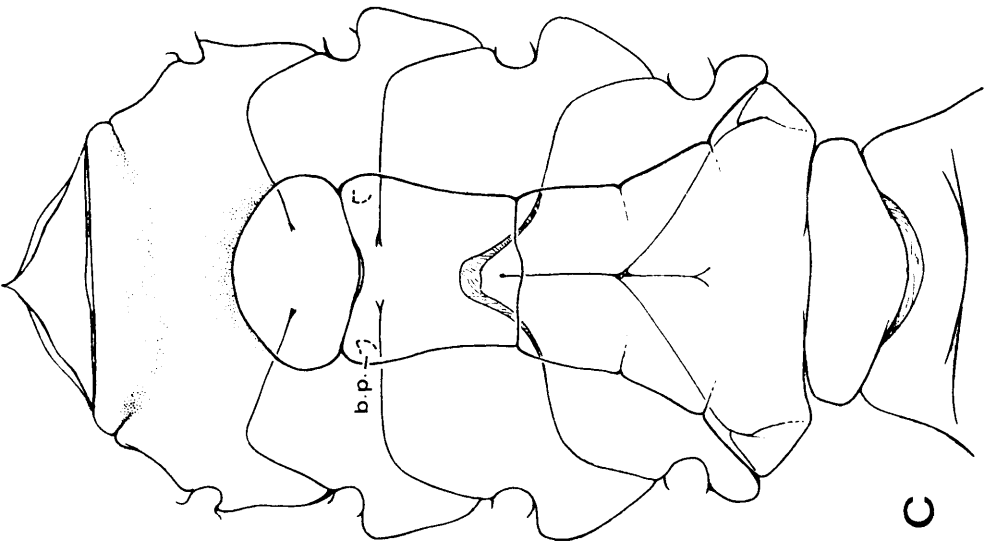
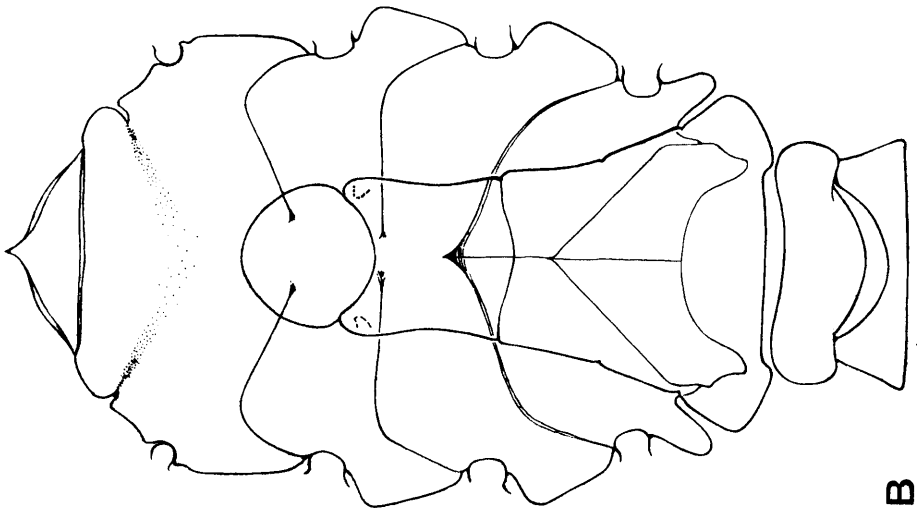
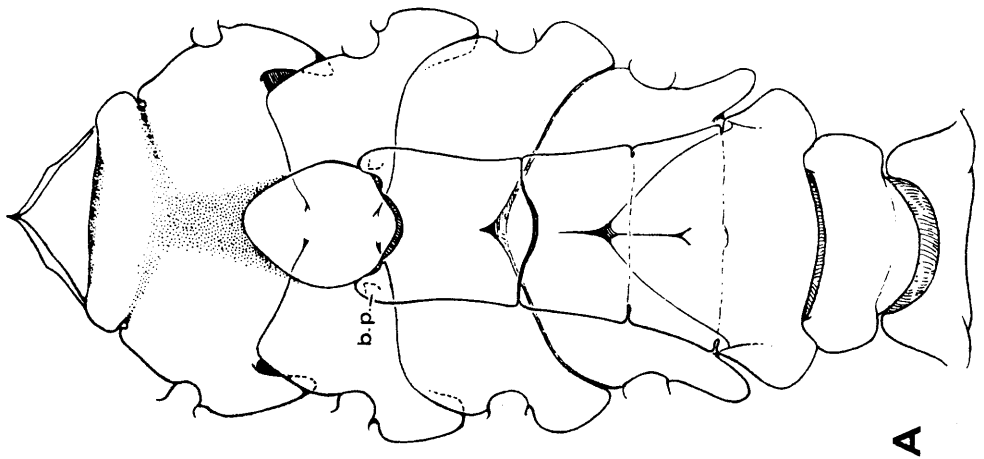
Un autre caractère, tout à fait négligé par les systématiciens et dont nous essaierons de montrer l'importance taxonomique, est représenté par l'*appareil d'accrochage* de l'abdomen à la paroi sternale : il s'agit le plus souvent d'un dispositif bouton-pression mais d'autres types de maintien, de rétention de l'abdomen existent, parfois même simultanément (*cf.* le chapitre consacré à cette question).

Enfin, et ce n'est pas le point le moins important, c'est sur le sternum thoracique que s'ouvrent les orifices sexuels mâles et femelles chez un certain nombre de Brachyours *sensu lato*.

En ce qui concerne les orifices femelles, s'ils sont coaux (p3), on a affaire à des *péditrèmes* : c'est le cas des Dromiacea, des Homoloidea, des Tymolidae et des Raninidae (Gymnopleura).

Les « vrais » Crabes sont *sternitrèmes*, c'est-à-dire que les conduits sexuels femelles débouchent sur le sternum thoracique, sur le sternite 6.

1. Les Crabes *péditrèmes* (à savoir avec orifices femelles coaux) ont un plastron sternal particulier, qui diffère très nettement de celui de tous les autres Brachyours, considérés généralement comme les seuls vrais Brachyours, c'est-à-dire les Brachyours *sternitrèmes* (à orifices femelles sternaux).



En ce qui concerne les orifices sexuels mâles, on admet qu'ils sont coxaux (p5) chez tous les Brachyours, sauf chez ceux dits Catométopes et des Leucosiidae. Au cours de l'évolution de la disposition cyclométope à la disposition catométope, on assiste à une migration de l'orifice qui, de coxal, devient coxo-sternal ; se rapprochant de plus en plus du plan sagittal médian, il paraît finalement tout à fait sternal (cf. GUINOT, 1969a).

C'est justement chez les Catométopes que le plastron atteint le plus grand élargissement et que le sternite 8, au lieu d'être en entier recouvert par l'abdomen comme chez les Crabes Cyclométopes, devient très souvent une partie exposée du plastron et prend place postérieurement au sternite 7 de façon très visible. Nous verrons plus loin les diverses modalités rencontrées chez les Catométopes, qui sont loin d'être uniformes quant à cette disposition.

Du fait de l'élargissement du sternum thoracique, l'orifice mâle, avec son pénis, se trouverait éloigné des pléopodes sexuels s'il devait demeurer sur la coxa. Le passage de l'ouverture mâle jusqu'à une position sternale fait partie de l'évolution générale des Brachyours. Nous montrerons plus loin que les Catométopes n'ont pas l'apanage de la migration de l'orifice mâle sur la surface sternale. Chez les Leucosiidae, la même tendance se manifeste et, chez les formes les plus évoluées de cette famille, le canal éjaculateur débouche finalement sur le sternum.

On aboutit à la constatation suivante : dans un stade primitif, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, les orifices sexuels sont coxaux ; à un stade plus avancé, c'est sur le sternum thoracique qu'ils viennent s'ouvrir. Mais il y a un fort décalage entre les deux sexes dans la manifestation de la tendance à devenir sternal que manifeste l'orifice génital. Chez les Décapodes, l'orifice femelle est coxal (sur p3) non seulement chez ceux où les pattes sont presque jointives, c'est-à-dire où le sternum thoracique est réduit, mais aussi chez les formes où s'est constitué un large plastron ventral. Par exemple, chez les Anomoures à sternum thoracique développé, tout comme chez les Crabes péditrèmes mentionnés plus haut, l'orifice femelle demeure coxal. C'est pourquoi il est un peu simpliste de dire, à cet égard, que les *péditrèmes* se rapprochent des Natantia, des Macroures et des Anomoures, étant donné que, chez la plupart de ces derniers, les orifices ne peuvent qu'être coxaux par suite de la réduction transversale du sternum thoracique. Chez les Crabes, on l'a vu, la présence d'un plastron, même à un stade avancé d'élargissement et de fusion de diverses parties (par exemple chez les Dromiacea ou les Gymnopleura), ne suffit pas à modifier l'emplacement de l'orifice femelle.

Dans le sexe mâle, les orifices s'ouvrent sur la coxa des péréiopodes 5 chez les Crabes où ceux-ci encadrent l'abdomen : à cet endroit, l'orifice ne peut être que coxal. Mais, dès que les coxae des p5 s'écartent et que, entre elles et l'abdomen, s'intercale une portion de sternite (en l'occurrence le sternite 8 qui est enclin à s'accoler au sternite 7), il y a tendance à la formation d'une gaine pénienne et au déplacement de l'orifice dans une position sternale. C'est seulement chez les Crabes élargis postérieurement, avec partie basilaire de l'abdomen et sternite 8 étalés transversalement, donc chez les Crabes à un haut niveau d'évolution, que l'orifice mâle devient sternal (cf. le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

La tendance de l'orifice sexuel, qu'il soit mâle ou femelle, à occuper une position sternale se manifeste dans divers groupes, phylogénétiquement éloignés.

Le fait que le plastron sternal soit souvent bien conservé, avec ses lignes de suture, chez les formes fossiles est un bon argument pour qu'il devienne l'un des caractères majeurs dans la taxonomie des Crabes et de certains autres Décapodes. Malheureusement, chez les Crabes fossilisés, l'abdomen, rabattu contre la paroi sternale, cache le tracé des sutures dans la zone médiane : un renseignement très important manque en ce qui concerne le trajet transversal, continu ou interrompu, des divisions métamériques dans la cavité sterno-abdominale.

FIG. 19. — L'élargissement du plastron sternal chez les Crabes de la sous-famille des Polydectinae. A, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH) (× 10) ; B, *Lybia denticulata* Nobili, syntype, ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, Dr JOUSSEAUME 1897 (MP) (× 10) ; C, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12 mm, île Maurice, M. CARIÉ 1913, BOUVIER det. (MP) (× 10).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Sur le sternum thoracique s'articulent les huit appendices thoraciques, à savoir les trois paires de maxillipèdes et les cinq paires de péréiopodes. Typiquement, le plastron reçoit, de part et d'autre, l'un des deux condyles articulaires de la coxa des cinq paires de péréiopodes ; une autre articulation rattache la coxa à l'épimère. Le condyle sternal pénètre dans une encoche généralement creusée dans le bord antérieur de l'épisternite. Selon les cas, les cinq péréiopodes s'articulent sur le sternum par un condyle de même taille et même forme ; dans d'autres cas, le condyle des chélipèdes est différent de celui des pattes locomotrices. Une étude reste à faire à ce sujet. Le condyle de p5 peut être également modifié par la présence de l'orifice mâle (cf. le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

III. UTILISATION DU PLASTRON STERNAL COMME INDICE DE LA MONOPHYLIE

BALSS (1940, p. 81-85) a récapitulé certains types de plans structuraux présentés par le sternum thoracique dans les principaux groupes de Crabes. Nous abordons ici cette question sous un angle différent : unité structurale du plastron sternal chez les genres apparentés et modifications évolutives de cette partie du corps. Notre interprétation a été très souvent confirmée par l'observation du système endophragmal, en particulier par celle des lames endosternales invaginées à l'emplacement des sutures thoraciques. Nous montrerons d'abord comment l'on peut définir ou redéfinir des groupes naturels en utilisant en premier lieu la morphologie du plastron sternal.

A titre d'exemple de Crabes dotés d'un plastron possédant une indéniable unité structurale, aussi bien chez les formes actuelles que fossiles, nous avons choisi un groupe que nous avons récemment rétabli (cf. GUINOT, 1968c), les *Carpiliinae* Ortmann, 1893 (rang de sous-famille peut-être provisoire).

Dans le genre *Carpilius* Leach in DESMAREST, qui renferme trois espèces actuelles, *C. maculatus* (Linné), *C. convexus* (Forsskal) et *C. corallinus* (Herbst), le sternum thoracique est relativement étroit, avec des bords subparallèles, et se trouve creusé, chez le mâle, d'une cavité assez large, surtout chez *C. corallinus* (pl. 10). Chez les *Carpiliinae*, la cavité sterno-abdominale de la femelle pubère est très longue et l'abdomen remonte jusqu'à la base des mxp3 (cf. pl. 10, fig. 9 : † *Palaocarpilius macrocheilus*, femelle).

Le maintien de la métamérie initiale, c'est-à-dire la présence des quatre lignes de suture postérieures s'étendant sur toute la largeur du plastron et demeurant presque parallèles, sans aucune confluence dans la zone médiane, représente une disposition archaïque. L'examen du squelette endophragmal (pl. 10, fig. 3) montre bien que les lames endosternales correspondant aux sutures 4/5, 5/6, 6/7 et 7/8 sont continues, parallèles et très hautes ; elles sont implantées sur un phragme saillant (plaque médiane) qui s'élève au milieu de la cavité abdominale et se continue au niveau du sternite 4 par une simple crête. Dans leur partie basale, les lames endosternales 4/5, 5/6 et 6/7 se dressent perpendiculairement au plastron, puis elles s'inclinent obliquement, chacune formant une sorte de toit à la suivante.

La similitude du plastron et, plus précisément, du tracé des sutures sternales chez les trois espèces de *Carpilius* est remarquable : *maculatus* (fig. 21B), *convexus* (pl. 10, fig. 1, 2), *corallinus* (pl. 10, fig. 5, 6). Dans la partie antérieure au sternite 4, l'étroite bande, délimitée en arrière par un sillon latéral et marquée par une sorte de bourrelet chez *C. convexus* (pl. 10, fig. 1, 2, 4) et chez *C. maculatus* (fig. 21B), correspond grosso modo au sternite 3, c'est-à-dire au somite 3, celui de mxp3. En avant, un sillon transversal entier délimite une zone triangulaire qui constitue la pointe du plastron, tout au moins la partie exposée de celui-ci. En effet, le sternum thoracique se continue, mais en s'abaissant, sous les mxp3. Cette pièce triangulaire toujours exposée, ainsi que la partie du sternum cachée par mxp3 et surmontée d'une carène médiane longitudinale, correspondent sensiblement au somite 2, celui de mxp2. Enfin, la région vraiment antérieure du sternum, également recouverte par la troisième paire de pattes-mâchoires et située dans un plan horizontal, représente le sternite 1, le somite de mxp1. L'examen des cavités arthrodiales correspondant aux trois pattes-mâchoires confirme bien la disposition que nous venons de décrire.

Chez les trois espèces vivantes de *Carpilius*, les épisternites 4 à 7 sont bien développés. C'est seulement sur le sternite 4 (qui porte l'articulation de p1) que demeure la trace, légère, incomplète, d'un sillon épisternal.

La ligne médiane est présente sur les sternites 8, 7, 6, 5 ; elle ne se prolonge pas, ou à peine, sur le sternite 4, lequel porte chez *C. convexus* et *C. maculatus* une dépression en grande partie cachée par l'abdomen (chez le mâle) et visible sur une courte étendue en avant de la cavité sterno-abdominale. Chez *C. corallinus* (pl. 10,

fig. 6), c'est seulement sur cette partie du sternite 4, entre les coxae des chélipèdes, qu'est apparente une légère trace de sillon.

Chez les † *Palaeocarpilius* A. Milne Edwards, florissant à l'Éocène sous forme de plusieurs espèces de grande taille et connus jusqu'au Miocène (époque à laquelle serait apparu le premier *Carpilius* fossile, † *Carpilius antiquus* Glaessner), le plastron sternal, parfois bien conservé, montre sensiblement le même plan de structure que chez les formes actuelles : cf. pl. 10, fig. 9 : plastron de † *Palaeocarpilius macrocheilus* (Desmarest). Il faudrait évidemment pouvoir soulever l'abdomen pour s'assurer de la continuité des lignes de suture transversales séparant les sternites et pour constater l'étendue de la ligne médiane. La partie tout à fait antérieure du plastron semble aussi être disposée comme celle que nous avons décrite en détail, et il est probable qu'il y a également conformité en ce qui concerne la portion cachée sous les mxp3. Chez les fossiles, la forme de l'abdomen mâle est l'indication d'une cavité sterno-abdominale similaire à celle des formes actuelles. L'abdomen femelle est très développé comme chez les *Carpilius* vivants. Il ne serait pas étonnant que, chez certains *Palaeocarpilius*, non seulement les premiers épisternites mais aussi les épisternites suivants soient délimités par un sillon. Ainsi, † *P. stenurus* Reuss, représenté par A. MILNE EDWARDS (1862, pl. 1, fig. 3a), et que nous refigurons ici (pl. 10, fig. 8), présente des sutures délimitant tous les épisternites : il faudrait préalablement vérifier que cette espèce appartient bien au genre *Palaeocarpilius*.

En nous basant sur la soudure totale du basis-ischion et du mérus du chélipède, très typique chez les *Carpiliinae* (pl. 10, fig. 4), nous avons inclus (cf. GUINOT, 1968b, p. 160) † *Harpactocarcinus mississippiensis* Rathbun, 1935, de l'Éocène supérieur américain, dans le genre *Palaeocarpilius* : or, les portions du plastron que l'on connaît de cette espèce (cf. RICHARDSON, 1954, fig. 87) apportent confirmation du bien-fondé de ce transfert.

En nous servant du même caractère des chélipèdes, nous avons attribué aux *Carpiliinae* un genre également américain, † *Ocalina* Rathbun, 1929 (p. 2, pl. 1-3), représenté à l'Éocène supérieur par une espèce, † *O. floridana* Rathbun (cf. GUINOT, 1968c, p. 325, pl. 2, fig. 3) : nous nous souvenons que le plastron sternal des belles *Ocalina* que nous avons examinées à l'U.S.N.M. à Washington, ressemble à celui des *Carpilius* (cf. RATHBUN, loc. cit., pl. 1 et pl. 3 ; et notre fig. 7 de la pl. 10).

Ainsi, les *Carpiliinae* qui, avec leurs représentants fossiles, témoignent d'une stabilité certaine dans leur organisation, présentent le type *carpilien* de plastron sternal (à quelques petites différences près). Le fait qu'il n'y ait pas eu de modifications notables entre les fossiles indiqués et les représentants actuels prouve, à notre avis, que ce groupe constitue une lignée en stasigénèse dont les caractères étaient déjà en grande partie fixés à l'Éocène.

Chez les autres formes fossiles que les paléontologistes ont rapprochées des *Carpiliinae* en raison de leur carapace et d'autres caractéristiques, telles que † *Harpactocarcinus* A. Milne Edwards, † *Xanthopsis* McCoy et † *Harpactoxanthopsis* Via (genres pour lesquels VIA, 1969, p. 237, a créé une sous-famille spéciale, les † *Xanthopsinae*, intermédiaire entre *Carpiliinae* et *Menippinae*), il faudrait recourir au sternum thoracique pour déceler s'il s'agit d'un plastron carpilien, d'un plastron ménippien, d'un plastron de *Xantho*, etc. Les affinités de ces genres s'en trouveraient mieux précisées et l'on pourrait avoir un aperçu de la souche des † *Palaeocarpilius* et, plus largement, des *Carpiliinae*.

Le genre crétacé † *Caloxanthus* A. Milne Edwards, en lequel WRIGHT et COLLINS (1972, p. 103) voient l'ancêtre des *Carpilius* et *Palaeocarpilius*, devrait posséder un sternum thoracique bâti sur un plan analogue à celui de ces derniers. L'examen de cette partie anatomique, qui n'a pas été illustrée par les deux paléontologistes, nous donnerait des renseignements précieux sur la filiation supposée, peut-être aussi sur les rapports de *Caloxanthus* avec le genre dont il serait dérivé, † *Diaulax* Bell, stock dynoménién particulier séparé des autres *Dynomenidae* dès le Jurassique supérieur (WRIGHT et COLLINS, *ibid.*, p. 55). La famille des *Carpiliidae*, telle qu'elle est envisagée par ces deux auteurs, proviendrait donc d'un autre stock dynoménién que les *Xanthidae*. A notre avis, toute hypothèse sur l'origine des *Xanthidae* devrait tenir compte, en tout premier lieu, des résultats de l'examen minutieux du sternum thoracique chez les fossiles et de sa confrontation avec celui des *Carpiliinae*.

Nous avons apparenté (GUINOT, 1968c) aux *Carpiliinae* deux autres genres actuels, *Euryozius* Miers et *Gardinieria* Rathbun, en spécifiant toutefois (loc. cit., p. 330) qu'un hiatus sépare ces derniers des *Carpiliinae* typiques. Or, le plastron sternal d'*Euryozius*, que nous n'avons pas examiné à l'époque, est différent du plastron carpilien ; nous reviendrons sur ce point dans un autre travail.

Le plastron carpilien diffère du plastron des *Xanthidae* *Xanthinae* (*sensu* BALSS, 1957), par exemple de celui d'*Atergatis* de Haan, genre auquel on a généralement apparenté *Carpilius* par suite

de la similitude de leur carapace. Cette divergence permet de soustraire le genre *Carpilius* et ses alliés des Xanthinae.

Le plastron ménippien offre quelques similitudes avec le plastron carpilien mais, au terme de notre revue du sternum thoracique chez les Xanthoïdes, nous sommes plus encline à attribuer cette ressemblance à une analogie de grade qu'à un lien phylétique étroit. Chez les Menippinae (*sensu* BALSS), les sutures ne sont pas toutes complètes comme chez les *Carpilius* : par exemple, dans le genre *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1), les deux premières sutures, 4/5 et 5/6, ne se rejoignent pas tout à fait médialement.

IV. TENDANCES ÉVOLUTIVES ET NIVEAUX ANAGÉNÉTIQUES DU STERNUM THORACIQUE¹ DANS LES GRANDS GROUPES DE BRACHYOURES STERNITRÈMES

La mise en évidence des similitudes dans le plan fondamental et l'analyse des morphoclines que l'on obtient à l'aide des divers caractères fournis par le plastron sternal rendent possibles des conclusions importantes sur la position taxonomique des divers groupes de Crabes.

L'existence de divisions intermétamériques complètes entre les sternites 4 à 8 fournit l'indice que le genre ou groupe est primitif par rapport au genre ou groupe considéré, chez lequel les sutures transversales sont interrompues par suite de la fusion de certains somites dans la région médiane.

Ainsi, chez certains Crabes assez peu nombreux, des lignes de suture traversent entièrement le plastron, de part en part, en demeurant parfois encore parallèles.

A un stade moins primitif, la première puis la deuxième de ces sutures (suture 4/5 et suture 5/6) s'interrompent plus ou moins loin de l'axe longitudinal antéro-postérieur ; mais, en même temps, les extrémités internes de celles-ci se rapprochent, par suite de leur convergence, parfois très accentuée, dans une zone médiane restreinte. En bref, la fusion des sternites thoraciques, en partie réalisée chez les Brachyours dans la partie tout à fait antérieure du thorax, c'est-à-dire en avant du sternite 4 (*cf. infra*), gagne de proche en proche la partie postérieure de celui-ci. La perte de la segmentation, qui est déjà la règle pour tous les segments céphaliques, s'étend aux segments thoraciques, en commençant par les premiers pour atteindre finalement les derniers.

Par une telle extension, le lipomérisme intègre l'ensemble des métamères du thorax et, dans les cas extrêmes, le plastron sternal peut constituer une pièce presque indivise, avec sutures transversales présentes seulement sur les régions latérales et sans ligne médiane longitudinale apparente.

Nous départageons les Brachyours sternitrèmes en les plaçant sous quatre rubriques différentes, qui, en fait, se ramènent à trois, les rubriques 3 et 4 pouvant être confondues.

1. Les quatre sutures transversales ininterrompues
2. Les sutures transversales antérieures incomplètes
 - a) suture 4/5 incomplète
 - b) sutures 4/5 et 5/6 incomplètes
 - c) sutures 4/5, 5/6 et 6/7 incomplètes
3. Les quatre sutures transversales incomplètes
4. Cas complexes, avec les quatre sutures transversales incomplètes.

Un tableau récapitulatif est dressé à la fin des rubriques 1, 2 et 4. Pour faciliter l'orientation des carcinologistes, nous avons (à de rares exceptions près) suivi la classification de BALSS (1957),

1. Nous n'étudierons pas ici la morphologie du sternum thoracique chez les Brachyours péditrèmes, qui fera l'objet d'un prochain article. Parmi les Crabes sternitrèmes, nous avons laissé de côté la plupart des Goneplacidae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1655), les Potamidae, certains Corystidae (*sensu* BALSS, 1957), tels que les genres *Jonas* Jacquinot et *Gomez* Gray, ainsi que les Hapalocarcinoidea, en cours d'étude.

même lorsque nous n'étions pas d'accord avec le rangement taxonomique adopté par cet auteur. Il est bien évident que nous n'avons pas examiné tous les genres ni toutes les espèces et que des travaux ultérieurs entraîneront des modifications et apporteront des précisions.

1. LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES ININTERROMPUES

L'existence de quatre sutures transversales parcourant sans interruption le plastron sur toute sa largeur (y compris sous l'abdomen) correspondrait à une disposition primitive. Une telle disposition, plésiomorphe, peut exister chez des Crabes situés dans des groupes très éloignés.

Si l'on s'en tient à la classification de BALSS (1957), les genres qui présentent une telle disposition appartiennent aux familles et sous-familles suivantes :

Corystidae		<i>Corystes</i> (pl. 9, fig. 1)
Atelecyclidae	Thiinae	<i>Thia</i> (fig. 20A), <i>Kraussia</i> (fig. 22A)
Atelecyclidae	Atelecyclinae	<i>Atelecyclus</i> (pl. 9, fig. 4, 5)
Cancridae		<i>Cancer</i> (pl. 9, fig. 7)
Xanthidae	Xanthinae	<i>Carpilius</i> (fig. 21B ; pl. 10, fig. 1, 2, 5)
		<i>Daira</i> (fig. 21C)
		<i>Paraxanthus</i> (fig. 22B)
Xanthidae	Pilumninae	<i>Pilumnoides</i> (fig. 21A)

Il est bien évident que cette liste n'est pas exhaustive et que certains autres genres (nous n'avons pas examiné, par exemple, tous les Corystidae ni tous les Atelecyclidae) viendront s'ajouter à ceux déjà nommés.

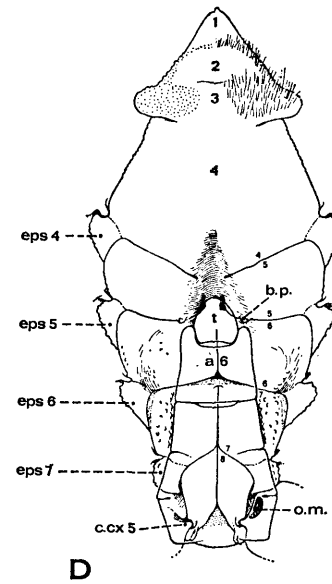
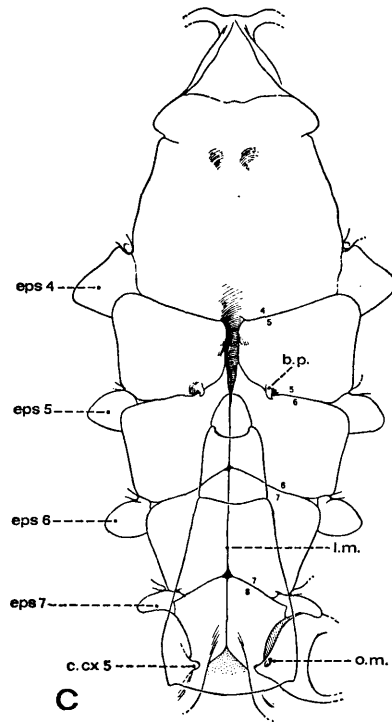
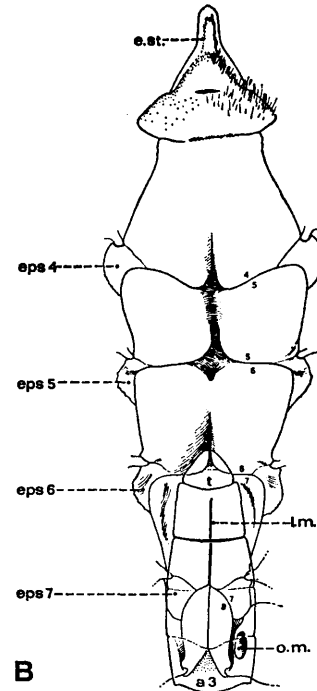
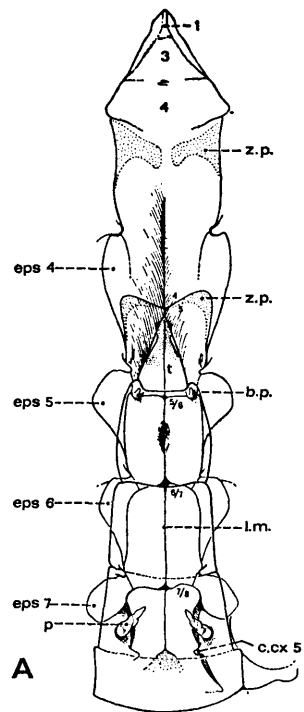
Nous insistons sur le fait que, pour nous :

- 1) le genre *Carpilius* Leach n'est pas un Xanthinae mais donne son nom à une famille spéciale, les *Carpiliidae*.
- 2) les genres *Kraussia* Dana et *Paraxanthus* Lucas sont phylétiquement apparentés mais se trouvent à des niveaux différents.
- 3) le genre *Daira* de Haan n'appartient pas aux Xanthidae et serait plutôt un Oxyrhyncha, certes peu typique mais apparenté, peut-être, à *Dairoides* Stebbing.

Plusieurs de ces genres à sutures thoraciques ininterrompues, complètes, offrent d'autres caractéristiques qui les placent manifestement à part des autres Brachyours : c'est le cas de *Daira*, de *Carpilius*, de *Pilumnoides*, de *Corystes*, genres dont il est question à plusieurs reprises dans ce travail.

Nous n'incluons pas dans ce premier groupe de Crabes le genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20B) : il présente une structure du plastron un peu particulière ; en fait, on doit le ranger dans la catégorie des Crabes à sutures 4/5 et 5/6 incomplètes. Il en est de même pour le genre *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C), qui se trouve, semble-t-il, à un stade un peu plus avancé.

Chez tous ces Crabes, les sutures apparaissent parallèles ou subparallèles, sensiblement équidistantes, laissant entre elles un espace assez grand. En principe, c'est l'indice d'une individualisation des somites et d'une organisation régulière du squelette apodémien intersegmentaire. Ainsi, dans le



genre *Thia*¹ Leach, caractérisé par son plastron extrêmement étroit et son long sternite 4 (fig. 20A), la structure interne (pl. 9, fig. 9) est bien le reflet de la disposition externe, avec sa simplicité métamérique ; les endosternites sont parallèles, équidistants, sans confluence. Continues sur toute leur largeur et jointifs médialement à l'emplacement de l'invagination de la plaque médiane, ils forment, chacun, une muraille élevée, perpendiculaire au plancher sternal, divisant la cavité thoracique en compartiments segmentaires bien séparés. Il n'y a qu'une faible convergence pour le raccord, par l'intermédiaire de la lame de jonction, avec les endopleurites, relativement peu développés. Chez *Thia*, les somites sont tout à fait individualisés.

Dans le genre *Atelecyclus* Leach (pl. 9, fig. 4, 5), les sutures sternales continues sont remarquablement parallèles et équidistantes. Les endosternites correspondants se rejoignent sur une puissante plaque médiane qui se prolonge, loin en avant sur le sternite 4, par une forte crête, reconnaissable à un sillon qui creuse longitudinalement la surface externe du plastron.

Dans le genre *Pilumnoides* Lucas (fig. 21A), les sutures sternales sont bien continues et parallèles, la plus antérieure (4/5) s'abaissant très légèrement vers la suivante (5/6) dans la cavité sterno-abdominale. Les lames endosternales correspondantes se rejoignent médialement, la première confluant un peu vers la deuxième. Sur la photographie que nous publions (pl. 12, fig. 3) du système endophragmal de *Pilumnoides perlatus* (Poeppig), on ne voit pas les lames endosternales car elles sont cachées par le repli médian très large et élevé en direction oblique que forme l'endosternite 4/5. Ce genre, attribué à tort aux Xanthidae Pilumninae (cf. BALSS, 1957, p. 1653), se trouve à un niveau primitif (cf. *infra*).

Toutefois, à cette apparente régularité des sutures sur le plastron peut correspondre une disposition interne un peu plus compliquée. Du reste, en examinant de près le sternum thoracique de certains genres à sutures transversales complètes, on peut déceler les signes extérieurs d'un début de complication du squelette intersegmentaire. C'est notamment la présence d'une zone en creux au point de rencontre des sutures et de la ligne médiane. Par exemple, dans le genre *Cancer* (pl. 9, fig. 7), le long du plan sagittal médian, au niveau de la suture 4/5 se trouve une dépression très nette. La suture n'est pas absolument continue : ses deux extrémités ne se rejoignent pas tout à fait au milieu et s'enfoncent en se dirigeant postérieurement. En examinant le système endophragmal (pl. 9, fig. 8) à cet endroit, on voit que ce creux est le lieu de rencontre d'une double invagination : invagination correspondant à la plaque médiane, qui amorce son développement, et invagination de la suture transversale 4/5 en ce même point. Les endosternites droit et gauche correspondant à la suture 4/5 s'appuient sur un épaississement médian assez large, ce qui met une nette séparation entre eux, et convergent fortement vers les lames de la suture suivante (5/6). De même, chez *Carpilius* Leach (fig. 21B ; pl. 10, fig. 2, 6), un creux médian apparaît très nettement au niveau de la suture antérieure (4/5).

Cette disposition représente sans doute l'étape qui précède l'état de suture incomplète, discontinue.

Chez *Daira perlata* (Herbst) (fig. 21C), une zone en creux se trouve médialement au niveau de la suture 4/5 et aussi de la suture 5/6. L'examen du système endophragmal (pl. 17, fig. 6) montre une légère discontinuité médiane des lames correspondant à ces sutures et leur confluence très prononcée, ce qui n'apparaît pas extérieurement sur le plastron.

1. Actuellement, une seule espèce est reconnue dans le genre *Thia* Leach, 1814 : c'est *Thia scutellata* (Fabricius) (cf. ZARIQUIEY, 1968, p. 343), qui habiterait à la fois l'Atlantique et la Méditerranée. Or nous avons trouvé des différences, dont celle concernant l'appareil d'accrochage, entre un échantillon de Méditerranée déterminé *Thia residua* (Herbst) (très nombreux spécimens récoltés par ZARIQUIEY) et deux échantillons identifiés *Thia polita* Leach, provenant l'un de Naples et l'autre de « La Rada, A. E. MALARD, 1907 ».

Dans notre texte, nous avons conservé les appellations qui figurent sur les étiquettes des échantillons du Muséum national d'Histoire naturelle, mais nous nous proposons de reprendre cette question, à la nomenclature compliquée, et, peut-être, de décrire comme nouvelle l'une des espèces.

FIG. 20. — Sternum thoracique. (Pilosité non représentée).

A, *Thia residua* (Herbst), ♂ 17,7 × 19 mm, Méditerranée, ZARIQUIEY coll. (MP) (× 5). B, *Pseudocorystes sicarius* (Poeppig), ♂ 55 × 50 mm, Chili, Valparaíso, PORTER det. (MP) (× 2). C, *Nautilocorystes ocellatus* (Gray), ♂ 39,5 × 34 mm, Cap de Bonne-Espérance (MP-B3924S) (× 2,3). D, *Peltarion spinulosum* (White), ♂ 52,6 × 57 mm, Cap Horn (MP) (× 2). Chez *Thia*, il y a coïncidence des crochets sternaux et des angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Chez *Pseudocorystes*, où l'abdomen est très court, il n'y a pas de dispositif d'accrochage. Chez *Nautilocorystes* et chez *Peltarion*, les crochets sternaux sont présents mais ne peuvent pas être coiffés par les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, placé en retrait. Pour les abréviations, voir p. 297-298.

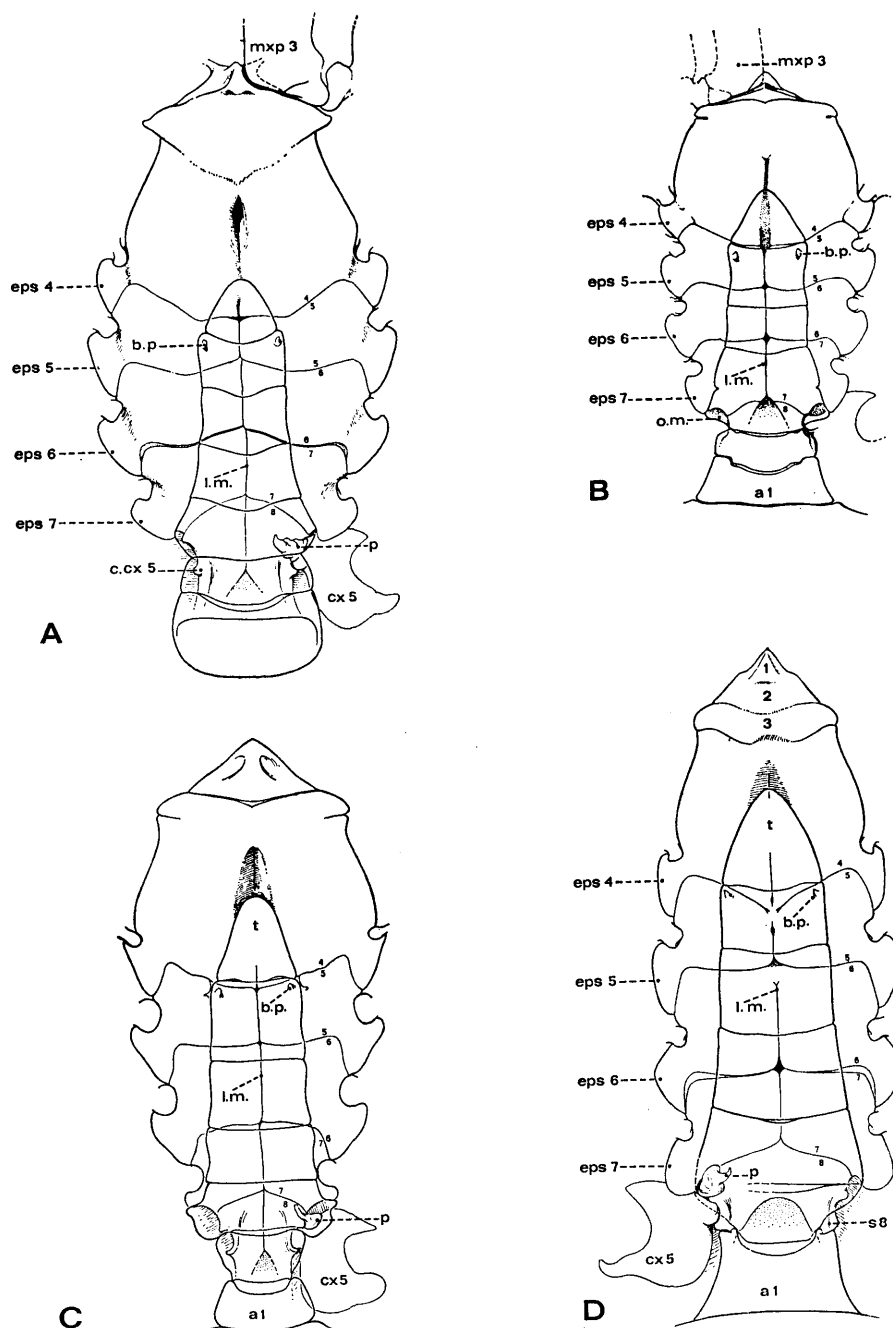


FIG. 21. — Sternum thoracique. (Pilosité et ornementation non représentées). A, *Pilumnoides perlatus* (Poeppig), ♂ 9,8 × 19 mm, Chili, PORTER det., BOUVIER verif. (MP) (× 4,3) ; B, *Carpilius maculatus* (Linné), ♂ 84 × 112 mm, Hikueru, FOREST et GUINOT det. (MP) (× 0,7) ; C, *Daira perlata* (Herbst), ♂ 23 × 33 mm, Tahiti, FOREST et GUINOT det. (MP) (× 3) ; D, *Actumnus setifer* (de Haan), ♂ 11 × 15 mm, Madagascar, MILLOT 405, BALSS det. (MP) (× 5,6). Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Parmi les Crabes à sutures transversales ininterrompues, tous certainement primitifs, ce qui, en plus, distingue des autres les genres tels que *Corystes* ou *Thia* c'est que tous les sternites thoraciques sont disposés sur un plan à peu près horizontal et sont parfaitement visibles. Cela est dû à l'absence d'une véritable cavité sterno-abdominale et à l'extrême brièveté de l'abdomen, qui laisse à découvert

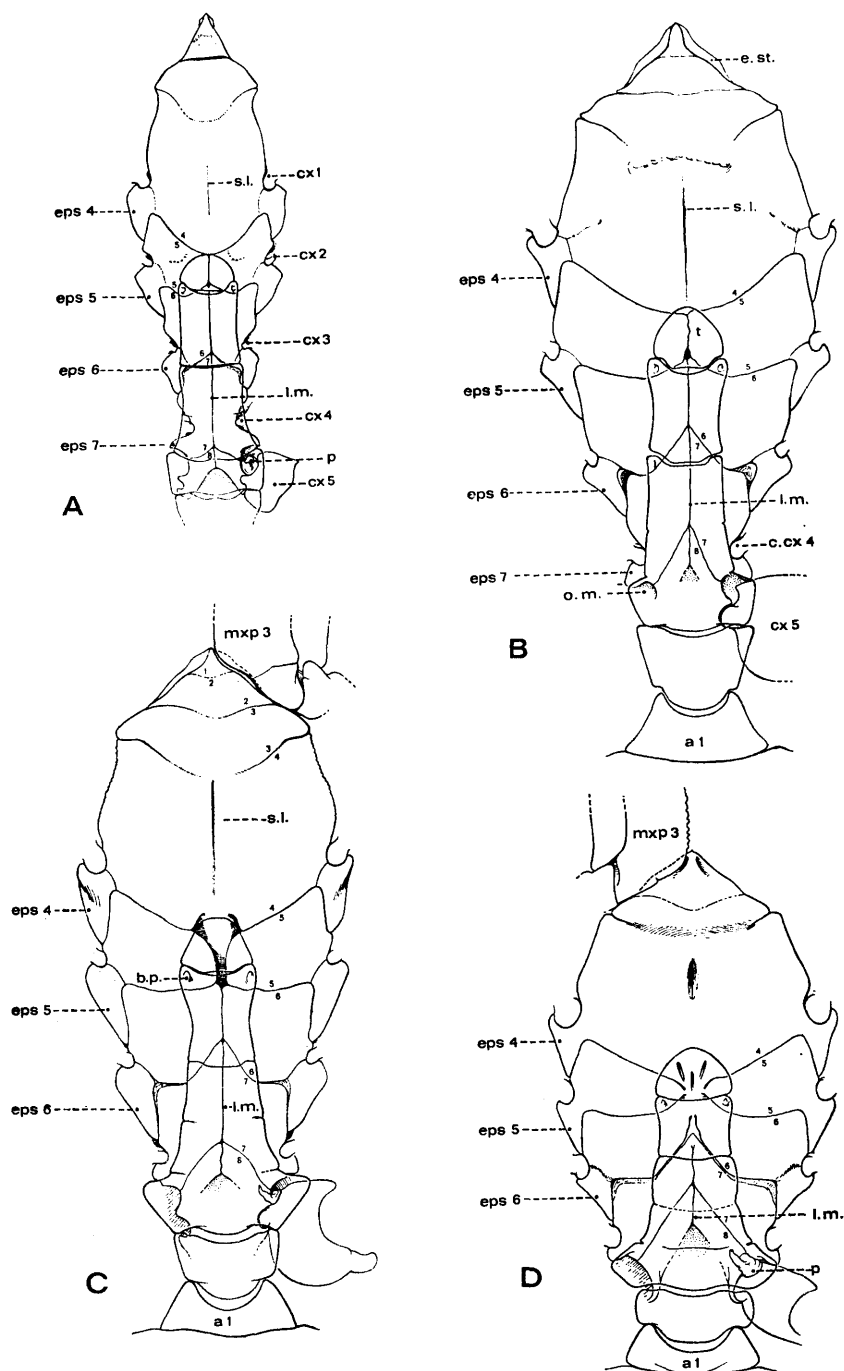


FIG. 22. — Sternum thoracique. (Pilosité et ornementation non représentées). A, *Kraussia rugulosa* (Krauss), ♂ 18 × 22 mm, Nagasaki, James JORDAN 1911 (MP) (× 5). B, *Paraxanthus barbiger* (Poeppig), ♂ 57,5 × 85,5 mm, Chili, lectotype de *Paraxanthus hirtipes* H. MILNE EDWARDS et LUCAS (MP-B2736S) (× 1,3) ; C, *Cycloxanthops sexdecimdentatus* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 37,5 × 57 mm, Chili, M. d'ORBIGNY (MP) (× 2,2) ; D, *Xantho incisus* (Leach), ♂ 31 × 54 mm, Roscoff, FOREST coll. (MP) (× 1,8).
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

les sutures antérieures. Chez d'autres genres où se creuse, parfois profondément, une cavité destinée à recevoir l'abdomen, le tracé des sutures suit un plan horizontal sur les côtés du plastron, puis oblique sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, pour se terminer dans le fond de celle-ci.

La persistance de la métamérie dans la moitié postérieure du plastron peut faire soupçonner une parenté réelle entre les Crabes ainsi conformés. Toutefois, les indices ainsi offerts doivent être étayés par d'autres considérations. Le caractère *lignes de sutures thoraciques complètes* étant plésiomorphe, il ne peut pas nous donner la preuve de l'origine commune. En revanche, la métamérie conservée sur le plastron peut nous servir, comme élément constitutif de la symplesiomorphie, pour la détermination du grade.

En voici un exemple : à côté de divers caractères plésiomorphes (cadre buccal, antenne relativement mobile), *Kraussia* Dana (fig. 22A) et *Paraxanthus* Lucas (fig. 22B) ont des plastrons presque identiques, avec notamment toutes les sutures (4/5 à 7/8) complètes. Le plastron est seulement un peu plus élargi, notamment en avant, chez *Paraxanthus*. Les épisternites sont pareillement délimités ; les sutures suivent le même parcours ; cavité sterno-abdominale et abdomen sont similaires dans les deux genres. La communauté de structure du sternum thoracique permet d'apparenter ces deux genres que l'on n'a jamais rapprochés. Dans la classification de BALSS (1957, p. 1637 et 1649), *Kraussia* est un Atelecyclidae de la sous-famille des Thiinae, et *Paraxanthus* (que l'on a généralement placé à tort près de *Platyxanthus* et ses alliés ; cf. sous Platyxanthinae, p. 94) fait partie des Xanthidae Xanthinae. Le système de classification devrait dorénavant montrer les affinités de *Kraussia* et de *Paraxanthus*, en même temps que mettre en valeur le passage de ces genres vers d'autres genres tels que *Cycloxanthops* Rathbun et *Xantho* Leach (cf. *infra*).

Le tableau récapitulatif ci-dessous (tabl. 1) montre bien que les sutures transversales ininterrompues se rencontrent chez des Crabes phylétiquement éloignés. Il n'y a guère de liens, par exemple, entre *Corystes*, *Carpilius* et *Pilumnoides*.

Tableau 1. Récapitulation des genres ou groupes caractérisés par quatre sutures transversales ininterrompues

Brachygnatha	Brachyrhyncha	Corystidae		<i>Corystes</i>
—	—	Atelecyclidae	Atelecyclinae	<i>Atelecyclus</i>
—	—		Thiinae	<i>Thia</i> , <i>Kraussia</i> ¹
—	—	Cancridae		<i>Cancer</i>
—	—	Xanthidae		<i>Carpilius</i> , <i>Paraxanthus</i> , <i>Pilumnoides</i>
Brachygnatha	Oxyrhyncha	? Parthenopidae		<i>Daira</i> (à notre avis, non un Xanthidae).

2. LES SUTURES TRANVERSALES ANTÉRIEURES INCOMPLÈTES

La fusion entre les somites, qui se manifeste sur le plastron sternal par l'interruption médiane des lignes de suture intersegmentaires entre des sternites consécutifs, se fait, au cours du processus évolutif, d'avant en arrière. C'est donc d'abord la première suture (4/5) qui sera interrompue, puis la deuxième (5/6), enfin les deux dernières (6/7 et 7/8). Sur des plastrons encore étroits, ce sont seulement la ou les sutures antérieures qui vont disparaître dans la zone médiane, et leurs extrémités internes seront encore à une faible distance l'une de l'autre. Sur des plastrons élargis, ce sont aussi les limites entre les métamères postérieurs qui vont être interrompues : les extrémités d'une même suture sont

1. En fait, à ranger auprès de *Paraxanthus*.

éloignées mais les terminaisons internes des diverses sutures convergent dans une zone centrale restreinte. La segmentation primitive n'est plus visible dans la portion médiane du plastron.

Ainsi, corrélativement à l'élargissement et au tassement du plastron, la fusion gagne un plus grand nombre de somites et s'opère sur une plus large partie de la zone médiane. Certains plastrons extrêmement élargis montrent des sutures toutes incomplètes, confinées sur les bords, du sternite 4 au sternite 8, avec une très vaste région médiane indivise (*cf.* Hymenosomatidae).

Le fait qu'une ligne de suture montre une ébauche d'interruption, avec un faible espace entre ses deux terminaisons, n'entraîne pas du même coup la fusion intime des deux somites successifs concernés. Par exemple, dans le squelette endophragmal de *Perimela* Leach, aux sutures antérieures incomplètes, les lames endosternales invaginées à la limite des somites 4-5 et 5-6 s'appuient sur un épaississement médian et il n'y a pas encore de différence sensible entre cette disposition et celle des genres précédents.

L'épaississement médian que nous venons de mentionner ne se traduit pas sur l'exosquelette du plastron par un sillon ; il correspond, en fait, au fond de la cavité sterno-abdominale, qui forme une surface plane, une sorte de méplat plus ou moins large. Du côté interne, la cavité sterno-abdominale apparaît comme une saillie plus ou moins élevée, plus ou moins encaissée et au fond plus ou moins étalé, plus ou moins plat (*cf.* le chapitre IV). Le fond de cette cavité constitue une sorte de barre, d'épaisseur variable, sur laquelle viennent s'appuyer les lames endosternales ; il est localement surmonté par la plaque médiane, laquelle, occupe selon les cas un nombre différent de somites.

Dans le genre *Actumnus* Dana, tel qu'on l'a conçu jusqu'à présent, nous avons observé que le plastron, relativement étroit et extrêmement bombé, permettait de distinguer deux groupes. Dans le premier, représenté par *Actumnus setifer* (de Haan) (fig. 21D), seule la suture 4/5 est incomplète, avec deux terminaisons internes obliquant fortement vers l'arrière ; la suture 5/6 est continue, avec seulement une dépression médiane.

Dans l'autre groupe d'*Actumnus*, représenté par *A. tessellatus* Alcock, la suture 5/6 est interrompue, tout comme la précédente, très près de la ligne médiane ; les extrémités internes des deux lignes de suture antérieures 4/5 et 5/6 convergent au fond de la dépression abdominale. Les deux sutures postérieures, 6/7 et 7/8, sont complètes.

Quant au caractère des sutures 4/5 et 5/6, le premier groupe d'*Actumnus* se distingue des *Pilumninae* (*sensu* BALSS), par exemple de *Pilumnus* Leach (fig. 24A), qui possèdent les deux sutures antérieures discontinues (*cf. infra*).

Nous avons relevé, à l'intérieur du genre *Actumnus* Dana *s.l.* d'autres différences, plus visibles, concernant le plastron (sternite 8, épisternite 7 ; *cf. infra*). De nombreux traits différentiels touchant d'autres régions du corps séparent ces deux groupes d'espèces que nous définirons dans une publication ultérieure consacrée au genre *Actumnus*.

Dans le genre *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C), à cavité sterno-abdominale à peine excavée, les deux premières des quatre sutures transversales, c'est-à-dire les sutures 4/5 et 5/6, ne sont pas tout à fait complètes : elles s'interrompent tout près de la ligne médiane et ne laissent entre leurs extrémités internes qu'un très faible espace, les terminaisons de la suture 5/6 confluant vers les terminaisons de la précédente. Les sutures suivantes 6/7 et 7/8 sont continues et apparaissent parallèles, à peu près équidistantes, tout comme les sutures 4/5 et 5/6. L'extrémité de l'abdomen mâle, lequel est très court, se trouve en retrait de la suture 5/6, de sorte que les deux premières sutures sont découvertes sur toute leur étendue (comme dans le genre *Corystes* Leach). Il n'y a pas correspondance entre les crochets pointant à la base du sternite 5 et les fossettes sous-abdominales : l'accrochage de l'abdomen ne peut donc pas se réaliser.

Le genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20B) offre sensiblement la même disposition.

Le genre *Perimela* Leach a ses quatre sutures sternales disposées comme chez *Nautilocorystes*, mais l'abdomen mâle, reçu dans une véritable cavité sterno-abdominale, recouvre les deux premières sutures (4/5 et 5/6). La famille des Cancridae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1636) contient donc un genre, *Cancer* Linné, à sutures toutes continues, et un genre, *Perimela*, dont les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues médialement.

Dans les deux genres étroitement apparentés, *Telmessus* White (pl. 25, fig. 3 : femelle) et *Erimacrus* Benedict (pl. 25, fig. 1, 2 : femelle), à cavité sterno-abdominale nettement creusée et à abdomen allongé (le telson recouvre la suture 4/5), les sutures 4/5 et 5/6 sont presque jointives, sans toutefois être parfaitement continues ; les sutures suivantes sont complètes. Comme chez *Nautilocorystes*, les quatre sutures sont équidistantes, largement séparées, subparallèles.

Dans le genre *Peltarion* Jacquinot (fig. 20D), comme dans les genres précédents, les sutures 4/5 à 7/8 sont équidistantes et parallèles sur une grande partie de leur parcours. Les terminaisons internes de la suture 4/5 et aussi celles de la suture 5/6 sont écartées. Dans ce genre, le dernier segment du court abdomen mâle atteint tout juste (et ne la recouvre pas chez certains spécimens) la suture 5/6, laquelle remonte beaucoup vers la précédente. Il s'ensuit que la suture 4/5 passe très en avant de l'abdomen. Nous verrons qu'une autre conséquence — si l'on peut dire — de cette brièveté de l'abdomen est la non-coïncidence des crochets sternaux (sur la suture 5/6) avec les fossettes situées dans les angles latéro-postérieurs, très étirés vers l'avant, du sixième segment abdominal. La ligne médiane offre un tracé spécial dans le genre *Peltarion* (cf. *infra*).

L'examen du squelette endophragmal d'un mâle (pl. 11, fig. 1) et d'une femelle (pl. 11, fig. 2) de *Peltarion spinulosum* (White) montre que, dans les deux sexes, les parties gauche et droite des endosternites 4/5 et 5/6 s'appuient pareillement sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale. En revanche, il existe un très net dimorphisme sexuel en ce qui concerne les replis médians : ceux des deux endosternites 4/5 et 5/6 sont beaucoup plus développés chez le mâle où ils constituent deux larges nappes foliacées, obliques, tandis que chez la femelle ne s'étendent que de simples apophyses. Ces nappes ou apophyses symétriques, bien que très rapprochées, ne se rejoignent pas au-dessus de la partie médiane du plancher sternal et constituent une muraille (mâle) ou un pont (femelle) incomplet. Les apophyses de l'endosternite 3/4, qui sont analogues dans les deux sexes, ne se rejoignent pas non plus médialement. Les endosternites 6/7 et 7/8 sont continus et convergent beaucoup vers l'avant ; ils s'étalent peu, surmontent la plaque médiane et se raccordent aux vastes ailes de la selle turcique.

Dans le genre *Trachycarcinus* Faxon, qui possède une assez large cavité abdominale et un abdomen plus allongé, les sutures 4/5 et 5/6 sont discontinues, avec un large espace entre les terminaisons internes ; les sutures 6/7 et 7/8 sont continues et confluent beaucoup vers l'avant.

La disposition comportant les deux premières lignes de sutures transversales incomplètes et les deux dernières continues, se rencontre chez un certain nombre de Crabes. On pourra alors les différencier selon la largeur de la zone médiane indivise, qui indique l'étendue de la fusion des somites consécutifs.

Pour clarifier l'exposé, nous allons désormais les passer en revue en les désignant par le nom de leur catégorie taxonomique le plus général, avec toujours comme cadre la classification de BALSS, 1957.

XANTHIDAE (pro parte)

Tous les Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957) possèdent les deux sutures 4/5 et 5/6 interrompues et les sutures 6/7 et 7/8 complètes, à l'exception (au moins) des genres *Carpilius* Leach, *Daira* de Haan, *Paraxanthus* Lucas, *Pilumnoides* Lucas, chez lesquels les quatre sutures transversales postérieures sont ininterrompues, et du genre *Actumnus* pro parte, chez lequel la suture 4/5 est seule interrompue. Signalons dès à présent que nous ne rangeons pas parmi les Xanthidae le genre *Daira*, qui appartient aux Oxyrhyncha et pourrait être placé au voisinage du genre *Dairoides* Stebbing.

Examinons tout d'abord certains Xanthidae Menippinae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1650). Dans le genre *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1), les sutures 4/5 et 5/6 ne se rejoignent pas tout à fait dans la cavité sterno-abdominale, très profonde à cet endroit, l'extrémité interne de la première s'abaissant et convergeant vers l'extrémité de la deuxième. Le degré d'enfoncement varie selon les espèces de *Menippe* : il est, par exemple, plus accentué chez *M. nodifrons* Stimpson que chez *M. mercenaria* (Say). La conformation avec sutures antérieures discontinues n'est valable que pour le mâle car, chez la femelle

(fig. 40B), les sutures 4/5 et 5/6 traversent de part en part le plastron sans interruption médiane. Le squelette endophragmal de *Menippe mercenaria* (Say) (pl. 12, fig. 2) montre les endosternites 4/5 et 5/6 confluant et s'appuyant sur la barre formée par le fond, très étroit, de la cavité sterno-abdominale ; l'endosternite 6/7 est continu et surplombé par la plaque médiane.

Dans le genre *Dacryopilumnus* Nobili, genre ménippien, le sternum thoracique est étroit, avec des bords subparallèles (pl. 25, fig. 7 : femelle).

Nous avons examiné *D. eremita* Nobili, espèce de petite taille. Les sutures 4/5 et 5/6 sont difficilement discernables dans la relativement large cavité sterno-abdominale qui, dans son fond, présente à son tour un creux prononcé. Il semble que la suture 4/5 soit interrompue et que les sutures 5/6 et 6/7 convergent fortement vers l'avant.

Dans le genre *Eriphia* Latreille (pl. 12, fig. 5), les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent, au fond d'une large cavité abdominale assez peu excavée, en laissant entre leurs terminaisons internes un espace un peu plus grand que chez *Menippe*. Le système endophragmal d'*Eriphia spinifrons* (Herbst) (pl. 12, fig. 6) est analogue à celui de *Menippe* : les endosternites 4/5 et 5/6 s'interrompent très franchement dans la zone médiane, tandis que l'endosternite 6/7 conflue fortement vers les précédents, en avant de la plaque médiane. Par rapport à *Menippe*, chez *Eriphia*, les parties droite et gauche de l'apophyse 3/4 sont très développées et se recourbent vers l'arrière, en se rejoignant, sans se souder, dans la zone médiane ; de même, les replis médians des endosternites 4/5 et 5/6, au lieu d'être foliacés comme chez *Menippe*, forment des apophyses pointant dans la partie médiane de la cavité thoracique.

Le genre *Globopilumnus* Balss a les sutures disposées comme dans le genre *Menippe*, à la différence que l'interruption, à faible distance, des sutures intermétamériques se fait dans une cavité sterno-abdominale peu excavée.

Chez d'autres Menippinae, comme *Epixanthus* Heller (pl. 12, fig. 4) et *Ozius* Desmarest, les deux premières sutures convergent beaucoup l'une vers l'autre et sont presque jointives, non dans la zone médiane mais sur les flancs de la cavité sterno-abdominale ; la suture 6/7 n'est pas non plus continue et se sépare en deux sillons remontant fortement pour aboutir non loin des sutures 4/5 et 5/6. L'examen des lames endosternales correspondant à ces sutures montre qu'elles s'interrompent médialement et confluent fortement : en avant de l'étroite zone de confluence du sternite s'élève une lame saillante correspondant au sillon longitudinal du sternite 4 ; en arrière, une lame médiane développée correspond à la ligne médiane des sternites 7 et 8.

Chez tous les Menippinae que nous avons examinés, une zone membraneuse longe la suture 6/7 ; au niveau de l'épisternite 6, elle apparaît parfois très nettement sur le plastron.

La confluence assez loin de l'axe médian et la réunion des terminaisons internes des deux premières sutures n'est pas rare. Ainsi, chez *Euryozius bouvieri* (A. Milne Edwards), les terminaisons se réunissent sur le bord de la cavité sterno-abdominale et se continuent dans le fond de celle-ci par un sillon unique : il s'ensuit que le sternite 5 forme de part et d'autre une aire triangulaire, close du côté interne. D'autres Brachyours, notamment des Majidae comme *Oregonia gracilis* Dana, possèdent un sternite 5 ainsi divisé en deux aires triangulaires, écartées l'une de l'autre et portant les crochets de l'appareil d'accrochage, lesquels se trouvent situés très latéralement sur le sternum mais peuvent néanmoins s'attacher aux fossettes correspondantes, placées sur les bords d'un abdomen notablement élargi. Chez *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7), chaque portion du sternite 5 est tronquée du côté interne : la fusion médiane des somites 4 et 5 est bien visible extérieurement.

Examinons maintenant les Xanthidae Pilumninae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1651). Dans le genre *Pilumnus* Leach (fig. 24A), les deux sutures antérieures sont interrompues dans la zone médiane : l'examen du système apodémien intersegmentaire montre que les lames endosternales correspondantes ne sont pas jointives, laissent entre elles un espace, ce qui indique bien la fusion, partielle, du somite 4 avec le somite 5 et celle du somite 5 avec le somite 6. La suture 6/7 est continue.

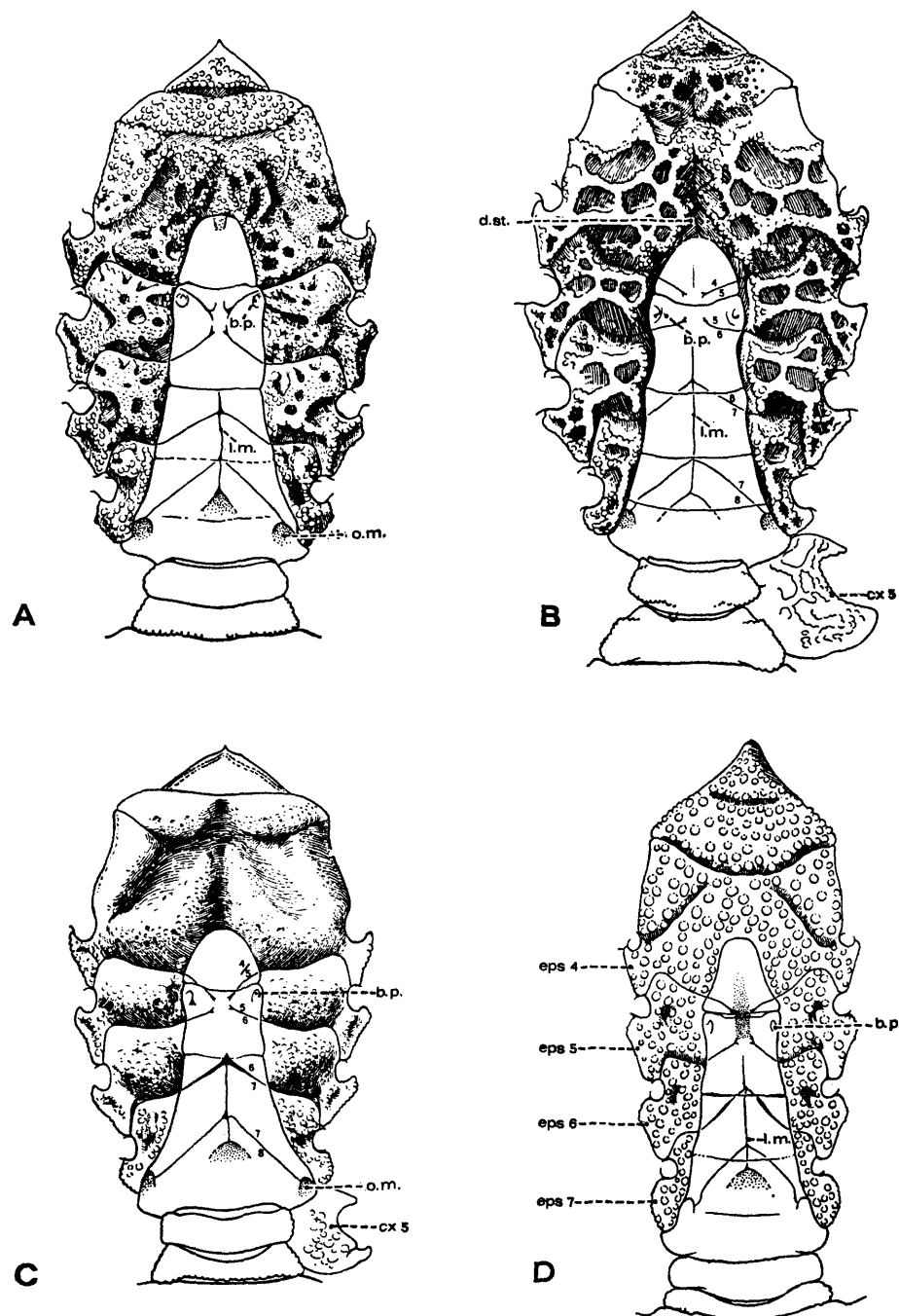


FIG. 23. — Sternum thoracique chez divers Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957). (Pilosité et ornementation non représentées).
 A, *Euxanthus sculptilis* Dana, ♂ 25 × 38 mm, Sumatra, BEAUDOUIN coll. (MP) (× 2,8); B, *Glyptoxanthus erosus* (Stimpson), ♂ 18 × 25,5 mm, Floride (MP) (× 4); C, *Carpoporus papulosus* Stimpson, ♂ 10,4 × 16,4 mm, Floride (ex USNM 15006 pt) (MP) (× 6); D, *Guinotellus melvillensis* Serène, holotype, ♂ juv. 12 × 14 mm, Sulu Sea, Pelé Exp. (MP) (× 7,2).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Rappelons que le genre *Pilumnoides* Lucas, rangé par BALSS (1957, p. 1653) et les autres carcinologistes dans les Pilumninae malgré la présence de pléopodes 1 et 2 de type non pilumnien, appartient à la première catégorie de Crabes, c'est-à-dire à ceux qui possèdent quatre sutures transversales complètes (fig. 21A). Nous reviendrons plus loin sur la position systématique de ce curieux genre.

Chez les Xanthinae (*sensu* BALSS, 1957), typiquement, les deux premières sutures (4/5 et 5/6) sont interrompues dans le fond de la cavité sterno-abdominale en confluant nettement l'une vers l'autre. La suture 6/7 est continue ; elle est parallèle aux précédentes sur les côtés du plastron mais, dans la cavité sterno-abdominale, elle se présente sous forme de deux sillons convergeant fortement vers l'avant. La dernière (7/8) converge également, plus ou moins, vers la précédente.

Dans le genre *Pseudoliomera* Odhner (fig. 24B), les terminaisons internes des sutures antérieures, surtout celles de la suture 5/6, sont extrêmement rapprochées. Elles sont assez proches dans les genres *Euxanthus* Dana (fig. 23A), *Carpoporus* Stimpson (fig. 23C) et *Guinotellus* Serène (fig. 23D), plus éloignées chez *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards (fig. 23B).

Cette disposition se rencontre chez le genre *Cycloxanthops* Rathbun (fig. 22C), à plastron allongé, étroit et à cavité sterno-abdominale très encaissée. A noter que les épisternites 4 à 6 sont délimités par un sillon et qu'une zone membraneuse longe la suture 6/7 dans sa partie exposée, non recouverte par l'abdomen. Le système endophragmal de *Cycloxanthops sexdecimdentatus* (H. Milne Edwards et Lucas) (pl. 11, fig. 8) montre une puissante muraille correspondant aux deux lames symétriques de l'endosternite 4/5, raccordées sur l'extrémité surélevée de la profonde cavité sterno-abdominale. Les lames endosternales paires 5/6, également très hautes, s'appuient symétriquement sur la barre formée par le fond de cette même cavité. Ces deux premières paires d'endosternites, surtout 4/5, forment de vastes replis médians. Les endosternites 6/7 et 7/8 se rejoignent sur la plaque médiane, très développée.

Le sternum thoracique du genre *Cycloxanthops* révèle les affinités de ce genre avec les genres *Paraxanthus* (fig. 22B) et *Kraussia* (fig. 22A), à la différence que, chez ces derniers, le plastron est encore plus étroit et que toutes les sutures sont continues. La comparaison du squelette endophragmal de *Cycloxanthops* (pl. 11, fig. 8) et de *Kraussia* (pl. 11, fig. 7) confirme la proximité de ces deux genres. La classification proposée devra témoigner de ces affinités, tout en tenant compte du fait que *Cycloxanthops* représente une branche plus avancée.

Le genre *Xantho* Leach possède un sternum thoracique (fig. 22D) et un système endophragmal (pl. 11, fig. 9) qui nous semblent dérivés des dispositions anatomiques caractérisant *Cycloxanthops*. Dans le genre *Xantho*, le plastron est seulement plus court, plus élargi, aussi bien au niveau du sternite 4 qu'au niveau des sternites 7 et 8 ; les épisternites ne sont pas aussi nettement délimités. En revanche, bien que moins développée, la partie antérieure du plastron, correspondant aux sternites 1 à 3, est encore sillonnée, comme chez *Cycloxanthops* ; une zone membraneuse longe également la suture 6/7. Les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent, leurs extrémités respectives confluant fortement de part et d'autre du plan médian. Les sutures 6/7 et 7/8 remontent beaucoup vers l'avant.

L'examen du squelette endophragmal de *Xantho* (pl. 11, fig. 9) montre la confluence des endosternites 4/5 et 5/6 ; chaque lame est séparée de la lame symétrique par la barre que forme le fond de la cavité sterno-abdominale. Le raccourcissement et l'élargissement de la selle turcique sont manifestes. Cette structure est proche de celle rencontrée chez *Kraussia* (pl. 11, fig. 7) et, surtout, chez *Cycloxanthops* (pl. 11, fig. 8). On notera principalement chez *Xantho* l'élargissement de la cavité thoracique et l'interruption médiane des endosternites 4/5 et 5/6, mais le plan fondamental demeure similaire. Comme chez *Kraussia* et *Cycloxanthops*, les endosternites 4/5 et 5/6 se prolongent par des replis médians, vastes et foliacés, qui remplissent la majeure partie de la cavité thoracique.

Le même type de conformation des lignes de suture se retrouve chez les Actaeinae de Haan, sous-famille que nous avons récemment rétablie (GUINOT, 1976). Il caractérise notamment le genre *Actaea* de Haan.

Chez les Polydectinae Dana, sous-famille que nous avons également réhabilitée (GUINOT, *ibid.*), la disposition est sensiblement la même : selon les espèces, les terminaisons internes des deux sutures

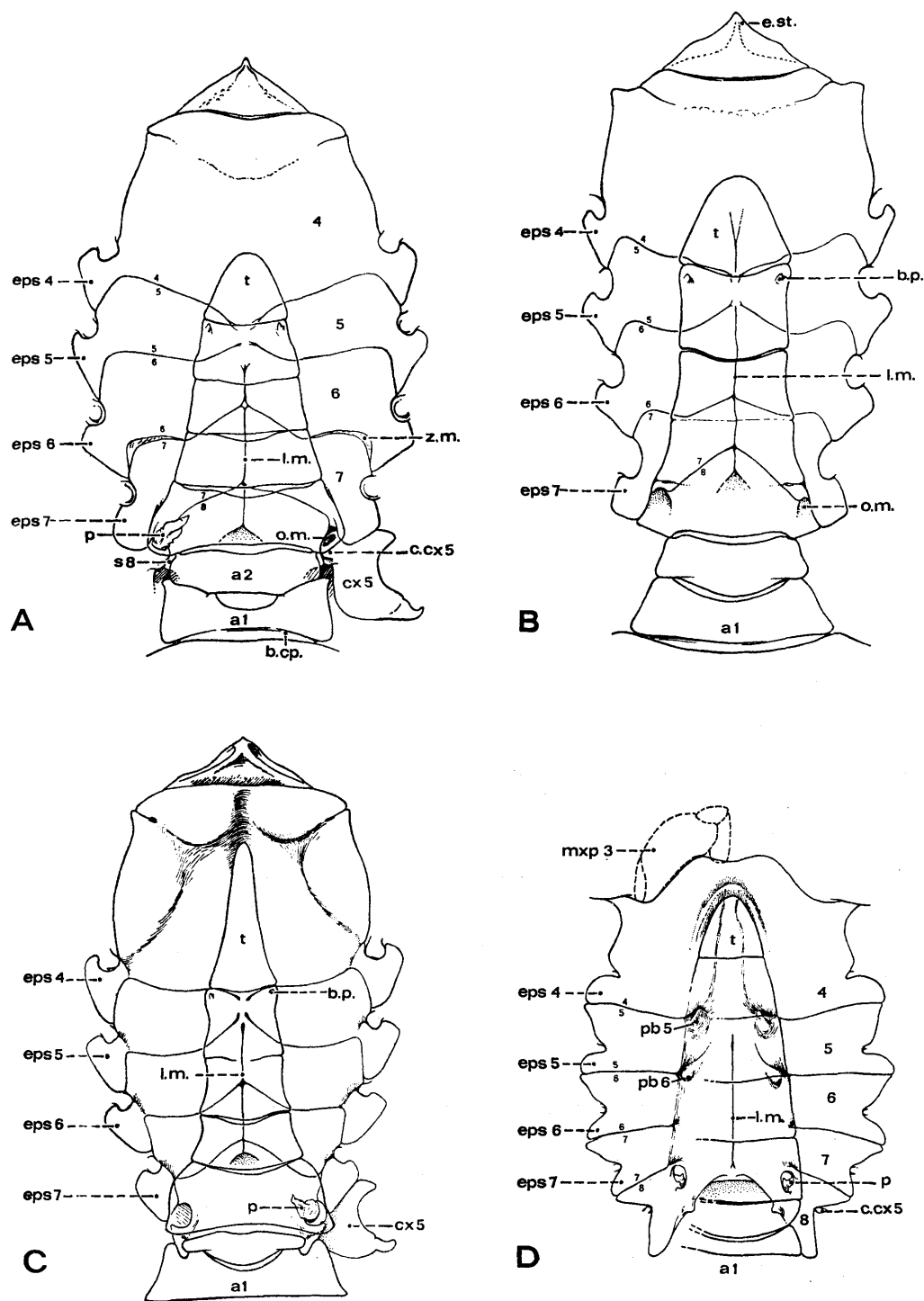


FIG. 24. — Sternum thoracique chez trois genres de Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957) et chez un Pinnoteridae. (Ornementation et pilosité non représentées). A, *Pilumnus hirtellus* (Linné), ♂ 17,8 × 24 mm, mer Noire, Constanta, parmi les Moules, 3 m, BACESCU det. et leg. (MP) (× 4). On remarque la portion du sternum 8 visible entre le deuxième segment abdominal et la coxa de p5 ; B, *Pseudoliomera granosimana* (A. Milne Edwards), ♂ 23 × 38 mm, Tahiti, RANSON coll., FOREST et GUINOT det. (MP) (× 3,2). Les deux premières sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues à très faible distance l'une de l'autre ; C, *Halimede ochtodes* (Herbst) (ou aff. *ochtodes*), ♂ 23 × 29,2 mm, Moluques, Mariel King Memorial Exp. 1970, st. AN I/2, 14-16 fath., SERÈNE det. (× 3,2) ; D, *Ostracoteres tridacnae* (Rüppell), ♂ 9 × 8,6 mm, Suez, L. VAILLANT, G. NOBILI verif. 1905 (MP) (× 6,5) (l'abdomen n'a été représenté que sur le côté droit). A noter le double appareil d'accrochage de l'abdomen : une paire de protubérances sur le sternite 5 ; une paire, plus petite, sur le sternite 4. Pour les abréviations, voir p. 297-298.

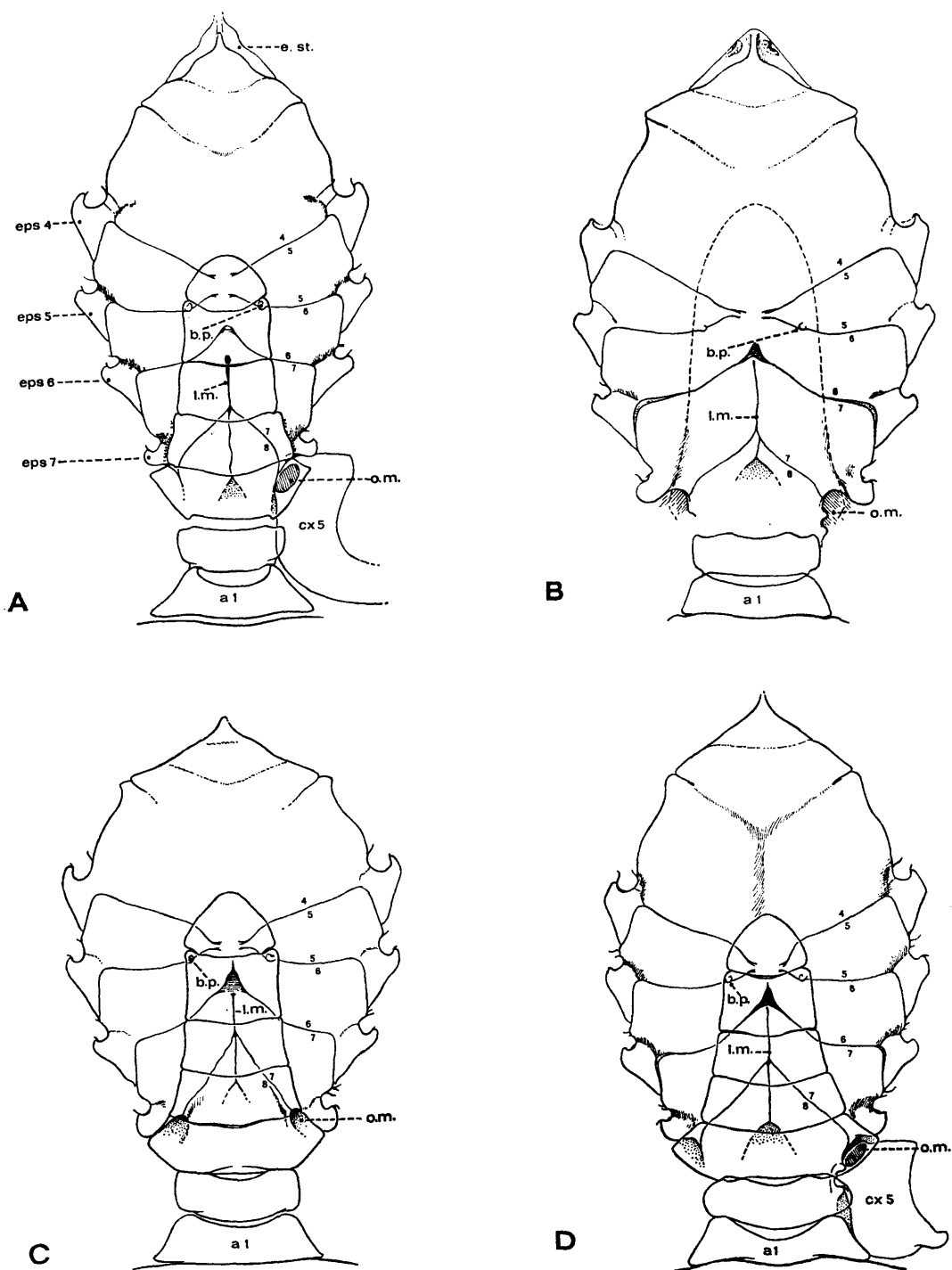


FIG. 25. — Sternum thoracique du mâle chez les Platyxanthinae Guinot, 1977 (Pilosité non représentée).

A, *Platyxanthus orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 79 × 121 mm, M. WEDDELL coll. (MP-B2772S) (grandeur nature) ; B, *Platyxanthus crenulatus* A. Milne Edwards, syntype, ♂ 41 × 57 mm, M. d'ORBIGNY, Patagonie (MP) (× 1,8) ; C, *Homalaspis plana* (H. Milne Edwards), ♂ 35 × 53 mm, Chili, C. E. PORTER 1911, BOUVIER det. (MP) (× 3,2) ; D, *Pelaeus armatus* Eydoux et Souleyet, syntype, ♂ 38 × 58 mm, la « Bonite », ? « îles Sandwich » (localité sans doute inexacte) (MP) (× 3,5).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

antérieures sont seulement plus ou moins éloignées (*Polydectus* H. Milne Edwards : fig. 19A ; deux espèces de *Lybia* H. Milne Edwards : fig. 19B, 19C).

La nouvelle catégorie que nous avons détachée des Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957), les Platyxanthinae Guinot, 1977, comporte les genres *Platyxanthus* A. Milne Edwards, *Pelaeus* Eydoux et Souleyet et *Homalaspis* A. Milne Edwards. Chez ces Crabes, les deux sutures antérieures sont discontinues médialement et confluent très fortement. La suture 6/7 est continue mais, dans la partie sous-abdominale, elle converge beaucoup vers la précédente et apparaît surmontée d'une zone membraneuse. La suture 7/8 suit un tracé analogue à celui de la suture 6/7, c'est-à-dire qu'elle remonte vers l'avant. La disposition est la même dans le genre *Platyxanthus*, aussi bien chez *P. orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas) (fig. 25A) que chez *P. crenulatus* A. Milne Edwards (fig. 25B), dans le genre *Pelaeus* Eydoux et Souleyet (*P. armatus* Eydoux et Souleyet : fig. 25D), et dans le genre *Homalaspis* A. Milne Edwards [*H. plana* (H. Milne Edwards) : fig. 25C]. Le squelette endophragmal, que nous avons examiné chez *Platyxanthus* (pl. 12, fig. 9), montre bien la confluence des endosternites 4/5, 5/6 et 6/7 dans une zone restreinte. Les endosternites 4/5 et 5/6 se prolongent par des replis qui ne s'avancent pas au-dessus de la partie médiane du plancher sternal et sont plutôt latéraux. Quant à la selle turcique, elle est très élargie et courte.

Chez les Trichiinae de Haan, sous-famille que nous avons séparée dans un récent travail (GUINOT, 1976), des zones membraneuses se situent fréquemment entre les terminaisons suturales lorsque les divisions intersegmentaires ne sont pas continues, ou suivant l'axe médian lorsqu'elles sont complètes (fig. 26, 34, 35). Cela est très net, par exemple chez *Trichia sakaii* (Balss), au niveau de la suture 6/7, tandis qu'une disposition spéciale caractérise la suture 7/8.

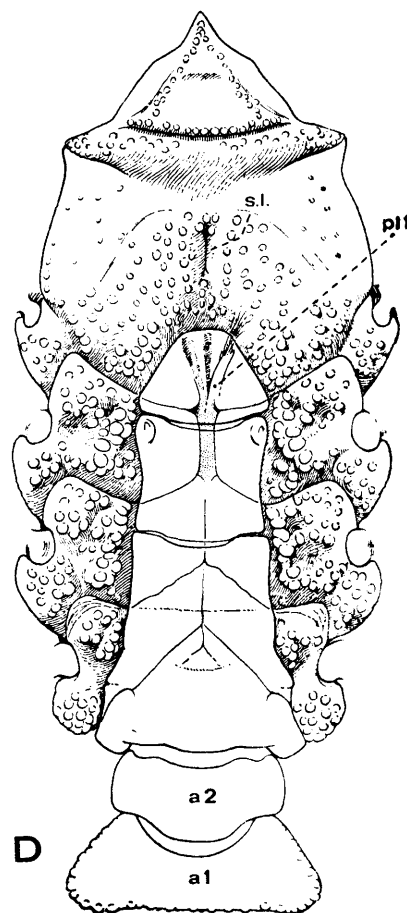
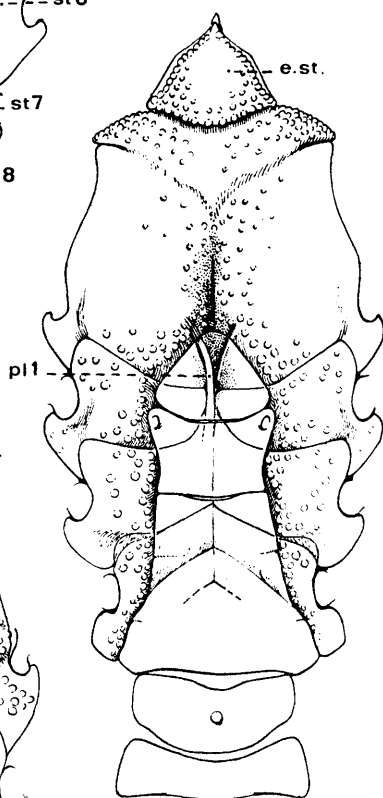
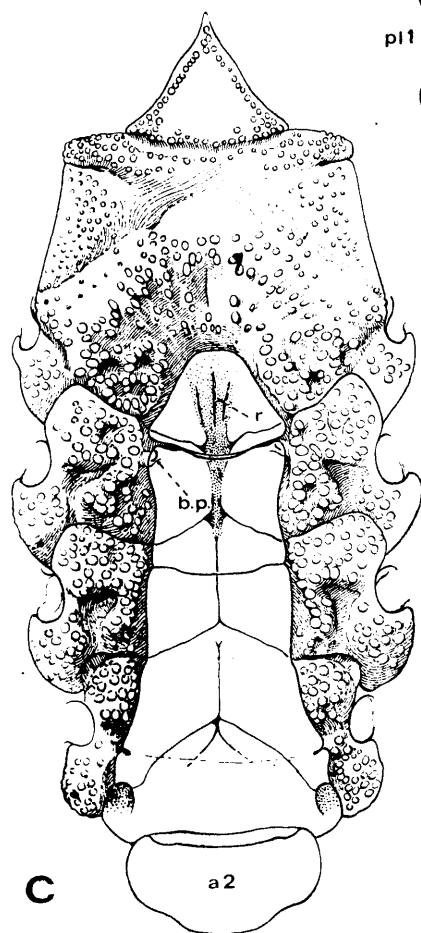
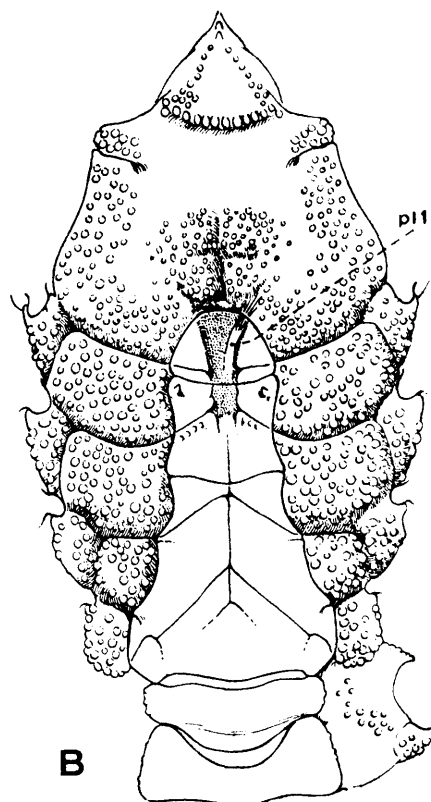
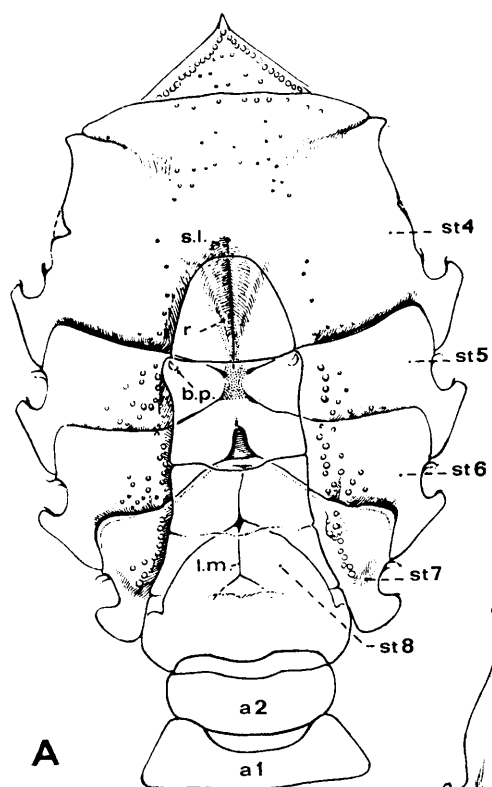
Les genres *Halimede* de Haan et *Parapanope* de Man sont généralement attribués aux Xanthinae (cf. BALSS, 1957, p. 1648, 1649). Nous montrerons ultérieurement les étroites affinités qui relient ces deux genres et les réunirons dans une petite catégorie taxonomique à l'écart des Xanthinae. Le plastron sternal, avec ses bords subparallèles, est relativement étroit. La cavité sterno-abdominale est mince et allongée, surtout chez *Halimede* (fig. 24C). Le sternite 4 est parcouru par plusieurs sillons (un sillon antérieur transversal entier, deux sillons latéraux prolongés par une dépression médiane au trajet sinueux, deux sillons obliques symétriques aboutissant à la coxa de p1). Tous les épisternites sont délimités. La suture 4/5 est interrompue. La suture 5/6 est également incomplète, ses deux extrémités internes remontant vers les extrémités de la suture précédente. Les deux sutures 6/7 et 7/8, continues, convergent nettement. La ligne médiane offre un tracé discontinu.

Examinons enfin les Trapeziinae (*sensu* BALSS, 1957).

Dans le genre *Trapezia* Latreille (pl. 12, fig. 7), les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues sur une très faible distance, les extrémités internes de la première s'abaissant vers celles de la suture suivante. La suture 6/7 paraît continue mais conflue beaucoup vers les précédentes. La suture 7/8 suit à peu près le même tracé que la suture 6/7. Le système endophragmal (pl. 12, fig. 8) montre l'endosternite 4/5 presque continu, partagé en deux parties, confluant légèrement vers l'endosternite 5/6 : il y a deux lames endosternales 4/5 symétriques, rapprochées mais non jointives. L'endosternite 5/6 consiste en deux lames interrompues, convergeant vers l'avant. Il y a également deux lames 6/7, aux bords remontant vers les lames 5/6 et entre lesquelles s'insère la plaque médiane. Les replis que forment les endosternites 4/5 à 6/7 sont peu développés, confinés dans les régions latérales.

FIG. 26 A-E. — Plastron sternal mâle dans le genre *Banareia* A. Milne Edwards. (La pilosité et l'ornementation ne sont pas représentées).

A, *Banareia armata* A. Milne Edwards, syntype, ♂ 21,5 × 31,5 mm, Nouvelle-Calédonie (MP-B3903S) (× 3) ; B, *Banareia serenei* Guinot, 1976, holotype, ♂ 35 × 52 mm, Vietnam, Nhatrang Bay (ION 47747) (× 2) ; C, *Banareia odhneri* Sakai, ♂ 23,5 × 34 mm, Japon, Kii Nagashima, T. SAKAI det. (MP) (× 7,5) (le premier segment abdominal est absent) ; D, *Banareia australis* (Ward), paratype, ♂ 25 × 35 mm, Queensland, Lindeman Island (BM 1940. 2.23.2.) (× 3) ; E, *Banareia palmeri* (Rathbun), ♂ 11 × 14,3 mm, Brésil, Atol das Rocas, Exp. « Calypso » (MP) (× 7,2). Pour les abréviations, voir p. 297-298.



Dans le genre *Quadrella* Dana, la disposition est similaire, avec toutefois une confluence plus prononcée des sutures vers une zone restreinte de la partie médiane du plastron.

Dans le genre *Domecia* Eydoux et Souleyet, les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues sur un plus large espace et leurs extrémités respectives convergent peu les unes vers les autres.

OXYSTOMATA (*pro parte*)

Parmi les Oxystomata (*sensu* BALSS, 1957), nous n'avons trouvé chez aucune famille (Dorippidae, Calappidae, Leucosiidae) de genres où toutes les sutures sternales soient incomplètes, ininterrompues.

Dans le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 4, 5), Crabe Calappidae Matutinae nageur mais passant une partie de sa vie enfoui dans le sable, seule la suture 4/5 est interrompue, dans deux fossettes ; les suivantes sont continues ; à noter que, dans la cavité sterno-abdominale, la suture 6/7 conflue très fortement vers la suture précédente, en formant au milieu une courbe.

Le squelette endophragmal de *Matuta planipes* (Fabricius) (pl. 14, fig. 6) montre : la faible interruption médiane de l'endosternite 4/5 ; l'endosternite 5/6 continu mais partagé par la plaque médiane ; l'endosternite 6/7 également continu, confluant vers l'endosternite précédent et divisé en deux par une plaque médiane très surélevée ; l'endosternite 7/8 plus bas médialement. Les endosternites 4/5, 5/6 et 6/7 forment des replis symétriques moyennement développés, qui se raccordent à la lame de jonction. La selle turcique, extrêmement étroite transversalement et allongée, n'a pas plus d'épaisseur que la plaque médiane.

Les autres genres attribués à la famille des Calappidae, sous-famille des Matutinae (*cf.* BALSS, 1957, p. 1611-1612), à savoir *Osachila* Stimpson, *Hepatus* Latreille et *Hepatella* Smith, ont été soustraits par nous des Calappidae (GUINOT, 1966-1967 ; 1978b ; *cf.* aussi *infra*).

Chez les Calappinae que nous avons examinés, notamment les genres *Calappa* Weber (pl. 14, fig. 1, 2) et *Mursia* Desmarest, ce sont les deux premières sutures qui sont incomplètes.

Chez *Calappa granulata* (Linné) (pl. 14, fig. 3), les lames endosternales 4/5 et 5/6 s'appuient sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale ; les endosternites 6/7 et 7/8 sont continus mais séparés par la plaque médiane, qui se surélève d'avant en arrière. Les endosternites 4/5 et 5/6 se prolongent par des replis très développés, en forme de nappes foliacées, obliques, se rattachant à la puissante selle turcique ; les deux replis symétriques de l'endosternite 4/5, qui sont très vastes, se rejoignent presque médialement. Un phragme prononcé correspond au sillon longitudinal du sternite 4.

Les autres Oxystomata possèdent des sutures toutes incomplètes, ce qui montre déjà la variété des types de Crabes regroupés sous cette appellation. Nous avons maintenant affaire à des Brachyours ayant franchi une nouvelle étape quant à l'évolution du sternum thoracique. Nous discuterons dans un autre chapitre de l'hétérogénéité des Crustacés attribués aux Oxystomata.

PARTHENOPIDAE (*pro parte*)

Comme les Oxystomata, les Parthenopidae se départagent en deux groupes. Chez certains Parthenopidae, les deux sutures antérieures sont ininterrompues, les deux suivantes complètes ; chez d'autres Parthenopidae, toutes les sutures sont interrompues. L'interruption des sutures 4/5 à 7/8 caractérise également tous les Majidae que nous avons examinés (*cf. infra*).

Au premier groupe de Parthenopidae appartiennent les genres *Daldorfia* Rathbun et *Thyrolambrus* Rathbun. Les sutures 4/5 et 5/6 sont incomplètes, leurs terminaisons internes étant confluentes ; les deux suivantes, 6/7 et 7/8, apparaissent continues. *Daldorfia bouvieri* (A. Milne Edwards) (pl. 17, fig. 1, 2) est une espèce chez laquelle on décèle difficilement le tracé des sutures du plastron car la surface est creusée d'anfractuosités. La même disposition se trouve chez *D. horrida* (Fabricius).

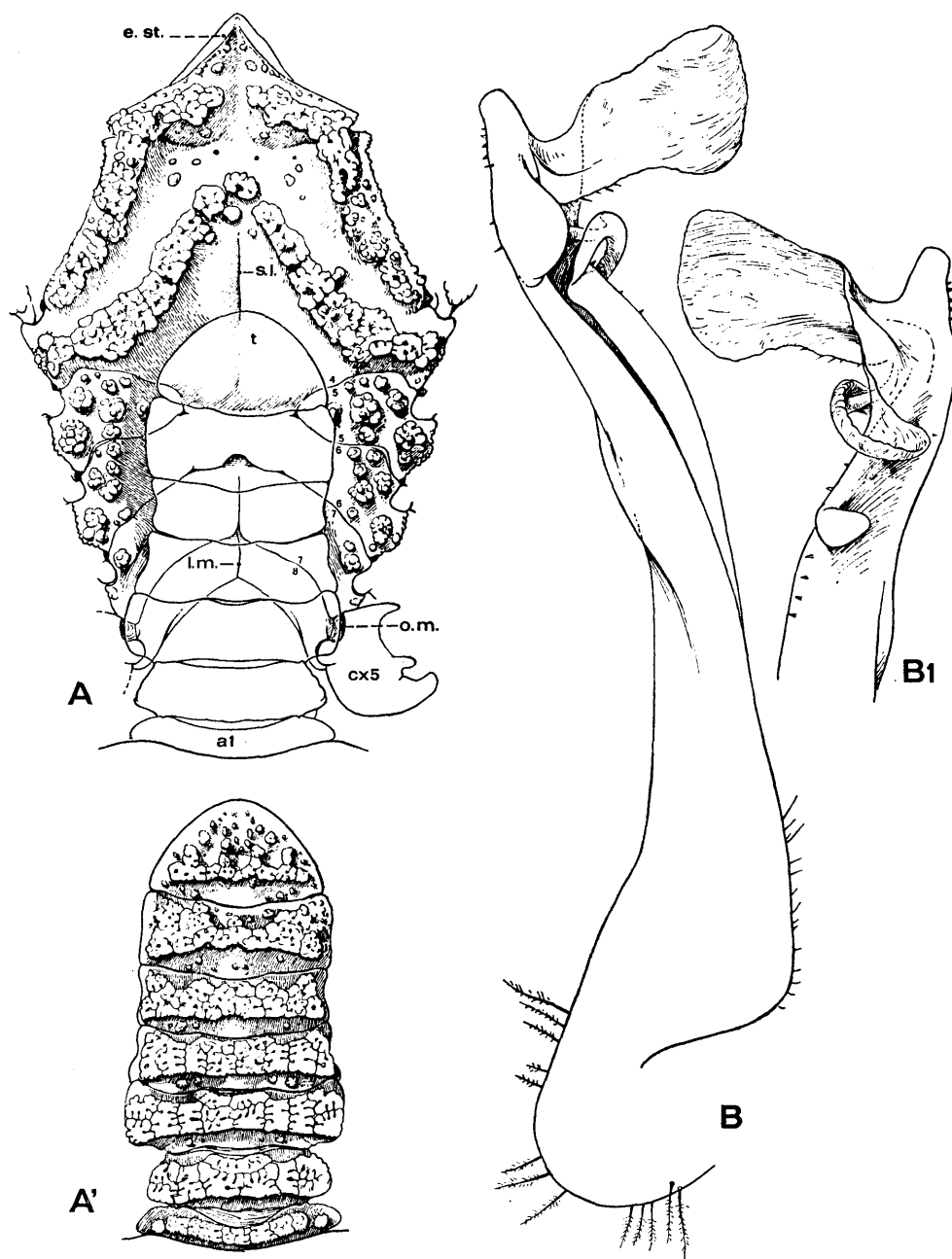


FIG. 27 A, A'. — Sternum thoracique (A) et abdomen (A') de *Dairoides kusei* (Sakai), ♂ 55 × 71 mm, Japon, Kii Minabe, SAKAI det. et leg. (MP) (× 2). On a représenté un peu schématiquement l'ornementation spéciale du test. Pour les abréviations, voir p. 297-298.

FIG. 27 B, B1. — Premier pléopode sexuel mâle chez *Lophoxanthus lamellipes* (Stimpson), ♂ 6 × 8,5 mm, Mexico, Espiritu Island, « Velero » Exp., st. 512-36, GARTH det. B, pl1 (× 64); B1, id., extrémité (× 64).

Chez *Thyrolambrus erosus* (Miers) et *Th. cariei* (Bouvier) (pl. 17, fig. 3), les sutures ont aussi le même tracé. Les extrémités internes de la suture 5/6, qui convergent beaucoup, en remontant, vers celles de la suture 4/5, se terminent par une dépression accusée ; par ailleurs, une zone membraneuse surmonte la suture 6/7 dans la région médiane ; enfin, un sillon médian longitudinal situé au niveau du sternite 4, sous le telson, correspond à un phragme saillant à l'intérieur de la cavité thoracique.

Dans le genre *Dairoides* Stebbing, qui semble être un Parthenopidae d'un type particulier (cf. GUINOT, 1967b), la disposition est la suivante (cf. fig. 27A, A' ; pl. 17, fig. 9). Les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues médialement sur un large espace ; de chaque côté, les extrémités de l'une et de l'autre se rejoignent, de sorte que le sternite 5, avec son crochet d'appareil d'accrochage de l'abdomen, est isolé du côté interne. Une sorte de ride traverse de part en part la cavité sterno-abdominale et aboutit au point de confluence des extrémités internes des sutures 4/5 et 5/6. La suture 6/7, oblique, est continue, avec seulement un creux médian. La suture 7/8, également continue, est à peu près parallèle à la précédente, c'est-à-dire qu'elle ne remonte pas davantage vers l'avant. La ligne médiane se situe sur le sternite 8 et sur une grande partie du sternite 7. Un sillon longitudinal très net parcourt une partie du sternite 4 en avant du telson : à l'intérieur de la cavité thoracique, il est représenté par un phragme saillant ; ce dernier se continue par une crête rejoignant un bourrelet transversal qui correspond à la « ride » exosquelettique mentionnée plus haut. On distingue très bien, dans le système endophragmal de *Dairoides* (pl. 17, fig. 11), les endosternites 4/5 et 5/6 disposés très latéralement et nettement confluent. L'endosternite 6/7 est continu.

Nous avons mis en rapport le genre *Daira* de Haan avec le genre *Dairoides*. Or, le plastron de *Daira* (fig. 21C) nous montre des sutures 4/5 à 7/8 continues. Néanmoins, dans le système endophragmal de *Daira* (pl. 17, fig. 6), alors que les sutures 4/5 et 5/6 apparaissent parallèles et non convergentes, les endosternites qui leur correspondent convergent très fortement dans la zone médiane ; l'endosternite 6/7 remonte beaucoup vers l'avant et conflue dans la même zone centrale que les endosternites précédents. Chez *Daira*, comme chez *Dairoides*, au sillon longitudinal situé sur le sternite 4, en avant du telson, correspond une invagination, à savoir un phragme saillant dans la cavité thoracique.

Le plastron de *Daira* offre des traits plus plésiomorphes que celui de *Dairoides*. Le système endophragmal n'infirme pas une parenté phylétique entre les deux genres.

PARTHENOXYSTOMATA

Chez les Parthenoxystomata (cf. GUINOT, 1966-1967 ; 1978b), c'est-à-dire chez les genres *Aethra* Leach, *Osachila* Stimpson, *Hepatus* Latreille et, sans doute aussi, chez *Hepatella* Smith (que nous n'avons pas examiné), les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues ; la suture 6/7 semble pratiquement complète, conflue très fortement vers l'avant et aboutit médialement dans une zone membraneuse, la ligne longitudinale étant juste en retrait ; la suture 7/8, très postérieure, est continue.

Chez le genre *Actaeomorpha* Miers, *char. emend.*, dans la zone médiane, la suture 6/7 semble moins converger vers la suture 5/6.

En définitive, chez les Parthenoxystomata, la disposition paraît analogue à celle des Parthenopidae du second type, représentés par *Daldorfia* et *Thyrolambrus*, genres avec lesquels ils montrent, au reste, le plus d'affinités.

BELLIOIDEA (*pro parte*)

Parmi les Bellioidea (cf. GUINOT, 1976, p. 47, fig. 10A-D), deux genres, *Corystoides* Lucas et *Acanthocyclus* Lucas, ont les sutures 4/5 et 5/6 incomplètes, les sutures 6/7 et 7/8 incomplètes ; chez les deux autres genres de ce groupe, *Bellia* H. Milne Edwards et *Heterozius* A. Milne Edwards, les quatre sutures sont interrompues médialement.

GERYONIDAE

Chez les Geryonidae, et plus précisément chez *Geryon* Krøyer dont nous figurons le plastron sternal (pl. 19, fig. 1, 2), les trois premières sutures sont interrompues : de chaque côté, la terminaison interne de la suture 5/6 remonte et converge si complètement vers la terminaison de la suture 4/5 que, du côté interne, le sternite 5 se trouve isolé, avec le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen. La suture 6/7 offre un tracé oblique et s'interrompt en laissant un faible espace entre les deux extrémités. La suture 7/8 est complète mais apparaît divisée en deux par la ligne médiane qui s'avance sur une partie du sternite 7. L'examen du squelette endophragmal (pl. 19, fig. 3) nous montre bien, de chaque côté, l'endosternite 4/5 réuni latéralement à l'endosternite 5/6 ; leur point de confluence se situe de part et d'autre du fond, assez élargi, de la cavité sterno-abdominale. L'endosternite 6/7 consiste en deux lames rapprochées de l'axe médian. L'endosternite 7/8 se compose de deux lames, peu développées médialement et se rejoignant sur la plaque médiane élevée. Les replis des endosternites 4/5, 5/6 et 6/7 sont réduits. La selle turcique est basse, élargie, très peu allongée.

Chez *Paragalene* Kossmann, la conformation est sensiblement la même ; à noter, en plus, un sillon longitudinal médian sur le sternite 4, en avant du telson.

Dans le tableau 2, nous avons récapitulé les divers cas rencontrés chez les groupes de Crabes sternitrèmes caractérisés par des sutures transversales antérieures incomplètes.

Tableau 2. Récapitulation des genres ou groupes caractérisés
par des sutures transversales antérieures incomplètes

a) Suture 4/5 incomplète, les suivantes continues				
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Xanthidae		<i>Actumnus</i> (pro parte)
Oxystomata		Calappidae	Matutinae	<i>Matuta</i>
(pro parte)				
b) Sutures 4/5 et 5/6 incomplètes, les suivantes continues				
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Corystidae		<i>Nautilocorystes</i>
				<i>Pseudocorystes</i>
—	—	Atelecyclidae	Atelecyclinae	<i>Peltarion</i> , <i>Erimacrus</i> , <i>Telmessus</i> , <i>Trachycarcinus</i>
—	—	—	Acanthocyclinae ¹	<i>Corystoides</i> , <i>Acanthocyclus</i>
—	—	Cancridae		<i>Perimela</i>
—	—	Xanthidae		Tous sauf <i>Actumnus</i> (pro parte), et les quelques genres mentionnés dans le tableau 1
Brachygnatha	Oxyrhyncha	Parthenopidae		<i>Daldorfia</i>
		(pro parte)		<i>Thyrolambrus</i>
Parthenoxystomata				<i>Dairoides</i> , etc.
Oxystomata				Tous
(pro parte)		Calappidae	Calappinae	Tous
c) Sutures 4/5, 5/6 et 6/7 interrompues, la dernière 7/8 continue (ou presque continue)				
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Geryonidae		<i>Geryon</i>
				<i>Paragalene</i>

1. Ce que nous appelons Bellioidea, famille des Belliidae ; cf. GUINOT, 1976.

3. LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES

Donc, à un stade évolutif avancé, dans le thorax, la fusion touche tous les somites : ce sont toutes les sutures qui vont être incomplètes ; en plus, dans la mesure où cette fusion intéresse une plus grande largeur du plastron, les sutures ne seront apparentes latéralement que sur une faible étendue.

Un grand nombre de Crabes possèdent une telle conformation du sternum thoracique. Ce sont notamment une partie des Oxystomata : Dorippidae, Leucosiidae, ainsi que le genre *Orithyia* Fabricius.

Tous les Brachyrhyncha (*sensu* BALSS) autres que ceux mentionnés précédemment offrent un plastron sternal à sutures 4/5 à 7/8 incomplètes : ce sont grosso modo les Ocypodidae, les Grapsidae, les Gecarcinidae, les Pinnoteridae, les Mictyridae, les Palicidae, les Retroplumidae, les Hymenosomatidae. Les quatre dernières familles seront traitées sous une rubrique spéciale (n° 4).

Les Oxyrhyncha (*sensu* BALSS, 1957, mais dont nous avons exclu les Hymenosomatidae et les Eumedoninae), à savoir les Majidae et les Parthenopidae, ne montrent pas une disposition uniforme : chez les Majidae, toutes les sutures intermétamériques sont incomplètes ; chez les Parthenopidae, certains genres possèdent des sutures 4/5 à 7/8 interrompues tandis que d'autres ont les sutures 6/7 et 7/8 continues.

BELLIOIDEA (*pro parte*)

Parmi les Bellioidea, seuls deux genres : *Bellia* H. Milne Edwards et *Heterozius* A. Milne Edwards ont les quatre sutures sternales thoraciques incomplètes (*cf.* GUINOT, 1976, p. 47, fig. 10A-D).

PORTUNIDAE

Chez les Portunidae, les formes nageuses développent des adaptations morphologiques. A l'intérieur de la famille, on observe des différences notables quant aux manifestations de cette spécialisation et à l'efficacité des dispositifs mis en place pour la natation. COCHRAN (1935) a montré que, dans le genre *Callinectes* Stimpson, nageur par excellence mais qui vit enfoui dans le sable, les modifications des pattes entraînent des changements dans la musculature. Les surfaces d'insertion doivent être plus vastes et certains muscles présentent une disposition particulière, notamment sur p5. En conséquence, le système endophragmal subit des transformations et devient plus complexe, notamment au niveau de la dernière paire de pattes, souvent devenue en partie palette natatoire. Le plastron sternal dont le tracé des sutures révèle la conformation, tout au moins basale des lames endosternales, exprime partiellement ces adaptations.

Chez certains Portunidae, les sutures postérieures offrent une particularité : elles s'interrompent assez loin, sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, mais se prolongent à la surface de cette dernière par des sillons assez nets. Le système endophragmal reflète bien cette transformation des lignes de suture en de simples sillons : les premières sont représentées intérieurement par des lames endosternales, tandis qu'aux sillons correspondent intérieurement de simples crêtes. Les genres *Callinectes* Stimpson, *Scylla* de Haan, *Ovalipes* Rathbun, *Podophthalmus* Lamarck sont typiques de cette disposition. Le genre *Carcinus* Leach, en revanche, ne montre pas de lignes de suture prolongées par des sillons dans la cavité sterno-abdominale ; il sera utile d'examiner par la suite les autres Carcininae.

Dans le genre *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 1, 2), les sutures 4/5, 5/6 et 6/7 laissent entre leurs extrémités internes respectives un espace très net. Cependant, les terminaisons internes de la suture 6/7 apparaissent un peu moins écartées que celles des deux sutures précédentes et remontent légèrement vers l'avant.

La suture 7/8 semble continue. L'examen du système endophragmal (pl. 13, fig. 3) montre que les lames endosternales symétriques 4/5 et 5/6 prennent appui sur l'épaississement médian correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale et auquel fait suite, au niveau des somites 7 et 8, une plaque médiane élevée. Cette

dernière est marquée sur l'exosquelette thoracique par un sillon prononcé. Les lames endosternales invaginées à l'emplacement de la suture 6/7 sont un peu plus rapprochées médialement que les deux premières et confluent faiblement vers l'avant. Les lames endosternales 7/8 se rejoignent au bas de la plaque médiane et convergent aussi vers l'avant. Les lames endosternales 4/5 et, à un moindre degré, 5/6 forment des replis moyennement développés. La selle turcique est large.

Dans le genre *Ovalipes* Rathbun, à cavité sterno-abdominale peu excavée, un faible espace sépare les terminaisons respectives des sutures 4/5 et 5/6 ; la suture 6/7, également interrompue, conflue vers la précédente et fait place médialement à un sillon plus faible rejoignant presque l'axe antéro-postérieur longitudinal ; la suture 7/8 est interrompue sur le bord de la cavité sterno-abdominale mais elle se prolonge par un sillon très léger, qui remonte vers la ligne longitudinale.

Dans le genre *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 4, 5), les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues médialement et confluent assez sensiblement. Les parties droite et gauche de la suture 6/7, presque parallèles aux parties homologues de la suture précédente sur la partie plane du plastron, s'interrompent au milieu de la cavité sterno-abdominale et se prolongent par deux sillons convergeant fortement vers la suture 5/6. La suture 7/8 suit presque le même trajet que la suture 6/7 : elle apparaît comme continue mais, là où elle remonte très en avant dans la partie sous-abdominale, elle est représentée par un léger sillon. L'examen des endosternites (pl. 13, fig. 6) qui correspondent à ces sutures montre la disposition suivante. Les lames droite et gauche des deux premiers endosternites ne sont pas jointives et s'appuient sur l'épaississement médian formé par le fond de la cavité sterno-abdominale ; l'endosternite 6/7 est représenté par deux lames nettement plus écartées l'une de l'autre et qui, après leur interruption, se prolongent symétriquement par une sorte de crête. Les deux lames de l'endosternite 7/8 sont encore plus éloignées l'une de l'autre et ne se distinguent que sur la partie plane du plancher sternal : aux sillons qui parcourent la surface sternale à l'intérieur de la cavité sterno-abdominale correspondent de simples crêtes endophragmales, se rejoignant contre la plaque médiane. Les lames endosternales 4/5, 5/6 et 6/7 se prolongent par des replis, de taille décroissante d'avant en arrière. Les lames symétriques de l'endosternite 7/8 se continuent par une apophyse pointue, qui vient se placer tout près du repli 6/7 et le dépasse en longueur. La selle turcique est très étroite.

Dans le genre *Callinectes* Stimpson (pl. 13, fig. 8), à cavité sterno-abdominale très étroite (sauf dans sa partie basale) et allongée, les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent dans le fond de cette dernière sous forme de dépressions. Les parties droite et gauche de la suture 6/7 s'interrompent sur le bord de la cavité, également par une fossette, mais se prolongent par un léger sillon qui conflue fortement vers les points de terminaison des sutures précédentes. La suture 7/8 s'interrompt sur la partie plane du plastron, juste sur le bord de la cavité : ses deux extrémités internes sont donc éloignées et ne se prolongent par aucun sillon. Les figures de la cavité sterno-abdominale chez plusieurs espèces de *Callinectes* par WILLIAMS (1974a, fig. 18, 19) illustrent bien cette disposition. Le système endophragmal (pl. 13, fig. 9) traduit parfaitement la conformation des sutures sternales intermétamériques. Il y a en avant deux hautes lames endosternales, 4/5 puis 5/6, qui s'appuient sur le fond de la cavité sterno-abdominale. Les lames endosternales paires 6/7 sont plus basses ; après leur interruption, chacune se prolonge par une crête qui remonte beaucoup vers l'avant et qui, sur l'exosquelette sternal, se traduit par le sillon que nous avons mentionné. Aux parties droite et gauche de la suture 7/8, qui demeurent très latérales, correspondent deux lames peu développées que ne prolonge médialement aucune crête et qui ont donc leurs terminaisons internes fort écartées. Chez *Callinectes sapidus* Rathbun, les replis endosternaux sont réduits et la selle turcique est longue et assez développée en largeur. La plaque médiane, marquée par un fort sillon sur le plastron sternal, est extrêmement haute et très allongée.

Dans le genre *Podophthalmus* Lamarck (pl. 13, fig. 7) à cavité sterno-abdominale triangulaire, élargie proximale, la disposition des sutures est analogue à celle du genre *Callinectes* ; la ligne médiane est plus courte chez *Podophthalmus*.

DORIPPIDAE

Les Dorippidae (*sensu* BALSS, 1957) nous montrent l'exemple d'un plastron très élargi en arrière des p1, où toutes les sutures sont incomplètes. L'existence de certaines particularités suggère que ces

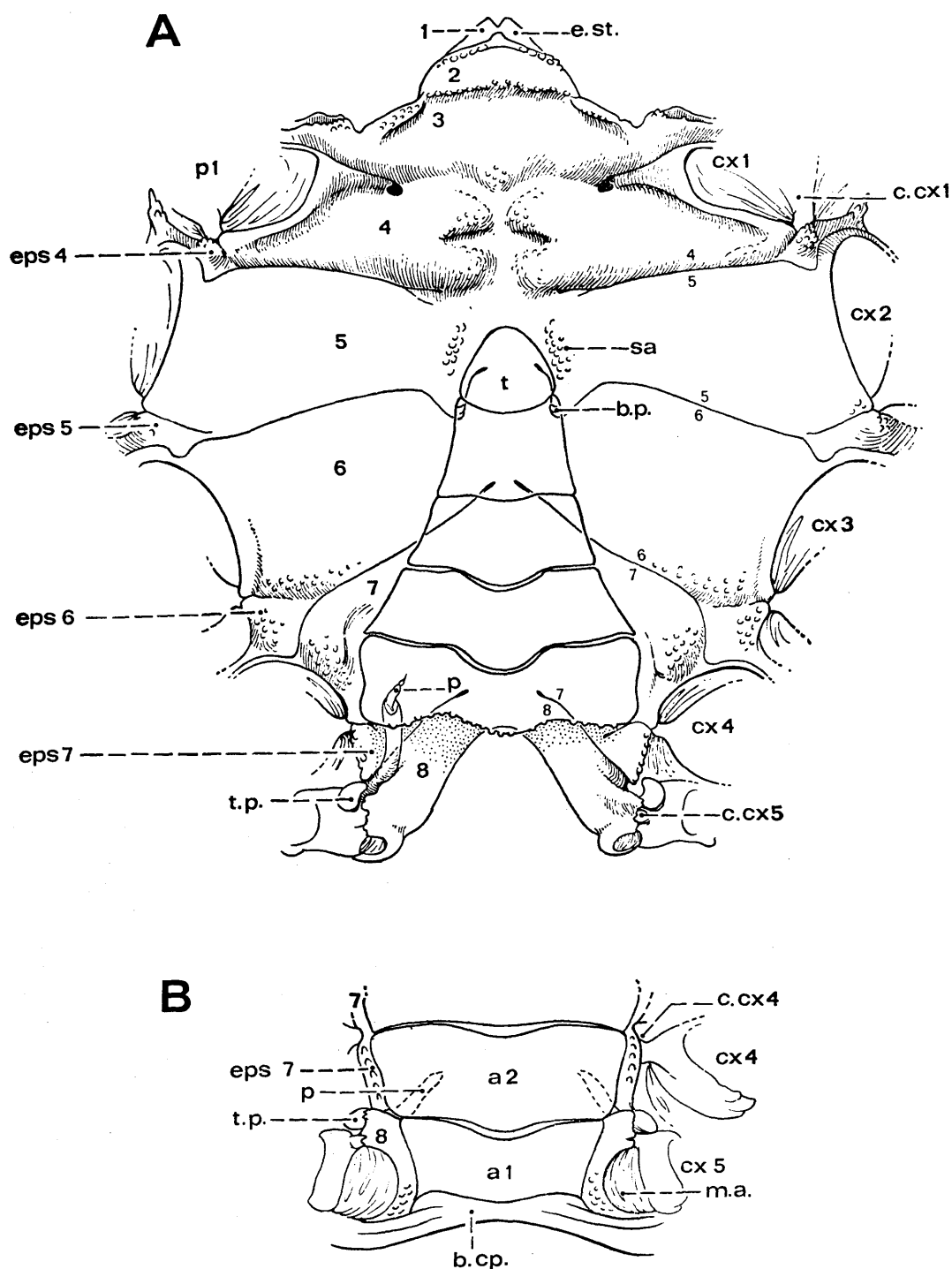


FIG. 28. — Sternum thoracique de *Dorippe lanata* (Linné), ♂ 20 × 25 mm, côtes du Togo, 50 m, vase très sableuse, A. Crosnier coll. et det. (MP). A, plastron sternal en entier (× 4,5) ; B, sternites thoraciques postérieurs et premiers segments abdominaux en vue dorsale (× 4,5).

On notera l'élargissement du plastron sternal, les sutures toutes interrompues, la forte sinuosité de la suture 5/6 qui contient le crochet sternal du dispositif d'accrochage, la position dorsale des sternites postérieurs (B), le sternite 8 non entièrement recouvert par l'abdomen, le tubercule pénien.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Crabes représentent une solution conservatrice et, depuis longtemps, se maintiennent en stasigénèse. Nous verrons que la région antérieure du sternum thoracique des Dorippidae indique un état archaïque : quant à la partie postérieure du plastron, elle est spécialement conformée en raison de la position de l'abdomen, dont la partie proximale n'est pas rabattue sous le thorax, et de l'insertion dorsale des p4 et des p5, pattes réduites et subchéliformes. Cela fait que la portion latéro-postérieure du sternite 7 et la portion découverte du sternite 8 sont visibles dorsalement.

Dans le genre *Ethusa* Roux, une partie encore plus grande du sternite 7 et surtout du sternite 8 apparaît dans une vue dorsale de l'animal.

Dans le genre *Dorippe* Weber (fig. 28A, B), la suture 4/5 passe en avant de l'extrémité du telson et s'interrompt en laissant un assez large espace entre ses deux terminaisons internes ; la suture 5/6 s'infléchit brusquement et forme une forte concavité à son passage dans la cavité sterno-abdominale. On observe aussi que la coxa des péréiopodes 1 à 4 est entourée par un prolongement sternal calcifié (alors que, généralement, une zone membraneuse sépare les coxae) : à savoir, en avant de la coxa de p1, un prolongement du sternite 3, limité en arrière et latéralement par une suture accusée, qui va se souder au ptérygostome (lequel porte le vaste orifice inspireur, fente ovale munie d'un filtre de soies) ; en arrière de p1, un prolongement de l'épisternite 4 ; en avant de la coxa de p2, un prolongement latéro-antérieur du sternite 5, lequel prolongement se fusionne avec le précédent ; en arrière de p2, un prolongement de l'épisternite 5 ; en avant de la coxa de p3, un prolongement latéro-antérieur du sternite 6, soudé avec le prolongement de l'épisternite 5 ; en arrière de p3, un prolongement de l'épisternite 6 ; en avant de la coxa de p4, un étroit prolongement latéro-antérieur du sternite 7 ; en arrière de p4, pas de zone calcifiée entourant la coxa de p5. Le sternite 8 est visible en vue dorsale de l'animal, l'abdomen ne le recouvrant pas en entier (fig. 28B).

Nous donnons une photographie (pl. 19, fig. 10) des endosternites de *Dorippe* correspondant aux sutures 4/5 à 6/7 : la fusion des somites consécutifs se reconnaît à l'interruption des lames endophragmales dans la zone médiane, interruption plus poussée au niveau des endosternites 4/5 et 5/6 qu'au niveau de l'endosternite 6/7.

ORITHYINAE¹

Le genre *Orithyia* Fabricius, qui, avec *O. sinica* (Linné) = *O. mamillaris* Fabricius, constitue à lui seul la sous-famille des Orithyinae Ihle (cf. BALSS, 1957, p. 1611), présente de nombreuses particularités. Le plastron (pl. 14, fig. 7) ne manque pas d'être également singulier. Sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, assez peu excavée, on distingue l'empreinte de muscles développés. Toutes les sutures sont incomplètes. Les sutures 4/5 et 5/6 se terminent médialement par une zone déprimée, semble-t-il membraneuse. Lorsqu'on examine les lames endophragmales qui leur correspondent, on voit que les deux feuillets invaginés, accolés « normalement » sur la plus grande partie de leur étendue, se séparent à leur extrémité et se prolongent à l'intérieur de la cavité thoracique par une sorte de poche, au tégument épaissi, corné. Le squelette endophragmal (pl. 14, fig. 8) se présente comme suit à ce niveau : endosternite 4/5 composé de deux lames discontinues, s'appuyant sur l'épaississement médian formé par le fond de la cavité sterno-abdominale ; endosternite 5/6 composé de deux lames se prolongeant chacune par une poche fermée, un peu infléchie ; endosternite 6/7 composé de deux lames se terminant chacune par une poche tubulaire, très allongée, en doigt de gant, presque aussi proéminente que la lame médiane qui s'élève juste en arrière. La disposition semble être similaire chez la femelle.

LEUCOSIIDAE

Les Leucosiidae que nous avons examinés, aussi bien les genres *Iphiculus* Adams et White et *Pariphiculus* Alcock (pl. 15, fig. 8), primitifs à certains égards, que les genres *Leucosia* Weber (pl. 15, fig. 1, 2), *Ilia* Leach (pl. 15, fig. 7), *Philyra* Leach, *Randallia* Stimpson, *Ebalia* Leach, *Lithadia* Bell (pl. 15, fig. 5, 6), offrent la même disposition quant aux quatre sutures sternales : elles s'interrompent au bas des flancs de la cavité abdominale en laissant entre leurs terminaisons internes un espace plus

ou moins large selon les genres. L'examen du squelette endophragmal d'une *Leucosia* (pl. 15, fig. 4), lequel se présente avec une extrême complexité et diffère fortement de celui des autres Brachyours, nous montre en effet que les endosternites (4/5 à 7/8) sont tous interrompus et laissent entre eux une large zone, dans un plan horizontal, correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale.

MAJIDAE

Chez les Oxyrhyncha *sensu* BALSS, 1957 (dont nous avons exclu les Hymenosomatidae, *cf. infra*, et les Eumedoninae non étudiés ici), nous avons envisagé séparément les Majidae et les Parthenopidae.

Chez les Majidae, il semble que toutes les sutures soient incomplètes, même chez les genres les plus primitifs (à vérifier toutefois).

Dans le genre *Maja* Lamarck (pl. 16, fig. 1, 2), les sutures 4/5 et 5/6 laissent entre leurs terminaisons internes un large espace ; les deux terminaisons symétriques de la suture 6/7 sont séparées par une zone faiblement calcifiée, vers laquelle convergent les terminaisons suturales 7/8, plus rapprochées de la zone médiane. L'examen des endosternites (pl. 16, fig. 3) invaginés à l'emplacement de ces sutures montre un écartement très marqué entre les lames droite et gauche des endosternites 4/5 et 5/6, plus faible entre les deux lames symétriques de l'endosternite 6/7. Les deux lames droite et gauche de l'endosternite 7/8 s'appliquent sur la plaque médiane qui s'élève au milieu du 8^e somite thoracique.

Nous renvoyons à DRACH (1939, p. 368-373, pl. 6, fig. 25-26) qui a décrit en détail et figuré le squelette endophragmal de *Maja squinado* (Herbst). Considérant la structure apodémienne intersegmentaire de *Maja* comme typiquement brachyourienne, GORDON (1963, p. 55, fig. 14) la confronte à celle rencontrée chez les Crabes à orifices femelles coxaux (Dromiacea, Tymolinae, Raninidae). DRACH (1971), qui montre les divers niveaux d'évolution du squelette intersegmentaire dans les groupes de Décapodes, précise que le plan de structure est uniforme chez les Brachyours vrais, donc comparable à celui de *Maja* ; en revanche, les Dromiacea, d'une part, et les Homolidés, d'autre part, possèdent une disposition endophragmale complètement différente, qui les éloigne des Crabes typiques et les isole (voir le chapitre sur le système endophragmal).

Les genres *Pisa* Leach (pl. 16, fig. 4), *Hyas* Leach, *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas (pl. 16, fig. 8, 9), *Mithrax* Latreille, *Schizophrys* White, *Achaeus* Leach, *Acanthonyx* Latreille offrent une disposition analogue. Un Majidae à sternum thoracique extrêmement élargi, comme le genre *Leurocyclus* Rathbun (pl. 16, fig. 5, 6), montre des sutures toutes très écartées, confluant vers le fond de la cavité abdominale : les lames endophragmiales ne sont donc présentes que latéralement et la fusion des somites est complète.

Nous avons vu que, chez certains Majidae, les parties droite et gauche du sternite 5 pouvaient être isolées de part et d'autre du plastron, par suite de la confluence et de la jonction des terminaisons suturales 4/5 et 5/6 : c'est par exemple le cas dans le genre *Oregonia* Dana et chez *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7).

PARTHENOPIDAE (*pro parte*)

Chez les Parthenopidae, nous avons vu qu'il existe au moins deux types de disposition. Certains genres (*cf. supra*) ont les deux sutures postérieures ininterrompues. En revanche, chez de nombreuses espèces rapportées au genre *Lambrus* Leach *s.l.* (*cf.* pl. 17, fig. 4), toutes les sutures, 4/5 à 7/8, sont interrompues, comme dans le genre *Maja*. Les terminaisons internes des sutures postérieures 6/7 et 7/8 sont séparées par un espace plus faible que celui existant entre les terminaisons des sutures 4/5 et 5/6, lesquelles sont assez écartées. Mais, à la différence des Majidae, la suture 7/8 ne conflue pas médialement, sous forme d'une étroite avancée, vers la suture 6/7 ; tout au plus, les terminaisons internes de la suture 7/8 remontent sensiblement vers l'avant. Nous avons observé cette disposition

chez *Lambrus longimanus* (Linné), *Lambrus echinatus* (Herbst), *Lambrus angulifrons* (Latreille), *L. calappoides* (Adams et White). Un arrangement similaire des sutures sternales caractérise les genres *Cryptopodia* H. Milne Edwards et *Heterocrypta* Stimpson.

OCYPODIDAE

Les Ocypodidae (*sensu* BALSS, 1957) possèdent tous une cavité sterno-abdominale très profonde et allongée, l'extrémité de l'abdomen s'approchant beaucoup de la base des mxp3. Les quatre sutures sternales sont incomplètes dans les trois sous-familles généralement reconnues, ainsi que chez celle des Camptandriinae reconnue depuis STIMPSON, 1858 (*cf.* SERÈNE, 1974).

Chez les Ocypodinae, notamment dans le genre *Ocypode* Weber (pl. 18, fig. 7), la suture 4/5 s'interrompt par une dépression à faible distance de l'axe longitudinal médian ; les sutures 5/6 à 7/8 s'interrompent plus loin (surtout la dernière), sur les flancs de la cavité abdominale. Le système endophragmal d'*Ocypode cursor* (Linné) (pl. 18, fig. 8) montre, à l'intérieur de la cavité thoracique, une saillie très prononcée correspondant à la vaste et profonde cavité sterno-abdominale. L'endosternite 4/5 est discontinu mais ses extrémités internes sont peu éloignées l'une de l'autre ; les endosternites postérieurs laissent entre leurs terminaisons internes un plus large espace. Une plaque médiane très saillante s'élève au niveau des somites représentés par les sternites 4 à 7, lesquels sont parcourus longitudinalement, sur la surface sternale, par une ligne médiane accusée. On notera l'apophyse endophragmale 3/4 qui rejoint le repli voûté formé par l'endosternite 4/5.

Le sternum thoracique n'a pas été étudié dans le vaste genre *Uca* Leach *s.l.*, qui a été divisé en de nombreux sous-genres, surtout d'après les caractères du front et des pléopodes sexuels. A notre avis, l'examen systématique du plastron chez les *Uca* (forme générale, caractéristiques de l'écusson sternal, tracé des sutures transversales, ligne médiane, disposition de l'abdomen et notamment du telson) apporterait des indications précieuses. Les figures que nous donnons ici de trois espèces d'*Uca*, à propos de l'appareil d'accrochage du pléon (absent ou d'un type spécial : voir le chapitre consacré à ce sujet, n° 11, n° 12), montrent des différences quant à la crête arquée qui termine en avant la cavité sterno-abdominale : ce caractère n'est probablement pas négligeable (pl. 18, fig. 1 : *U. tangeri* ; pl. 18, fig. 3 : *U. thayeri thayeri* ; pl. 18, fig. 2 : *U. maracoani maracoani*).

Chez les Macrophthalminae, tout au moins dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest (pl. 18, fig. 4-6), il y a un large espace entre les terminaisons internes de la suture 4/5, un plus étroit entre celles de la suture 5/6 et celles de la suture 6/7, plus large, à nouveau, entre les extrémités internes de la suture 7/8. La ligne médiane ne s'avance pas au-delà du sternite 7.

Chez les Scopimerinae, plus précisément chez *Scopimera* de Haan et *Dotilla* Stimpson, toutes les sutures s'interrompent sur le bord de la cavité sterno-abdominale.

A noter que, chez certaines espèces de *Dotilla*, des membranes tympaniques sont localisées sur les sternites thoraciques, de part et d'autre de l'abdomen : *D. wichmanni* de Man (pl. 19, fig. 4).

GRAPSIDAE

Examinons maintenant la disposition des sutures sternales, toutes incomplètes, chez les quatre sous-familles de Grapsidae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1665).

Chez les Grapsinae, notamment chez *Grapsus* Lamarck (pl. 20, fig. 1, 2) et chez *Pachygrapsus* Randall, les sutures 4/5 et 5/6 laissent entre leurs terminaisons respectives un écart notable ; les terminaisons internes de la suture 6/7 ont entre elles un espace plus restreint et remontent vers l'avant ; les parties droite et gauche de la suture 7/8 sont courtes et s'interrompent sur les flancs de la cavité sterno-abdominale. La ligne médiane est présente au niveau des sternites 7 et 8. L'examen du système endophragmal chez *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst) (pl. 20, fig. 3) montre une disposition des lames endosternales conforme au tracé des sutures sur le plastron, à savoir : les parties droite et gauche des lames 4/5 et 5/6 s'appuyant de part et d'autre de l'épaississement formé par le fond de la cavité sterno-

abdominale ; les parties droite et gauche de l'endosternite 6/7 plus rapprochées avec, juste en arrière, une haute plaque médiane. Les épimères présentent une surface très vaste ; les endopleurites sont bien développés. La selle turcique est étroite mais se raccorde largement à la lame de jonction.

Chez les Sesarminae, tout au moins dans le genre *Sesarma* Say, les sutures 4/5, 5/6, 6/7 s'interrompent de part et d'autre du fond de la cavité sterno-abdominale et laissent entre leurs terminaisons internes un espace sensiblement équivalent ; un sillon léger semble toutefois réunir les terminaisons des sutures 5/6 et 6/7. Entre les extrémités internes de la suture 7/8, l'espace est un peu plus grand. La ligne médiane forme un sillon continu sur les sternites 8 et 7, puis s'interrompt au niveau de la suture 6/7, pour réapparaître plus haut sur le sternite 6 et sur une partie du sternite 5. Le squelette endophragmal, que nous avons examiné chez *Sesarma huzardi* (Desmarest) (pl. 20, fig. 7), montre les lames endosternales s'appuyant de part et d'autre du fond de la cavité sternale. Une particularité réside dans la plaque médiane qui est discontinue, en deux parties : une lame haute au niveau des somites thoraciques 8 et 7 (plaque médiane postérieure) et une deuxième lame, complètement indépendante et plus basse, au niveau du somite 6 et de la partie postérieure du somite 5 (plaque médiane antérieure). La selle turcique est assez large, avec des ailes étendues transversalement.

Chez les Sesarminae, comme chez les Crabes des groupes voisins, un caractère du plastron pourrait être utilisé : c'est la crête arquée qui termine la cavité abdominale. GORDON (1937, fig. 2b, d) a bien montré que cette crête pouvait atteindre ou non la suture 4/5.

Chez les Plagusiinae (cf. pl. 23, fig. 2), la disposition est sensiblement la même que chez les Sesarminae, mais les terminaisons internes des trois premières sutures sont un peu plus rapprochées et confluentes. Dans cette sous-famille, la ligne médiane se situe au niveau des sternites 8 et 7, comme chez les Grapsinae.

Chez les Varuninae, les sutures 4/5 à 7/8 s'interrompent toutes sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, la suture 7/8 un peu plus en retrait que les précédentes. Les extrémités internes de la suture 5/6 se prolongent par un sillon incurvé vers le haut ; celles de la suture 6/7 se continuent par un sillon léger qui rejoint obliquement l'axe médian. La ligne médiane, présente sur les sternites 8, 7 et 6, est interrompue au niveau de la suture 6/7. Nous avons observé cette disposition dans les genres *Varuna* H. Milne Edwards (pl. 20, fig. 4, 5) et *Eriocheir* de Haan.

Le squelette endophragmal de *Varuna litterata* (Fabricius) (pl. 20, fig. 6) montre la forte saillie correspondant à la cavité sterno-abdominale, très développée et dont le fond forme une plate-forme dans la région antérieure. L'endosternite 4/5 est discontinu, ses deux lames s'appuyant de part et d'autre de la plate-forme en question ; chacune des deux lames de l'endosternite 5/6 s'incurve vers le haut, en confluant par une crête cornée vers la lame endosternale précédente du même côté ; l'endosternite 6/7 est composé de deux lames s'arrêtant assez loin de la plaque médiane mais qui se prolongent par une crête jusque sur les flancs de cette dernière. Les lames endosternales symétriques 7/8 s'interrompent assez loin de la plaque médiane. La plaque médiane est formée, comme chez les Sesarminae, d'une lame postérieure élevée et d'une lame antérieure un peu plus basse ; mais, chez *Varuna*, les deux parties en question sont jointives au niveau de la suture 6/7, alors que, chez *Sesarma*, à cet emplacement une discontinuité complète se traduit par deux lames distinctes, se suivant dans le plan médian longitudinal (cf. *supra*).

GECAECINIDAE

Les Gecarcinidae possèdent un plastron sternal relativement élargi en arrière des chélipèdes. Toutes les sutures sont incomplètes. Pénétrant dans la cavité abdominale, les extrémités suturales ne sont pas confluentes et laissent au milieu une zone indivise modérément large.

Voici la disposition chez *Gecarcinus planatus* Stimpson (pl. 19, fig. 11). La suture 4/5 se termine de chaque côté par une profonde dépression ; la suture 5/6 s'interrompt à peu près à la même distance

mais se continue, au milieu, par un sillon très léger ; la suture 6/7 s'interrompt comme la précédente mais se continue par un sillon assez net, qui remonte dans le fond de la cavité abdominale ; la suture 7/8 est plutôt courte. L'examen du squelette endophragmal (pl. 19, fig. 12) nous montre que les lames endosternales invaginées à partir de ces sutures sont très épaisses et disposées comme suit : endosternite 4/5 incomplet, ses deux lames s'appuyant sur la saillie formée par la cavité abdominale ; endosternite 5/6 constitué par deux lames interrompues, se continuant médialement par une petite crête cornée ; endosternite 6/7 également interrompu et se continuant par une crête cornée, convergeant vers celle qui lui est symétrique ; endosternite 7/8 plus court, placé très postérieurement. Une plaque médiane élevée s'étend sur toute la hauteur du somite 7.

Chez les Gecarcinidae, le sternite 8 n'est pas exposé, l'abdomen le recouvrant en entier. L'orifice mâle est sternal, sur le sternite 8, et se trouve plus ou moins loin de la coxa de p5 (cf. fig. 54A-D).

Le sternite 5 porte, ou non, une protubérance selon les genres de Gecarcinidae envisagés mais il ne semble pas que, lorsqu'un crochet est présent, le dispositif d'accrochage soit fonctionnel (cf. le chapitre sur cette question).

PINNOTERIDAE

Les Pinnoteridae ont un plastron moyennement (*Pinnoter* Latreille, *Ostracoter* H. Milne Edwards : fig. 24D) ou extrêmement (*Pinnixa* White : pl. 19, fig. 7, 8) élargi. Le bord antérieur est comme tronqué et offre souvent en son milieu une concavité sur laquelle reposent les palpes des mxp3 ; en réalité, le sternum thoracique se termine par une avancée plus ou moins pointue, peu apparente quand elle est en contrebas mais, par exemple, très visible chez *Tritodnamea* Balss et *Pinnixa* White (pl. 19, fig. 9). Toutes les sutures sont incomplètes : les extrémités internes des sutures 4/5 et 5/6 pénètrent dans la cavité sterno-abdominale et confluent, parfois jusqu'à se rejoindre (*Pinnixa*) ; les sutures 6/7 et 7/8 s'arrêtent juste sur le bord de cette dernière ; parfois, la suture 7/8 se prolonge un peu sur les flancs de la cavité sternale. L'examen du squelette endophragmal montre très nettement, chez *Pinnixa*, la confluence des endosternites 4/5 et 5/6, de part et d'autre dans la cavité thoracique, et l'interruption plus latérale des endosternites 6/7 et surtout 7/8 (voir le chapitre sur le système endophragmal).

Le sternite 8 est visible très largement (*Pinnixa*) ou plus modérément (*Ostracoter* : fig. 24D), l'orifice mâle étant toujours sternal, à la limite de la suture 7/8 ou au-dessous de celle-ci.

Chez la femelle de *Pinnixa* (pl. 24, fig. 7, 8), à plastron très élargi, les vulves dépendent, à l'évidence, du sternite 6, bien qu'elles soient situées dans la zone indivise.

Nous avons observé chez *Pinnoter* *pisum* une particularité, à savoir une suture 3/4 développée et qui rejoint le sommet de la cavité abdominale.

Dans le genre *Tritodnamea* Balss (pl. 23, fig. 7, 8), le plastron est relativement étroit en avant mais extrêmement élargi en arrière. Les extrémités internes des sutures 4/5 et celles de la suture 5/6 ne convergent pas l'une vers l'autre.

Les groupes caractérisés par quatre sutures sternales incomplètes sont représentés sur le tableau 3.

4. CAS COMPLEXES, AVEC LES QUATRE SUTURES TRANSVERSALES INCOMPLÈTES

MICTYRIDAE

Les Mictyridae sont représentés par le seul genre *Mictyris* Latreille.

Ce sont des Crabes grégaires, extrêmement modifiés sur le plan morphologique (corps globuleux ; cavité buccale énorme ; maxillipèdes très développés, fortement convexes ; soies en cuillère pour la filtration du sable ;

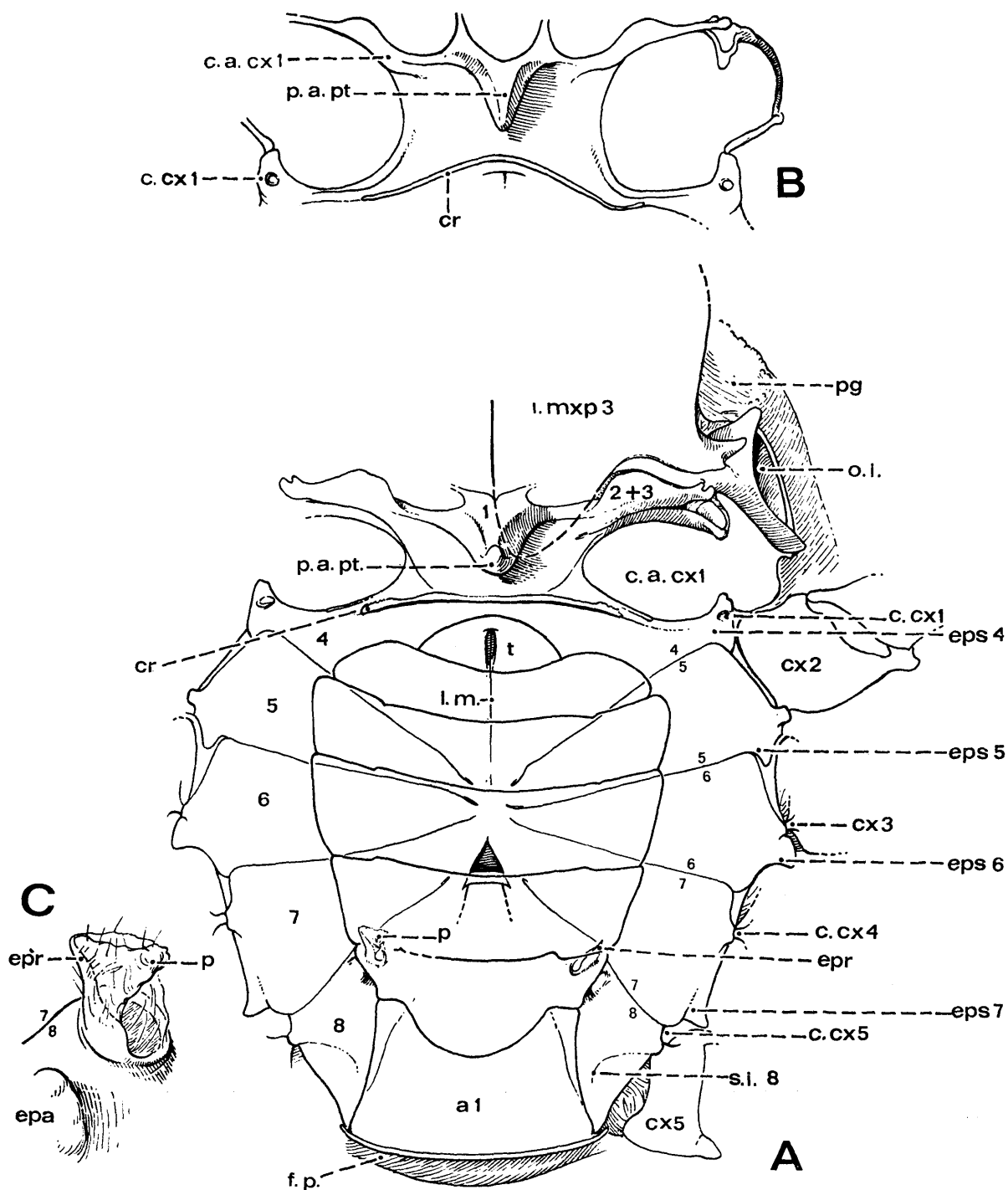


FIG. 29. — Sternum thoracique des Mictyridae. (Pilosité non représentée). *Mictyris longicarpus* Latreille, ♂ 26 × 22 mm, Australie, New South Wales, Port Jackson, Sydney-P4949 (MP). A, plastron sternal en entier (× 6,3), avec l'indication, en haut à gauche (partiellement en pointillé), du mxp3 qui repose sur la portion sternale antérieure; B, partie tout à fait antérieure du sternum thoracique dans une vue frontale (× 6,3); C, détail du pénis et, au-dessous, de l'épaule du sternite 8 qui maintient l'abdomen (× 21).

On notera en particulier la largeur de l'abdomen (mâle), l'absence de dispositif d'accrochage, la crête sur le sternite 4 qui marque une forte dénivellation entre l'avant et l'arrière du plastron, ainsi que la pointe sternale antérieure qui s'abaisse et se projette vers l'arrière.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

orifice branchial afférent formé par une échancrure creusée dans la paroi ptérygostomienne et recouverte par une valvule formée par la base dilatée de l'épipodite de mxp3 ; orifice branchial accessoire impair le long du bord postérieur de la carapace, frangé de soies raides apposées contre des soies similaires qui garnissent le bord antérieur du premier segment de l'abdomen ; etc.). Leur éthologie est particulière à maints égards : creusement de terriers en spirale (« cork-screw fashion » décrite par McNEILL, 1926), nombreuses phases de comportement précédant la prise de nourriture (tri du sable, ingestion comparée à une « rumination » et rejet des résidus sous forme de multiples boulettes déposées sur le sol), agrégation de très nombreux individus et activités sociales, notamment de longs déplacements sur la plage en grandes armées (d'où le nom de « Crabes soldats »), marche en avant et non latérale, postures d'intimidation et autres parades (CAMERON, 1966). Les Mictyridae seraient un exemple du phénomène de rassemblement des individus, phase de comportement à laquelle WYNNE-EDWARDS (1962, p. 16) donne le nom d'*epideictic display*.

Le plastron sternal (fig. 29A, B) est très élargi et présente une forte dénivellation antérieure, en avant des chélipèdes. Le sternum thoracique se trouve partagé en deux régions bien distinctes, délimitées par une crête transversale munie de longues soies : une partie postérieure peu modifiée, une partie antérieure très différente de celle rencontrée chez les autres Brachyours. L'avant du plastron forme une avancée pointue qui se rabat complètement vers l'arrière, au-dessus du sternite 4 ; de part et d'autre, il y a une zone excavée dans laquelle se loge la partie proximale de l'ischion foliacé du mxp3.

Les sutures 4/5 à 7/8 sont interrompues mais convergent toutes dans la cavité sterno-abdominale, relativement peu profonde. Un sillon longitudinal accusé parcourt médialement le sternite 4. Le sternum se continue au-dessus de la coxa des p1 par un prolongement auquel fait suite le complexe morphologique formé par l'orifice inspirateur avec sa valvule épipodiale.

Le squelette endophragmal (pl. 19, fig. 6) est compliqué et tout à fait particulier. En ce qui concerne les endosternites 4/5 à 7/8, on observe leur interruption médiane et leur disposition radiale, conformes à celles des sutures correspondantes. La dénivellation antérieure se traduit intérieurement par une proéminence marquée ; la pointe antérieure du plastron, rabattue sur le somite thoracique 4, est également bien visible. La plaque médiane est représentée par un phragme, peu saillant, placé antérieurement puisqu'il se situe au niveau du somite 4. Le raccord des endosternites avec les endopleurites se réalise de façon spéciale, une sorte de muraille latérale et postérieure étant constituée dans la cavité thoracique. Il n'y a pas de selle turcique ou, tout au moins, ce que l'on peut homologuer à la selle turcique des autres Brachyours, offre une conformation très particulière.

Ce plastron sternal, que nous n'avons rencontré chez aucun autre Brachyoure, porte un orifice mâle sternal, s'ouvrant sur le sternite 8, à peu de distance de la suture 7/8, et qui se trouve surmonté d'une sorte d'éperon calcifié, s'appuyant sur le sternite 7. Le pénis est foliacé et sétifère (fig. 29C). L'abdomen mâle recouvre une large partie du sternum thoracique : extrêmement vaste, il s'étale à partir du deuxième segment, ce qui lui donne l'apparence d'un abdomen femelle. Du reste, on notera combien, quant à ce caractère, le dimorphisme sexuel est peu accusé.

Le genre *Dotilla* Stimpson, Ocypodidae Scopimerinae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1664), offre plusieurs similitudes morphologiques avec le genre *Mictyris* (notamment le bombement ventral au niveau des pattes-mâchoires), liées à des habitudes analogues (surtout alimentaires et fousseuses). Ce Brachyoure possède un sternum thoracique moins modifié (*cf.* pl. 19, fig. 4). Toutefois, on retrouve dans ce genre la même particularité que chez *Mictyris* : la base des maxillipèdes empiète sur l'avant du sternum et repose, de part et d'autre de l'extrémité médiane (non rabattue vers l'arrière chez *Dotilla*), dans une étroite rainure. Certains auteurs comme TESCH (1918) ont, dans leur classification, rapproché les genres *Dotilla* et *Mictyris*. La ressemblance est encore plus frappante lorsqu'on a l'occasion d'examiner une *Dotilla* dont la silhouette évoque tout à fait un *Mictyris*, à savoir *D. mictyroides* (H. Milne Edwards), appelée aussi « Soldier crab » (TWEEDIE, 1952). Les *Dotilla* ont des mœurs grégaires, comme les *Mictyris*, vivent pareillement sur les plages sableuses, creusent des terriers, se rassemblent en grand nombre et se nourrissent des particules organiques contenues dans le sable qui est ensuite rejeté sous forme de boulettes. N'ayant pas étudié de près cette question, nous nous limitons ici à constater ces similitudes, qui nous paraissent dues à une évolution convergente.

HYMENOSOMATIDAE

Chez les Hymenosomatidae, Crabes aplatis et en forme de pièce de monnaie, aux caractères systématiques ambigus, le plastron sternal est très étroit en avant de p1, au contraire extrêmement élargi et de forme ovulaire en arrière. Le sternite 8 est visible et exposé en grande partie. Les sutures sont toutes incomplètes et réduites à leur portion latérale, une vaste région médiane demeurant indivise.

Nous figurons la disposition du sternum thoracique chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (fig. 30A) et chez *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (pl. 20, fig. 8), où l'on voit très distinctement les sutures interrompues très loin de la cavité abdominale : la suture 4/5 est incurvée et les sutures 6/7 et 7/8 remontent beaucoup vers l'avant. L'examen du système endophragmal dans les deux genres (*Halicarcinus* : pl. 20, fig. 11 ; *Elamena* : pl. 20, fig. 9, 10) confirme cette structure particulière : tous les endosternites sont confinés dans la partie latérale. La partie centrale est indivise, sans plaque médiane, avec seulement la forte saillie que forme à l'intérieur la profonde cavité sterno-abdominale.

Chez *Elamena pilosa*, l'ensemble formé par l'endosternite 4/5 raccordé avec l'endopleurite correspondant, qui s'étend en un repli foliacé, présente le même aspect que l'endophragme précédent (3/4), exceptionnellement développé et également foliacé.

Ce que BOSCHI et al. (1969, fig. 7, 8) ont appelé mégaloïpe chez des *Halicarcinus planatus* d'Argentine mais qui serait plutôt un jeune stade Crabe (fig. 30B), offre un plastron parcouru par des sutures uniquement latérales et à peu près conformé comme chez l'adulte.

Le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen se trouve très éloigné de toute suture, ce qui n'est pas habituel : il est situé juste sur le bord de la cavité abdominale, là où il viendra se coapter avec la fossette creusée à la face inférieure de l'abdomen. Chez les Hymenosomatidae, topographiquement, le crochet paraît à première vue appartenir au sternite 6 (au lieu de l'habituel sternite 5) mais, étant donné la situation du crochet dans une zone largement indivise, il n'est pas évident qu'il dépende d'un sternite plus que d'un autre. En outre, le tracé oblique des sutures rend plus difficile la localisation du crochet, c'est-à-dire son appartenance à tel ou tel sternite. Une autre complication vient du fait que l'abdomen se compose de six segments (au lieu de sept), sans indication d'une fusion de deux segments à un endroit quelconque. Le premier segment, très développé chez *Halicarcinus planatus*, représente-t-il les segments 1 et 2 réunis ? Cela semble improbable, surtout si l'on regarde d'autres Hymenosomatidae où le premier segment est plus réduit. Fait curieux, la fossette correspondant au crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen se trouve à la face inférieure du dernier segment, donc, apparemment, du sixième. Est-ce à dire que le dernier segment abdominal comprend les segments 6 et 7 fusionnés, puisque la fossette, qui vient coiffer le crochet, appartient typiquement, chez tous les Brachyours, à l'avant-dernier segment abdominal ?

Chez *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (pl. 20, fig. 8), le plastron, peut-être encore plus élargi et avec des sutures obliques, porte une cavité sterno-abdominale plus courte que chez *Halicarcinus*. Le crochet, placé comme chez *Halicarcinus* sur le rebord de la cavité, est situé encore plus bas (puisque l'abdomen est aussi plus court) : on ne peut le rattacher à un sternite plus qu'à un autre : il est situé si postérieurement qu'on pourrait, la suture 7/8 étant très oblique, le rattacher au sternite 8. Chez cette espèce également, l'abdomen ne laisse apparaître que six segments au total, sans trace d'une suture marquant la fusion de deux somites. Ce dernier segment abdominal offre une forme singulière : à la base, il porte deux expansions latérales bien visibles dorsalement, correspondant aux fossettes d'accrochage de l'abdomen (pl. 23, fig. 6) et, fait singulier, mobiles : elles viennent s'appliquer sur les crochets par leur face interne creuse et limitée par un bourrelet. Cette partie basale du dernier segment abdominal représente-t-elle le 6^e segment ? La forme particulière du dernier segment et la localisation des fossettes dans sa partie proximale rendent plausible cette hypothèse. L'emplacement d'une telle fusion est inhabituelle car, chez les Crabes, ce sont les segments proximaux de l'abdomen qui se soudent (très souvent 3-4-5) et non les segments distaux (6 + telson).

Dans le sexe femelle aussi, l'abdomen ne se compose que de six segments, le dernier étant le plus développé.

Une autre singularité des Hymenosomatidae, qui est du même ordre que la précédente, est la position aberrante des vulves. Chez la femelle, surtout chez la femelle ovigère au plastron extrêmement décalcifié, transparent, (pl. 24, fig. 10), recouvert par un vaste abdomen, les sutures sont encore plus confinées sur les bords que chez les mâles et la zone indivise du sternum est encore plus étendue. Les vulves sont situées très en avant, presque au niveau des p1 chez *Halicarcinus planatus*, plutôt au niveau des p2 chez *Elamena pilosa*, dans la large zone non métamérisée. On se pose la même question qu'à propos des Palicidae : malgré leur position très antérieure, les vulves dépendent-elles du somite 6 comme c'est le cas chez les autres Brachyours ? Il est probable que, comme pour *Palicus*, le tracé des nerfs jusqu'à la masse ganglionnaire thoracique révélera que les vulves dépendent du somite normal, c'est-à-dire du somite 6, mais qu'elles ont été refoulées en avant par suite de l'aplatissement et de l'élargissement du corps, par suite aussi de la fusion de tous les somites thoraciques et d'un ensemble de facteurs qui ont entraîné de nombreuses modifications. La position oblique des sutures et la localisation latérale des endosternites correspondants sont révélatrices d'un processus particulier qui, en quelque sorte, a « déformé » le plastron.

L'orifice mâle est lui-même situé de façon singulière (fig. 30A), à savoir très loin de la suture 7/8, le sternite 8 offrant une large partie découverte, exposée, qui est fusionnée avec le sternite 7. On notera que, chez les Hymenosomatidae (moins toutefois que chez les Palicidae), les p5 sont rapprochées l'une de l'autre et ont une position dorsale, ceci entrant en jeu dans la localisation de l'orifice mâle et du pénis.

Enfin, signalons que, chez certains Hymenosomatidae, la cavité sterno-abdominale mâle n'est pas complètement remplie par l'abdomen, celui-ci, plus court, laissant en avant du telson un espace non recouvert. Les pléopodes, qui sont courts, parfois incurvés et logés tout au fond d'une cavité fortement excavée, sont cependant parfaitement protégés.

PALICIDAE (= CYMOPOLIIDAE)¹

Les Palicidae sont des Crabes dotés de caractères particuliers, à carapace peu épaisse et dernière paire de péréopodes réduite, ramenée sur le dos. Leur position systématique, beaucoup discutée, demeure douteuse. Ils possèdent un plastron sternal extrêmement élargi en arrière des chélicèdes (fig. 30G) ; en avant, l'écusson sternal est étroit. Grâce aux cavités arthrodiales, que l'on peut découvrir sur les côtés, on reconnaît aisément la portion correspondant au sternite 3 dont dépend mxp3, limité en avant par une suture traversant de part en part l'écusson ; les cavités arthrodiales de mxp2 et de mxp1 permettent de localiser le sternite 2 et le sternite 1. Chez *Palicus*, on distingue très nettement, au-dessous de la pointe antérieure du plastron, les deux bras sclérifiés qui constituent chacun la branche supérieure de la cavité arthrodiale de mxp1 : c'est là que se situe le début du sternum thoracique. On a bien, dans ce cas comme dans d'autres, l'indication que mxp2 et mxp1 ne contribuent pas à former le plastron sternal. Toutes les sutures, de 4/5 à 7/8, sont interrompues, très loin du plan sagittal médian, les trois dernières ne pénétrant pas dans la large cavité sterno-abdominale : elles ne parcourent donc le plastron que dans sa partie exposée, c'est-à-dire non recouverte par l'abdomen. Seule, la suture 4/5 pénètre faiblement dans la cavité abdominale : à cet endroit, juste en arrière de la suture, la paroi sternale porte le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen, qui est donc placé très en avant à la surface du sternite 5.

Chez les Palicidae, les deux p5, dorsales, sont plus rapprochées l'une de l'autre que ne le sont les pattes précédentes, toutefois moins que chez le Retroplumidae (fig. 30D, F). Chez les Palicidae, une assez large portion sternale sépare l'abdomen (mâle ou femelle) de la coxa de p5. Le pénis, long et incurvé, sort d'une gaine formée par l'accolement de deux zones tubulaires et entourée partiellement par l'épisternite 7. On peut donc dire que l'orifice mâle est sternal : c'est pour cette raison que les Palicidae ont été retranchés des Dorippidae

1. Certains carcinologistes, et notamment BALSS (1957, p. 1667), utilisent encore l'appellation Cymopoliidae. Mais le genre *Palicus* Philippi, 1818, étant le genre type (et non *Cymopolia* P. Roux, 1830, homonyme plus récent de *Cymopolia* Lamouroux, 1816, donc non valide), la famille doit porter le nom de Palicidae. L'auteur de la famille est BOUVIER, 1897, bien que RATHBUN, 1898, soit indiqué dans *Bull. zool. Nomencl.*, vol. 21, pt 5, 1964 (p. 338, 341, 342, 344) : l'appellation Palicinés a été employée par BOUVIER (1897, p. 11) mais celle de *Palicae* figure p. 3 et p. 5 du même ouvrage, dans la clef établie par cet auteur.

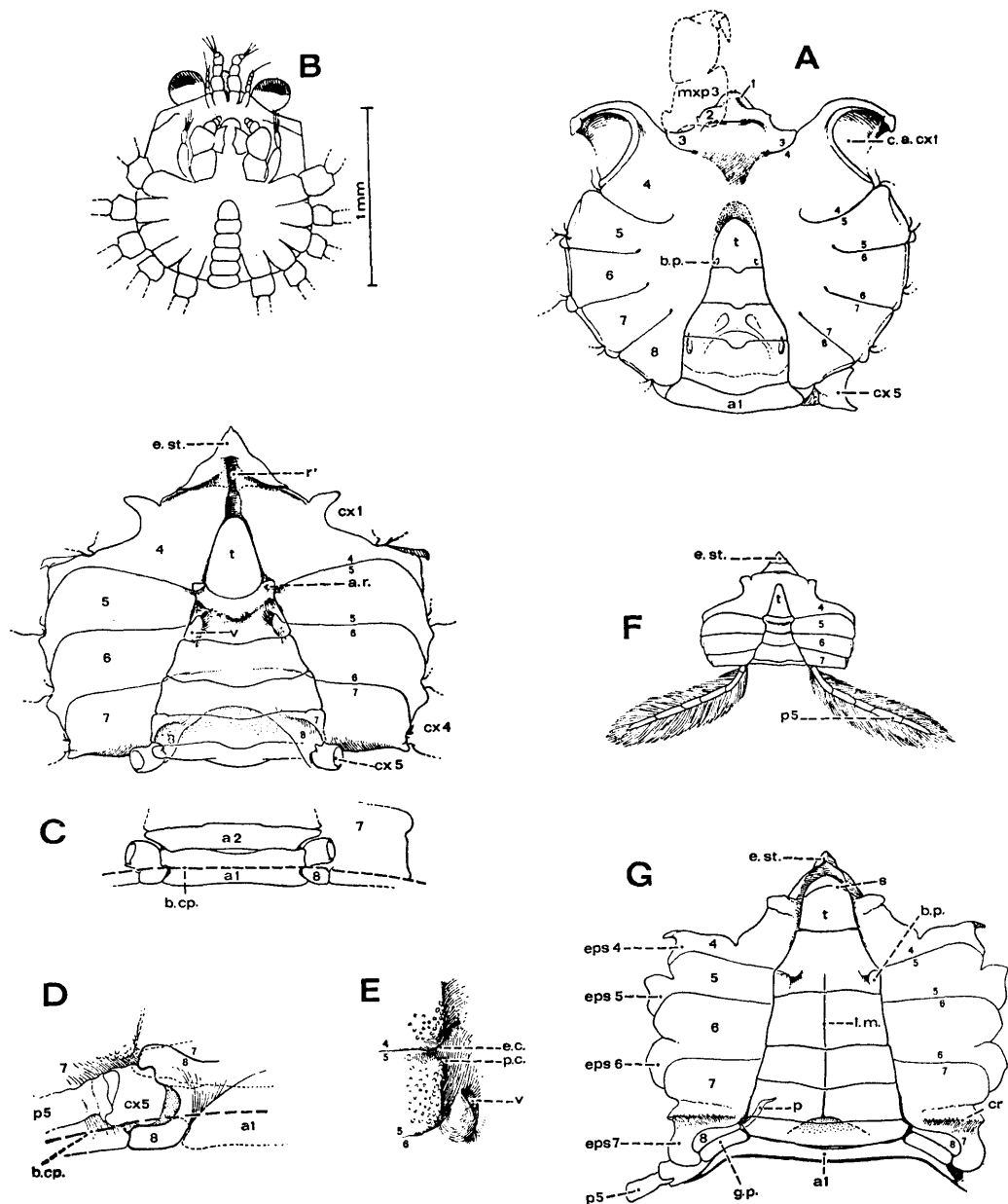


FIG. 30. — Sternum thoracique chez les Hymenosomatidae, Retroplumidae et Palicidae.

FIG. 30 A-B. — Plastron sternal d'*Halicarcinus planatus* (Fabricius). A, ♂ 11,5 × 21 mm, île Campbell, M. FILHOL (MP) (× 4) ; B, jeune stade Crabe (et non mégalope), d'après BOSCHI et al., 1969, fig. 7.

On remarquera que toutes les sutures sont interrompues et confinées sur les bords, d'où la vaste zone médiane indivise. A la paire de crochets abdominaux correspond une paire de fossettes placées dans les angles latéro-antérieurs du dernier segment abdominal.

FIG. 30 C-E. — *Retropluma* sp., ♀ 12 × 10 mm, Tuléar, 250-300 m (MP). C, plastron en entier (× 4,4) ; D, détail de l'articulation sternale de la coxa de p5, en vue dorsale de l'animal. Le bord postérieur de la carapace recouvre une partie du sternite 7 et du sternite 8, en raison de la réduction de p5 et de sa position dorsale. En pointillé épais, le bord postérieur de la carapace ; en pointillé fin, les segments abdominaux ; E, détail de la vulve et du crochet vestigial de l'appareil d'accrochage de l'abdomen chez la femelle (× 8,8).

FIG. 30 F. — *Retropluma notopus* (Alcock), ♂, côte de Coromandel, 100-250 m. D'après *Illustr. « Invest. »*, pl. 15, fig. 2b. On notera les p5 atrophiées, plumeuses et rapprochées du plan sagittal médian.

FIG. 30 G. — *Palicus caroni* (Roux), ♂ 9 × 11 mm, Canaries, Exp. le « Talisman », Edw. et BOUVIER det. (MP) (× 4,8).

On notera les sutures incurvées vers le haut, pratiquement toutes interrompues à la lisière de la cavité sterno-abdominale, l'atrophie de p5 et la gaine pénienne particulière aux Palicidés.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

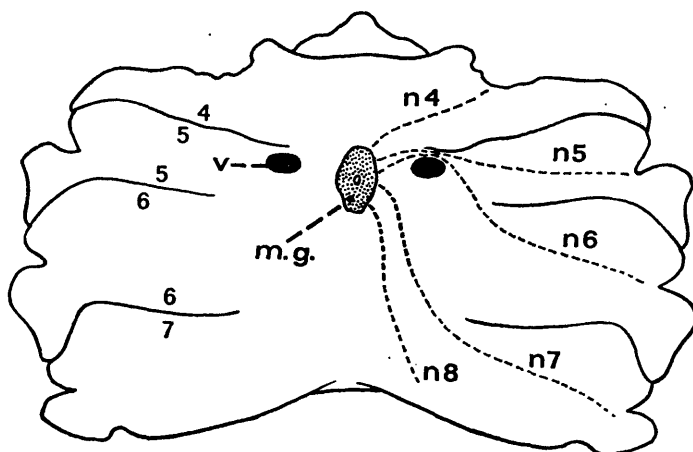
pour être rattachés aux Catométopes. Même chez la femelle, à abdomen largement ovale, le sternite 8 est visible latéralement et s'intercale entre l'abdomen et les coxae des p5.

La disposition décrite ici est celle de *Palicus caroni* (Roux). Si on observe le système endophragmal de cette espèce (pl. 19, fig. 5), on voit les lames endosternales localisées tout à fait latéralement (surtout les trois postérieures) et, au milieu, un vaste espace dénué de formations squelettiques, à l'exception d'une plaque médiane extrêmement saillante, qui correspond à la ligne médiane longitudinale apparente extérieurement.

Une particularité des Palicidae est la position des vulves qui sont refoulées très en avant, à la limite des sternites 4 et 5, dans la partie non métamérisée du plastron et au niveau où s'interrompt la suture 4/5 (pl. 24, fig. 9). La vulve se trouvant sur la partie indivise du sternum, il n'est pas évident qu'elle appartienne au somite thoracique 5 (comme l'ont cru BORRADAILE, 1907, et RATHBUN, 1918). Le crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen, lui, appartient bien au sternite 5 car il est situé dans la partie métamérisée du plastron, juste sous la suture 4/5.

Chez la femelle jeune, le crochet forme une saillie pointue, pratiquement au même niveau que la vulve mais en position plus externe. La disposition est la même chez la femelle ovigère, où les vulves sont seulement plus grosses et très arrondies et où le crochet fait parfois place à un bourrelet corné, non fonctionnel. Cette proximité de la vulve et du crochet rappelle ce qui existe chez les *Dorippe* femelles (pl. 25, fig. 9) où vulve et crochet sont très proches, la vulve étant même en position plus antérieure. Pourtant, chez les Dorippidae, compte tenu d'une sinuosité très forte de la suture 5/6, le crochet appartient bien au sternite 5 et la vulve au sternite 6.

L'examen du système endophragmal chez un *Palicus* femelle montre que le vagin débouche dans la partie centrale dénuée de lames endosternales transversales : l'endosternite 4/5 est confiné dans la partie latérale du corps et, d'après la topographie, on ne peut savoir à quel somite appartient la vulve puisqu'elle se situe dans une zone largement indivise. HARTNOLL (1968a, p. 296, fig. 14) a démontré que la vulve dépendait bien du sternite qui doit normalement la porter, comme chez les autres Crabes, à savoir du sternite 6. La dissection du système nerveux montre ordinairement que, de chaque appendice, part un nerf qui aboutit au ganglion nerveux thoracique central ; chez *Carcinus* notamment, le nerf partant de p3, c'est-à-dire celui du somite 6, passe en avant de la vulve pour rejoindre le ganglion. Or, chez *Palicus*, de la même façon, le nerf du somite 6 passe en avant de la vulve, ce qui montre bien que celle-ci appartient non pas au somite 5, mais au somite 6 (fig. 31).



m.g., masse ganglionnaire thoracique ; n4-n8, nerfs des somites thoraciques 4 à 8, innervant les péréiopodes 1 à 5 ; v, vulve ; 4/5-6/7, sutures sternales thoraciques 4/5 à 6/7.

FIG. 31. — Sternum thoracique chez une femelle de *Palicus obesa* (A. Milne Edwards). Les sutures sternales sont confinées dans les parties latérales du plastron et laissent entre leurs extrémités internes une large zone indivise. On voit que les nerfs des sternites 5 et 6 (reliant la masse ganglionnaire nerveuse thoracique aux péréiopodes 2 et 3) passent au-dessus de la vulve. Cela démontre que, malgré sa position très antérieure, la vulve appartient au somite 6, comme chez les autres Brachyours. (D'après HARTNOLL, 1968a, fig. 14).

RETROPLUMIDAE

Les Retroplumidae sont des Crabes aplatis et au tégument aminci, qui vivent en eaux assez profondes ; certaines formes sont presque abyssales. Nous n'avons malheureusement pu examiner qu'une femelle du genre *Retropluma* Gill (*Retropluma* sp. de Tuléar), sans doute impubère, l'abdomen étant encore de forme triangulaire. La dernière paire de péréopodes est rudimentaire, plumeuse et ramenée sur le dos ; en outre, les deux p5, au lieu d'être écartées comme les pattes précédentes, sont rapprochées : l'abdomen remplit tout l'espace entre elles. Le plastron (fig. 30C), étroit et en forme d'écusson dans sa partie antérieure, s'élargit fortement en arrière des chélicères : les sternites 5, 6 et 7 sont donc très développés en largeur. En revanche, le sternite 8, qui porte la patte atrophiée, est réduit et se trouve caché par l'abdomen. La partie du sternite 8 qui pourrait être visible au niveau de la coxa de p5, dans une vue dorsale de l'animal, est recouverte par la carapace, tout comme une partie du sternite 7 et du premier segment abdominal (fig. 30D).

Nous verrons ci-après, chez les Hexapodidae (fig. 30) où p5 a complètement disparu, un recouvrement analogue de la région thoracique postérieure par la carapace mais, chez ces Crabes, il y a un dispositif d'engrènement de la carapace avec le plastron, ce qui n'existe pas chez les Retroplumidae.

Dans le genre *Retropluma*, l'articulation de p5 sur le sternite 8 se réalise sous l'abdomen, tout au moins chez la femelle : on distingue bien le condyle articulaire de la coxa de p5 sur un sternite 8 très réduit (fig. 30D).

D'après les auteurs qui ont examiné des spécimens mâles¹, l'orifice mâle serait coxal, au sommet d'un tubercule proéminent situé à l'angle antéro-interne de la coxa de p5, « the tubercle being embedded in a notch in the posterior border of the sternum » (cf. ALCOCK, 1899, p. 79-81, à propos de *Ptenoplax notopus* Alcock et Anderson = *Retropluma notopus*) (cf. fig. 30F). BALSS (1957, p. 1662) indique pour les Retroplumidae : « Die Geschlechtsöffnungen des ♂ liegen in den Coxen der P/5, aber die Gänge ziehen in eine Sternalgrube nach vorn ».

Chez *Retropluma*, toutes les sutures sont incomplètes : les sutures 4/5 et 5/6 s'interrompent sur le bord de la cavité sternale ; la suture 6/7 pénètre dans cette dernière et se prolonge encore un peu par un léger sillon ; la suture 7/8 est très réduite.

La cavité sterno-abdominale se continue en avant, chez la femelle, par une étroite rainure où se logent les pléopodes qui dépassent de l'abdomen, un peu comme chez les femelles d'Hexapodidae (cf. fig. 33). Les descriptions et les figures des auteurs, qui ont eu sous les yeux des mâles de Retroplumidae, n'indiquent aucune tranchée pour l'insertion des pléopodes mâles à la façon des Hexapodidae (cf. *Retropluma notopus* : fig. 30F).

HEXAPODIDAE

Les Hexapodinae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1658) sont des Crabes non pas décapodes mais octopodes puisqu'ils ne possèdent que quatre paires de péréopodes, par suite de l'absence de la cinquième paire. Ce sont aussi des hexapodes, si l'on considère la présence de seulement six pattes ambulatrices. Nous élevons au rang de famille (soit Hexapodidae) ce groupe rattaché tantôt aux Pinnoteridae, tantôt aux Goneplacidae.

Chez un genre, *Amorphopus* Bell (nom préoccupé et remplacé par *Paeduma* Rathbun), la dernière patte n'a pas complètement disparu : il en demeurerait un rudiment sous forme d'un petit tubercule, placé dans une encoche à la base de la coxa de p4. Malheureusement, l'unique exemplaire du genre n'a pas été retrouvé dans les collections du British Museum.

Les Hexapodidae sont des Crabes généralement commensaux, qui vivent dans des tubes d'Annélides ou des cavités d'Hydrozoaires. Le corps est allongé transversalement. Chez toutes les espèces que nous avons examinées, p4 est inséré dorsalement et le sternite qui le porte (sternite 7) est partiellement en position dorsale :

1. Entre-temps, nous avons pu examiner un spécimen mâle de Retroplumidae. Le pénis débouche du condyle, en forme de tubercule, de la coxa de p5, condyle qui s'intercale entre le sternite 7 et le sternite 8. Ce dernier est complètement caché par l'abdomen, tandis qu'une étroite bande est recouverte par la carapace (cf. fig. 54 F, G).

tout cela contribue à raccourcir longitudinalement le corps et à lui donner une forme tubulaire transversalement. Le disparition de p5 apparaît comme une simplification pour un Crabe devant se mouvoir dans un espace restreint. Il est manifeste que ces Brachyours sont profondément modifiés par leur mode de vie.

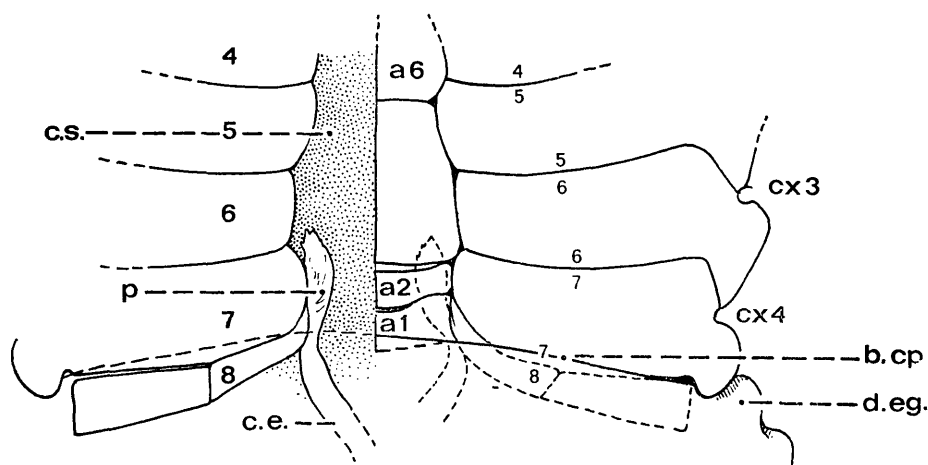


FIG. 32. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) s.l., ♂ 5,5 × 8,4 mm, Kei Islands, Tual, 22 m, Siboga Exp., st. 258 (ZMA) : rapports du sternum thoracique et de la carapace (× 15). A gauche, on a soulevé le bord postérieur de la carapace (en pointillé) pour montrer le sternite 8 qui a glissé sous le céphalothorax et n'est pas visible normalement, ainsi qu'on le voit à droite (bord postérieur de la carapace en traits pleins). En grisé, à gauche, la cavité sterno-abdominale ; à droite, l'abdomen représenté par moitié.

a1, a2, a6, premier, deuxième, sixième segment abdominal ; b.cp., bord postérieur de la carapace ; c.e., canal éjaculateur ; c.s., cavité sterno-abdominale ; cx3, cx4, coxa de p3 et de p4 ; d.eg., dispositif d'engrènement carapace-plastron ; p, pénis ; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8 ; 4/5-7/8, sutures thoraciques 4/5 à 7/8.

Le sternum thoracique des Hexapodidae présente certaines particularités fort intéressantes.

Tout d'abord, le somite thoracique 8 qui, normalement, porte p5 n'a pas disparu, comme l'ont cru de nombreux carcinologistes. GORDON (1971) a bien remarqué que le sternite 8 a glissé sous la carapace et que cette dernière le recouvre. Pour faire apparaître le sternite 8, il suffit de soulever la carapace, dont le bord postérieur montre vers l'angle interne une concavité dans laquelle vient s'encaster une saillie du sternite 7, plus précisément de l'épisternite 7 : la carapace et le plastron ont un dispositif d'engrènement (fig. 32). Au sternite 7 fait suite une bande assez étroite, faiblement calcifiée, se terminant du côté externe près de la saillie d'emboîtement du plastron. Cette dernière pièce thoracique est divisée en deux par un sillon longitudinal (GORDON, *ibid.*, signale que cette bipartition n'est pas constante). Dans une première hypothèse, homologuons l'ensemble de la pièce thoracique postérieure au sternite 8. D'après nos observations, ce sternite 8 n'est pas entièrement caché par la carapace, sa portion tout à fait interne se trouvant exposée, tout comme les sternites précédents : elle se présente sous forme d'une pièce très étroite, triangulaire, calcifiée, de part et d'autre de l'abdomen, chez le mâle (fig. 32, 33F) et chez la femelle (fig. 33E). Cette partie du sternite 8 remonte un peu le long du sternite 7, sur les bords de la cavité abdominale. C'est à cet endroit que, chez le mâle, sort le pénis ; on voit bien, en continuité avec ce dernier et en contrebas, le canal éjaculateur.

On peut émettre une autre hypothèse. La bande sternale qui a glissé sous la carapace et qui est située postérieurement au sternite 7 pourrait, tout au moins quand elle est bipartite, ne pas correspondre en entier au somite 8 : la partie externe appartiendrait au somite 7 ou, peut-être, serait d'origine appendiculaire. L'interprétation est difficile et d'autres observations seront nécessaires. Un fait semble certain : la portion interne de cette formation sternale représente le sternite 8.

LANKESTER (1904, p. 538, 539) a bien expliqué cette tendance à l'atrophie et à l'avortement de certains somites. Ce phénomène se produit généralement en avant ou en arrière d'un tagme. Le cas des Hexapodidae entre dans la douzième règle de LANKESTER : « le somite antérieur ou postérieur d'un tagme peut s'atrophier, diminuer de taille ou avorter partiellement, par suppression de certains de ses méromes : finalement, un tel

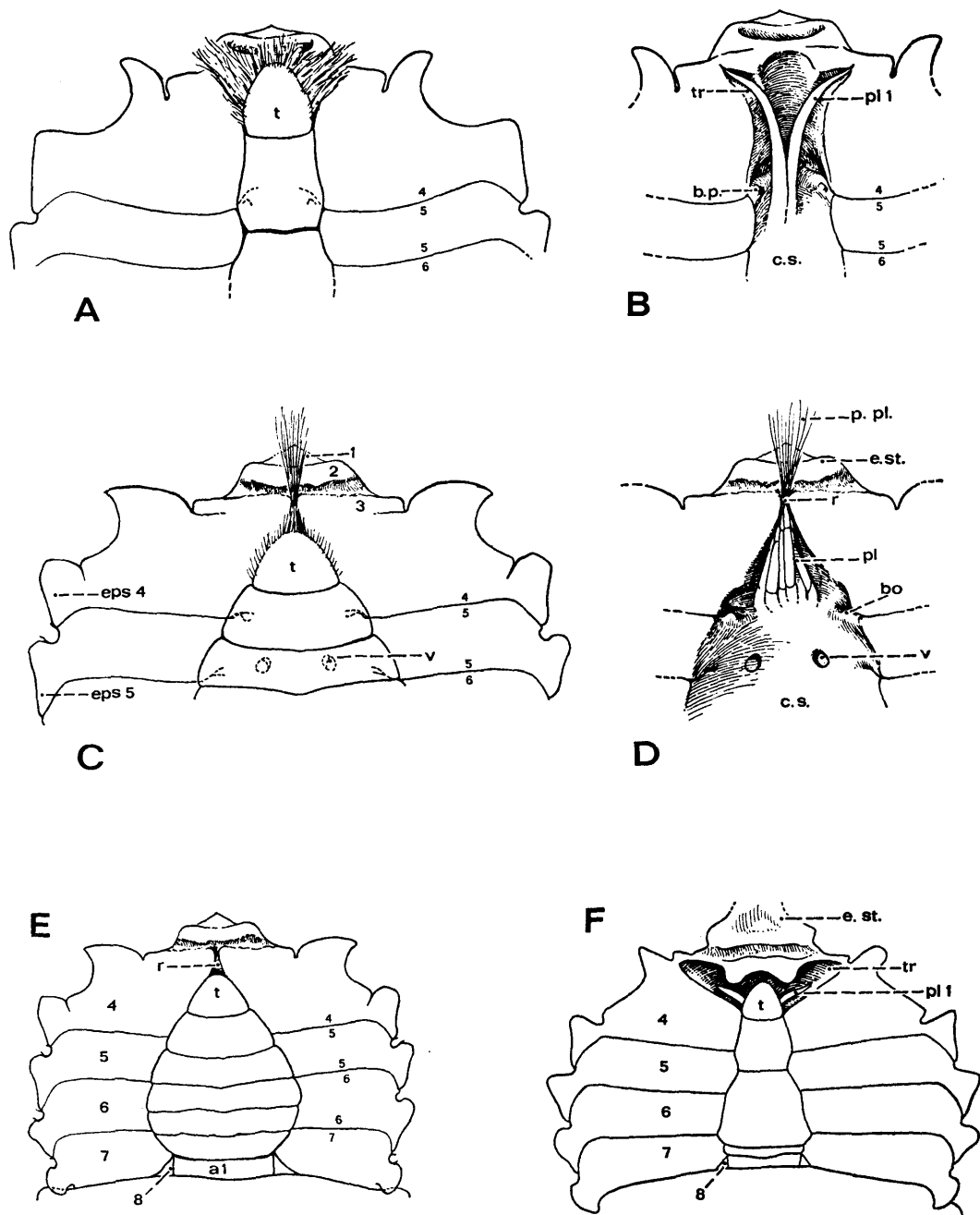


FIG. 33. — Cavité sterno-abdominale et tranchées ou rainures sternales chez les Hexapodidae mâles et femelles.

FIG. 33 A-B. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) s.l., ♂ 5,5 × 8,4 mm, Kei Isl., Tual, 22 m, Siboga Exp., st. 258, Tzsch det. (ZMA). A, partie antérieure du sternum thoracique, abdomen en place avec sa pilosité (× 10); B, *id.*, abdomen enlevé : on aperçoit la cavité sterno-abdominale et les deux pl1 *in situ*, logés dans deux tranchées latérales (× 10).

FIG. 33 C-E. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) s.l., ♀ 4,6 × 7 mm, Paternoster Islands, Sailus Ketjil, Siboga Exp., st. 37 (ZMA). C, partie antérieure du plastron sternal, abdomen en place avec sa pilosité : l'extrémité sétifère des pléopodes débordé de la cavité sterno-abdominale (× 11); D, *id.*, abdomen enlevé : l'extrémité des pléopodes est regroupée dans une rainure au sommet de la cavité sterno-abdominale (× 11); E, plastron sternal en entier (× 8) : on voit une portion du sternite 8 de part et d'autre du premier segment abdominal, ainsi que la rainure qui prolonge la cavité sterno-abdominale de la femelle (pléopodes non représentés).

FIG. 33 F. — *Lambdophallus anfractus* Rathbun, ♂ 4,7 × 7,3 mm, Siam. (D'après RATHBUN, 1910, fig. 36a). Dans les vastes tranchées latérales se logent les pléopodes mâles.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

somite peut disparaître et ne laisser, dans la structure adulte, aucune trace apparente de sa présence dans les formes ancestrales ». LANKESTER nomme ce processus : « excalation of a somite ». Chez les Hexapodidae, le somite 8 s'est réduit et l'un de ses méromes, p5, a disparu.

Le développement larvaire et post-larvaire des Hexapodidae n'est pas connu. Il serait intéressant de savoir si, dans les premiers stades de la vie et chez la mégaloïde, la dernière paire de pattes est présente et, dans cette éventualité, à quel stade le jeune Crabe perd ses deux p5.

L'orifice mâle ne peut pas être coxal puisque p5 et, aussi, sa coxa (tout au moins dans sa morphologie habituelle) ont disparu. Du reste, la disposition du sternite 8 est telle que l'orifice mâle doit être sternal.

On peut comparer la disposition du sternite 8 des Hexapodidae à celle qui existe chez les Retroplumidae (fig. 30C-E, 30F), chez lesquels p5 ne manque pas mais est atrophiée : il n'est pas étonnant de retrouver dans ces deux types de Crabes une réduction du dernier somite thoracique. Chez les uns et les autres, la carapace recouvre le sternite 8 dans sa plus grande partie : on peut considérer ce processus comme une convergence résultant de la réduction ou de la disparition de la dernière paire de péréiopodes.

Le plastron sternal des Hexapodidae est extrêmement élargi en arrière des chélicèdes, comme l'est, du reste, l'ensemble du corps, qui est très étalé transversalement. Toutes les sutures sont interrompues médialement ; les extrémités internes des sutures 4/5 et 5/6 se prolongent jusque sur les flancs de la profonde cavité sterno-abdominale ; la suture 6/7 s'interrompt juste sur le bord de cette dernière.

Le sternum thoracique des Hexapodidae présente d'autres singularités. Dans certains cas, il est creusé de tranchées latérales ou obliques qui prolongent la cavité sternale et dans lesquelles s'insèrent les très longs premiers pléopodes sexuels mâles (fig. 37F). Ces tranchées (fig. 33A, B, F) sont parfois peu visibles car elles sont recouvertes par l'abondante pilosité qui protège les appendices copulateurs.

TESCH (1918, p. 238) a remarqué ces tranchées mais ne les a pas figurées. D'après sa diagnose, elles peuvent être mal définies et courtes : genre *Hexapus* de Haan ; ou bien elles sont transverses, profondes, bien délimitées et accueillent l'extrémité coudée du pl1 : genre *Lambdophallus* Alcock, avec l'espèce *L. anfractus* Rathbun (voir la note infrapaginale ci-dessous).

SANKARANKUTTY (1975, fig. 1B) vient de décrire une nouvelle espèce d'*Hexapus*, *H. estuarinus*, où deux tranchées transversales sont présentes chez le mâle, qui peut y loger l'apex incurvé du pl1, absentes chez la femelle dont les extrémités des pléopodes se groupent dans une simple rainure terminale de la cavité sternale.

CAMPBELL et STEPHENSON (1970, p. 286, fig. 49H) font allusion, chez une espèce qu'ils établissent, *H. granuliferus*, à un sillon en forme de T sur le plastron sternal.

C'est ce que nous avons observé chez une espèce d'*Hexapus* s.l.¹ du golfe Persique ; la femelle de la même espèce offre un plastron dépourvu de tranchées obliques ou latérales, mais la cavité sterno-abdominale se continue par un prolongement antérieur qui accueille l'extrémité groupée des pléopodes, dont les longues soies apparaissent à découvert en avant du telson (fig. 33C-E).

Chez d'autres Hexapodidae à cavité sterno-abdominale allongée, la partie antérieure du plastron est excavée et reçoit les palpes sétifères des pattes-mâchoires qui sont extrêmement développés. Cette disposition se rencontre chez *Hexapus* (*Thaumastoplax*) *anomalipes* (Miers) (cf. MONOD, 1956, p. 363, fig. 471-477), dont la première paire d'appendices sexuels est filiforme ; il ne semble pas qu'il y ait ici, chez le mâle, de tranchées sternales transverses ou obliques, mais il faudra néanmoins vérifier si l'apex du pl1 ne déborde pas de la cavité sternale.

La position systématique du groupe naturel désigné d'après *Hexapus* comme genre type a été beaucoup controversée. Pratiquement, tous les carcinologistes le subordonnent à une famille. Par exemple, ORTMANN (1894a, p. 690-691) inclut les Hexapodinae dans les Pinnoteridae, tandis

1. Le genre *Hexapus* de Haan a été divisé en plusieurs sous-genres par MONOD (1956, p. 361-374), qui a bien fait ressortir les confusions faites par les carcinologistes entre les diverses formes. Ce classement était d'autant plus compliqué que les Hexapodidae ne sont connus que par un petit nombre d'exemplaires. Nous adoptons tout à fait les vues de MONOD, mais nous n'entrerons pas ici dans le détail des attributions sous-génériques. Il est certain que les caractères du plastron sternal pourront être utilisés dans ce groupe difficile.

qu'ALCOCK (1900, p. 293, 329-331), TESCH (1918, p. 150, 237-243), MONOD (1956, p. 361) et BALSS (1957, p. 1658) en font une sous-famille dépendant des Goneplacidae. Il ne fait, certes, aucun doute que ces Crabes hexapodes ont, entre l'abdomen et la coxa de p4, un large sternite et que l'orifice mâle est sternal. Nous ne pouvons rattacher ces Brachyours à aucun des groupes de Goneplacidae *s.l.* que nous avons étudiés de façon préliminaire (GUINOT, 1969a). C'est pourquoi nous les avons extraits des Goneplacidae et les avons élevés au rang de famille. Les Hexapodidae Miers offrent des caractères de convergence avec certains autres Brachyours et seule une étude très complète permettra de déceler leurs véritables liens phylétiques.

Le tableau 3 récapitule les genres et les groupes caractérisés par quatre sutures transversales incomplètes.

Tableau 3. Récapitulation des genres ou groupes avec les quatre sutures transversales incomplètes

Oxystomata	à savoir	{ Dorippidae (Tymolinae exclus) Orithyinae Leucosiidae		Tous (sauf Matutinae et Calappinae)
Brachygnatha	Oxyrhyncha ¹	Majidae		Tous
—	—	Parthenopidae (<i>pro parte</i>)		<i>Lambrus</i> , <i>Cryptopodia</i> , <i>Heterocrypta</i>
Brachygnatha	Brachyrhyncha	Atelecyclidae	Acanthocyclinae ²	<i>Bellia</i> , <i>Heterozius</i>
—	—	Portunidae ³		Tous (sauf Carcininae, à contrôler)
—	—	Ocypodidae		Tous
—	—	Grapsidae		Tous
—	—	Gecarcinidae		Tous
—	—	Pinnoteridae		Tous
—	—	Mictyridae		<i>Mictyris</i>
—	—	Hymenosomatidae		Tous
—	—	Palicidae		Tous
—	—	Retroplumidae		Tous
—	—	Hexapodidae		Tous

V. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES

La réunion des sternites thoraciques en un plastron n'est pas une innovation des Brachyours, car une telle structure se trouve déjà chez certains Anomoures. Il n'en est pas moins vrai que l'existence d'un plastron est une caractéristique essentielle qui se rencontre chez tous les Brachyours. Le sternum thoracique est très différemment conformé chez les péditrèmes et chez les sternitrèmes : il sera instructif de connaître à fond la formation du plastron chez les Dromiacea, les Homoloidea et autres péditrèmes car il y est dans un état qui, à la fois, témoigne de l'ancienneté de ces groupes et se manifeste par des transformations spéciales.

1. Hymenosomatidae et Eumedoninae exclus.

2. Ce que nous appelons Bellioidea, famille des Belliidae ; cf. GUINOT, 1976.

3. Chez certains Portunidae (*Callinectes*, *Scylla*, etc.), les lignes de sutures thoraciques sont prolongées, après leur interruption, par des sillons auxquels, intérieurement, correspondent non des phragmes (lames endosternales) mais de simples crêtes.

Chez les sternitrèmes nous avons pu mettre en lumière plusieurs tendances évolutives, plus ou moins associées :

1) perte des sutures thoraciques antérieures ; en même temps, réduction de l'écusson qui, plésiomorphe, s'avance entre les mxp3 et, apomorphe, devient rudimentaire ; 2) perte progressive, d'avant en arrière et sur une largeur de plus en plus grande, des sutures thoraciques postérieures, jusqu'à leur disparition dans la zone médiane ; 3) élargissement et raccourcissement de l'ensemble du plastron (condensation segmentaire) ; 4) agrandissement en largeur du sternite thoracique 8 ; 5) perte de la délimitation des épisternites ; chez les formes les plus primitives de chaque lignée, une suture sépare encore les épisternites des sternites contigus ; cette suture disparaît au niveau de certains somites et, enfin, de tous. La vraie nature des épisternites n'est pas encore éclaircie : sont-ils des formations de même origine que les sternites ? Pourrait-il s'agir de dépendances appendiculaires, ayant notamment un rapport avec la précoxa, comme le suggèrent certains auteurs (*cf.* Hansen, 1921 ; 1925) ?

Grâce à l'établissement de ces tendances évolutives, la forme du sternum thoracique peut être utilisée dans la taxonomie des Brachyours comme indice du niveau évolutif.

Sur certains points, les recherches doivent être approfondies. Voici quelques problèmes :

a) présence d'un épisternite 8 chez les formes à sternite 8 développé ; b) processus de la coalescence des somites situés en avant des somites locomoteurs ; c) cas des formes où le sternum se prolonge autour des appendices ; d) nombre et topographie précise des foyers à partir desquels s'édifie le sternum thoracique lors du développement embryonnaire ; e) évolution morphologique du plastron sternal pendant le développement larvaire.

Portant les marques de la métamérisation primitive, le sternum thoracique est certainement l'un des caractères morphologiques externes les plus valables pour le systématicien. Certes, il est modelé par la traction qui s'exerce à partir de ses insertions musculaires, mais celles-ci concernent presque exclusivement les appendices ; la plupart des autres parties dures présentent plusieurs surfaces sur lesquelles s'insèrent des muscles ayant des fonctions très variées.

Le plastron sternal constitue une structure privilégiée du point de vue de la biométrie, car on y détermine aisément des points de repère et, ainsi, on mesure avec précision certaines grandeurs et on calcule des paramètres. Sa croissance est isométrique par rapport à celle de l'organisme tout entier ; les coefficients de variabilité sont à peu près les mêmes pour le plastron et pour l'ensemble du corps. Le parallélisme est conservé au cours de toute l'histoire individuelle, malgré les mues successives (sauf chez les femelles postpubérales).

A la suite de ces considérations, une tradition sera peut-être renversée : le regard du carcinologue ne devrait pas se poser seulement sur la carapace et juger en tout premier lieu d'après la silhouette générale vue dorsalement, mais se porter, avec au moins autant de curiosité, vers la face ventrale du Crabe qui, outre le plastron sternal, offre les riches particularités de la cavité sterno-abdominale, de l'appareil d'accrochage et de l'appareil génital mâle ou femelle.

CHAPITRE IV

CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE
ET APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN

L'un des caractères essentiels des Brachyours, auquel, du reste, ces Crustacés doivent leur nom ($\beta\rho\alpha\chi\acute{\upsilon}\varsigma$, court ; $\sigma\upsilon\rho\acute{\alpha}$, queue), c'est l'abdomen très peu développé, rabattu sous le thorax, constitué de segments souvent peu mobiles les uns par rapport aux autres, parfois soudés entre eux et ne portant pas de pattes locomotrices. Généralement de même forme et de même capacité que le pléon, une cavité prend naissance, par excavation de la paroi du plastron sternal : elle reçoit les sept segments abdominaux qui font suite aux huit segments thoraciques. Une fois engainé dans la cavité sterno-abdominale, l'abdomen ne fait pas saillie et s'intègre à l'ensemble du corps, dont le contour général est alors celui du céphalothorax.

La tendance de l'abdomen à s'appliquer contre la paroi sternale ne se manifeste pas que chez les Crabes. Chez certains autres Décapodes (Astacidae, Galatheididae), un repliement de l'extrémité du pléon est ébauché, mais l'abdomen ou la nageoire caudale sert encore à la nage. Chez certains Paguroidea (par exemple : Lomidae, Lithodidae : cf. fig. 1B, 1C ; pl. 1, fig. 2) et chez les Porcellanidae (cf. fig. 1E), l'abdomen se recourbe dans sa plus grande partie pour venir en contact avec la face ventrale : il n'y a pas, pour autant, formation d'une cavité destinée à l'accueillir. *La cavité sterno-abdominale est donc une innovation des Brachyours*. Il faut toutefois noter que les formes considérées comme étant à la racine des Brachyours ne rabattent que les segments postérieurs de l'abdomen, les autres étant dans le prolongement du céphalothorax (Raninidae *pro parte*, Tymolidae, Homolodromiidae), et qu'il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale chez les Crabes péditrèmes ; le sternum thoracique est, du reste, différemment conformé par comparaison avec celui des Brachyours sternitrèmes (cf. *infra* : Brachyours péditrèmes).

On conçoit aisément que, ne servant plus à la locomotion comme chez les Macroures et qu'étant devenu rudimentaire, l'abdomen des Brachyours ait acquis d'autres fonctions, ce qui entraîne des modifications anatomiques des régions avoisinantes. S'il pendait librement à l'extrémité postérieure du corps ou s'il débordait, il pourrait gêner la locomotion ou la natation. L'effacement de l'abdomen, son insertion dans la forme générale du corps, s'accompagne d'un processus lié au précédent : sa coaptation avec la région sternale correspondante. Cette coaptation est une autre originalité des Brachyours. Chez les formes évoluées, où la coaptation atteint son état le plus parfait, le pléon est non seulement rabattu contre le thorax mais, en outre, il s'engage parfaitement dans l'espace qui lui est réservé : ses bords épousent étroitement la lisière de la cavité sterno-abdominale et, parfois, s'engrènent avec celle-ci de façon plus complexe, par suite d'un véritable moulage des parties complémentaires.

L'innovation la plus singulière des Brachyours est l'apparition d'un mécanisme très particulier qui permet à l'abdomen d'être maintenu contre le sternum thoracique. Cette coaptation spéciale, qui assure la fixation et l'immobilisation de l'abdomen, est dénommée *appareil bouton-pression* ou *appareil d'accrochage* ; elle représente un perfectionnement supplémentaire à la formation de la cavité sterno-abdominale.

I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE.
VALEUR TAXONOMIQUE DE L'APPAREIL D'ACCROCHAGE

Typiquement, l'élément sternal consiste en une paire de *crochets* saillant à la surface du sternite 5 (portant la deuxième paire de péréiopodes thoraciques) et situés au-dedans de la cavité sterno-

abdominale. Selon les cas, le crochet proémine en avant, au milieu ou en arrière sur le sternite, parfois tout près de la suture 4/5, d'autres fois à la limite de la suture 5/6. Lorsque l'abdomen se rabat, la paire de crochets symétriques est reçue dans une paire de *fossettes* creusées à la face interne de l'abdomen, généralement dans les angles latéraux-postérieurs du sixième segment. Dans sa forme la plus fréquente, la fossette est une simple excavation de la paroi abdominale, partiellement limitée par un bourrelet cuticulaire, en fer à cheval ; il ne s'y attache aucune formation musculaire. Extérieurement, chaque fossette forme une petite bosselure. Ainsi se réalise une sorte de boutonnage, qui se traduit par un déclic nettement perceptible. Seul, le dernier « segment » abdominal (telson)¹ reste libre : il agit comme un clapet permettant de dégager l'anus qui débouche à son extrémité. L'extension de l'abdomen ne semble pas nécessaire pour la défécation.

Par le jeu de muscles fléchisseurs et extenseurs, le Crabe tient son abdomen rabattu dans la rainure sternale ou l'en éloigne. En position de repos, l'abdomen mâle est tenu dans la flexion par simple contraction tonique des muscles adducteurs. D'après les données habituelles des naturalistes, il semble que l'abdomen soit pratiquement toujours accroché ; nous souhaiterions des observations très précises à ce sujet, sur des Crabes dans leur milieu naturel ou en captivité. Si on décroche artificiellement l'abdomen d'un *Carcinus maenas*, la fermeture se rétablit après un temps variant de quelques secondes à deux heures ; un Crabe dont on a raboté les saillies sternales garde son abdomen en position de repliement (KOLLMANN, 1937, p. 80). Ce n'est que dans la position d'accouplement que l'abdomen se décrocherait et se déploierait après disjonction des parties coaptées.

Parfois, l'ajustement de l'abdomen au sternum est si solide qu'il n'est pas possible de décrocher artificiellement le pléon sans le briser, les crochets restant inséparables des fossettes. C'est notamment le cas des Crabes nageurs du genre *Callinectes* Rathbun. Nous verrons plus loin que, chez certains Leucosiidae, l'abdomen s'incruste si intimement dans le bord de la cavité sternale qu'on ne peut soulever l'abdomen sans l'endommager : il semblerait qu'il y ait, partiellement, adhérence. La coaptation aurait tendance à devenir permanente et peut-être à se transformer en soudure, ce qui pourrait constituer, dans ce cas précis, une gêne.

Ce remarquable dispositif a été découvert par G. L. DUVERNOY qui, en 1850 et 1853, en a donné une bonne description, en a indiqué le mécanisme et a observé sa présence constante chez un certain nombre de Crabes, à l'exception du genre *Gelasimus* (= *Uca*).

Dans une première note (1928a), Ch. PÉREZ attire à nouveau l'attention sur le système d'accrochage de l'abdomen, pratiquement méconnu par les carcinologistes. Puis, immédiatement (1928b, 1929b), il se livre à une brève analyse de l'évolution de ce dispositif dans la série des Décapodes Brachyours. Chez le genre *Dromia*, à abdomen élargi, le sixième segment de l'abdomen porte des rudiments d'uropodes (homologués aux pléopodes atrophiés de l'avant-dernier segment abdominal) : symétriquement, chacun de ceux-ci vient se placer en avant d'une saillie de rétention située sur la coxa de la première paire de pattes ambulatoires. PÉREZ émet l'hypothèse que la fossette sous-abdominale des autres Crabes correspond à l'uropode vestigial des Dromiacés, qui se serait incorporé au sixième segment abdominal ; parallèlement, le crochet aurait émigré de la coxa de p2 sur le sternite correspondant (sternite 5).

Dans son étude sur les coaptations et formes correspondantes chez les Décapodes, KOLLMANN (1937) insiste sur le fait que le dispositif en question est non pas « un bouton-pression, dont les deux moitiés sont maintenues unies par élasticité, mais un simple appareil d'accrochage, composé d'une 'boucle' et d'un crochet » (p. 59). Il suffit d'exercer une poussée en avant, à la base de l'abdomen, pour décrocher celui-ci. L'accrochage ne serait stable qu'à la faveur d'une tension longitudinale dirigée vers l'arrière, résultant du tonus des muscles adducteurs de l'abdomen. KOLLMANN en conclut que l'accrochage est un phénomène actif.

PÉREZ (1929b, p. 1145) et KOLLMANN (*loc. cit.*) sont dans l'erreur quand ils déclarent que *Carcinus* n'est pas capable de décrocher son abdomen ; ce serait seulement à la faveur de la mue précédant l'accouplement que seraient dégagés les pléopodes. Cela ne peut être vrai, car beaucoup de Crabes, surtout les mâles, ne muent

1. Rappelons que, si on dénombre sept segments abdominaux, on considère généralement que le dernier, ou *telson*, toujours dépourvu d'appendices, n'a pas valeur de métamère ; tout comme l'acron, il serait différent du point de vue embryologique (*cf.* CALMAN, 1909, p. 6, 7 ; BALSS, 1940, p. 28, 91). Mais, depuis quelque temps, la vraie nature du telson chez les Arthropodes, et plus particulièrement chez les Crustacés, est à nouveau remise en question. C'est ainsi que l'on parle de *pléotelson* chez les Bathynellacea. Nous renvoyons aux travaux de SHAROV (1966, p. 213-217, fig. 82), qui étudie l'évolution du telson chez les Arthropodes (y compris les Insectes), de BOWMAN (1971) et de SCHMINKE (1976).

pas avant la copulation. Le décrochement est donc une phase active, qui doit être effectuée au plus tard à l'instant où le mâle va déposer le sperme dans les vulves. Il serait intéressant de connaître le moment exact du décrochage de l'abdomen lorsqu'il y a parade sexuelle et préliminaires avant la copulation. Quant au bouton-pression des Crabes, les considérations de KOLLMANN concernant une coaptation susceptible de devenir gênante paraissent discutables. Il faut néanmoins retenir le cas des Oxystomes où la coaptation semble avoir tendance à se transformer en adhérence (*cf. infra*).

D'après DUVERNOY et PÉREZ, les femelles adultes ne possèdent pas de crochets sternaux ou, du moins, quand ils existent, ils sont trop rudimentaires pour être fonctionnels. Les pléopodes, volumineux, empêchent l'application contre le plastron de l'abdomen, lequel reste en adduction : l'abdomen femelle est « simplement ramené contre le thorax par tonicité musculaire et peut être écarté sans efforts » (PÉREZ, 1928a, p. 462). Les jeunes femelles sont munies d'un appareil semblable à celui des mâles, lequel disparaîtrait à la mue de puberté (PÉREZ, 1933a).

La féminisation de l'abdomen mâle, après infestation par une Sacculine, entraîne, entre autres modifications, la réduction, puis la disparition, du dispositif d'accrochage. PÉREZ (1933b) a observé, chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), la conservation des crochets et des fossettes, susceptibles de se « boutonner », tant que l'abdomen garde le type mâle ; au fur et à mesure que l'abdomen se féminise davantage, les crochets se réduisent, les fossettes s'ouvrent plus largement et la coaptation n'est plus possible par suite de l'élargissement anormal du pléon, qui empêche toute coïncidence ; à un degré plus marqué de féminisation, il y a disparition totale des deux éléments de l'appareil d'accrochage.

Les systèmes bouton-pression sont relativement rares dans la Nature : on connaît celui qui ferme le manteau de certains Mollusques Céphalopodes (Seiche, Calmar) et celui qui attache les hémélytres au thorax chez des Hémiptères (Nèpes, Corises, etc.) (CUÉNOT, 1925, p. 271).

Discutant du problème des coaptations et cherchant une explication à la genèse des adaptations et, plus particulièrement, des organes coaptés, CUÉNOT (1941, p. 209-215) évoque le bouton-pression des Crabes. Il y voit une preuve de la finalité du monde vivant.

MACQUART (1936, p. 45) indique brièvement que, à son avis, le dispositif bouton-pression, absent chez certains Crabes évolués (*Uca* et certains Oxystomes), est probablement « remplacé physiologiquement par un autre dispositif ».

On n'en sait guère plus au sujet du dispositif d'accrochage de l'abdomen brachyourien. Les taxonomistes ne font jamais allusion à ce caractère chez les différents types de Crabes ; seuls font exception quelques auteurs qui ont étudié les Crabes à orifices femelles coxaux et dotés de spermathèques indépendantes (Crabes péditrèmes). Dans la littérature carcinologique, les diverses modalités que présente cette double différenciation chez les nombreux groupes de Crabes sont passées sous silence ou inconnues.

Nos recherches nous ont amenée à l'idée que le dispositif d'accrochage constituait un excellent critère taxonomique et qu'il pouvait être utilisé à plusieurs niveaux hiérarchiques. Son apparition est liée à la formation de la cavité sterno-abdominale, ce que nous montrerons à l'aide d'exemples. C'est pourquoi nous étudions conjointement la cavité sternale et l'appareil d'accrochage.

On peut s'étonner de la variété des types d'accrochage ou de rétention de l'abdomen qui existe chez les Brachyours. Certes, le système bouton-pression est le plus répandu, mais nous avons observé de très nombreuses autres possibilités de maintien du pléon. De plus, chez une même espèce l'abdomen peut être fixé à l'aide de plusieurs dispositifs (cas des Dromiacea, des Homoloidea, des Pinnoteriidae).

Il existe aussi divers cas où il n'y a pas de dispositif d'accrochage :

1) Chez certains Brachyours péditrèmes, l'abdomen est en grande partie dans le prolongement du céphalothorax ; il ne reploie contre la paroi sternale et contre la face interne des coxae que ses segments les plus antérieurs : Raninoidea (sauf *Lyreidus* où l'abdomen est nettement reployé et se trouve fixé par une paire de saillies) ; Tymolidae, où il semble n'exister qu'une étroite correspondance entre les bords de la cavité abdominale et les segments antérieurs de l'abdomen.

2) Chez certains Brachyours sternitrèmes, il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale : l'abdomen court est éloigné du sternite 5 (qui porte habituellement la paire de différenciations sternales) et nous n'avons

observé aucun dispositif d'accrochage de l'abdomen : *Corystes*, *Pseudocorystes*. Par ailleurs, une cavité sterno-abdominale peut creuser le sternum sans que soit présent un système maintenant le pléon : *Orithya*.

3) Chez divers Brachyours sternitrèmes à cavité sterno-abdominale bien excavée, le dispositif d'accrochage disparaît chez le mâle au-delà d'une certaine taille : *Eriocheir*, certaines *Sesarma* s.l., etc.

4) Quelques Brachyours sternitrèmes à cavité sterno-abdominale excavée sont dépourvus d'appareil de maintien de l'abdomen, quelle que soit la taille : *Ocypode*, *Uca* (*pro parte*), *Macrophthalmus* (*pro parte*), *Dotilla* (*pro parte*), *Cyrtograpsus*, de nombreuses *Sesarma* s.l., *Mictyris*, etc. Certains de ces Crabes (*Uca* par exemple) sont considérés comme parmi les plus évolués : on peut penser que l'appareil d'accrochage a disparu au cours de l'évolution, l'abdomen restant néanmoins replié et appliqué contre le sternum. Ces formes sont pour la plupart semi-terrestres ou terrestres. C'est généralement chez les familles où l'appareil est facultatif selon les genres et les espèces ou bien absent chez le mâle au-delà d'une certaine taille, que l'on trouve les cas d'appareil d'accrochage absent, disparu.

Les cas intéressants sont ceux où le système d'accrochage existe dans ses deux parties, sternale et abdominale, mais n'est pas fonctionnel par suite, notamment, d'une non-correspondance des éléments : *Nautilocorystes*, *Peltarion*, *Bellia*. Chez ces Crabes, l'abdomen est court et n'atteint pas le sternite 5. Il peut aussi se produire que les fossettes sous-abdominales, qui viennent pourtant en coïncidence avec les crochets sternaux, soient trop rudimentaires pour permettre un véritable accrochage : *Thia residua* et, même à certains égards, plusieurs genres de Gecarcinidae (*Gecarcinus*, *Epi-grapsus*).

Nous examinerons tout d'abord la disposition chez les Crabes à orifices mâles coxaux, dits péditrèmes, considérés généralement comme des Brachyours anormaux (*pro parte*, les Brachygastres anormaux de DUVERNOY ou Brachyours Notopodes de LATREILLE ou Anomoures de la famille des Aptérures de H. MILNE EDWARDS), souvent exclus des Brachyours *sensu stricto* ou bien alors placés parmi les Brachyours les plus primitifs. Chez certains, il n'existe pas de dispositif de maintien de l'abdomen, celui-ci n'étant que partiellement replié. Chez d'autres, à pléon complètement rabattu, la rétention de l'abdomen est, au contraire, assurée par des dispositifs complexes, parfois multiples. Un tableau (tabl. 4) récapitule les divers cas rencontrés chez les formes péditrèmes.

Nous examinerons ensuite les « Crabes vrais » ou Crabes sternitrèmes : les divers modes de fixation de l'abdomen au plastron sont beaucoup plus variés que ne l'ont vu les carcinologistes : nous avons dénombré douze cas, y compris celui d'un appareil facultatif ou absent, que l'on peut considérer comme ayant disparu au cours de l'évolution. Le tableau 5 récapitule tous les types rencontrés chez les sternitrèmes.

Dans la fin de ce chapitre, nous étudierons l'appareil d'accrochage de l'abdomen au cours de la croissance de l'individu, la disposition chez la femelle impubère, puis pubère (disparition de l'appareil d'accrochage à la mue de puberté ; formation dans certains groupes d'une cavité incubatrice). Qu'il s'agisse de femelles mais aussi de mâles, il est utile de savoir si l'on a affaire à un animal prépubéral ou postpubéral ; l'accrochage est sans doute plus fort chez le Crustacé prépubéral, à ce stade l'abdomen adhérent souvent à la paroi sternale. Un phénomène, pratiquement jamais signalé, est le décrochage de l'abdomen chez les mâles de grande taille, appartenant à divers groupes, le dispositif devenant vestigial après une mue (ou, peut-être, après plusieurs mues successives) : il se produit donc, mais *plus tardivement*, exactement ce qui se passe chez les femelles à la mue de puberté.

La dernière partie de ce chapitre sera consacrée aux rainures et « tranchées » qui, chez certains Crabes, creusent le plastron et abritent les pléopodes sexuels en dehors de la cavité sterno-abdominale « normale ».

II. BRACHYOURS S.L.

À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURS PÉDITRÈMES)

DROMIACEA

Les Dromiidae présentent plusieurs types de dispositifs de rétention de l'abdomen, bien plus variés que ne l'indique la littérature carcinologique. Les Dynomenidae, à propos desquels nous n'avons

nulle part trouvé mention d'un appareil de rétention, possèdent un système tout à fait particulier, semble-t-il, non fonctionnel chez l'adulte.

DROMIIDAE (modalités variées des dispositifs de rétention de l'abdomen)

Le genre *Dromia* Weber, qu'il conviendrait de réviser complètement car il est hétérogène, contient plus d'une dizaine d'espèces n'ayant pas toutes le même système d'accrochage de l'abdomen.

Dromia personata (Linné) possède, entre ses péréiopodes peu écartés, un sternum thoracique assez étroit. Les sternites sont soudés, sans traces apparentes de suture, tout au moins chez le mâle ; les épisternites forment des pointes latérales entre p1 — p2 et p2 — p3. L'abdomen mâle, dont tous les segments s'articulent librement et dont les deux premiers occupent une position dorsale, est bien développé : en adduction, il recouvre non seulement le sternum thoracique dans toute sa largeur mais aussi la base des coxae des péréiopodes ; en longueur, il ne laisse à découvert que la partie antérieure du plastron, en forme de lame mince. Il n'y a pas de véritable cavité abdominale, seulement une coaptation des bords de l'abdomen avec la face interne des coxae ; le telson repose dans une zone excavée. Les plaquettes triangulaires, qui représentent les rudiments des uropodes (pléopodes vestigiaux), placés latéralement entre le sixième segment abdominal et le telson, vont se placer en avant de deux éminences symétriques, dentelées, situées sur les coxae de p2. Cette paire de saillies agit comme une butée, et l'ensemble constitue un appareil de rétention qui maintient solidement l'abdomen.

Nous connaissons mal la disposition chez la femelle impubère, mais il semble que, très tôt, la saillie de rétention disparaisse complètement.

Chez une autre espèce de *Dromia*, *D. dehaani* Rathbun, le système de rétention de l'abdomen est plus complexe (pl. 21, fig. 1-3). L'abdomen, très allongé, s'étend jusqu'à la pointe antérieure du plastron et se coapte étroitement avec la face interne des coxae des péréiopodes. Il existe deux paires de saillies coxales de rétention : une saillie sur la coxa du chélipède, à laquelle correspond une concavité du telson ; une autre paire de saillies sur la coxa de p2, sur laquelle se moule une paire de fossettes creusant profondément la tranche de l'abdomen, juste sous l'uropode, au niveau du sixième segment. En plus, sur le sternum, dans la partie épisternale qui s'engage entre p2 et p3, se trouve une large saillie tuberculée, contribuant certainement à fixer plus fermement l'abdomen. Chez cette espèce, les uropodes jouent, semble-t-il, un rôle bien moindre que chez *D. personata*.

Dans le genre *Sternodromia* Forest (1974, p. 100, 102, pl. 8, fig. 2, 4), l'abdomen mâle s'encastre profondément entre les coxae de p1 à p4. L'appareil de rétention est différent. Les saillies dentelées situées à la face interne des coxae (très renflées) de p2 empêchent l'abdomen de se soulever, une fois que l'étroit telson est engagé en avant de celles-ci. Le bord du sixième segment abdominal est échancré au niveau des saillies coxales ; par ailleurs, les uropodes ainsi que les angles latéro-postérieurs du telson sont redressés vers le haut : l'ensemble de ces coaptations constitue un système de rétention très efficace.

Dans le genre *Dromidiopsis* Borradaile, plus précisément chez *D. excavata* (Stimpson), s'ébauche une cavité sterno-abdominale : le plastron sternal possède un fond plat et, de part et d'autre, la face interne des coxae des péréiopodes forme une muraille presque perpendiculaire. L'abdomen mâle, qui est long et couvre le plastron jusqu'à son extrémité antérieure, s'encastre dans cette gouttière encaissée. Les uropodes, extrêmement réduits, ne participent pas au maintien de l'abdomen : la base du sixième segment abdominal coulisse sous deux petites saillies situées à la face interne des coxae de p2. Ici, c'est par une sorte de dispositif à glissières qu'est maintenu l'abdomen.

Chez *Cryptodromia tumida* (Stimpson), où l'abdomen mâle est relativement court, le système de rétention est du même type que chez *Dromia personata* : une grosse saillie arrondie à la face interne de la coxa de p2 sert de butée à l'uropode très développé, de forme presque quadratique, qui se projette juste en avant.

Chez *Hemisphaerodromia abellana* Barnard (pl. 21, fig. 7), la saillie de la coxa de p2, à laquelle correspond une concavité du sixième segment abdominal, est encadrée en avant par l'uropode et en arrière par le cinquième segment, qui est extrêmement dilaté.

Chez *Dromidia antillensis* Stimpson (pl. 21, fig. 6), à l'abdomen couvrant toute la longueur du plastron sternal, les uropodes grêles et situés très antérieurement, au niveau des chélipèdes, n'interviennent pas dans la rétention de l'abdomen. Les saillies pointues, à la face interne des coxae de p2, servent d'organe de rétention, car elles se placent juste au niveau où l'abdomen se rétrécit fortement entre le cinquième et le sixième segment abdominal. Une disposition similaire, mais apparemment moins efficace, existe chez *Dromidia hirsutissima* (Lamarck).

Chez *Dromidia unidentata* (Rüppell), c'est l'uropode, allongé, qui s'engage en avant d'une crête oblique, très saillante, située à la face interne de la coxa de p2 et agissant comme une butée. L'accrochage est extrêmement ferme. La crête coxale persiste, mais réduite, chez la femelle ayant atteint une assez grande taille.

En bref, les Dromiidae — dont nous n'avons examiné que quelques représentants — offrent plusieurs modalités de maintien de l'abdomen, beaucoup plus variées et complexes que ne l'ont cru PÉREZ (1929b), HARTNOLL (1975a) et d'autres carcinologistes. Les uropodes jouent parfois un rôle important mais, dans certains cas, ils ne contribuent pas à l'accrochage, notamment quand ils se placent très en avant de la coxa de p2. L'élément principal de rétention se situe toujours sur la coxa de p2, mais une autre saillie peut se trouver sur la coxa de p1 ; il peut y avoir, en outre, une saillie sternale. Ainsi, chez une même espèce, le maintien de l'abdomen est assuré grâce à la modification de deux, parfois trois, régions morphologiques différentes de la face ventrale du Crabe, appartenant à la coxa de p1, à celle de p2, ou au sternum thoracique. Il faudrait réviser l'attribution générique de toutes les espèces (de *Dromia*, *Cryptodromia*, etc.), car il est surprenant qu'un appareil de rétention différent existe à l'intérieur d'un même genre (par exemple, *Dromia personata* — *D. dehaani* ; *Dromidia antillensis* — *D. unidentata*).

La variété des dispositifs mis en œuvre par les Dromiidae pour maintenir l'abdomen contre la paroi sternale nous montre un aspect des voies diverses où se sont engagés les représentants de cette famille. Une autre tendance est manifeste : l'intervention dans un même genre, voire chez une même espèce, de plusieurs différenciations complémentaires. Groupe très ancien, connu depuis l'Éocène, détenteur de caractères plésiomorphes, les Dromiidae sont aussi des Crabes très diversifiés.

En règle générale, chez les Dromiidae, l'appareil de rétention de l'abdomen est coxal, tout comme l'est l'orifice génital femelle.

DYNOMENIDAE (appareil spécial de rétention mais non fonctionnel, tout au moins au-delà d'une certaine taille)

Il existe chez les Dynomenidae, tout au moins dans le genre *Dynomene* Latreille in DESMAREST¹, une particularité qui ne semble pas avoir été remarquée par les carcinologistes. Contrairement à ce qui se passe chez les autres Dromiacés, l'élément de rétention (ou différenciation similaire) ne se trouve plus sur le deuxième péréopode, plus précisément sur sa coxa, mais est situé sur le plastron sternal. On observe, sur la languette épisternale qui s'engage entre p2 et p3, une éminence au niveau de laquelle se place le vaste uropode.

Nous avons examiné un assez grand nombre de spécimens de *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards)². Chez les jeunes mâles jusqu'à 9 mm de large environ, il y a une saillie épisternale aiguë, pointant du côté interne et, de ce fait, touchant presque l'uropode (pl. 21, fig. 8). Nous n'avons pas vu vraiment de cas où les uropodes passent sous les deux saillies, qui constitueraient alors un organe de rétention de l'abdomen. Chez les mâles plus grands (pl. 21, fig. 9), l'abdomen est relativement plus étroit et les uropodes se placent plus en retrait des saillies épisternales, qui sont devenues deux menus granules. L'abdomen glisse à faible distance des deux petits boutons, tout à fait inefficaces. Il faudra vérifier si chez les très petits mâles, chez les juvéniles, l'accrochage est effectif.

Nous avons observé ce même type de disposition chez *Dynomene filholi* Bouvier et *D. praedator* A. Milne Edwards, mais nous ignorons si, comme chez *D. hispida*, il existe une variation entre mâles jeunes et mâles adultes.

Si l'on essaie d'homologuer la disposition dynoménienne à celle des Brachyours vrais (sternitrèmes) dotés d'un bouton-pressure typique, on constate la même localisation du crochet : chez

1. DESMAREST (1825, p. 133, note infrapaginale) écrit « Dynomène » pour un genre créé par LATREILLE ; mais, au bas du V^e Tableau « Quatrième Méthode de M. Latreille » (note infrapaginale 1), DESMAREST précise : « Enfin il [Latreille] a créé tout récemment, dans la Collection du Muséum, plusieurs genres sous les noms de *Macrophthalmus*, *Dynomene* [...] ». L'appellation générique *Dynomene* doit donc être suivie de : Latreille in DESMAREST, 1825.

2. Le nom latinisé *hispida* apparaît pour la première fois chez H. MILNE EDWARDS, 1837 (p. 180), les auteurs précédents ayant employé le nom vernaculaire « hispide ». Si l'on applique la règle de rejet des noms vernaculaires, il faut attribuer l'espèce à H. MILNE EDWARDS et non à DESMAREST ou à LATREILLE. D'après J. FOREST, qui nous a donné son avis sur cette question, une requête devrait être soumise à la Commission internationale de Nomenclature Zoologique afin que l'espèce *Dynomene hispida* reste attribuée à DESMAREST, en suivant ainsi la plupart des carcinologistes.

Dynomene, le crochet, qui se trouve sur un plastron à peine segmenté, dépend du sternite de p2, c'est-à-dire du sternite 5. Bien que chez les *Dynomene* actuelles, l'appareil ait perdu de son efficacité (ce qui reste à prouver car il conviendrait d'examiner des individus juvéniles et de contrôler toutes les espèces), la tendance au dispositif bouton-pression est manifeste. Il sera intéressant de regarder avec soin le plastron sternal des nombreux Dynomenidae fossiles (depuis le Jurassique) et de vérifier si une saillie se trouve sur le sternite 5, entre l'uropode et la coxa de p2.

Chez les Dynomenidae, les péréiopodes sont plus écartés que chez les Dromiidae, le plastron sternal s'élargit, forme un écusson implanté entre les mxp3, acquiert un peu la morphologie qui caractérise les Brachyours sternitrèmes. Il y a une ébauche de cavité sterno-abdominale. Sur le large abdomen mâle, seul le premier segment est dans le prolongement de la carapace ; le deuxième segment est flanqué d'une paire de pattes réduites en position dorsale : l'abdomen demeure libre et ne se fixe pas (au moins à partir d'une certaine étape de la croissance) à la paroi sternale. Il n'existe aucune coaptation particulière. Chez la femelle s'ébauche une assez vaste cavité incubatrice.

Les Dynomenidae présentent un faciès plus brachyourien que les Dromiidae. On en connaît des représentants depuis le Jurassique (cf. GLAESSNER, 1969, p. R445). BALSS (1957, p. 1605) écrit : « xanthidenähnlich », et les paléontologistes WRIGHT et COLLINS (1972, p. 48, 92-93) supposent que les Xanthidae dérivent d'une partie du stock dynoménién. Sans entrer dans ces considérations, nous notons que le genre *Dynomene* possède encore des uropodes très développés, que la dernière paire de péréiopodes est réduite, en position dorsale, et, point fondamental, que le système apodémien intersegmentaire est de type dromiacéen.

HOMOLOIDEA

Les Homolidae, rangés dans la classification de BALSS (1957, p. 1603, 1606) parmi les Dromiacea, en sont ici exclus et élevés au même rang, c'est-à-dire au rang de « tribu » *sensu* BALSS ou, plus exactement, de super-famille.

HOMOLIDAE (rétention de l'abdomen assurée par plusieurs dispositifs chez une même espèce)

Chez les Homolidae, le sternum thoracique forme un assez large plastron, chez le mâle comme chez la femelle ; il est divisé en deux parties par la suture transversale 6/7. Les sternites antérieurs sont presque entièrement fusionnés ; des traces de la métamérie primitive sont seulement visibles latéralement. Chez la femelle, la région qui se trouve au voisinage de la suture 7/8 est modifiée pour former la partie externe de la spermathèque (cf. GORDON, 1950, p. 232).

Dans les genres *Homola* Leach (= *Thelxiope* Rafinesque) et *Paromola* Wood-Mason, que nous avons examinés, il existe chez le mâle un assez large abdomen, de forme lancéolée et composé de sept segments, qui se rabat contre la paroi sternale, en empiétant sensiblement sur les coxae des péréiopodes : seuls, le premier segment et la partie proximale du deuxième se trouvent dans le prolongement de la carapace ; le telson s'encastre dans une excavation de l'avant du plastron et pénètre entre les mxp3. Les bords de l'abdomen décrivent des sinuosités et on observe un début de coaptation entre le pléon et le plastron. Il n'y a pas une véritable cavité abdominale de type brachyourien, mais le repliement de l'abdomen, sans être complet, est très avancé.

En outre, un *triple* dispositif d'accrochage du pléon est présent (pl. 22, fig. 1, 2). Sur le sternite thoracique touchant la coxa du chélopède pointe une saillie denticulée, qui vient s'appliquer sur une fossette creusée dans l'angle latéro-postérieur du sixième segment abdominal et limitée par un fort bourrelet externe. L'accrochage est rendu plus solide par le fait que le sixième segment abdominal offre, postérieurement à la fossette, une concavité qui vient se placer sous une éminence tuberculée et spiniforme de la coxa de p1 : une fois engagé, l'abdomen ne peut plus se soulever. A cette paire de saillies coxales des chélopèdes s'en ajoute une autre, que nous n'avons rencontrée que chez les Homoloidea : la coxa, proéminente, de chaque mxp3 porte, à sa face interne, une spinule qui surplombe la partie terminale effilée du telson et qui « bloque » l'abdomen contre la face sternale.

Chez *Homola* et *Paromola*, les uropodes, absents, n'entrent donc pas en jeu. Le triple appareil de rétention consiste : en une paire de saillies coxales sur p1 ; en une paire de spinules coxales sur mxp3 ; et en une paire de saillies sternales, situées au-dessus de l'insertion des chélicères et qui fonctionnent comme un bouton-pression avec la paire de fossettes sous-abdominales. C'est ce deuxième type de disposition, mais au niveau de p2, qui se rencontre chez la plupart des Brachyours « vrais » : crochet sur le sternite 5, fossette à la face interne du sixième segment de l'abdomen.

Dans le genre *Paromola*, la saillie sternale et la fossette sous-abdominale sont présentes et efficaces chez les jeunes femelles ; ces différenciations semblent persister chez de grands spécimens femelles ayant atteint la mue de puberté, mais le dispositif ne paraît plus être fonctionnel (à vérifier).

Dans son étude des structures concernant la copulation dans le genre *Homola* Leach, HARTNOLL (1975a, p. 660, fig. 2 A-B) ne mentionne que la paire de saillies sternales correspondant à la paire de fossettes sous-abdominales. Les différenciations coxales de mxp3 et de p1 sont pourtant des facteurs supplémentaires de rétention du pléon non négligeables.

Dans le genre *Homologenus*, plus particulièrement chez *H. rostratus* (A. Milne Edwards), le plastron et l'abdomen sont conformés à peu près comme précédemment (pl. 22, fig. 3). La rétention du pléon est également assurée par un dispositif triple. Une mince proéminence sternale, placée très latéralement, correspond à une fossette creusée dans l'angle latéro-postérieur du sixième segment abdominal. Sur p1, deux fortes saillies coxales s'avancent latéralement vers la ligne médiane, comme à la rencontre l'une de l'autre, et surplombent le telson, intercalé entre les mxp3, empêchant l'abdomen de se soulever ; à la base de la coxa, du côté interne, une spinule « coince » de plus près l'avant-dernier segment. La saillie coxale de mxp3 est peu proéminente mais porte une spinule : à ce niveau, le telson est très rétréci et se trouve bloqué entre les deux mxp3.

Les saillies coxales persistent chez la femelle ovigère mais sont inefficaces pour maintenir l'abdomen gonflé d'œufs ; une cavité incubatrice se développe.

Chez *Latreillia* Roux, plus précisément chez *L. elegans* Roux et chez *L. valida* de Haan, le sternum thoracique est élargi. L'abdomen mâle, qui ne recouvre pas la base des coxae, laisse à découvert les bords latéraux du plastron (pl. 22, fig. 4). Les deux premiers segments abdominaux sont dans le prolongement de la carapace ; les cinq autres segments du pléon s'appliquent contre la surface sternale et le telson s'implante entre les bases des mxp3. Le dispositif d'accrochage (pl. 22, fig. 5) consiste en une paire de saillies sternales, petites mais pointues, au niveau de la coxa de p1 et en une paire de fossettes correspondantes dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. La fixation semble très solide. Par ailleurs, le telson est maintenu entre les coxae des deux mxp3 ; c'est surtout chez la femelle, où le telson est très allongé et pénètre profondément entre les maxillipèdes externes, que la rétention est efficace par l'extrémité de l'abdomen. Chez *Latreillia*, par suite de l'élargissement du sternum thoracique, les coxae se trouvent normalement plus éloignées de l'abdomen que dans les genres précédents ; néanmoins, on peut supposer que les coxae des chélicères, appendices des plus mobiles, peuvent, en se rapprochant l'une de l'autre, empêcher l'abdomen de se soulever : il est difficile de savoir s'il y a là un facteur supplémentaire de maintien du pléon. De toute façon, dans ce genre, le mécanisme principal est le système bouton-pression qui ressemble, bien sûr d'assez loin, à celui des Brachyours vrais (cf. *infra*, n° 5).

RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA (appareil de rétention absent, sauf dans le genre *Lyreidus* de Haan)

Nous n'avons pas examiné tous les genres de Raninidae, mais il semble bien que le genre *Lyreidus* de Haan soit le seul à posséder un dispositif d'accrochage, ainsi que l'a fait remarquer HARTNOLL (1975a, p. 661, 672). Mais ce que cet auteur n'a pas souligné, c'est que *Lyreidus* est le seul genre qui puisse rabattre son abdomen contre le sternum et, en conséquence, l'y fixer.

La plupart des Raninidae tiennent leur abdomen étendu dans le prolongement de la carapace et ne reploient que les segments distaux. L'abdomen est relativement peu développé, disproportionné par rapport au céphalothorax.

Chez *Raninoides* H. Milne Edwards, plus précisément chez *R. laevis* (Latreille) et *R. bouvieri* Capart (cf. MONOD, 1956, p. 55, fig. 32), les deux premiers segments abdominaux, élargis, ainsi que les deux suivants, un peu plus étroits, sont complètement dorsaux ; le cinquième segment est en partie visible dorsalement : le sixième et le telson, extrêmement réduit, sont à demi repleyés. Les pléopodes sexuels 1 et 2 apparaissent complètement à découvert. Chez la *Ranilia atlantica* (Studer) que nous avons examinée, les deux premiers segments abdominaux sont calcifiés ; des suivants, très mous, ne sont repleyés que les deux derniers. Chez *Noto-sceles viaderi* Ward, l'abdomen mâle se rétrécit progressivement de façon tout à fait régulière et forme une lame triangulaire, dont seule l'extrémité n'est pas dans le prolongement du céphalothorax. Chez *Ranina ranina* (Linné), l'abdomen se rabat davantage et un plus grand nombre de segments prennent une position ventrale. Dans le genre *Cyrtorhina* Monod, la courbure de l'abdomen est analogue à celle de *Ranina*. Chez *Cosmonotus* Adams et White, l'abdomen mâle, étroit mais relativement allongé, se reploie entre le troisième et le quatrième segment.

Donc, chez tous ces Raninidae, le telson se place à peu près au niveau des p4 : à cet endroit le plastron est réduit à une portion linéaire. En effet, le sternum thoracique des Raninidae est extrêmement réduit dans sa partie postérieure : il se compose généralement de deux régions principales, qui sont à deux niveaux différents. La partie antérieure, constituée de sternites fusionnés, a la forme d'un plastron, plus ou moins élargi selon les genres, avec un écusson antérieur implanté entre les mxp3 et des expansions se prolongeant entre les péréiopodes. La région postérieure ne se trouve pas dans le même plan, s'abaisse brusquement et se réduit à une bande étroite et d'extension verticale, parfois carénée. Nous renvoyons à l'excellente révision de BOURNE (1922) et aux notes de GORDON (1963 ; 1966), où cette disposition très particulière est bien décrite.

Le plastron sternal du genre *Cyrtorhina*, différemment conformé, est tripartite : la partie antérieure est amincie, la partie moyenne élargie, la partie postérieure est linéaire.

Chez les Raninidae, les deux dernières paires de péréiopodes sont dorsales et encadrent les deux premiers segments de l'abdomen. Chez les genres à abdomen à peine repleyé, c'est dans cette portion linéaire du sternum, entre les pattes très rapprochées, que se logent les pléopodes. Évidemment, il n'y a pas de cavité sterno-abdominale. Le dimorphisme sexuel est peu développé ; l'abdomen femelle est à peine plus élargi que chez le mâle et ne se rabat pas davantage.

La morphologie spéciale du sternum thoracique des Raninidae a été mise en rapport avec leur mode de vie fouisseur. Ces Crustacés très anciens (des fossiles très nombreux sont connus depuis le Crétacé), que GLAESSNER (1969, p. R440) considère comme à leur déclin, offrent un mélange de caractères plésiomorphes et de traits qui sont le fait d'animaux extrêmement spécialisés et modifiés. L'extension ventrale des épimères est regardée comme un phénomène adaptatif. BOURNE (1922) a bien montré que, chez certains Raninidae, l'accroissement en longueur des sternites postérieurs s'accompagne d'une réduction des dernières paires de péréiopodes, d'un rétrécissement progressif de l'abdomen, d'une diminution dans la taille et dans la fonction des orifices branchiaux postérieurs ; corrélativement, les modifications intéressant p2 et p3 indiquent une utilisation pour la nage. Le système apodémien intersegmentaire, également très modifié, est celui d'animaux éminemment fouisseurs, mais aussi plus ou moins bons nageurs. GORDON (1966, p. 250, fig. 2B, 3B) confirme cette opinion : les habitudes fouisseuses, locomotrices, respiratoires, des Raninidae en font un groupe ne ressemblant à aucun autre, ni aux Crabes fouisseurs du type *Corystes* (Crabe sternitrème) ni aux fouisseurs de type anomourien comme les Hippoidea.

Dans le genre *Lyreidus*, forme fouisseuse par excellence (BOURNE, 1922, p. 70), le sternum thoracique est presque tout entier dans le même plan, à part la région tout à fait postérieure. Assez large en avant où il a la forme typique, en écusson, il se rétrécit en arrière de p2 mais garde une certaine largeur jusqu'au niveau de p5. L'abdomen mâle est étroit, plutôt allongé. Les deux premiers segments sont complètement étendus dans le prolongement du corps, le troisième également d'après BOURNE (1922, p. 69). Les segments suivants se reploient complètement dans l'anfractuosité sternale, entre les péréiopodes 2-4. Selon BOURNE (*ibid.*), le quatrième segment de l'abdomen « constitutes as it were the knuckle of a sharp ventral flexure ». Le sixième segment est long, étroit et ses angles latéro-postérieurs s'avancent sous forme de deux processus saillants, bombés, profondément creusés sur la face ventrale. Ces deux processus représentent en fait deux fossettes, qui, lorsque l'abdomen est repleyé sur toute son étendue, se fixent sur deux parties sternales denticulées situées en arrière de p2, dirigées

postérieurement. Le telson se loge entre ces deux avancées. Nous n'avons pas examiné de *Lyreidus* mâle en bon état ¹ et nous décrivons cet appareil en nous basant sur deux femelles, toutes deux pubères. Chez une femelle ovigère de 38×23 mm de *Lyreidus tridentatus* de Haan (pl. 22, fig. 6, 7), pointes sternales et fossettes abdominales sont parfaitement conformées : les pléopodes épais et la ponte abondante empêchent l'accrochage, mais il est certain que chez le mâle l'abdomen est solidement fixé.

Le genre *Lyreidus* nous montrerait donc une disposition analogue à celle des Brachyours vrais. Pour l'élément sternal, HARTNOLL (1975a, p. 661) indique d'abord « sixth thoracic sternite » mais, ensuite (p. 672), se contredit en écrivant « fifth sternite ». Il est en effet difficile de savoir à quel sternite appartiennent les pointes sternales. Nous pensons, quant à nous, qu'elles dépendent du sternite 5, plus précisément de l'épisternite 5. Les fossettes sont situées dans les angles postéro-latéraux du sixième segment comme c'est si souvent le cas chez les Crabes.

AUTRES BRACHYOURS PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIIDAE (maintien de l'abdomen hypothétique)

Ce petit groupe, composé seulement de deux genres, *Homolodromia* A. Milne Edwards et *Dicranodromia* A. Milne Edwards, présente de nombreux caractères ancestraux. GLAESSNER (1969, p. R440, R486, fig. 293) pense que *Homolodromia* ressemble aux Crabes les plus anciennement connus et c'est pourquoi il rattache les Homolodromiinae à une famille fossile apparue au Jurassique, les † Proso-pidae.

Nous n'avons pu examiner aucun mâle à abdomen complet. Le seul spécimen mâle que nous ayons vu appartient à *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards : seuls, les segments antérieurs de l'abdomen sont présents. De forme particulière, ils se coaptent avec la face interne des coxae correspondantes ; nous ne savons pas si, plus haut, se trouve un dispositif de rétention quelconque. Chez les Homolodromiidae, les uropodes sont extrêmement réduits et intercalés ventralement entre le sixième segment abdominal et le telson : ils sont complètement recouverts et non décelables dans une vue dorsale de l'abdomen. Il est donc peu probable que les uropodes jouent un rôle dans la rétention de l'abdomen, au cas où existerait un tel dispositif. Une caractéristique (à vérifier) de la famille semble être le vaste telson, large et allongé.

TYMOLIDAE (appareil de rétention absent, semble-t-il)

La morphologie des petites espèces, généralement d'eau profonde, que renferment les genres de cette famille, encore fréquemment rattachée aux Dorippidae (cf. BALSS, 1957, p. 1609 ; GLAESSNER, 1969, p. R492), demeure assez mal connue.

GORDON (1963) a fait progresser la systématique de ce groupe en attirant l'attention sur l'existence de spermathèques et de sillons sternaux chez les femelles. Les Tymolidae doivent être soustraits des Brachyours vrais et entrent parmi les Crabes péditrèmes. ORTMANN (1892) avait déjà séparé les Dorippinae en deux familles : les Cyclodorippidae, avec *Cyclodorippe* A. Milne Edwards (= *Tymolus* Stimpson), et les Dorippidae, avec, entre autres genres, *Dorippe* Weber et *Ethusa* Roux.

C'est BOUVIER (1897) qui confirmera la franche division des Dorippidae en « deux sous-familles fort naturelles qui sont essentiellement caractérisées par la position de l'orifice sexuel femelle [...] » (p. 2). Ainsi sont distingués les Dorippidae *sternitrèmes*, ou Dorippidae, ayant pour type le genre *Dorippe*, dont les orifices sexuels femelles sont situés sur le sternum, et les Dorippidae *péditrèmes*, ou Cyclodorippinae, à orifices sexuels femelles coxaux et incluant les genres *Cyclodorippe* (= *Tymolus*), *Cymopolus* A. Milne Edwards, *Cymonomus* A. Milne Edwards et *Corycodus* A. Milne Edwards.

Ces derniers genres constituent la sous-famille des Tymolinae reconnue par ALCOCK (1896, p. 135, 136, 273, 274).

1. Depuis ces observations, nous avons pu examiner de très beaux spécimens mâles de *Lyreidus*, provenant des Philippines (Exp. MUSORSTOM 1976). Nous avons constaté l'existence d'un véritable appareil d'accrochage et, aussi, la présence de deux spermathèques, visibles par deux orifices de part et d'autre de la suture longitudinale médiane.

Nous conservons la terminologie de BOUVIER et nous l'étendons à toutes les formes, pour indiquer la localisation de l'orifice sexuel femelle. Nous franchissons un pas supplémentaire en séparant complètement des Dorippidae typiques (*Dorippe*, *Ethusa*) les petits genres à orifices coxaux, c'est-à-dire péditrèmes, et adoptons les vues de GORDON. GLAESSNER (1969, p. R440) a certainement raison lorsqu'il considère comme une « classification horizontale » la séparation, fondée sur un caractère manifestement primitif, des Crabes en péditrèmes et sternitrèmes. Mais l'élimination des Tymolinae, leur classement loin des Dorippidae, est étayée par d'autres caractères (spermathèques indépendantes, sillons sternaux, etc.) ; pour nous, ces Crustacés n'ont rien à voir ni avec les Dorippidae, ni avec les Oxystomata (*sensu* BALSS). Il serait temps que les carcinologistes envisagent la « primitive peditreme condition » et l'« advanced sternitrema condition », selon la formulation de GLAESSNER (1969, *ibid.*).

Tableau 4. L'appareil de rétention de l'abdomen chez les Brachyours péditrèmes

DROMIACEA : abdomen retenu par divers systèmes de rétention (simple, double, voire triple, chez une même espèce) faisant intervenir ou non les uropodes.

DROMIIDAE : modalités variées des dispositifs de rétention.

Dromia personata : deux paires de saillies coxales de rétention (saillie coxale de p1, à laquelle correspond une concavité du telson ; saillie coxale de p2, sur laquelle se moule une paire de fossettes creusant la tranche de l'abdomen), plus une paire de saillies épisternales correspondant à une zone en creux sous l'abdomen).

Sternodromia : une paire de saillies coxales (p2) empêchant l'abdomen de se soulever.

Dromidiopsis : abdomen retenu par une sorte de dispositif à glissières (notamment, une paire de saillies coxales dépendant de p2).

Cryptodromia : comme chez *Dromia personata*.

Hemisphaerodromia : une paire de saillies coxales (p2) auxquelles correspondent les bords concaves du telson et encadrées, en avant, par les uropodes, et, en arrière, par le cinquième segment abdominal très dilaté.

Dromidia antillensis, *D. hirsutissima* : une paire de saillies sternales (p2) auxquelles correspond un rétrécissement de l'abdomen.

Dromidia unidentata : une paire de saillies coxales (p2) servant de butée aux uropodes qui viennent se placer en avant.

DYNOMENIDAE : appareil spécial de rétention mais non fonctionnel, tout au moins au-delà d'une certaine taille.

HOMOLOIDEA

HOMOLIDAE : rétention de l'abdomen assurée par plusieurs dispositifs chez une même espèce.

Homola, *Paromola* : triple appareil de rétention (saillie coxale de p1, saillie coxale de mxp3, plus une saillie épisternale faisant partie d'un dispositif bouton-pression).

Latreillia : une paire de saillies sternales sur p1 et telson implanté entre les mxp3.

RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA : appareil de rétention absent, sauf dans le genre *Lyreidus* où deux pointes sternales s'engagent dans deux fossettes du sixième segment abdominal.

AUTRES PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIIDAE : maintien de l'abdomen hypothétique.

TYMOLIDAE : appareil de rétention, semble-t-il, absent.

Le sternum thoracique des Tymolidae ressemble, partiellement, à celui d'un Brachyoure vrai : il est assez élargi (tout au moins en avant de p3) ; en arrière, tout l'espace entre les coxae est rempli par l'abdomen mâle. La surface du plastron est plane, sauf dans la partie postérieure qui s'infléchit

brusquement ; un écusson antérieur s'implante entre les mxp3. La métamérie est conservée en grande partie, c'est-à-dire sur les côtés, et le sternum est plus brachyourien que dans les groupes précédents. Les deux derniers péréiopodes sont complètement dorsaux, tout comme les segments abdominaux les plus antérieurs.

C'est seulement la partie postérieure de l'abdomen qui est repliée. Chez le mâle, il existe une très courte cavité sterno-abdominale, tout à fait postérieure, correspondant à la courbure thoracique, et qui contraste avec le reste du plastron par sa surface lisse ; elle est remplie par les pléopodes sexuels, courts et trapus.

Nous n'avons observé aucun appareil spécial de rétention chez *Cymonomus granulatus* (Norman) : les bords de l'abdomen sont seulement en parfaite correspondance avec la lisière de la cavité sternale. Chez *Cymopolus asper* A. Milne Edwards, la disposition sternum — abdomen est sensiblement la même : la cavité sternale et, parallèlement, l'abdomen mâle sont plus allongés et nous ne remarquons aucun dispositif de rétention, seulement une concordance entre les bords de la cavité et ceux de l'abdomen ; ce dernier s'encastre assez profondément dans la cavité ; la surface lisse de cette dernière se distingue très nettement des ornements épineux du plastron et de l'abdomen. L'abdomen est simplement rabattu mais, semble-t-il, non fermement fixé.

III. BRACHYOURS À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURS STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Les Crabes sternitrèmes, chez lesquels les oviductes débouchent dans les vulves sternales, montrent divers types de coaptations résultant du repliement de l'abdomen contre le sternum thoracique. Certains Crabes, que l'on peut considérer comme primitifs, sont à la fois dépourvus de cavité sterno-abdominale et d'appareil d'accrochage. Quelques formes également primitives acquièrent une cavité abdominale, plus ou moins excavée ou délimitée, et possèdent un dispositif d'accrochage, toutefois non fonctionnel par suite de la non-coïncidence des deux éléments correspondants. Chez la majorité des Crabes, qu'ils soient marins ou terrestres, marcheurs ou fouisseurs, etc., le système d'accrochage est un bouton-pression, à savoir : crochet sur le cinquième sternite et fossette à la face inférieure du sixième segment abdominal. C'est cette disposition, la plus répandue chez les Brachyours, que nous qualifierons de typique. Mais il existe d'autres possibilités de fixation de l'abdomen ou de maintien de celui-ci contre la paroi sternale. S'il n'y a pas multiplicité des solutions fondamentales, le nombre des dispositifs est assez grand. Par ailleurs, des Crabes considérés comme évolués ne possèdent pas d'appareil d'accrochage spécial : l'abdomen est seulement coapté, plus ou moins étroitement, avec l'excavation sternale destinée à le contenir.

Nous allons étudier ces diverses modalités d'abord dans l'ordre de leur téléonomie croissante. Cet ordre correspond sans doute partiellement à l'ordre d'évolution progressive, mais il ne faut pas le considérer nécessairement comme celui des diverses étapes de la phylogénèse de l'appareil en question. Il peut y avoir eu réduction, élimination, du dispositif pair. Certaines formes évoluées, que nous étudions à la fin de cette partie, n'ont pas de dispositif d'accrochage visible extérieurement ; néanmoins, l'abdomen est maintenu replié, en contact étroit avec le sternum.

La mise en place de structures morphologiques autres que le système-bouton-pression est l'indication de plusieurs voies évolutives, de tentatives diverses, pour assurer le maintien de l'abdomen.

En premier lieu, en assistant à la formation de la cavité sterno-abdominale, nous suivrons le perfectionnement des structures caractérisées par l'apparition d'un bouton-pression. Ensuite, nous décrirons les autres modalités d'ajustement et de fixation de l'abdomen.

A la fin de l'analyse des diverses « solutions » rencontrées chez les Brachyours sternitrèmes, un tableau récapitulatif (tabl. 5) est dressé.

1. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ABSENTE ET PAS DE DISPOSITIF D'ACCROCHAGE

Chez des Crabes qui ont conservé plusieurs caractères plésiomorphes, la paroi sternale n'est creusée d'aucune cavité spéciale et le plastron apparaît à peu près horizontal. Dans ce cas, l'abdomen est le plus souvent très court, avec les segments proximaux en position dorsale. L'extrémité du telson ne remonte pas suffisamment en avant sur le plastron pour recouvrir les sutures antérieures. Une des conséquences les plus directes de la brièveté de l'abdomen est l'absence d'appareil d'accrochage.

Le fait que le système bouton-pression fasse défaut s'explique aisément : en effet, l'avant-dernier segment abdominal, normalement porteur des fossettes, n'atteint pas le sternite 5 sur lequel, habituellement, les crochets font saillie.

En définitive, l'absence de cavité sterno-abdominale s'accompagne d'un abdomen court qui ne se fixe pas à la paroi sternale. Néanmoins, la formation d'une cavité sterno-abdominale véritable n'est pas nécessaire pour qu'apparaisse un système d'accrochage, ainsi que nous le montrera le cas n° 3 (*Nautilocorystes* ; cf. *infra*).

GENRE *Corystes* LATREILLE (pl. 9, fig. 1)

L'étroit plastron sternal offre une surface presque plane. Il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale, seulement une faible excavation, garnie de soies, qui reçoit les deux gros pléopodes mâles. L'abdomen forme une lame large et courte, assez peu différente chez le mâle et la femelle, et empiète sur les coxae de p4 et p5. Les deux premiers segments abdominaux sont tout à fait dorsaux et le telson dépasse tout juste le sternite 6. L'appareil d'accrochage est absent chez les mâles de toute taille, chez la femelle impubère et, évidemment, chez la femelle pubère. Lorsque le pléon est rabattu, le sternite 5 est topographiquement très éloigné de l'avant-dernier segment abdominal.

Les premiers pléopodes sexuels mâles, qui sont trapus et torsadés, ont à peu près la longueur de l'abdomen : leur extrémité est à peine protégée, car une portion apicale sétifère apparaît à découvert de part et d'autre du sixième segment abdominal. Le pléon n'adhérant pas à la paroi sternale, les appendices sexuels sont mal abrités ; la calcification de leur tégument et la cuticule cornée qui entoure l'apex sont certainement des éléments de protection. Une protection paraît d'autant plus nécessaire que les *Corystes* s'enfouissent dans le sable.

Chez la femelle (pl. 25, fig. 4, 5), il n'y a pas, non plus, de cavité sterno-abdominale et l'abdomen, qui reste court, ne recouvre pas les vulves.

GENRE *Pseudocorystes* H. MILNE EDWARDS (fig. 20B)

Comme chez *Corystes* (pl. 9, fig. 1), il n'y a pas de cavité sterno-abdominale délimitée : le sternum thoracique (fig. 20B), relativement étroit et doté d'un écusson antérieur très prononcé, offre deux pans déclives, parcourus longitudinalement par une ligne médiane profonde, interrompue par endroits. L'abdomen mâle est court, les deux premiers segments étant en position dorsale et son extrémité distale atteignant tout juste le sternite 6. Les sutures 4/5 et 5/6 passent très en avant du telson. Le dimorphisme est faible entre abdomen mâle et abdomen femelle. En raison de cette brièveté du pléon, les vulves sont laissées à découvert (pl. 25, fig. 6).

Chez *Pseudocorystes*, il n'y a pas d'appareil d'accrochage de l'abdomen : ni crochets sternaux, ni fossettes sous-abdominales. L'avant-dernier segment de l'abdomen mâle se trouve très éloigné du sternite 5, sternite habituellement porteur des crochets. L'abdomen demeure donc libre. Les pléopodes sexuels, moins trapus et moins calcifiés que chez *Corystes*, se situent dans une zone abondamment garnie de soies et sont recouverts par l'abdomen sur toute leur étendue.

2. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE MAIS PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE; AUCUNE COAPTATION SPÉCIALE STERNUM-ABDOMEN

GENRE *Orithyia* FABRICIUS (pl. 14, fig. 7)

Dans ce genre, composant à lui seul la sous-famille des *Orithyinae* attribuée aux *Oxystomata* (cf. BALSS, 1957, p. 1611), le plastron est largement ovale et les sutures sternales sont toutes incomplètes. Chez aucun des deux grands spécimens mâles examinés, nous n'observons de crochets sur le sternite thoracique 5. La cavité sterno-abdominale est notablement excavée mais, comme l'abdomen manque sur notre matériel, nous ignorons comment celui-ci repose sur le sternum. Nous supposons que l'abdomen mâle est court et n'atteint pas le sternite 5 : en effet, une femelle pubère de 64×60 mm (pl. 14, fig. 9), malheureusement à l'état sec, nous montre un abdomen large, très peu étendu, avec un telson qui semble ne même pas parvenir à la suture 6/7. Si notre hypothèse est exacte, c'est la brièveté de l'abdomen qui entraîne l'absence d'appareil d'accrochage, tout comme chez les Crabes de la catégorie précédente, *Corystes* et *Pseudocorystes*.

Dans le genre *Orithyia*, cette même brièveté de l'abdomen, dont les deux premiers segments sont en position dorsale, fait que, chez la femelle, les vulves restent à découvert.

3. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PEU PRONONCÉE; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, DU TYPE BOUTON-PRESSION, MAIS NON FONCTIONNEL

GENRE *Nautilocorystes* H. MILNE EDWARDS (fig. 20C)

Il n'y a pas, non plus, de véritable cavité abdominale : le plastron est déprimé en son milieu, profondément sillonné par une ligne longitudinale accusée qui correspond intérieurement à une plaque médiane très développée sur les sternites 6 à 8 (pl. 11, fig. 3). L'abdomen est très court : l'extrémité du telson passe en retrait de la suture 5/6. Les deux crochets sternaux, extrêmement aigus, pourtant situés dans la partie la plus postérieure du sternite 5, en fait presque sur la suture 5/6 et dirigés vers l'arrière, ne peuvent pas se coapter avec les angles latéro-postérieurs de l'avant-dernier segment abdominal, car ces derniers sont trop éloignés. C'est du moins ce que nous avons constaté chez les deux grands exemplaires mâles que nous avons examinés (30 et 39,5 mm de long), ainsi que chez un juvénile de 12 mm de long. Un seul individu, malheureusement à l'état sec, nous montre les pléopodes *in situ* : les premiers appendices sexuels, très allongés, nous paraissent dépasser de l'abdomen (pl. 23, fig. 5). Cette non-protection de l'apex des pléopodes est-elle un accident, un cas normal, ou est-ce la règle dans le genre ? Étant donné le décalage entre les crochets sternaux et les fossettes abdominales, une disproportion pléopodes-abdomen mâle ne serait pas invraisemblable. Une confirmation est toutefois nécessaire.

4. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE; APPAREIL D'ACCROCHAGE DU TYPE BOUTON-PRESSION PRÉSENT MAIS NON FONCTIONNEL

a) NON-COÏNCIDENCE DES DEUX ÉLÉMENTS STERNAL ET ABDOMINAL

Chez certains Crabes mâles adultes qui possèdent une véritable cavité sterno-abdominale mais un abdomen encore court, on observe un décalage entre la position du crochet sternal et celle de la fos-

sette abdominale. L'appareil ne peut pas fonctionner s'il n'y a pas eu une évolution morphologique coordonnée qui puisse assurer la correspondance des deux parties distinctes impliquées dans la coaptation.

GENRE *Bellia* H. MILNE EDWARDS (fig. 39A-C)

Chez ce Crabe fouisseur, qui appartient à une superfamille spéciale, les Bellioidea (cf. GUINOT, 1976), à plastron sternal assez large, l'abdomen mâle consiste en une lame triangulaire, très élargie à la base, et assez courte puisqu'elle atteint tout juste la suture 5/6. Les segments 3-4-5 sont fusionnés, avec des sutures néanmoins apparentes. La cavité sterno-abdominale est peu profonde et n'est pas délimitée en avant : elle se prolonge, sous forme d'une dépression, au-delà des chélicères. Du fait de la brièveté de l'abdomen, les sutures 4/5 passent bien en avant du telson. Un appareil d'accrochage est présent, mais les crochets situés à la base du sternite 5 ne peuvent venir coiffer les fossettes du sixième segment abdominal, situé très en retrait. Ce sont pourtant des fossettes délimitées par un fort bourrelet qui creusent les angles latéro-postérieurs, saillants vers l'avant, du segment en question. Il n'y a pas coïncidence puisque — exprimons-le ainsi — l'abdomen est trop court. Nous avions d'abord pensé à un cas anormal (notre spécimen ♂ de *Bellia picta* H. Milne Edwards mesure $50,5 \times 45,5$ mm), mais une figure de RATHBUN (1930, pl. 79, fig. 3) montre la même singularité, à savoir un abdomen court, dont les angles latéro-postérieurs du sixième segment sont décalés par rapport aux crochets parfaitement visibles sur les côtés. Il faudra vérifier la disposition chez des mâles de plus petite taille.

Chez *Bellia*, les pléopodes sexuels ne bénéficient pas d'une protection aussi parfaite que dans le cas d'un abdomen « boutonné » au plastron. Or, il se trouve que les appendices copulateurs ne donnent aucune apparence de fragilité : ils sont extrêmement courts, trapus, épais, et se terminent par un apex corné, sans ornementation particulière (à l'exception d'une pilosité peu typique).

En revanche, chez les jeunes *Bellia picta* femelles que nous avons examinées (22×25 mm et $29 \times 25,4$ mm), il y a une correspondance parfaite des deux éléments (fig. 39A, B), ce qui peut s'expliquer par le fait que l'abdomen est relativement plus allongé que chez le mâle. Au contraire, chez les femelles ayant accompli leur mue de puberté, la cavité sterno-abdominale s'est considérablement élargie, tout comme l'abdomen. Mais la différence du taux de croissance entre les parties sternale et abdominale fait que l'écartement entre les crochets n'est plus égal à celui qui sépare l'emplacement des fossettes : la coïncidence (transversale surtout) ne peut donc plus se réaliser. Ainsi, chez une *Bellia picta* ovigère de $39,5 \times 36$ mm, à vulves très élargies, l'élément sternal demeure mais s'est transformé en un petit bourrelet doublant intérieurement la ligne de suture 5/6 (fig. 39C).

On remarquera que, dans ce même genre *Bellia*, les vulves sont externes par rapport à l'abdomen (fig. 39A, 39B), en permanence ou tout au moins tant que l'abdomen n'a pas acquis sa plus grande largeur (à vérifier sur un matériel de toutes tailles).

Chez les autres genres de Bellioidea, *Corystoides* Lucas, *Acanthocyclus* Lucas et *Heterozius* A. Milne Edwards (cf. GUINOT, 1976) le dispositif d'accrochage est « normal », c'est-à-dire : crochets situés sur le sternite 5, à peu de distance de la suture 5/6, et localisés dans la cavité qui reçoit l'abdomen ; fossettes dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Chez ces trois genres, la disposition femelle (fig. 39D-F) est typique : tant que la cavité sterno-abdominale est bien individualisée, avec un bord net la délimitant, l'appareil d'accrochage existe et est fonctionnel. Lorsque la cavité abdominale s'élargit, jusqu'à devenir représentée par la totalité du plastron, et que se développent les pléopodes ovifères, il y a disparition des crochets ainsi que des fossettes correspondantes.

Parmi les Bellioidea, seul le genre *Bellia* montre une disposition en quelque sorte aberrante. L'abdomen mâle ne remplit pas la cavité sterno-abdominale. On peut imaginer un raccourcissement disproportionné de l'abdomen, ce qui expliquerait au moins l'une des deux anomalies rencontrées chez ce Crabe : la non-coaptation des éléments de l'appareil d'accrochage, pourtant parfaitement développés. *Bellia* est certainement un genre archaïque, très spécialisé par suite d'habitudes fouisseuses (notamment antennules formant par leur rapprochement un tube inhalant). La disposition de son abdomen, l'absence de coordination entre crochets et fossettes, ainsi que les vulves « extérieures » à l'abdomen, voilà quelques caractéristiques exceptionnelles de ce Brachyopode.

GENRE *Peltarion* JACQUINOT (fig. 20D)

Chez ce genre, curieux à maints égards, une cavité sterno-abdominale est apparue mais elle ne contient pas en entier l'abdomen, mâle aussi bien que femelle, lequel demeure court. En effet, le telson empiète tout juste sur le sternite 5, tandis que l'extrémité antérieure de la cavité repose sur le sternite 4 : il n'y a donc pas parfaite correspondance, du moins en avant, entre l'abdomen et la cavité destinée à le recevoir. Un dispositif d'accrochage est présent mais il ne peut fonctionner : il s'en faut pourtant de peu pour que les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, exceptionnellement proéminents et dirigés vers l'avant, viennent coiffer les crochets sternaux, placés très bas, pratiquement sur la suture 5/6. La forme de l'avant-dernier segment abdominal, avec ses deux expansions latérales, montre une évidente tendance à l'accrochage. Pour s'exprimer en termes finalistes, tout se passe comme si chacune des deux parties s'avancait au maximum pour atteindre l'autre. Cette disposition se rencontre chez les nombreux exemplaires, de tailles variées, que nous avons examinés.

Quant au caractère envisagé ici, le genre *Peltarion* se trouve à un stade plus avancé que les précédents, notamment que *Nautilocorystes* (fig. 20C) : chez *Peltarion*, une cavité sterno-abdominale s'est réalisée et le décalage crochets sternaux-fossettes abdominales est faible. La disposition des sutures antérieures, nettement discontinues, indique un état moins primitif que chez *Nautilocorystes*. Néanmoins, les deux premiers segments abdominaux de *Peltarion* se trouvent en position tout à fait dorsale ; la coaptation cavité sterno-abdominale et abdomen n'est pas parfaite.

b) FOSSETTES ABDOMINALES RUDIMENTAIRES, VOIRE ABSENTES

GENRE *Thia*¹ LEACH (*pro parte*)

Le plastron est si étroit qu'il se trouve recouvert en entier (sauf les épisternites) par l'abdomen. Il y a une véritable cavité sterno-abdominale, de forme triangulaire, qui atteint presque la suture 4/5. L'abdomen se trouve coïncé entre les coxae des pattes ambulateires et paraît bien coapté avec la cavité.

Chez *Thia residua* (Herbst) (fig. 20A), l'appareil d'accrochage est représenté par deux crochets puissants, à la limite de la suture 5/6 ; mais les fossettes correspondantes sur la mince lame abdominale ne rencontrent pas une épaisseur suffisante pour être vraiment efficaces. En fait, les fossettes nous paraissent à leur état le plus rudimentaire. Nous ne pensons pas que, chez cette espèce, le dispositif soit fonctionnel. Du reste, aucun des nombreux individus que nous avons examinés n'avait son abdomen « boutonné » au plastron. L'abdomen est toutefois tenu en place, car la pointe du telson s'encastre parfaitement dans une partie excavée du sternite 5 ; chez certains spécimens, à ce niveau se creuse même une sorte de rainure, limitée par des crêtes sur lesquelles reposent les bords du dernier segment abdominal.

En revanche, chez une autre espèce, *Thia polita* Leach, dont l'abdomen est plus épais, des fossettes sont creusées à la face intérieure de l'avant-dernier segment abdominal et l'accrochage peut s'effectuer (voir n° 5).

La nature primitive du genre *Thia* est notamment attestée par le plastron sternal extrêmement étroit et allongé, pourvu d'épisternites délimités, ainsi que par les sutures thoraciques continues. Néanmoins, une cavité sterno-abdominale creuse la paroi sternale, se coapte avec le pléon, et un appareil d'accrochage, du type bouton-pression, est présent, au moins partiellement. Ce genre constitue un cas intéressant, puisqu'il comporte une espèce (au moins) où les fossettes sont trop rudimentaires pour être utiles, et une espèce (au moins) où l'appareil est formé dans sa double différenciation et parfaitement fonctionnel.

1. Voir la note infrapaginale p. 83.

GECARCINIDAE (*pro parte*)

Certains Gecarcinidae (*Gecarcinus*, *Epigrapsus*, *Gecarcoidea*), qui sont pourvus de crochets sternaux mais ne possèdent pas de fossettes sous-abdominales bien formées, pourraient entrer dans cette catégorie n° 4 puisque l'appareil n'est pas fonctionnel (*cf.* pl. 19, fig. 11 ; pl. 23, fig. 10). Toutefois, comme chez les autres Gecarcinidae (*Cardisoma*, *Ucides*) il n'y a pas de différenciations sternales, nous préférons ranger les « Crabes terrestres » dans la catégorie n° 11 où sont classés les Brachyours à dispositif facultatif ou disparu.

5. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE; APPAREIL D'ACCROCHAGE, DU TYPE BOUTON-PRESSION, FONCTIONNEL

Chez tous les Crabes, à l'exception de ceux mentionnés ci-dessus et de quelques cas étudiés plus loin, la cavité sterno-abdominale est bien excavée, avec ses bords plus ou moins étroitement coaptés avec le pléon. L'appareil d'accrochage est du type bouton-pression et fonctionne parfaitement : il se compose typiquement d'un crochet saillant sur le sternite thoracique 5 et d'une fossette à la face interne du sixième segment abdominal.

Nous passerons en revue les grands groupes de Crabes en citant seulement quelques exemples. Nous commencerons par les Crabes primitifs, à sutures sternales complètes, et passerons ensuite aux Crabes à sutures discontinues.

L'étude de l'appareil d'accrochage, jointe à celle d'autres caractères, permet des rapprochements nouveaux.

GENRE *Thia* LEACH (*pro parte* : *Thia polita* LEACH, *cf. supra*, n° 4)

GENRE *Atelecyclus* LEACH (pl. 9, fig. 4, 5)

Sur l'étroit plastron, la cavité sterno-abdominale, modérément excavée, est coaptée par ses bords avec l'abdomen et se prolonge en avant par une rainure dans laquelle s'engage la pointe du telson. L'appareil d'accrochage est fonctionnel : crochets relativement développés, fossettes sous-abdominales bien creusées.

Chez les femelles pubères, reconnaissables à leurs vulves largement ouvertes, il subsiste un vestige de l'appareil d'accrochage, à savoir deux faibles crochets arrondis à la base du sternite 5 et peu éloignés des orifices génitaux qui s'ouvrent au sommet du sternite 6.

GENRES *Kraussia* DANA (fig. 22A) ET *Paraxanthus* LUCAS (fig. 22B)

Nous décelons entre ces deux genres de nombreuses affinités, non reconnues par les carcinologistes antérieurs. Parmi les traits communs : la cavité sterno-abdominale profonde, atteignant tout juste la suture 4/5 (continue) et que remplit complètement l'étroit abdomen ; l'appareil d'accrochage fonctionnel, composé d'un crochet placé très latéralement et très bas, tout près de la suture 5/6, ainsi que d'une fossette sous-abdominale bien formée. Par ailleurs, l'abdomen se coapte parfaitement avec les bords de la cavité sterno-abdominale.

GENRES *Erimacrus* BENEDICT ET *Telmessus* WHITE

Chez ces deux genres apparentés, la cavité sterno-abdominale est modérément excavée, fermée en avant et normalement coaptée avec l'abdomen. La pointe du telson dépasse tout juste la suture

4/5. L'appareil d'accrochage est parfaitement fonctionnel, avec un crochet situé très bas sur le sternite 5, presque sur la suture 5/6.

Chez la femelle (pl. 25, fig. 1-3), l'abdomen est plus élargi que chez le mâle, mais il reste étroit dans les derniers segments qui laissent à découvert une grande partie du sternite 6. De ce fait, les vulves qui s'ouvrent sur le sternite 6 ont la particularité d'être externes à la cavité sterno-abdominale. Les femelles pubères conservent un crochet vestigial, sous forme d'une faible excroissance ; la partie correspondante de l'abdomen, où se trouve normalement la fossette, se place presque en face, ou pas très loin, mais il n'y a pas d'accrochage.

GENRE *Trachycarcinus* FAXON

La cavité sterno-abdominale est assez élargie. Les crochets sternaux, à peu près à mi-hauteur sur le sternite 5, sont situés très latéralement, juste à la lisière de la cavité, mais viennent en parfaite coïncidence avec les fossettes placées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, lui-même élargi. Le boutonnage est tout à fait efficace.

CANCRIDAE

Les représentants de cette famille possèdent un appareil d'accrochage du type bouton-pression. Celui-ci fonctionne efficacement dans le genre *Cancer* Linné (pl. 9, fig. 7), chez lequel la métamérie primitive est conservée sur le plastron (sutures 4/5 à 7/8 continues).

PORTUNIDAE

Chez les Portunidae, les sutures thoraciques 4/5, 5/6 et 6/7 sont interrompues médialement, par exemple chez *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 1, 2), *Portunus* Weber, *Ovalipes* Rathbun, *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 4, 5), *Podophthalmus* Lamarck (pl. 13, fig. 7), etc. Le système d'accrochage est un système bouton-pression typique.

Nous étudierons plus en détail le cas du genre *Callinectes* Stimpson (pl. 13, fig. 8), caractérisé par une cavité sterno-abdominale très large à la base mais extrêmement étroite à partir du sternite 7 et se terminant, sur le sternite 4. L'abdomen, avec son telson pointu, présente la même conformation que la cavité mais il ne remplit pas toujours complètement l'extrémité de celle-ci, au point que, chez certaines espèces à pléopodes sexuels allongés, l'apex de ces appendices n'est pas recouvert par l'abdomen et que leur dépassement devient visible. Les crochets, saillant non loin de la suture 5/6 et resserrés dans l'étroite rainure sterno-abdominale, s'accrochent aux deux fossettes creusées ventralement dans les angles latéro-postérieurs de l'avant-dernier segment abdominal, extrêmement allongé. La coaptation cavité-abdomen est parfaite. L'appareil d'accrochage offre sensiblement la même disposition chez toutes les espèces du genre *Callinectes* (cf. WILLIAMS, 1974a, fig. 18, 19).

Chez les femelles, l'appareil d'accrochage persiste à peu près tel quel, tant que l'abdomen demeure triangulaire, donc peu modifié : ainsi, chez une femelle de *Callinectes sapidus* Rathbun de 107 mm de large, le dispositif est encore fonctionnel (pl. 24, fig. 1, 2). Lorsque l'abdomen s'élargit, au point d'occuper la plus grande largeur du plastron et lorsque n'existe plus de coaptation avec la cavité sternale, crochets et fossettes disparaissent. Il est cependant certainement des cas de femelles pubères où persiste un vestige du crochet sur le sternite 5, comme nous l'avons vu chez de nombreux Crabes.

Dans le genre *Callinectes* Stimpson, la mue de puberté serait la dernière et, chez les animaux impubères, l'abdomen adhère à la paroi sternale comme cela existe chez les Leucosiidae.

MAJIDAE

L'appareil d'accrochage, du type bouton-pression, est bien fonctionnel. Les crochets sont parfois très distants l'un de l'autre dans la vaste cavité sterno-abdominale, mais l'écart est tout aussi

grand entre les deux fossettes, situées à la face inférieure d'un large sixième segment abdominal. La coaptation se réalise donc parfaitement : cf. *Maja* Lamarck (pl. 16, fig. 1, 2), *Pisa* Leach (pl. 16, fig. 4), *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas (pl. 16, fig. 8).

Dans le genre *Leurocyclus* Rathbun (= *Salacia* H. Milne Edwards et Lucas) (pl. 16, fig. 5), à cavité sterno-abdominale extrêmement élargie, les crochets se trouvent juste à la limite de celle-ci et de la partie plane du plastron : l'accrochage s'effectue sans difficulté grâce à des fossettes sous-abdominales très écartées.

Dans le genre *Oregonia* Dana, à vaste cavité sterno-abdominale et à pléopodes divergents dans leur partie distale, les crochets sont aussi fort écartés, à mi-hauteur sur le sternite 5, et viennent coiffer les deux fossettes situées assez loin l'une de l'autre, dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, qui est très étalé transversalement.

Chez les Majidae, la place du crochet à la surface du sternite 5 varie selon les genres. Par exemple, dans le genre *Chlorinoides* Haswell, notamment *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7), le crochet, très aigu, se trouve presque sur la suture 4/5, à l'endroit où elle s'incurve vers le bas pour confluer vers la suture 5/6 ; sur lui vient se plaquer une fossette profonde (pl. 23, fig. 11), placée à mi-hauteur du sixième segment de l'abdomen et bien visible extérieurement. Le système d'accrochage semble persister chez la femelle après la mue de puberté : ainsi, chez *Chlorinoides longispinus* de Haan (pl. 17, fig. 5), une femelle de 30,5 × 24 mm, sans doute pubère, possède un crochet placé très latéralement sur le plastron ; une fossette vestigiale est présente à la face inférieure du sixième segment abdominal.

Chez beaucoup de Majidae, la cavité sterno-abdominale est surmontée dans sa partie antérieure d'un bourrelet, parfois extrêmement saillant, caréné dans certains cas, ce qui a pour effet d'assurer une clôture plus complète vers l'avant : *Eurynolambrus* (pl. 16, fig. 8), *Maja* (pl. 16, fig. 1, 2), *Pisa* (pl. 16, fig. 4), *Chlorinoides* (pl. 16, fig. 7 ; pl. 17, fig. 5).

Dans certains genres, la cavité sternale est également délimitée sur les côtés : par exemple chez *Chlorinoides barunai* (pl. 16, fig. 7), la lisière de la cavité est longée par plusieurs petites crêtes, ce qui aménage un logement encore mieux délimité à l'abdomen.

PARTHENOPIDAE

Chez les Parthenopidae, la correspondance cavité-abdomen est souvent très étroite : par exemple, chez *Daldorfia bouvieri* (A. Milne Edwards) (pl. 17, fig. 1, 2), où non seulement le dispositif d'accrochage est fonctionnel mais où, en outre, à la lisière de la cavité sterno-abdominale, lisse, et du plastron, corrodé, se trouvent des sinuosités épousant des sinuosités correspondantes sur le bord de l'abdomen. Le système bouton-pression fonctionne parfaitement chez tous les genres que nous avons examinés, notamment chez *Lambrus* Leach (pl. 17, fig. 4) et *Thyrolambrus* Rathbun (pl. 17, fig. 3).

Dans le genre *Dairoides* Stebbing, il existe également un système bouton-pression, aussi bien chez *D. margaritatus* Stebbing que chez *D. kusei* (Sakai). Nous avons observé, chez un individu mâle de cette dernière espèce (55 × 71 mm), des crochets externes par rapport à l'abdomen, donc aux fossettes (fig. 27A, A' ; pl. 17, fig. 9) : le plastron s'est proportionnellement plus élargi que l'abdomen, ce qui explique la différence d'écartement, le décalage, entre crochets et fossettes. En revanche, chez un plus petit *Dairoides kusei*, de 59 mm de large seulement, il y a coïncidence parfaite entre les deux éléments d'accrochage, la croissance de l'abdomen ayant été proportionnelle à celle du plastron.

Le genre *Daira* de Haan offre, chez ses deux espèces, un bouton-pression typique (fig. 21C).

PARTHENOXYSTOMATA

Les genres que nous avons attribués (cf. GUINOT, 1966-1967 ; 1978b) à ce groupement (dont l'appellation est provisoire) accrochent leur abdomen à la paroi sternale par un dispositif bouton-pression.