

OXYSTOMATA (*sensu* BALSS, 1957)

Chez les Calappidae, la cavité sterno-abdominale, profonde, est plus longue que l'abdomen mais est bien coaptée par ses bords avec le pléon.

Dans les genres *Calappa* Weber (pl. 14, fig. 1, 2), *Mursia* Desmarest, etc., les crochets placés très haut (près de la suture 4/5) et très latéralement sur le sternite 5, s'accrochent efficacement aux fossettes correspondantes. Même chez une femelle sans doute pubère de *Calappa granulata* (Linné) de 54 × 70 mm, à large abdomen et longs pléopodes sétifères, les crochets persistent, presque en correspondance avec les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, tandis que les vulves s'ouvrent largement juste sous la suture 5/6 (pl. 24, fig. 3).

L'accrochage se fait par le dispositif typique dans le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 4, 5), chez lequel l'abdomen remplit complètement la cavité sterno-abdominale.

Rappelons que, dans le genre *Orithyia* Fabricius (pl. 14, fig. 7, 8), il n'y a pas d'appareil bouton-pression, absence certainement liée à l'extrême brièveté (supposée) de l'abdomen (voir n° 2).

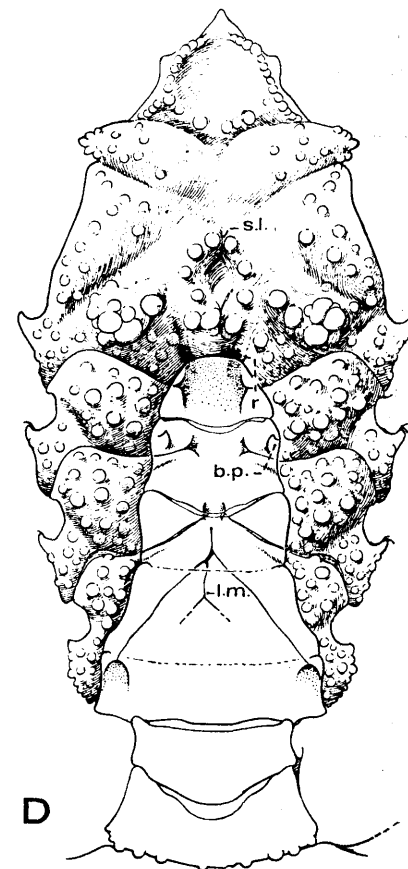
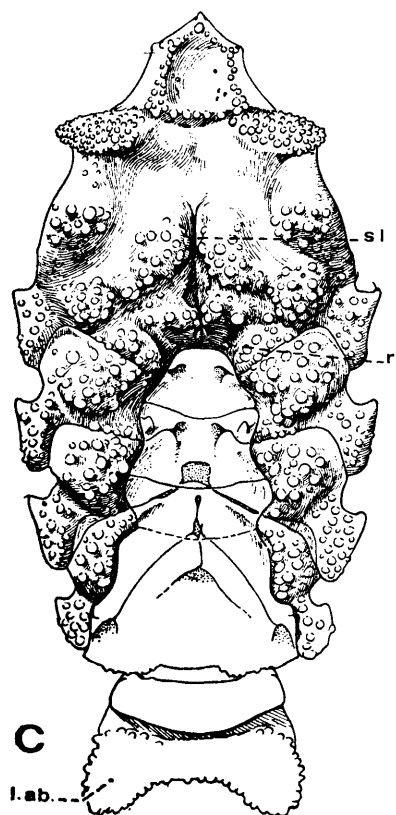
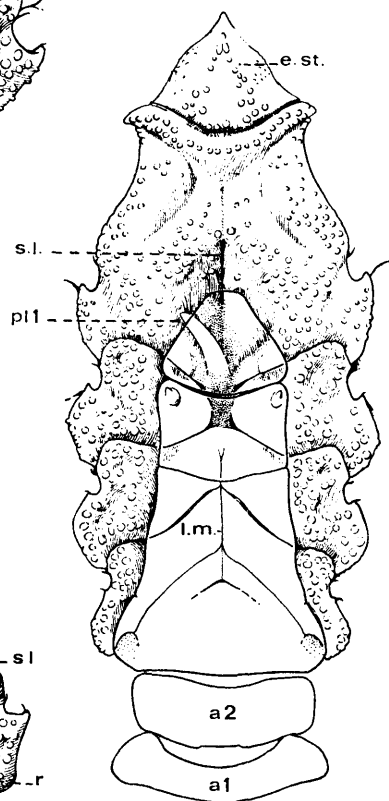
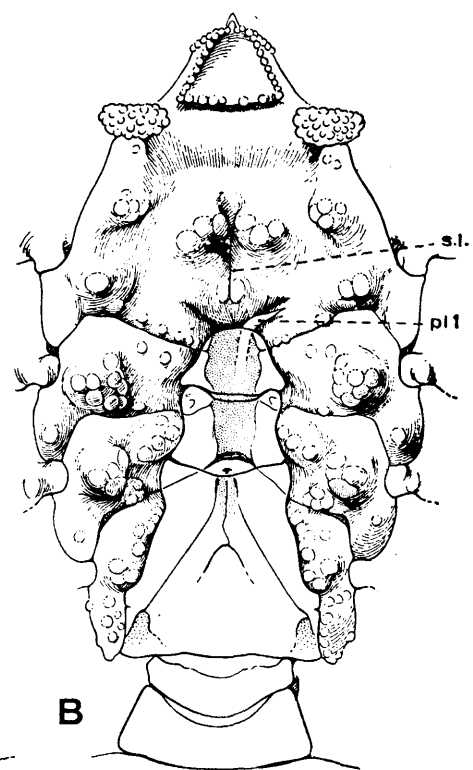
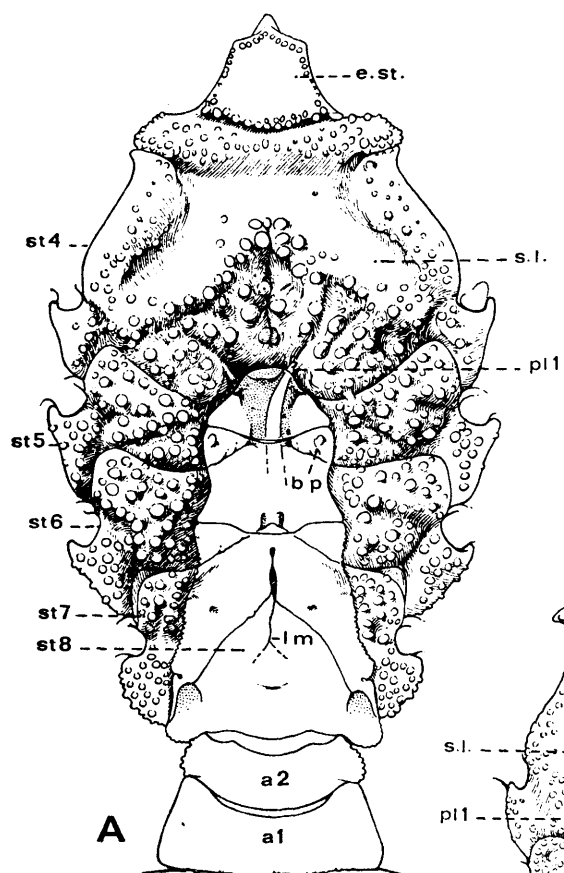
Chez les Dorippidae *char. emend.* (cf. GORDON, 1963), caractérisés par les deux dernières paires de pattes ambulateurs en position dorsale, la cavité sterno-abdominale est bien creusée. Dans le genre *Dorippe* Weber (fig. 28), l'abdomen mâle s'insère dans un espace triangulaire avec les bords duquel il se coapte étroitement ; le telson, cependant, ne remplit pas totalement en avant la cavité sternale. La suture 4/5, interrompue médialement, est visible en entier.

L'appareil d'accrochage, fonctionnel, se compose d'une paire de crochets, situés sur le bord de la cavité, dans la concavité prononcée que forme à cet endroit la suture 5/6, et d'une paire de fossettes placées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Le crochet se développe donc normalement, c'est-à-dire sur le sternite 5, mais se trouve refoulé assez loin puisqu'il se loge dans le bas de la sinuosité de la suture 5/6. KOLLMANN (1937, p. 64, fig. 68) fait erreur quand il indique chez *Dorippe* un crochet « situé au niveau de la troisième paire d'appendices » et lorsqu'il le fait dépendre, sur sa figure, du sternite 6.

Chez les *Dorippe* femelles pubères (pl. 25, fig. 8, 9), une large cavité sternale est présente, mais seulement dans la partie arrière du plastron. Le large abdomen repose sur une zone lisse et glabre, formée par les sternites 8, 7 et par la moitié postérieure du sternite 6, ce dernier étant divisé par une crête disposée obliquement. En avant, sur le sternite 5, une étroite zone est délimitée par deux saillies entre lesquelles s'engage le telson. Ce dernier empiète légèrement sur le sternite 4 : le sixième segment abdominal vient donc buter sur les deux saillies, qui forment une sorte de cran d'arrêt. L'abdomen est donc bien coapté avec cette cavité, où l'ensemble de la ponte est bien protégé. Le crochet de l'appareil d'accrochage persiste dans la même sinuosité que celle existant chez le mâle et se trouve placé presque à la même hauteur que la vulve. Un vestige de fossette semble présent à la face interne du sixième segment abdominal, mais le dispositif n'est certainement plus fonctionnel chez les femelles pubères.

Dans le genre *Ethusa* Roux, le telson repose dans la partie antérieure de la cavité sternale, trop grande pour le contenir. Le crochet de l'appareil d'accrochage est situé à mi-hauteur sur le sternite 5 (il n'y a pas de sinuosité sur la suture 5/6).

Parmi les Oxystomata (*sensu* BALSS, 1957), les nombreux représentants de la famille des Leucosiidae offrent des dispositions différentes. Il y a toujours une étroite coaptation entre cavité sterno-abdominale et pléon. Mais, alors que certains genres ne possèdent aucun appareil spécial de fixation de l'abdomen (voir n° 6), d'autres sont caractérisés par la présence d'un système particulier qui n'est pas du type bouton-pression et consisterait plutôt en un dispositif de rétention (voir n° 7). On a là un exemple de plus de l'hétérogénéité du groupe des Oxystomata, qu'il convient de démembrer.



XANTHIDAE (*sensu* BALSS, 1957)

La cavité sterno-abdominale est plus ou moins excavée. L'appareil d'accrochage de l'abdomen est du type bouton-pression : la position des crochets sternaux varie selon les genres à la surface du sternite 5 ; les fossettes sont le plus souvent creusées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Cette disposition typique se retrouve, de façon constante, dans les quatre sous-familles reconnues par BALSS en 1957 : Xanthinae, Menippinae, Pilumninae, Trapeziinae.

Nous avons observé l'appareil bouton-pression chez les genres à sternum thoracique étroit et à sutures complètes : *Pilumnoides* Lucas (fig. 21A), *Paraxanthus* Lucas (fig. 22B) ; chez d'autres à plastron encore peu élargi, où seule la suture 4/5 est interrompue : certains *Actumnus* Dana (fig. 21D) ; chez des genres à plastron plus élargi, dont les sutures 4/5 et 5/6 sont incomplètes : *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1), *Epixanthus* Heller (pl. 12, fig. 4), *Eriphia* Latreille (pl. 12, fig. 5), *Pilumnus* Leach (fig. 24A), *Cycloxanthops* Rathbun (fig. 22C), *Xantho* Leach (fig. 22D), *Euxanthus* Dana (fig. 23A), *Carpoporus* Stimpson (fig. 23C), *Guinotellus* Serène (fig. 23D), *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards (fig. 23B, 42), *Pseudoliomera* Odhner (fig. 24B).

Dans certains genres, par exemple *Halimede* de Haan (fig. 24C), la cavité sterno-abdominale mâle, extrêmement étroite et allongée, est intimement coaptée avec les bords fortement sinueux de l'abdomen. Ce dernier, également allongé et rétréci à son extrémité, s'insère parfaitement dans la rainure sternale. Les crochets sont placés à l'avant du sternite 5 et sont parfaitement fonctionnels.

Chez les Trapeziinae, les deux crochets sternaux sont situés tout près de la suture 5/6 ; relativement écartés chez *Trapezia* Latreille (pl. 12, fig. 7), ils se trouvent extrêmement éloignés l'un de l'autre dans le genre *Quadrella* Dana où ils peuvent néanmoins s'accrocher aux fossettes, situées sur un abdomen très élargi, dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment.

Les Polydectinae, c'est-à-dire le genre *Polydectus* H. Milne Edwards et toutes les espèces du genre *Lybia* H. Milne Edwards (fig. 19A-C), possèdent un système bouton-pression typique (*cf.* GUINOT, 1976).

Les Trichiinae, sous-famille que nous venons de distinguer (GUINOT, *ibid.*), à savoir les genres *Trichia* de Haan (fig. 34A-D), *Banareia* A. Milne Edwards (fig. 26A-D) et *Calvactaea* Ward (fig. 34E), offrent la disposition typique. Mais nous avons constaté avec étonnement que l'apex des pléopodes sexuels de la première paire dépasse généralement de la cavité sterno-abdominale et se loge dans une rainure sternale, garnie de soies (fig. 26, 34 et, surtout, 35A-E). L'appareil d'accrochage sert toujours à fixer l'abdomen, mais l'extrémité particulièrement fragile des pléopodes 1 ne se trouve plus protégée (*cf. infra*).

Chez les Actaeinae, sous-famille que nous avons rétablie (GUINOT, 1976), la disposition est typique, aussi bien chez *Actaea* de Haan, *Paractaea* Guinot, *Actaeodes* Dana, *Gaillardiiellus* Guinot, *Forestia* Guinot, *Novactaea* Guinot et *Serenius* Guinot.

Nous avons constitué une nouvelle sous-famille, les Platyxanthinae Guinot, 1977 (GUINOT, 1977a ; 1977b). Les trois genres qui la composent, *Platyxanthus* A. Milne Edwards (fig. 25A, 25B), *Pelaeus* Eydoux et Souleyet (fig. 25D) et *Homalaspis* A. Milne Edwards (fig. 25C), ont leur abdomen maintenu contre le sternum par un système bouton-pression typique.

Les Panopeinae (*cf.* GUINOT, 1967a) ont la même conformation.

Enfin, le genre *Carpilius* Leach, avec ses trois espèces (fig. 21B ; pl. 10, fig. 1, 2, 5), dont le plastron sternal est parcouru de sutures continues, possède un système du type bouton-pression. Il est possible que les espèces fossiles appartenant à cette sous-famille, du genre † *Palaeocarpilius* A. Milne Edwards (pl. 10, fig. 8, 9) ou † *Ocalina* Rathbun (pl. 10, fig. 7), aient disposé de ce même appareil.

FIG. 34. — Plastron sternal mâle dans le genre *Trichia* de Haan (A-D) et le genre *Calvactaea* Ward (E). L'apex des pl1 ♂ est logé dans une rainure et dépasse de l'abdomen. Tous les spécimens ont été dénudés. L'ornementation de l'abdomen n'a pas été figurée.

A, *Trichia hori* (Miyake), ♂ 56,4 × 76 mm (état sec), Japon, île Yoron, SAKAI det. et leg. (MP) (× 1,2).

B, *Trichia sakai* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, SERÈNE det. (MP) (× 2,8).

C, *Trichia dromiaeformis* de Haan, ♂ 43 × 48,7 mm (état sec), Japon, Kii Minabe, SAKAI det. et leg. (MP) (× 1,8) : les nodules sont émoussés.

D, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, SAKAI det. (coll. T. SAKAI) (× 3,8).

E, *Calvactaea tumida* Ward, paratype, ♂ 11 × 13,6 mm, New South Wales, Port Jackson (AM-P10632) (× 6,5).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

OCYPODIDAE (*pro parte*)

La plupart des Ocypodidae sont dépourvus d'appareil d'accrochage : ainsi, le genre *Ocypode* Weber et la plupart des *Uca* Leach (à l'exception de quelques espèces, voir n° 12) ne boutonnent pas leur abdomen. Mais, dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest, un bouton-pression existe chez certaines espèces, est absent chez d'autres. De même, dans le genre *Dotilla* Stimpson, un bouton-pression est présent chez certaines espèces, mais ne semble pas fonctionnel chez d'autres. Chez les Camptandriinae, sous-famille qu'il faut compter parmi les Ocypodidae (cf. SERÈNE, 1974), un bouton-pression accroche l'abdomen dans les genres *Paracleistostoma* de Man (pl. 26, fig. 4, 5), *Tylodiplax* de Man et, sans doute, chez d'autres représentants (voir n° 11).

GRAPSIDAE (*sensu* BALSS, 1957, p. 1665) (*pro parte*)

Dans la sous-famille des Grapsinae, il existe un système bouton-pression tout à fait typique et fonctionnel. Un bon exemple est fourni par *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst) (pl. 20, fig. 1, 2) : deux crochets pointus près de la suture 5/6 ; deux profondes fossettes, limitées par un fort bourrelet antérieur, à la face inférieure du sixième segment abdominal dans les angles latéro-postérieurs. L'appareil demeurerait efficace durant toute la vie du Crabe mâle (HARTNOLL, 1965, p. 138).

Un dispositif à peu près pareillement conformé et tout aussi efficace existe chez *Pachygrapsus* Randall (cf. les articles de PÉREZ, 1933a, 1933b, et de VERNET-CORNUBERT, 1958, sur *P. marmoratus*), chez *Goniopsis* de Haan (dans ce genre, le crochet est plus éloigné de la suture 5/6), chez *Geograpsus* Stimpson (crochet, dont l'extrémité est cornée, presque sur la suture 5/6), chez *Planes* Leach (crochet à peu de distance de la suture 5/6, comme chez *Grapsus*) et chez *Metopograpsus* H. Milne Edwards (un crochet plus gros que dans les genres précédents, à peu de distance de la suture 5/6 ; corrélativement, une fossette plus développée).

HARTNOLL (1965, p. 135, 136) signale que chez *Pachygrapsus transversus* (Gibbes) et *P. gracilis* (de Saussure), l'appareil d'accrochage est fonctionnel quelle que soit la taille du mâle considéré. PÉREZ (1933a ; 1933b) et VERNET-CORNUBERT (1958) ont bien étudié les caractères sexuels de *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) : les crochets thoraciques apparaissent dès les premiers stades de la vie post-larvaire du mâle ; chez la femelle, l'appareil d'accrochage régresse au fur et à mesure que l'abdomen prend une forme ovale.

Les Varuninae, sous-famille composée de très nombreux genres (nous n'avons pas pu vérifier chez tous la conformation exacte de l'appareil d'accrochage), possèdent généralement un système bouton-pression. Ainsi, chez *Varuna litterata* (Fabricius) (pl. 20, fig. 5) : une paire de crochets à peu près à mi-hauteur sur le sternite 5 ; une paire de fossettes, limitées par un épais bourrelet antérieur, à la face inférieure du sixième segment abdominal.

Un appareil analogue existe dans les genres *Brachynotus* de Haan (petit crochet, plus près de la suture 4/5 ; bourrelet épais, plus marqué que la fossette elle-même) ; *Pyxidognathus* A. Milne Edwards (crochet au voisinage de la suture 4/5) ; *Tetragrapsus* Rathbun (crochets menus, très écartés ; fossettes peu marquées) ; *Ptychognathus* Stimpson (crochets et fossettes peu développés).

Chez *Cyrtograpsus* Dana, dont les gros pléopodes 1 couvrent le sternite 5, l'appareil bouton-pression a disparu (à vérifier chez de petits spécimens).

Dans le genre *Eriocheir* de Haan, bien connu par son invasion du réseau fluvial européen sous la forme d'*E. sinensis* (H. Milne Edwards), espèce de grande taille, les crochets sont relativement très petits par rapport aux dimensions de l'animal (pl. 23, fig. 1). Ce sont deux granules symétriques, perdus dans une touffe de soies et situés pas très loin de la suture 4/5 ; ils sont visibles juste au-dessus des énormes pléopodes sexuels, qui occupent en épaisseur une large place et ne paraissent pas gêner l'application stricte de l'abdomen contre la paroi sternale. Les fossettes ne semblent pas avoir une forme complémentaire. Le dispositif n'est pas vraiment efficace, tout au moins chez les exemplaires de grande taille.

Dans ses travaux sur la biologie d'*Eriocheir sinensis* en France, HOESTLANDT (1940 ; 1948) a étudié l'évolution post-larvaire de l'accrochage de l'abdomen chez le mâle et la femelle. Nos conclusions sont les mêmes. Chez le mâle, l'appareil est « normalement » développé (l'abdomen se détache avec un déclic) jusqu'à une taille ne dépassant pas 20 mm de large ; au-delà de cette taille, bien que les éléments soient encore présents, l'accrochage ne se fait plus. Chez la femelle mesurant plus de 12 mm de large, le système d'accrochage n'est plus efficace : c'est donc à une taille bien inférieure à celle où se produit la mue de puberté que se décroche l'abdomen.

Chez les Sesarminae, l'appareil bouton-pression n'est pas présent dans tous les genres. Il y a toujours une profonde cavité sterno-abdominale : le telson se trouve bloqué à l'extrémité de celle-ci, tronquée et délimitée par une forte crête.

Dans le genre *Sesarma* Say s.l., l'appareil bouton-pression n'est pas constant. Il n'est pas possible de passer en revue les innombrables espèces de *Sesarma* s.l. (plus d'une centaine). Nous donnons seulement quelques exemples.

Crochet et fossette sont présents chez le mâle de certaines espèces et l'ensemble fonctionne jusqu'à une certaine taille. Au-delà de certaines dimensions du corps, le crochet et la fossette deviennent vestigiaux et l'accrochage est impossible. En outre, il semble que l'existence du crochet soit liée à la taille du premier pléopode mâle. Si le pl1♂ est court, c'est-à-dire ne recouvre pas la partie antérieure du sternite 5, le crochet peut se développer. Il faudrait évidemment vérifier si, chez toutes les *Sesarma* à pl1 courts, il existe un crochet sur le sternite 5, ce qui tendrait à prouver que ces deux caractères sont corrélés. La réduction ou l'élimination des deux éléments, sternal et abdominal, à une certaine étape de la croissance devrait être également étudiée.

Sesarma huzardi (Desmarest) montre un petit crochet pointu et une fossette correspondante. Le tout est bien conformé et fonctionne parfaitement jusqu'à une certaine taille, c'est-à-dire jusqu'à 10 × 12 mm environ ; au-delà, l'accrochage ne se fait plus. Chez *S. huzardi*, les pléopodes sexuels sont assez courts et n'occupent pas toute la longueur du sternite 5.

Chez *Sesarma ricordi* H. Milne Edwards, dont nous n'avons examiné que des spécimens mâles de grande taille, un très petit crochet se trouve sur le sternite 5, couvert par les pl1 seulement dans sa partie postérieure : l'accrochage n'est pourtant pas efficace. HARTNOLL (1965, p. 133), qui a examiné un important matériel de cette espèce, indique que, chez les individus de taille inférieure à 7 mm, le mécanisme d'accrochage fonctionne normalement ; chez les mâles de taille plus élevée, les crochets ne se sont pas accrus comme le reste du corps et ils deviennent vestigiaux.

De même, *Sesarma mederi* H. Milne Edwards, dont les pl1 sont relativement courts comme chez *S. huzardi*, possède près de la suture 4/5 un minuscule crochet, invisible sous l'épaisse pilosité ; il y a bien un bourrelet dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment de l'abdomen, mais nous ne parvenons pas à accoler le pléon au sternum. Le seul spécimen (mâle) que nous ayons examiné mesure 44 mm de large ; il est probable que, à une taille inférieure, le dispositif était fonctionnel.

Chez *S. taeniolata* White, l'apex des très larges pl1 ne parvient qu'à mi-hauteur du sternite 5 : un crochet, petit mais aigu, fait saillie dans une touffe de soies, et une fossette menue est bien délimitée par un bourrelet dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. L'appareil fonctionne sans doute chez les mâles de petite taille mais devient inefficace chez les grands individus.

En revanche, chez *S. guttatum* A. Milne Edwards, *S. reticulatum* Say, *S. meinerti* de Man, *S. hematocheir* de Haan, *S. curacaoense* de Man, *S. maculatum* de Man, *S. plicatum* Latreille, *S. dehaani* A. Milne Edwards, *S. smithi* H. Milne Edwards, où les pléopodes sont longs et remontent sur toute la hauteur du sternite 5, il n'y a pas de place pour un crochet : c'est ainsi que l'on pourrait expliquer, dans ces cas précis, l'absence de dispositif d'accrochage.

Le groupe de *Sesarma* dépourvues de système d'accrochage entre, en fait, dans notre catégorie n° 11 où sont rassemblés les Crabes chez lesquels le dispositif est vestigial ou a disparu.

Appartiennent également à cette catégorie n° 11 quelques autres genres de Sesarminae : *Cyclograpsus*, *Metaplex*, *Helice* et *Aratus*, mais il faudrait contrôler toutes les espèces.

Dans le genre *Cyclograpsus* H. Milne Edwards, le crochet est absent, aussi bien chez *C. punctatus* H. Milne Edwards, doté de longs pléopodes 1 couvrant le sternite 5, que chez *C. integer* H. Milne Edwards, à pléopodes 1 très courts, laissant inoccupé tout le sternite 5.

Dans le genre *Metaplex* H. Milne Edwards, il n'y a pas de crochets sur le sternite 5 : les pléopodes 1 des trois espèces que nous avons examinées couvrent la totalité ou les trois-quarts du sternite 5.

Le genre *Helice* de Haan, tout au moins chez les espèces que nous avons examinées, ne possède pas de crochets sur le sternite 5 : les pléopodes 1 sont plutôt longs et leur apex occupe en grande partie le sternite 5 ; par ailleurs, comme l'abdomen est allongé, le sixième segment abdominal est placé très antérieurement sur le plastron. Les dispositions sont telles que l'absence de l'appareil d'accrochage ne surprend guère.

Dans le genre *Aratus* H. Milne Edwards, représenté par l'unique espèce, *A. pisoni* H. Milne Edwards, qui vit parmi les arbres de la mangrove dont elle mange les feuilles, l'appareil d'accrochage de l'abdomen a complètement disparu. HARTNOLL (1965, p. 145) suppose que la forme de l'abdomen, très élargi, en quelque sorte féminisé chez le mâle, pourrait entrer en compte dans la disparition du système de fixation du pléon.

Il sera intéressant de revenir sur le cas des Sesarminae pour voir dans quelle mesure la taille des pléopodes sexuels 1 influe sur la présence du dispositif d'accrochage (notamment dans le genre *Sesarma*) et, également, de déterminer si la place atteinte par le sixième segment abdominal sur le plastron sternal joue un rôle. La croissance des éléments de l'appareil d'accrochage au cours des mues est aussi un facteur important, comme nous l'avons vu chez les mâles du genre *Sesarma* s.l. Une analyse de la coaptation abdomen-sternum chez tous les genres de Sesarminae et chez toutes les espèces est nécessaire.

Dans la sous-famille des Plagusiinae, c'est un système bouton-pression très puissant qui fixe l'abdomen au sternum thoracique. Nous n'avons pas vérifié sa présence chez toutes les espèces mais il est probable que l'appareil d'accrochage est constant dans les deux genres qui composent ce groupe : *Plagusia* Latreille et *Percnon* Gistel. Prenons comme exemple *Plagusia glabra* Dana où les énormes pléopodes 1 mâles n'empêchent pas l'application de l'abdomen contre le plastron (pl. 18, fig. 9) : une grosse saillie en partie cornée est située au-dessus de la suture 5/6 ; une fossette profonde, limitée par un bourrelet épais, est creusée dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. Chez la femelle ovigère de la même espèce (pl. 18, fig. 10, 11), dont l'abdomen largement ovalaire protège l'ensemble de la ponte, la saillie persiste et se trouve juste au-dessus de la grosse vulve, d'apparence tripartite. Chez *P. immaculata* Lamarck, c'est presque toute la saillie qui est cornée. Chez *P. squamosa* (Herbst), la protubérance du sternite 5 offre une partie supérieure cornée très développée.

Dans le genre *Percnon*, comme dans le genre *Plagusia*, le crochet a tendance à devenir corné. Chez *P. planissimum* (Herbst), le crochet consiste en une grosse protubérance, surmontée d'un tubercule corné. Chez *P. guinotae* Crosnier, le crochet s'étend obliquement sur le sternite 5 et porte à son sommet un tubercule jaunâtre. Il semble que la disposition soit similaire chez *P. abbreviatum* (Dana). Chez *P. affine* (H. Milne Edwards) (pl. 23, fig. 2 : ♂ de 26 × 35 mm), toute la partie postérieure du sternite 5 située sur les flancs de la cavité sterno-abdominale est saillante : dessus, se trouve comme surajoutée une lunule cornée jaunâtre, parfaitement délimitée ; à la face inférieure de l'abdomen, l'angle latéro-postérieur du sixième segment montre une zone blanchâtre légèrement calcifiée, creusée en son milieu d'une dépression (pl. 23, fig. 3).

POTAMIDAE (*sensu* BALSS)

Nous noterons, seulement à titre indicatif, que les Potamidae (Crabes ayant complètement quitté le domaine marin pour devenir terrestres et d'eau douce, caractérisés notamment par un développement direct) ont une cavité sterno-abdominale excavée et un système bouton-pression tout à fait typique et fonctionnel : crochet sur le sternite 5, fossette à la face inférieure du sixième segment abdominal (pl. 23, fig. 4). Une étude du plastron sternal et de l'appareil d'accrochage de l'abdomen reste à faire chez les nombreux genres et espèces qui composent ce vaste ensemble.

PALICIDAE (= CYMOPOLIIDAE)

Chez *Palicus* Philippi (fig. 31), la cavité sterno-abdominale est très large, profonde, et s'allonge chez le mâle jusqu'à la pointe du telson. L'appareil bouton-pression consiste en une paire de saillies,

pointues ou arrondies, placées juste sous la suture 4/5 et à sa terminaison interne ; très écartées l'une de l'autre, elles sont coiffées par deux fossettes situées dans la partie basale du sixième segment abdominal, qui est très élargie.

En décrivant le plastron des Palicidae, nous avons indiqué chez les femelles matures (pl. 24, fig. 9) des cas de persistance du crochet sous forme d'un bourrelet, qui se trouve alors à peu de distance des vulves ouvertes dans la partie antérieure du plastron. Les Palicidae développent chez les femelles pubères une cavité incubatrice qui couvre la plus grande partie du plastron, sauf le pourtour et la partie située en avant des chélipèdes. Les exopodites lamelleux des trois dernières paires de pléopodes se disposent sur les bords de la cavité et assurent une protection à la ponte.

HEXAPODIDAE (HEXAPODINAE *sensu* BALSS, 1957, p. 1658)

Les Crabes de cette famille, chez lesquels la dernière paire de pattes ambulatories a disparu (fig. 32), possèdent un appareil bouton-pression typique : crochet sur le sternite 5 et fossette à la face interne du sixième segment abdominal. L'abdomen tient fermement accroché au plastron sternal. Une singularité des Hexapodidae mâles est la présence de longs pléopodes qui sortent de la cavité sterno-abdominale médiane et reposent dans des prolongements, obliques, de celle-ci. Une abondante pilosité recouvre ces tranchées sternales ainsi que l'extrémité des pléopodes laissée à nu (fig. 33A, 33B, 33F). Chez une femelle d'*Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.* de 18 mm de large (pl. 24, fig. 6), les crochets sont bien visibles au-dessus des vulves et encore fonctionnels.

GEARCINIDAE (*pro parte*)

Des protubérances sternales existent dans les genres *Gecarcinus* Leach (pl. 19, fig. 11), *Epi-grapsus* Heller, *Gecarcoidea* H. Milne Edwards, mais aucune fossette correspondante n'est vraiment formée (pl. 23, fig. 10). L'appareil ne semble donc pas fonctionnel. Les autres Gecarcinidae, *Cardisoma* Latreille et *Ucides* Rathbun, ne possèdent pas de saillies sternales. En fait, comme ces derniers, les premiers genres mentionnés entrent dans une autre catégorie (n° 11) ; mais on pourrait aussi ranger les Gecarcinidae dotés de crochets mais dépourvus de fossettes dans la catégorie n° 4, aux côtés de *Thia residua* (Herbst).

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

LEUCOSIIDAE (*pro parte*)

Chez les Leucosiidae Ebaliinae (*sensu* BALSS, 1957), la cavité sterno-abdominale, profondément excavée et de forme triangulaire, s'allonge presque jusqu'à la pointe antérieure du plastron. L'abdomen, lui-même très étendu, la remplit complètement. C'est le cas du genre *Ebalia* Leach où, en l'absence d'appareil d'accrochage, il y a simple adhérence de l'abdomen avec la paroi de la cavité. Chez la femelle, la pointe du plastron et celle du telson s'engagent sous les endopodites des mxp3 : l'abdomen se trouve comme verrouillé. Par ailleurs, le pourtour de l'abdomen semble adhérer, au moins partiellement, au rebord sternal : nous avons constaté ce phénomène chez *Ebalia tuberosa* Pennant.

Dans le genre *Lithadia* Bell (pl. 15, fig. 5, 6), la cavité sternale, qui s'avance jusqu'au niveau des pattes-mâchoires, est encore plus profonde : l'abdomen mâle s'enfonce dans une véritable rainure. Les pléopodes sont bien protégés malgré l'absence de dispositif de fixation, car leur extrémité distale est logée dans une gouttière située tout au fond de la cavité sterno-abdominale.

Chez les Cryptocneminae, le rebord sinueux de l'abdomen mâle correspond à des sinuosités complémentaires du bord de la cavité sternale : il existe, au niveau de chaque segment abdominal, une rigoureuse coaptation qui, malgré l'absence d'appareil spécial d'accrochage, maintient le pléon en place.

En ce qui concerne la disposition chez la femelle, il est facile de faire la distinction entre la femelle prépubérale, qui a un abdomen plat, et la femelle postpubérale dont l'abdomen est profondément modifié. Chez certains genres, l'abdomen de la femelle postpubérale est en forme de calotte bombée, largement discoïde, s'avancant parfois très près de la base des mxp3, le telson pénétrant parfois sous les deux ventaux que forment les endopodites des maxillipèdes externes. La totalité du plastron est recouverte, à l'exception d'une étroite bande sur son pourtour, constituée par les épisternites thoraciques relevés verticalement. Une sorte de muraille épisternale circulaire sertit les bords latéraux de l'abdomen femelle. Le telson s'insère dans une encoche creusée médialement dans le bord antérieur du sternum thoracique. Par exemple, chez *Nucia tuberculosa* A. Milne Edwards (pl. 25, fig. 12, 13), l'abdomen femelle, dont les segments 3-6 sont soudés, acquiert la forme d'un couvercle muni d'un rebord qui pénètre, comme dans une boîte, à l'intérieur de la cavité sternale, extrêmement profonde, de forme arrondie et limitée par un bord saillant, abondamment sétifère.

Ainsi, chez la femelle, se réalise une rigoureuse coaptation entre le contour extérieur de l'abdomen et le bord du plastron sternal, coaptation qui aboutit à la création d'une véritable cavité incubatrice pouvant, semble-t-il, contenir toute la ponte.

Donc, l'abdomen forme un couvercle mobile mais bien emboîtant (*Nucia*), ou bien paraît adhérer par ses bords à la paroi sternale. Ce dernier processus, à savoir la tendance à la soudure des parties correspondantes, apparaît comme un perfectionnement ultime de la coaptation. Pourquoi pas une gêne, puisque la conséquence est une fermeture totale de la ponte, sans eau ni oxygène ? Mais DRACH (1955) a découvert l'existence d'un canal branchio-sternal particulier qui assure l'oxygénation et le renouvellement de l'eau à l'intérieur de la cavité incubatrice close. Cette disposition n'existe pas chez les Leucosiidae les plus primitifs, qui ne développent pas une large cavité incubatrice.

DRACH (*ibid.*) a montré que, chez les Leucosiidae, les femelles passaient en une seule mue de la forme à abdomen plat à la forme à abdomen bombé, accompagné d'une muraille épisternale. Cette mue, dite de puberté, serait la dernière dans la croissance des Leucosiidae.

Les genres *Iphiculus* Adams et White et *Pariphiculus* Alcock (pl. 15, fig. 8-10), Philyrinae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1614) qui ne semblent pas posséder d'appareil d'accrochage quelconque, auraient mieux leur place dans cette rubrique, avec les Eballinae et les Cryptocneminae, que dans la suivante avec les autres Philyrinae et les Leucosiinae.

7. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ET ÉTROITEMENT COAPTÉE AVEC LES BORDS DE L'ABDOMEN (ADHÉRENCE); APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL

LEUCOSIIDAE (*pro parte*)

Chez la plupart des Leucosiidae Philyrinae (*sensu* BALSS, 1957), la coaptation rigoureuse entre les bords de la cavité sterno-abdominale et ceux de l'abdomen s'accompagne d'un appareil de rétention. L'abdomen mâle, très étroit, triangulaire et allongé, s'incruste dans une cavité de même forme, se terminant parfois à la pointe du plastron. Les pléopodes, serrés l'un contre l'autre au fond de la gouttière sternale, logent leur apex dans une rainure.

En plus de l'adhérence abdomen-sternum, souvent si forte qu'il est difficile de soulever l'abdomen sans le briser, on observe un appareil de rétention spécial au niveau du sternite 5 : près de la suture 4/5, juste sur le rebord de la cavité, se trouve une paire de saillies, assez mal délimitées, que vient coiffer une paire de fossettes à la base du sixième segment abdominal. Il ne s'agit plus ici d'un véritable fermoir à pression.

Chez *Ilia nucleus* (Linné) (pl. 15, fig. 7), la saillie est peu proéminente mais la fossette, située dans l'angle latéro-postérieur du sixième segment abdominal, est bien nette, arrondie et limitée par

un bourrelet ; elle n'est visible extérieurement que par une convexité du bord abdominal à ce niveau.

Chez *Philyra elegans* Gravier, la fossette est creusée dans l'épaisseur même de la tranche de l'abdomen, à la limite des segments 6 et 5 ; cet emplacement est marqué par une encoche accusée. Chez cette dernière espèce, la cavité sternale n'est pas remplie en avant de l'abdomen, qui est plus court, mais toute sa partie antérieure (située sur le sternite 4) se soulève en un rebord serti de granules, surplombant les deux derniers segments abdominaux.

Chez les femelles impubères, il n'y a pas d'appareil de rétention mais l'adhérence entre l'abdomen et la cavité est si intime que l'on détériore l'abdomen en essayant de le détacher.

Chez les femelles pubères, l'abdomen, devenu énorme et discoïde, s'encastre dans une cavité incubatrice extrêmement profonde, tout comme chez les Eballinae décrits précédemment.

Examinons maintenant le cas de deux autres genres attribués aux Philyrinae (cf. BALSS, 1957, p. 1614, 1615).

Chez *Iphiculus* Alcock, il ne semble pas qu'il existe chez le mâle un appareil de rétention ; en revanche, le rebord de la cavité sternale offre des sinuosités sur lesquelles viennent se mouler des sinuosités complémentaires du bord de l'abdomen.

Chez *Pariphiculus* Adams et White, plus précisément chez *P. mariannae* (Herklots), dont nous n'avons vu qu'une grande femelle de 34×31 mm, sans doute pubère (pl. 15, fig. 8-10), les segments abdominaux sont tous libres et la cavité incubatrice, bien qu'assez développée, n'a pas les caractéristiques leucosiennes (pas de forme orbiculaire), ainsi que DRACH (1955) l'a déjà mentionné. Cette disposition plus primitive ne nous étonne pas, car *Iphiculus* et *Pariphiculus* montrent un ensemble de caractères archaïques. Ces deux genres sont à la racine des Leucosiidae ; leur place systématique devra être révisée avec soin. En ce qui concerne l'appareil d'accrochage (si son absence est confirmée sur d'autres spécimens), ils appartiennent en fait à la catégorie précédente (n° 6), avec les Eballinae et les Cryptocneminae.

Chez les Leucosiinae, plus précisément dans le genre *Leucosia* Weber, la cavité sterno-abdominale (pl. 15, fig. 1, 2) est très profonde, assez élargie et atteint presque l'avant du sternum thoracique. L'abdomen mâle, dont plusieurs segments sont soudés, s'insère exactement dans la cavité qui lui est réservée. En outre, un appareil de rétention assure le ferme accrochage du pléon à la paroi sternale : sur le sternite 5, juste à l'endroit où la suture 4/5 pénètre dans la cavité abdominale, une sorte d'éperon fait saillie de façon plus ou moins aiguë selon les espèces. La partie correspondante sur le pléon consiste en une sorte de fossette creusée sur la tranche du bord abdominal, à la base du sixième segment, complétée par une encoche marquée à la limite des sixième et cinquième segments, et bien visible dorsalement (pl. 15, fig. 3).

Les Leucosiidae montrent, par la diversité de leur disposition concernant la cavité sterno-abdominale et le mécanisme d'accrochage de l'abdomen, un aspect supplémentaire de leur plasticité évolutive.

Dans le système endophragmal de *Leucosia longifrons* de Haan (pl. 15, fig. 4), espèce où la saillie de rétention est très développée, l'endosternite 4/5 (auquel se relie l'endosternite 5/6) se soulève en une sorte d'éperon pointu, dont l'emplacement semble correspondre à celui de l'éperon sternal d'accrochage. Nous nous demandons si l'existence de cette expansion endophragmale n'est pas liée à la formation de l'éperon externe servant à fixer l'abdomen.

Les pléopodes 1, épais et torsadés (pl. 15, fig. 3), se placent contre la paroi latérale de la cavité sterno-abdominale et offrent une concavité à l'endroit de la protubérance : il y a donc une coaptation entre les appendices sexuels et l'appareil d'accrochage.

Chez les Leucosiinae femelles, comme chez les Eballinae, la cavité incubatrice atteint le maximum de perfectionnement : muraille épisternale, forme discoïde de l'abdomen, protection totale de la ponte (pl. 25, fig. 10, 11 : *Leucosia longifrons* de Haan).

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)

RETROPLUMIDAE

Nous créons une catégorie particulière pour la famille des Retroplumidae car ces Crabes possèdent, à notre avis, un appareil de rétention spécial. Mais cela devra être confirmé par l'examen de nombreux spécimens et de plusieurs espèces, car nous n'avons observé qu'un seul individu et, qui plus est, une femelle de cette famille, *Retropluma* sp. Par bonheur, il doit s'agir d'une femelle impubère, c'est-à-dire à abdomen encore du type mâle, triangulaire, et qui possède, semble-t-il, un appareil d'accrochage pas ou peu modifié.

Sur le plastron, très élargi (fig. 30C, 30F), est creusée une profonde cavité sterno-abdominale que ne remplit pas complètement l'abdomen, une étroite rainure antérieure prolongeant la cavité presque jusqu'à la pointe de l'écusson sternal. Cette rainure, où s'engage l'extrémité des longs pléopodes sétifères de la femelle, n'a pas été signalée chez le mâle¹ des Retroplumidae. L'abdomen offre une base large, qui occupe tout l'espace entre les coxae des p5, qui sont atrophiées et rapprochées de l'axe sagittal médian, en position dorsale (fig. 30D).

Sur le sternite 5, au bord de la cavité sterno-abdominale, se trouve une saillie surmontée d'une encoche, dans laquelle se termine la suture 4/5 (fig. 30C, 30E). Le sixième segment abdominal, de forme très particulière et parcouru par une crête transversale, porte sur sa tranche une sorte de fossette, un peu en retrait de l'angle latéro-postérieur, et, au-dessus, un processus triangulaire qui vient se loger dans l'encoche sternale. La coaptation, en quelque sorte double (saillie + encoche sur le sternum, fossette + processus triangulaire sur le bord de l'abdomen), est parfaite.

Chez le mâle, la disposition paraît être la même si l'on regarde la figure de *Retropluma notopus* (Alcock) (*Illustr. « Invest. »,* pl. 15, fig. 2b) reproduite ici (fig. 30F), celle de *R. plumosa* Tesch (1918a, pl. 2, fig. 1a) et celle de *R. planiforma* Kensley (1969, fig. 3b). Le système d'accrochage des Retroplumidae n'a été décrit par aucun carcinologiste. TESCH (*loc. cit.*, p. 32) écrit seulement à propos de *Retropluma plumosa* : « the 6th segment, as in *R. notopus* and *R. dentata*, bears a crescentic ridge near the anterior margin, which ridge projects at either side into a sharp prominence ».

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)

PINNOTERIDAE (*pro parte*)

Le genre *Pinnoteres* Latreille, plus précisément *P. pisum* (Linné), et le genre *Ostracoteres* H. Milne Edwards, plus précisément *O. tridacnae* (Rüppell), possèdent chez le mâle une profonde cavité sterno-abdominale, qui porte sur deux somites successifs deux paires de protubérances. La première dépend du sternite 5 (comme chez les Brachyours à bouton-pression typique) et proémine fortement, juste au-dessous de la suture 4/5; à cette protubérance correspond, sur le bord de l'abdomen, à la limite

1. Les premiers pléopodes sexuels mâles des Retroplumidae sont courts et demeurent complètement recouverts par l'abdomen. Un mâle de *Retropluma*, que nous avons sous les yeux après la rédaction de ce travail, nous montre qu'il existe, en avant sur le plastron sternal, une rainure analogue à celle de la femelle. Il existe une coaptation très étroite entre la cavité sterno-abdominale et l'abdomen; l'appareil de rétention se présente sensiblement comme chez la femelle impubère décrite et figurée ici.

du sixième et du cinquième segment, un épaississement, suivi d'une encoche. L'autre protubérance dépend du sternite 6 et sort plus faiblement ; elle est située tout près de la suture 5/6 chez *Ostracoteres tridacnae* (fig. 24D), à mi-hauteur sur le sternite 6 chez *Pinnoteres pisum*. D'après nos observations, la formation correspondant à cette petite saillie marque peu le bord de l'abdomen, à la limite du cinquième et du quatrième segment abdominal ou au milieu du quatrième segment.

Dans le genre *Tritodynamea* Balss (pl. 23, fig. 7), il existe pareillement deux paires symétriques de saillies, l'une près de la suture 4/5, l'autre près de la suture 5/6. Chez une femelle de $8 \times 12,5$ mm (pl. 23, fig. 8), la saillie du sternite 5 demeure, tandis que disparaît celle du sternite 6, sternite qui porte les deux vulves, assez écartées.

Les Pinnoteridae précédents nous offrent le seul exemple, parmi les Brachyours, d'un appareil d'accrochage double : en plus de la différenciation habituelle qui se développe sur le sternite 5 et se coapte avec le sixième segment de l'abdomen, se met en place sur le sternite 4 un deuxième dispositif, toutefois plus rudimentaire, moins efficace. STAUBER (1945, p. 274, pl. 3, fig. 15, 16), qui a bien étudié *Pinnoteres ostreum* Say, a signalé cet appareil spécial. En revanche, ATKINS (1926, p. 476) n'a observé chez *P. pisum* que les protubérances habituelles, situées sur le sternite 5, et n'a pas remarqué la paire du sternite 4, en fait peu visible.

On ne peut toutefois considérer l'appareil d'accrochage double comme une caractéristique pinnotérienne. En effet, le genre *Pinnixa* White, dont nous avons examiné *P. transversalis* (H. Milne Edwards) (pl. 19, fig. 7, 8), ne possède qu'une seule paire de saillies, sur le sternite 5 près de la suture 4/5, correspondant à une seule paire de fossettes dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal. En revanche, chez cette espèce, la partie proximale de la cavité sterno-abdominale forme de part et d'autre deux rebords saillants entre lesquels vient s'engager le large abdomen, qui se trouve alors bien maintenu.

10. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE; APPAREIL D'ACCROCHAGE BOUTON-PRESSION MAIS ATYPIQUE EN RAISON DE LA POSITION DES FOSSETTES SOUS-ABDOMINALES

HYMENOSOMATIDAE

Les Hymenosomatidae possèdent une cavité sterno-abdominale souvent profondément excavée, que ne remplit pas toujours complètement en avant le telson, par exemple chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (fig. 30A, 30B).

L'appareil d'accrochage de l'abdomen est du type bouton-pression. Les crochets sternaux se trouvent sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, c'est-à-dire dans la partie indivise du plastron, puisque ce dernier ne porte les traces de segmentation primitive que sur les côtés. Il est donc difficile de déterminer si c'est, comme d'habitude, au sternite 5 qu'appartiennent les crochets. Le fait, en plus, que les sutures latérales soient fortement convergentes vers le haut fausse l'appréciation.

Quant aux fossettes, à la face inférieure de l'abdomen, elles sont situées dans les angles latéro-antérieurs du telson. C'est, à notre connaissance, le seul cas de fossettes ainsi localisées : d'ordinaire, elles ne sont jamais placées sur le dernier segment abdominal et se trouvent à des niveaux variables de l'avant-dernier segment. Il faut souligner ici que l'abdomen des Hymenosomatidae, aussi bien mâle que femelle, ne comporte qu'un nombre réduit de segments et qu'il est souvent difficile de discerner la trace de la soudure des somites. Par exemple, dans les genres *Halicarcinus* White et *Elamena* H. Milne Edwards, dont nous avons observé plusieurs espèces, l'abdomen est formé de six segments : nous supposons que le sixième segment abdominal et le telson ont fusionné. C'est un processus rare, mais cela expliquerait la position atypique des fossettes, qui, de ce fait, appartiendraient bien au sixième segment de l'abdomen.

La disposition des fossettes est très remarquable chez *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (cf. pl. 20, fig. 8 ; pl. 23, fig. 6) : ce sont deux saillies latérales, très visibles extérieurement, à la base du

dernier « segment », et en partie *mobiles* ; la forme de ce dernier segment et la position des fossettes rendent plausible l'hypothèse des segments 6 + 7 fusionnés.

Le développement larvaire, étudié par BOSCHI *et al.* (1969) chez *Halicarcinus planatus* en Argentine, montre une réduction de l'abdomen chez les zoés (*loc. cit.*, fig. 1) et chez le stade appelé mégaloïpe par ces auteurs, mais qui correspond plutôt à un jeune stade Crabe (reproduit ici fig. 30B) : l'abdomen semble n'avoir que 6 segments.

Dans la diagnose du genre *Rhynchoplax* Stimpson *char. emend.*, SAKAI (1938a, p. 197) signale un abdomen composé de six segments, par suite de la fusion du sixième segment et du telson. En revanche, chez *Neorhynchoplax* Sakai, le même auteur (*ibid.*, p. 200) observe la fusion des segments abdominaux 3-4-5. Nous n'avons pas examiné ces genres : il serait intéressant de savoir où sont situées les fossettes sous-abdominales.

Chez tous les genres d'Hymenosomatidae, l'étude des stades larvaires se révélera certainement très utile pour obtenir des indices sur les affinités de la famille et, de façon plus particulière, pour assister à l'apparition des divers caractères, notamment ceux de l'abdomen.

Il semble que l'appareil d'accrochage ne soit pas présent chez tous les Hymenosomatidae : par exemple nous ne l'avons constaté chez aucun de nos *Hymenosoma orbiculare* Desmarest.

Les femelles pubères d'Hymenosomatidae possèdent une cavité incubatrice qui couvre une moyenne (*Elamenopsis* A. Milne Edwards) ou une très grande partie (*Halicarcinus*, *Elamena*, etc.) du plastron sternal. N'ayant pas vu suffisamment de matériel, nous ignorons comment se présente le dispositif en question chez les femelles impubères.

11. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, VESTIGIAL OU DISPARU

OCYPODIDAE (*sensu* BALSS) (*pro parte*)

La plupart des représentants de cette famille se tiennent sur les grèves sableuses ou vaseuses, principalement dans les régions tropicales, creusent des terriers, et certains (genre *Uca* Leach) ont des mœurs grégaires, avec des phases de comportement, notamment des parades sexuelles, très élaborées, qui dénotent un haut niveau d'évolution.

Chez plusieurs genres d'Ocypodidae, l'appareil d'accrochage manque.

Dans la sous-famille des Ocypodinae, qui contient principalement le genre *Uca* Leach et le genre *Ocypode* Weber, nous n'avons observé de dispositif spécial chez aucune des espèces d'*Ocypode* que nous avons examinées. La cavité sterno-abdominale est large et très profonde. Dans le genre *Ocypode*, la pointe du telson repose sur une partie moins excavée et aux bords surélevés, parfois sous forme d'une crête granuleuse qui constitue une sorte de butée (*cf. Ocypode cursor* : pl. 18, fig. 7).

Dans le genre *Uca*, la pointe du telson aboutit dans une zone très profonde, tronquée en avant et souvent soulignée par une crête : l'abdomen est bien maintenu en place. Aucune trace d'appareil de fixation n'est visible sur le sternite 5 et il n'y a pas, non plus, de fossette à la face inférieure du sixième segment abdominal. Nous avons regardé un grand nombre d'espèces (*cf. Uca maracoani maracoani*) : l'absence d'appareil d'accrochage nous a semblé être la règle, tout au moins à première vue. Un genre, pourtant, est peut-être l'exemple d'un cas où le crochet est vestigial. En effet, chez *Uca tangeri* (Eydoux) (pl. 18, fig. 1), le bord de la cavité sterno-abdominale est longé par quelques granules arrondis ; l'un d'entre eux, situé sur le sternite 5 près de la suture 4/5, est un peu plus gros et pourrait être un crochet vestigial, auquel ne correspond, par ailleurs, aucune fossette.

Nous avons d'abord pensé que, chez les Ocypodinae, le dispositif de fixation de l'abdomen avait disparu et était remplacé par un autre système, musculaire ou autre. Or, nous avons trouvé chez certains *Uca* un mécanisme différent de tout ce que nous avons vu jusqu'à présent et qui semble bien correspondre à un dispositif de maintien de l'abdomen contre le sternum thoracique. Nous l'avons principalement observé chez les *Uca* du sous-genre *Minuca* créé par BORR en 1954 (voir n° 12).

Dans la sous-famille des *Macrophthalminae*, certains membres possèdent un appareil d'accrochage du type bouton-pression ; chez d'autres, il est vestigial ; ailleurs, enfin, il est absent.

Dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest, *M. latreillei* Desmarest (pl. 18, fig. 4, 5) offre non seulement un système bouton-pression fonctionnel (crochet sur le sternite 5 près de la suture 4/5, fossette dans la moitié antérieure du sixième segment abdominal), mais aussi un bord flexueux qui épouse des proéminences complémentaires à la lisière de la cavité abdominale, notamment sur les sternites 6 et 7. Chez *M. milloti* Crosnier et chez *M. consobrinus* Nobili, le bouton-pression est similaire (les fossettes sont visibles extérieurement à une convexité à la base de l'avant-dernier segment abdominal) et paraît efficace, mais la coaptation abdomen-cavité sternale n'est pas si marquée. Chez *M. kempfi* Serène, les fossettes sont particulièrement apparentes et, à leur niveau, le segment abdominal s'élargit beaucoup.

D'autres espèces de *Macrophthalmus* nous montrent des exemples de crochets très peu marqués, donc d'un dispositif sans doute peu efficace, et même de crochets complètement disparus. Ainsi, chez *M. parvimanus* A. Milne Edwards, le crochet est minuscule, la fossette peu creusée. Chez *M. japonicus* de Haan, le dispositif est absent, aussi bien dans sa partie sternale que dans sa partie abdominale. Il faudrait vérifier si chez ces *Macrophthalminae* l'appareil est absent à toutes les tailles du mâle ou, plutôt, s'il ne disparaît pas lorsque certaines dimensions sont acquises.

Dans le genre *Euplax* H. Milne Edwards, notamment *E. tridentata* A. Milne Edwards, il semble qu'il n'existe aucun appareil d'accrochage.

La troisième sous-famille qui compose les *Ocypodidae* (*sensu* BALSS), à savoir les *Scopimerinae*, est particulière pour la question qui nous intéresse, en raison de la position du sixième segment abdominal par rapport au sternite 5. En effet, l'abdomen mâle est très allongé et son avant-dernier segment n'est pas toujours en face du sternite 5, habituellement porteur des fossettes.

Dans le genre *Dotilla* Stimpson, deux cas peuvent se présenter : lorsque la base du sixième segment de l'abdomen passe en avant de la suture 4/5 et que ce segment abdominal ne peut donc s'appliquer contre le sternite 5, il n'y a pas de crochet (par exemple, *Dotilla sulcata* Hilgendorf). Quand le sixième segment se place un peu plus bas, donc en correspondance avec le sternite 5, un petit crochet est présent à la limite de la suture 4/5 ; toutefois, aucune fossette n'est bien visible à la base du sixième segment : par exemple, *D. fenestrata* Hilgendorf, *D. wichmanni* de Man (pl. 19, fig. 4).

Chez *Scopimera* de Haan (*cf.* pl. 26, fig. 6), notamment *S. pilula* Kemp, il existe un minuscule crochet sur le sternite 5, près de la suture 4/5, mais aucune fossette ne semble être creusée sur le mince tégument abdominal.

Chez les *Scopimerinae*, l'abdomen mâle pénètre dans une profonde cavité sternale et les bords de ces régions anatomiques sont bien coaptés.

Chez les *Camptandriinae*, quatrième sous-famille d'*Ocypodidae* reconnue définitivement par SERÈNE (1974), un bouton-pression est présent chez toutes les espèces que nous avons examinées dans les genres *Paracleistostoma* de Man (*cf.* pl. 26, fig. 4, 5) et *Tylodiplax* de Man.

GRAPSIDAE (*pro parte*)

Tous les *Grapsinae* (*Grapsus tenuicrustatus* : pl. 20, fig. 1, 2) et tous les *Plagusiinae* (*Plagusia glabra* : pl. 18, fig. 9, 10 ; *Percnon affine* : pl. 23, fig. 2, 3) possèdent, à notre connaissance, un dispositif fonctionnel chez les mâles durant toute leur vie et chez les femelles tant qu'elles sont immatures. La perte de l'appareil d'accrochage est un bon indice chez les femelles que la mue de puberté est atteinte, parfois peu marquée chez ces Crabes.

La plupart des *Varuninae* sont équipés d'un système bouton-pression (voir n° 5), mais le genre *Cyrtograpsus* Dana, par exemple, en semble dépourvu : l'apex des pléopodes 1 couvre le sternite 5 et il n'y a pas de place pour un crochet.

En revanche, les mâles de certaines *Varuninae*, dont le genre *Eriocheir* de Haan (*cf. supra*, n° 5, et pl. 23, fig. 1), et de nombreux *Sesarminae* disposent jusqu'à une certaine taille d'un système bouton-pression permettant l'accrochage, qui devient par la suite vestigial et inefficace (genre *Sesarma*

s. l., *pro parte*). Certains Sesarminae en sont complètement dépourvus durant toute leur vie (genres *Cyclograpsus*, *Metaplex*, *Aratus*, *Helice* : liste non exhaustive). Chez les *Sesarma*, où l'appareil devient non efficace à une certaine taille, il se produit chez les mâles le même phénomène que chez les femelles qui, systématiquement, n'ont plus un appareil d'accrochage efficace après la mue de puberté, seulement parfois des éléments vestigiaux.

GECARCINIDAE (appareil facultatif selon les genres)

Les Gecarcinidae, Crabes terrestres, possèdent un large plastron, creusé d'une profonde cavité sternale, délimitée en avant par un bord cristiforme. L'abdomen mâle s'insère parfaitement dans cette cavité et le telson bute contre la crête terminale.

Il n'existe un appareil spécial de fixation que dans les genres *Gecarcinus* Leach, *Epigrapsus* Heller et *Gecarcoidea* H. Milne Edwards (nous n'avons pas examiné le genre *Discoplax* A. Milne Edwards). Chez ces Crabes nous avons observé une paire de protubérances plus ou moins saillantes, parfois obliques, disposées sur le sternite 5 et recouvertes de soies.

La partie qui, sur le sixième segment abdominal, correspondrait à ces saillies devrait se situer dans la moitié postérieure et ne pas occuper, comme d'ordinaire, le bord de l'abdomen, dont la largeur, à ce niveau, dépasse l'écart qui sépare les crochets. En fait, nous n'avons pas vu les fossettes habituelles, ni pu procéder nous-même à l'accrochage. Le dispositif ne paraît guère fonctionnel (c'est pourquoi les Gecarcinidae pourraient entrer dans la catégorie n° 4, aux côtés de *Thia residua*). Tous les *Gecarcinus* examinés sont dans ce cas : *G. ruricola* (Linné), *G. weileri* (Sendler). Chez *G. planatus* Stimpson (pl. 19, fig. 11), la paire de saillies sternales, obliques, est particulièrement saillante et, pourtant, rien ne semble lui correspondre à la face inférieure du sixième segment de l'abdomen (pl. 23, fig. 10). Il serait souhaitable de vérifier ces informations sur des individus de toutes tailles.

Le genre *Epigrapsus* Heller, représenté par des espèces de petite taille, offre des saillies sternales assez développées. Extérieurement, sur le bord de l'abdomen, moins élargi à ce niveau que chez *Gecarcinus*, on décèle une légère convexité ; néanmoins, il ne semble pas qu'il y ait de fossettes typiques à la face inférieure du sixième segment.

Le genre *Gecarcoidea* H. Milne Edwards, comme les Gecarcinidae précédents, offre une crête incurvée qui termine en avant la profonde cavité sternale. Une grosse protubérance, surmontée d'un tubercule (ce dernier point à vérifier), sort de part et d'autre sur le sternite 5, dans la cavité. Nous nous demandons si un modelage quelconque se réalise avec la face inférieure de l'abdomen, car aucune fossette, délimitée par un bourrelet, n'est visible. Somme toute, il n'est pas étonnant de ne trouver absolument aucun appareil de fixation chez d'autres Gecarcinidae.

Le genre *Cardisoma* Latreille, aussi bien *C. carnifex* (Herbst), *C. hirtipes* Dana, *C. guanhumi* Latreille que *C. rotundum* (Quoy et Gaimard), ne possède qu'une touffe de soies (analogues à celles qui longent la lisière de la cavité sternale) à l'emplacement des protubérances présentes chez *Gecarcinus*. Chez *Cardisoma*, la cavité sternale est disposée comme dans le genre *Gecarcinus*, avec une crête terminale, en avant du telson.

Le genre *Ucides* Rathbun (= *Ædipleura*¹ Ortmann), représenté par de très grosses espèces, ne possède aucun appareil d'accrochage spécial. Mais l'abdomen s'emboîte parfaitement dans la cavité sternale ; notamment, la partie postérieure du sixième segment et le telson, très réduit, s'insèrent et s'encastrent dans un rétrécissement marqué de l'extrémité de la cavité, délimitée latéralement par un bord épais et poilu, le tout « verrouillant » presque l'abdomen.

MICTYRIDAE (appareil d'accrochage absent)

Chez ces Crabes très spécialisés, profondément modifiés par leur mode de vie et dont nous avons longuement décrit le sternum thoracique (fig. 29), il n'y a pas de cavité sternale bien délimitée : seu-

1. Ne serait pas un Gecarcinidae mais un Ocypodidae : cf. chapitre VI.

lement une déclivité qui, du pourtour, gagne le centre, mais sans rebord net, tout au moins latéralement ; antérieurement, une crête sétifère marque l'emplacement de la partie distale de l'abdomen ; au milieu, une dépression un peu plus accusée. L'abdomen repose sur la partie presque plane du plastron, toute la région antérieure de celui-ci étant en contrebas. Le premier segment abdominal est comme « enchâssé » entre les deux sternites 8 bien développés, qui offrent une assez vaste portion exposée entre les coxae des p5. Les bords du deuxième segment sont coaptés avec les bords correspondants du sternum, qui forment une sorte d'épaulement (fig. 29C). Les segments suivants, tous libres, vont en s'élargissant et forment une lame large et foliacée qui ne se coapte pas avec le plastron. Le telson, réduit, vient buter contre la crête qui partage transversalement le sternite 4.

Il n'y a aucun système d'accrochage. L'abdomen est très mobile, quoique toujours en position de repli contre le sternum ; des soies abondantes tout autour de l'abdomen constituent une semi-protection.

La disposition est similaire chez la femelle, le dimorphisme sexuel étant — rappelons-le — peu marqué dans ce genre. En effet, tel qu'il se présente chez le mâle, l'abdomen paraît assez large pour recouvrir la ponte.

Les habitudes alimentaires des Mictyridae, qui pendant de longs moments filtrent de grandes quantités de sable pour en extraire des particules organiques, font que l'intestin est toujours gonflé de sable, à la face inférieure de l'abdomen. Une application étroite de l'abdomen contre la surface sternale ne serait-elle pas gênante ? Par ailleurs, la défécation (bien qu'elle ne nécessite sans doute pas le décrochage de l'abdomen dans le cas où il est fermement fixé par un système quelconque) est certainement abondante et fréquente chez les Mictyridae ; l'abdomen complètement libre contribue sans doute à la faciliter.

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

OCYPODINAE (*pro parte*) : sous-genre *Minuca* DU GENRE *Uca* LEACH, AINSI QUE QUELQUES AUTRES ESPÈCES D'*Uca*

Alors qu'un grand nombre d'*Uca* ne possèdent aucun appareil d'accrochage (voir n° 11), certaines espèces ont développé un système de rétention de l'abdomen, unique chez les Brachyours par sa forme et sa topographie.

La crête, en arc de cercle, qui, souvent, marque la partie antérieure de la cavité sterno-abdominale, s'interrompt, de part et d'autre, sur le bord de cette dernière : entre autres, chez *Uca tangeri* (Eydoux) (pl. 18, fig. 1) et *Uca vocans vocans* (Linné). Mais, dans certains cas, la crête pénètre dans la cavité sternale : il y a alors, à la surface du sternite 4, sur les flancs de la dépression sternale, deux petites crêtes symétriques, transversales, parfois même incurvées vers le haut à leur extrémité interne. Lorsque le telson se rabat en s'enfonçant profondément, sa partie basale est maintenue par le cran d'arrêt que constituent les deux crêtes.

Nous avons observé cette disposition particulière chez plusieurs espèces, qui, pour la plupart, appartiennent au sous-genre *Minuca* Bott, 1954. La subdivision du grand genre *Uca* en de très nombreux sous-genres par Bott (1954 ; 1973) se base principalement sur la forme du front et la morphologie des pléopodes sexuels. Aucune allusion n'est faite à propos de la forme de la crête distale de la cavité sternale ni d'un quelconque dispositif de rétention du telson¹.

Le dispositif de cran d'arrêt existe chez tous les *Uca* (*Minuca*) reconnus par Bott que nous avons pu examiner : à savoir *Uca* (*Minuca*) *mordax* (Smith), typique du sous-genre, *U. (M.) thayeri* Rathbun, *U. (M.) festae* Nobili, *U. (M.) stenodactylus* (H. Milne Edwards et Lucas), *U. (M.)*

1. Dans son ouvrage monumental sur le genre *Uca*, CRANE (1975, p. 154) n'a pas utilisé cette caractéristique du sous-genre *Minuca* ; du reste, cet auteur ne décrit pas le plastron sternal, même lors de la création de nouvelles catégories taxonomiques.

leptodactylus Rathbun. Si les *Minuca* se révèlent posséder tous cette particularité morphologique et éthologique, la division établie par BOTT se trouvera renforcée.

Nous avons trouvé ce même dispositif chez *U. triangularis* (A. Milne Edwards), *Uca annulipes* (H. Milne Edwards), *Uca lactea* (de Haan), formes dont l'attribution sous-générique¹ n'est pas encore déterminée avec certitude. Une étude détaillée de ce caractère chez tous les *Uca* s'avère indispensable sur la base des ouvrages de BOTT et de CRANE (*loc. cit.*). Il est certain que l'examen comparatif du sternum thoracique montrera des différences, ainsi qu'en témoignent dès à présent nos figures d'*Uca tangeri* (pl. 18, fig. 1), d'*U. maracoani maracoani* (pl. 18, fig. 2) et d'*U. thayeri thayeri* (pl. 18, fig. 3).

Dans tous les cas d'appareil d'accrochage cités précédemment (n° 1 à 10), le crochet, la protubérance, ou autre différenciation servant à fixer l'abdomen, était situé sur le sternite 5 (à noter seulement une saillie supplémentaire sur le sternite 4 chez les Pinnoteridae). Par ailleurs, cet organe sternal ne semblait provenir d'aucun organe préexistant. Ici, dans le cas des *Uca* (*Minuca*) et aff., les petites crêtes transversales, qui forment un cran d'arrêt, sont le prolongement de la crête qui entoure le sommet de la cavité sterno-abdominale. En ce qui concerne l'autre élément de la coaptation, ce n'est plus une fossette ou une encoche au niveau du sixième segment abdominal : il y a blocage de la partie basale du telson, après qu'il se soit inséré profondément dans la cavité sternale.

Tableau 5. La cavité sterno-abdominale chez les Brachyours sternitrèmes et les diverses modalités d'accrochage de l'abdomen

1. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ABSENTE ET PAS DE DISPOSITIF D'ACCROCHAGE		
Corystidae (<i>sensu</i> BALSS, 1957)		<i>Corystes</i> <i>Pseudocorystes</i>
2. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE MAIS PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE ; AUCUNE COAPTATION SPÉCIALE STERNUM-ABDOMEN		
Calappidae (<i>pro parte</i>)	Orithyinae	<i>Orithyia</i>
3. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PEU PRONONCÉE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, DU TYPE BOUTON-PRESSION, MAIS NON FONCTIONNEL		
Corystidae (<i>sensu</i> BALSS, 1957)		<i>Nautilocorystes</i>
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		
Belliidae (<i>pro parte</i>)		<i>Bellia</i>
Atelecyclidae (<i>sensu</i> BALSS, 1957)	Atelecyclinae	<i>Peltarion</i>
b) Fossettes abdominales rudimentaires, voire absentes		
Atelecyclidae (<i>sensu</i> BALSS, 1957)	Thiinae	<i>Thia</i> (<i>pro parte</i>)
5. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE, DU TYPE BOUTON-PRESSION, FONCTIONNEL		
Atelecyclidae (<i>sensu</i> BALSS, 1957)	Thiinae (<i>sensu</i> BALSS)	<i>Thia</i> (<i>pro parte</i>) <i>Kraussia</i>
—	—	
—	Atelecyclinae	<i>Atelecyclus</i> <i>Erimacrus</i> , <i>Telmessus</i> <i>Trachycarcinus</i> <i>Corystoides</i> , <i>Acanthocyclus</i> , <i>Heterozius</i> <i>Cancer</i> , <i>Perimela</i> Tous Tous
Belliidae (<i>pro parte</i>)		
Cancridae		
Portunidae		
Majidae		

1. Ces dernières espèces appartiennent au sous-genre *Celuca*, créé par CRANE (1975, p. 211) : il conviendra de vérifier si toutes les espèces de cette catégorie possèdent un dispositif de rétention analogue à celui du sous-genre *Minuca*.

Parthenopidae		Tous
Dorippidae		<i>Dorippe, Ethusa</i>
Calappidae (<i>pro parte</i>)	Calappinae	Tous
—	Matutinae	<i>Matuta</i>
Parthenoxystomata (<i>cf. GUINOT, 1966-1967</i>)		<i>Osachila, Hepatus, Hepatella, Actaeomorpha, Aethra</i>
Xanthidae	Xanthinae	Tous
—	Actaeinae	Tous
—	Trichiinae	Tous (<i>cf. GUINOT, 1976</i>)
—	Carpiliinae	<i>Carpilius</i>
—	Polydectinae	<i>Polydectus, Lybia</i>
—	Platyxanthinae	<i>Platyxanthus, Pelaeus, Homalaspis</i>
—	Menippinae	Tous
—	Pilumninae	Tous
—	Trapeziinae	Tous
—	Panopeinae	Tous
Potamidae		Tous (à vérifier)
Ocypodidae (<i>pro parte</i>)	Macrophthalminae	<i>Macrophthalmus (pro parte)</i>
—	Scopimerinae	<i>Dotilla (pro parte)</i>
—	Camptandriinae	<i>Paracleistostoma, Tylodiplax</i>
Grapsidae	Grapsinae	<i>Grapsus, Pachygrapsus, Geograpsus, Metograpsus, Goniopsis</i>
—	Varuninae (<i>pro parte</i>)	<i>Varuna, Brachynotus, Tetragrapsus, Eriocheir</i> (jusqu'à une certaine taille)
—	Sesarminae (<i>pro parte</i>)	<i>Sesarma (pro parte et jusqu'à une certaine taille)</i>
—	Plagusiinae	<i>Plagusia, Percnon</i>
Palicidae		<i>Palicus</i>
Hexapodidae		<i>Hexapus s.l.</i>
6. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCVVÉE ; PAS D'APPAREIL D'ACCROCHAGE SPÉCIAL MAIS COAPTATION, VOIRE « ADHÉRENCE », DE L'ABDOMEN AVEC LES BORDS DE LA CAVITÉ		
Leucosiidae (<i>pro parte</i>)	Ebaliinae	<i>Ebalia, Lithadia</i>
—		<i>Nucia</i>
—	Cryptocneminae	<i>Cryptocnemus</i>
—	Philyrinae (<i>pro parte</i>)	<i>Iphiculus, Pariphiculus</i>
7. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PROFONDÉMENT EXCAVÉE ET ÉTROITEMENT COAPTÉE AVEC LES BORDS DE L'ABDOMEN (ADHÉRENCE) ; APPAREIL DE RÉTENTION D'UN TYPE SPÉCIAL		
Leucosiidae (<i>pro parte</i>)	Philyrinae (<i>pro parte</i>)	<i>Philyra, Ilia</i>
—	Leucosiinae	<i>Leucosia</i>
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)		
Retroplumidae		<i>Retropluma</i>
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)		
Pinnoteridae (<i>pro parte</i>)		<i>Pinnoterus, Ostracoterus, Tritodynamea</i> ; chez <i>Pinniza</i> , un dispositif simple, sur le sternite 5 seulement

10. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE EXCAVÉE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE BOUTON-PRESSION ATYPIQUE EN RAISON DE LA POSITION DES FOSSETTES SOUS-ABDOMINALES
Hymenosomatidae *Hymenosoma* (? *pro parte*),
Halicarcinus *Elamena*
11. CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE PRÉSENTE ; APPAREIL D'ACCROCHAGE PRÉSENT, VESTIGIAL OU DISPARU
- | | | |
|---------------------------------|---------------------------------------|---|
| Ocypodidae (<i>pro parte</i>) | Ocypodinae (<i>pro parte</i>) | <i>Ocypode</i>
<i>Uca</i> (<i>pro parte</i>) |
| — | Macrophthalminae (<i>pro parte</i>) | <i>Macrophthalmus</i> (<i>pro parte</i>),
<i>Euplax</i> |
| — | Scopimerinae (<i>pro parte</i>) | <i>Dotilla</i> (<i>pro parte</i>) |
| Grapsidae (<i>pro parte</i>) | Varuninae (<i>pro parte</i>) | <i>Cyrtograpsus</i> |
| — | Sesarminae | <i>Sesarma</i> (<i>pro parte</i>)
<i>Cyclograpsus</i> , <i>Metaplax</i> ,
<i>Aratus</i> , <i>Helice</i> |
| Gecarcinidae | | <i>Cardisoma</i> , <i>Ucides</i> (chez <i>Gecarcinus</i> , <i>Epigrapsus</i> et <i>Gecarcoidea</i> ¹ , appareil, semble-t-il, non fonctionnel) |
| Mictyridae | | <i>Mictyris</i> |
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 DISTALE
- | | | |
|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| Ocypodidae (<i>pro parte</i>) | Ocypodinae (<i>pro parte</i>) | <i>Uca</i> (<i>pro parte</i>) |
|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|

IV. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE DE L'ABDOMEN AU COURS DE LA CROISSANCE

On ne sait pas à quel stade de la vie du Crabe apparaît l'appareil de fixation de l'abdomen. Les carcinologistes qui étudient le développement ne semblent pas prêter attention à ce caractère ; notre ignorance est totale quant à l'appareil d'accrochage chez la mégaloque et chez les jeunes stades Crabes. Pourtant, la connaissance de la morphogenèse des crochets et des fossettes nous paraît importante. L'étude de l'origine des fossettes abdominales serait des plus intéressantes : à partir de quelle formation embryonnaire prennent-elles naissance ? Les crochets ne sont issus d'aucun organe préexistant : ils apparaissent simplement sur la paroi du sternite 5, tout au moins chez les Crabes sternitrèmes. Il n'en est pas de même pour les fossettes sous-abdominales. Selon l'hypothèse de PÉREZ (1928b) qui se base sur l'examen de *Dromia*, celles-ci se développeraient à partir des uropodes vestigiaux. Or, PÉREZ, a dû voir seulement la Dromie commune des côtes françaises, *Dromia personata* (Linné) = *Dromia vulgaris* H. Milne Edwards (*cf.* FOREST, 1974, p. 76), où les uropodes, étalés transversalement, sont impliqués dans le maintien de l'abdomen, en venant buter sur les saillies coxales des deuxième péréiopodes. Nous avons montré que, à l'intérieur même des Dromiidae, les uropodes ne jouaient parfois aucun rôle dans l'accrochage de l'abdomen. La supposition que les fossettes des Brachyours sternitrèmes dérivent des uropodes et qu'une migration les a entraînées sur le sixième segment abdominal est à revoir soigneusement.

Pour que coïncident les parties sternale et abdominale du dispositif, la croissance du sternum thoracique et celle de l'abdomen doivent être proportionnelles. C'est ce qui se passe généralement chez le mâle durant toute sa vie et chez la femelle jusqu'à une certaine étape de sa croissance. Le phénomène se présente avec un synchronisme parfait.

La croissance discontinue des Brachyours, au travers des mues, fait paraître plus remarquable la coïncidence des deux parties distinctes, qui se développent séparément et vont entrer en contact.

1. Serait un Ocypodidae, *cf.* p. 214.

Il faudrait étudier des populations entières pour connaître le pourcentage de cas « anormaux », d'accidents. Au cours de nos études systématiques nous avons rencontré peu d'exemples de Crabes où le dispositif présente un défaut dans l'une ou l'autre de ses parties. Nous citerons le cas d'un *Atelecyclus rotundatus* (Olivier), mâle de $34 \times 35,5$ mm, par ailleurs bien conformé : les deux crochets sont situés trop latéralement sur le sternite 5 et également un peu trop en avant pour que les fossettes, normalement creusées dans les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal, puissent venir les coiffer (pl. 23, fig. 9). Une croissance allométrique est à l'origine de ce décalage. Un spécimen à dispositif fonctionnel est figuré pl. 9, fig. 4, 5.

Il existe aussi des cas de crochets développés d'un seul côté. Cela peut être un accident. Mais on peut raisonnablement penser que l'absence de l'un de ces crochets se manifeste plus fréquemment dans les groupes de Crabes où le dispositif n'existe pas chez tous les représentants (genres et espèces) et montre une tendance à disparaître au cours de la croissance. Par exemple, chez *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), où le crochet est minuscule et la fossette oblitérée, le crochet peut manquer d'un côté (pl. 23, fig. 1).

Nous avons vu que dans le genre *Bellia* H. Milne Edwards, chez les grands spécimens mâles, il n'y avait pas d'accrochage par suite de la brièveté de l'abdomen : il faudrait vérifier s'il en est de même à une taille inférieure. La non-correspondance, tout au moins chez *Bellia picta* H. Milne Edwards, est peut-être fonction de la taille de l'animal considéré.

Il est possible qu'à une taille devenue très grande il y ait des modifications anarchiques, par suite d'un défaut dans la croissance relative sternum-abdomen. C'est le cas d'un *Dairoides kusei* de très grande taille (55×71 mm) où les crochets sont externes par rapport aux fossettes, l'abdomen étant trop étroit (cf. fig. 27A) ; chez un spécimen plus petit, de 59 mm de large, appartenant au même échantillon, crochets et fossettes sont face à face. Il n'est pas étonnant que chez des individus âgés, ayant accompli un grand nombre de mues, la coaptation perde, accidentellement, de sa perfection.

Typiquement, l'appareil de maintien de l'abdomen existe chez les mâles durant toute leur vie et chez les femelles seulement jusqu'à la mue de puberté. Mais nous avons rencontré le cas du genre *Sesarma* Say s.l. où l'appareil est facultatif. Chez certaines *Sesarma*, l'appareil est absent quelle que soit la taille du mâle envisagé. Il semblerait que ces espèces soient nanties de pléopodes sexuels 1 longs qui couvrent tout le sternite 5, donc la portion sternale où normalement se développe le crochet.

En revanche, chez d'autres *Sesarma*, le crochet et la fossette ne sont présents que chez les mâles de petite taille ; ils deviennent vestigiaux après une certaine mue. Ces espèces semblent caractérisées par un pl1 court qui laisse à nu une partie du sternite 5. Chez ces mâles à dispositif devenant inefficace au-delà d'une taille donnée, il se passe en définitive le même phénomène que chez les femelles.

Eriocheir sinensis (H. Milne Edwards) possède un appareil d'accrochage de l'abdomen fonctionnel jusqu'à une certaine taille seulement : chez le mâle ne dépassant pas 20 mm de large et chez la femelle ne mesurant pas plus de 12 mm de large (HOESTLANDT, 1940 ; 1948). Le mâle décroche donc son abdomen à une certaine époque, assez précoce, de sa vie ; la femelle le décroche bien avant la mue de puberté.

Il faudrait fixer à quelle mue, pour chaque espèce, se réduit le système d'accrochage chez le mâle.

Mentionnons un autre exemple : celui des Gecarcinidae où toutes les espèces connues d'un genre ont un dispositif sternal d'accrochage et où toutes les espèces de tel autre genre en sont dépourvues. Il faut toutefois noter que, même chez les espèces dotées de protubérances sternales, le dispositif n'est guère ou pas du tout fonctionnel car — au moins sur le matériel que nous avons vu — les fossettes correspondantes sont rudimentaires ou absentes. Il serait souhaitable de vérifier ces observations sur des spécimens mâles de petite taille.

V. L'APPAREIL D'ACCROCHAGE CHEZ LA FEMELLE

Contrairement à ce qu'ont écrit certains carcinologistes, l'appareil d'accrochage de l'abdomen qui existe chez la jeune femelle ne disparaît pas brutalement après une certaine mue mais, au con-

traire, persiste après la mue de puberté et même lorsqu'il y a pleine maturité sexuelle. Nous avons vu de nombreux cas de femelles ovigères portant encore un crochet sternal, plus ou moins atrophié ou modifié.

Les deux éléments, sternal et abdominal, sont pareillement conformés et croissent de la même façon chez la femelle comme chez le mâle, jusqu'à une certaine étape de la vie. La femelle tient son abdomen « boutonné » pendant une partie de son développement post-larvaire, pendant sa vie pré-pubérale. Tant que l'abdomen femelle croît avec le même taux que l'abdomen mâle et a, de ce fait, la même morphologie, il n'y a aucune différence entre mâle et femelle dans l'état de développement et dans la position des deux parties du dispositif d'accrochage.

Lorsque la croissance relative de l'abdomen de la femelle s'amplifie (par allométrie), avec un taux de croissance en largeur supérieur à celui du sternum thoracique, la coïncidence entre crochet sternal et fossette abdominale devient impossible. L'accrochage ne peut plus se réaliser. Pendant un certain temps toutefois, la distance entre les crochets demeure proportionnelle à l'écart entre les fossettes (croissance isométrique : cf. *Callinectes sapidus* Rathbun : pl. 24, fig. 1, 2). KOLLMANN (1937) a bien étudié chez *Carcinus maenas* les étapes du processus. Une coïncidence transversale persiste assez longtemps : les fossettes qui, normalement, auraient dû être entraînées par l'élargissement de l'abdomen et donc dû dépasser latéralement les crochets, abandonnent le bord de l'abdomen et reculent vers la ligne médiane : cf. *Chlorinoides longispinus* (de Haan) (pl. 17, fig. 5) ; *Tritodinaea horvathi* Nobili (pl. 13, fig. 8). L'accrochage est encore possible. Dans le sens longitudinal, les fossettes sont ramenées vers l'avant par l'allongement de l'abdomen, et il arrive un stade où elles dépassent les crochets.

L'abdomen élargi peut être « boutonné » aussi longtemps que les femelles se trouvent entre deux tailles à peu près fixes, qui sont susceptibles d'être déterminées pour chaque espèce ; à une taille un peu plus élevée, l'accrochage n'est plus qu'exceptionnel ; au-delà d'une taille donnée (taille extrême d'accrochage), l'accrochage devient impossible pour l'une des raisons suivantes : a) l'écart entre les deux éléments ne permet plus la coïncidence ; b) les pléopodes se sont beaucoup développés et empêchent l'application du pléon ; c) il y a défaut de développement des crochets ou des fossettes ; d) plusieurs de ces causes peuvent intervenir simultanément. A l'intérieur d'une même espèce, la taille à laquelle l'abdomen femelle ne s'accroche plus est variable ; les différences individuelles sont importantes. Ce phénomène est normal puisqu'il existe des différences dans les proportions des adultes. Mais les tailles extrêmes permettant encore l'accrochage et la taille à laquelle ce dernier devient impossible peuvent être calculées statistiquement et sont spécifiques.

C'est PÉREZ (1928a ; 1928b ; 1929a ; 1929b ; 1929c) qui a défini la mue de puberté chez la femelle par le décrochage de l'abdomen : l'abdomen se décolle du plastron sternal ; peu après, les pléopodes perdent leur aplatissement et acquièrent une pilosité développée. La mue de puberté n'est pas aisée à déterminer chez les mâles. Il est probable que, chez les espèces où, dans le sexe femelle, la mue de puberté est la dernière, il en va de même pour le sexe mâle.

DÉMEUSY et VERNET-CORNUBERT (1955) définissent, chez *Carcinus maenas* (Linné), la mue de puberté comme étant celle où se produit le premier accouplement et notent que, seul, le décrochage de l'abdomen coïncide de façon péremptoire avec la première copulation : le décrochage de l'abdomen est l'indice capital pour situer la mue de puberté.

HARTNOLL (1965, p. 144) pense que la disparition de l'appareil d'accrochage chez la femelle fournit un excellent indice que la mue de puberté est atteinte : cela est d'autant plus valable pour les Crabes Grapsoides étudiés par cet auteur, chez lesquels cette mue ne s'accompagne pas toujours de changements importants dans la morphologie et n'est pas spécialement marquée.

Les recherches de PÉREZ (1933a ; 1933b) et de VERNET-CORNUBERT (1958) chez *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) nous apprennent que les petites femelles juvéniles présentent un appareil d'accrochage analogue à celui des mâles ; puis, cet appareil régresse progressivement au cours des différentes mues que vont effectuer les femelles ; les boutons thoraciques persistent, atrophiés, non fonctionnels ; brusquement, à une mue qui les fait passer à la forme adulte, ovigère, l'appareil disparaît complètement.

Chez *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), les caractères sexuels de la femelle se différencient bien avant la mue de puberté et il y a dissociation des caractères de la puberté ; ainsi, le décrochage de l'abdomen se produit à une très petite taille, à environ 12 mm de large (HOESTLANDT, 1940 ; 1948).

L'appareil d'accrochage, devenu inutile, ne disparaît pourtant pas toujours complètement. Nous avons observé chez beaucoup de Crabes, appartenant à des groupes très divers, des crochets persistant chez des femelles matures de grande taille et même chez des femelles portant une ponte.

Il est intéressant d'observer l'évolution du crochet, toujours situé sur le sternite 5, et sa position par rapport à la vulve qui s'ouvre sur le sternite 6. Crochet et vulve sont parfois très proches. C'est le cas par exemple dans le genre *Dorippe* Weber où, chez la femelle, la vulve et le crochet se trouvent presque côte à côte (cf. pl. 25, fig. 8, 9). Dans le genre *Calappa* Weber, une femelle certainement pubère, de 54×70 mm (pl. 24, fig. 3), montre des crochets encore bien développés et des fossettes correspondantes encore visibles : les éléments sternaux et abdominaux se placent presque en face mais l'accrochage ne peut avoir lieu par suite de leur caractère vestigial ; de plus, les pléopodes épais empêchent l'accolement de l'abdomen contre la paroi sternale.

Une femelle ovigère de *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), de $23,4 \times 34$ mm (pl. 24, fig. 4, 5), possède une paire de crochets encore bien arrondis et saillants, cachés par l'abondante masse d'œufs.

Chez une femelle d'*Hexapus sexpes* (Fabricius) s.l., à abdomen élargi et pléopodes lamelleux, des crochets déformés persistent sur le sternite 5 au-dessus de larges vulves ; des fossettes sont à l'état vestigial sur le sixième segment : l'accrochage ne peut s'effectuer (pl. 24, fig. 6).

Dans la plupart des cas, le crochet ne se conserve pas tel quel et devient vestigial. Ainsi, chez *Atelecyclus* Leach, deux faibles crochets persistent à la base du sternite 5, non loin des vulves qui s'ouvrent au sommet du sternite 6.

Dans d'autres cas, le crochet se transforme en une saillie de forme aberrante. Ainsi, chez *Plagusia glabra* Dana, dont le mâle porte une paire de crochets gros et cornés (pl. 18, fig. 9), la femelle ovigère (pl. 18, fig. 10, 11) montre une suture 5/6 proéminente, avec une énorme expansion qui touche presque la vulve ; il n'y a pas de fossette à la face inférieure du large abdomen.

Chez d'autres espèces, le crochet sternal se transforme en bourrelet chez les femelles pubères. C'est par exemple le cas de *Bellia picta* H. Milne Edwards, où une femelle ovigère offre un bourrelet corné sur la suture 5/6, juste au-dessus de la grosse vulve (fig. 39C).

Ces quelques exemples de crochets persistant, de façon plus ou moins modifiée, chez des femelles ayant atteint une pleine maturité sexuelle, doivent être cependant assez peu répandus. En règle générale, les deux éléments de coaptation tendent à disparaître complètement : par exemple, *Dacryopilumnus eremita* Nobili (pl. 25, fig. 7) où les crochets ont complètement disparu au-dessus des énormes vulves.

VI. LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE CHEZ LES FEMELLES. FORMATION D'UNE CAVITÉ INCUBATRICE

On sait que chez les Brachyours, à partir d'une certaine taille, l'abdomen des femelles acquiert une grande largeur qui contraste avec l'étroitesse de l'abdomen mâle. Le sternum thoracique subit également des modifications au cours de la croissance de la femelle et il constitue, lui aussi, un caractère sexuel important. De façon générale, chez le mâle c'est seulement dans la région médiane que le plastron sternal est creusé d'une gouttière longitudinale, relativement étroite, où se logent les deux paires de pléopodes sexuels. Sur cette gouttière se rabat l'abdomen, sensiblement de même forme et même taille que cette dernière, donc le plus souvent peu large et qui est, dans la plupart des cas, maintenu fixé à la paroi sternale par un système d'accrochage.

Chez la femelle immature de petite taille, l'aspect est grosso modo celui du mâle. A une certaine étape de la croissance, l'abdomen de la femelle commence à s'accroître, beaucoup plus que dans le sexe mâle. L'abdomen femelle s'accroît proportionnellement beaucoup plus vite que les dimensions du corps.

La croissance allométrique, en particulier celle des organes sexuels, a été largement étudiée chez les Brachyours, principalement par PÉREZ (1929a ; 1929b ; 1933a ; 1936) ; TEISSIER (1928 ; 1933a ; 1933b ; 1934a ; 1934b ; 1935a ; 1935b ; 1936a ; 1936b ; 1936c ; 1937a ; 1937b ; 1938 ; 1948 ; 1955) ; HUXLEY (1932 ; 1936 ; 1950) ; DRACH (1933 ; 1934 ; 1936 ; 1939) ; HUXLEY et TEISSIER (1936) ; GUILLAUME, THIBAUD et TEISSIER (1963).

Les changements dans l'allure de croissance correspondent à certaines étapes, à certaines mues critiques : mue de prépuberté et mue de puberté.

La mue de puberté (nommée mue imaginale) marque généralement le passage à la maturité sexuelle et donne au Crabe les caractères morphologiques définitifs de son sexe.

La maturité sexuelle est atteinte quand le Crabe entre dans l'étape d'intermue au cours de laquelle il devient apte à copuler, c'est-à-dire quand ses gonades sont mûres. Chez le mâle, le critère de la maturité se reconnaît facilement à la présence de spermatozoïdes dans les canaux déférents. Mais il n'y a pas toujours coïncidence entre la maturité des gonades et la mue de puberté, même chez les Oxyrhyncha où cette dernière s'accompagne de changements morphologiques très importants, affectant notamment les chélipèdes (HARTNOLL, 1963).

Chez la femelle, tout se passe bien différemment car la copulation peut avoir lieu alors que les ovaires sont immatures et l'ovulation se produire longtemps après l'accouplement. Divers auteurs ont montré que, chez *Carcinus maenas* (Linné), plusieurs mois pouvaient s'écouler entre la mue de puberté et la première ponte. Il n'y aurait pas de liaison entre la mue de puberté et l'activité génitale, l'apparition des caractères sexuels ne dépendrait pas des gonades.

De même, chez *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards), HOESTLANDT (1948) n'a pas trouvé de corrélation manifeste entre la mue de puberté et l'activité génitale.

La mue de puberté des femelles est généralement très marquée, car elle entraîne des modifications de l'abdomen, du sternum thoracique, des pléopodes. Mais, parfois, elle est moins manifeste, par exemple chez certains Grapsidae, comme *Aratus pisoni* (H. Milne Edwards) où les seules structures qui montrent un changement accusé sont les pléopodes (HARTNOLL, 1965). La mue de puberté peut être considérée comme le départ de la maturité sexuelle chez la femelle. Avant cette mue, la copulation peut être empêchée par des facteurs physiques : par exemple chez les Majidae, les vulves ne s'ouvrent largement qu'à la mue de puberté. Chez les Grapsidae, c'est par une autre voie (présence d'un opercule vulvaire) qu'est inhibé l'accouplement à certaines périodes. Il y a donc, en général, corrélation entre mue de puberté et maturité sexuelle. Les Pinnoteridae font exception, les femelles copulant de façon très précoce et accomplissant ensuite plusieurs mues, dont la mue de puberté (CHRISTENSEN et McDERMOTT, 1958). De nombreuses études sont encore nécessaires pour saisir l'évolution et les séquences des stades immatures, de la mue de prépuberté, de la mue de puberté, de la maturité sexuelle, de la copulation. Les Brachyours que nous venons d'évoquer apparaissent encore plus complexes qu'on ne le pensait.

A la mue de puberté, les différences entre mâle et femelle prennent toute leur accentuation : l'abdomen femelle s'est considérablement élargi, parfois aussi s'est allongé, de sorte qu'il masque une grande étendue du plastron, les quatre paires de pléopodes ovifères sont pleinement développées et ornementées (cf. DRACH, 1933). La cavité sterno-abdominale s'est aussi transformée. L'ensemble de la paroi thoracique s'excave plus ou moins profondément, ce qui entraîne la disparition de l'étroite cavité primitive. La surface sternale perd l'ornementation qui pouvait exister précédemment et devient lisse. Dans les cas où l'abdomen acquiert un maximum de développement, c'est pratiquement la totalité du sternum thoracique qui devient cavité sterno-abdominale : commençant sur le pourtour du plastron, près de la base des pattes, à savoir de ses bords latéraux vers le centre se produit une déclivité régulière. Ainsi peut se former une cavité incubatrice : l'abdomen en forme de large cuillère, convexe du côté dorsal, concave du côté ventral, se rabat sur le thorax, lui-même concave, et recouvre presque tous les sternites et, parfois, aussi la région antéro-ventrale du corps. Dans la vaste cavité ainsi constituée, la ponte accrochée aux pléopodes trouve un abri. PÉREZ (1929a) a bien observé, chez *Macropodia rostrata* (Linné), que les œufs sont portés exclusivement par les endopodites des pléopodes et que les exopodites, en lames arquées de même courbure que l'abdomen, « garnis sur leurs deux bords d'une riche frange de soies plumeuses, forment simplement une sorte de cage à claire-voie contribuant à protéger la ponte ».

Une cavité incubatrice se trouve chez de nombreux Crabes. Dans la plupart des cas, l'abdomen demeure libre, ainsi que plusieurs auteurs l'ont montré, notamment chez les Majidae. Plusieurs autres familles de Brachyours, qui ont atteint un certain niveau évolutif, possèdent une cavité incubatrice similaire à celle des Majidae.

Nous avons vu précédemment que nombre de Leucosiidae étaient dotés d'une cavité incubatrice encore plus perfectionnée. La cavité sterno-abdominale s'est très profondément creusée ; l'abdomen, dont les segments 3 à 6 se sont soudés, forme une calotte sphérique et bombée. Cette dernière vient au contact du pourtour sternal, qui se soulève parfois en une sorte de muraille (muraille épisternale), et les deux parties se joignent si intimement qu'il se produit un début de soudure ; l'adhérence est telle que l'observateur ne peut détacher l'abdomen sans le briser. Dans d'autres genres, l'abdomen forme un couvercle muni d'un rebord qui entre comme dans une boîte à l'intérieur de la cavité, dont le bord cilié constitue une protection. Découvert par DRACH (1955), le canal spécial qui met la cavité en communication avec la chambre branchiale permet d'expliquer, sur le plan physiologique, la possibilité de la fermeture complète de la cavité incubatrice.

Le dimorphisme sexuel de l'abdomen est peu important chez les espèces primitives de Crabes. Nous avons souligné combien il était réduit chez les genres à cavité sterno-abdominale absente ou rudimentaire. Dans ce cas, la croissance allométrique de l'abdomen femelle est, par rapport au reste du corps, faiblement majorante.

En ce qui concerne les formes plus évoluées, chez la femelle, l'abdomen montre, par rapport au reste du corps, une croissance allométrique fortement majorante pendant la phase de prépuberté, un accroissement important à la mue de puberté, et une allométrie seulement faiblement majorante après la puberté (quand la mue de puberté n'est pas la dernière) : l'abdomen devient beaucoup plus grand que chez le mâle. La différence dans le taux de croissance entre abdomen mâle et abdomen femelle prend alors toute sa signification. On peut mettre en liaison le fort accroissement de l'abdomen femelle avec la fonction qu'il assure : la protection de la ponte. La croissance de l'abdomen femelle est conjuguée avec celle du sternum. Il est facile d'imaginer qu'une croissance disproportionnée pourrait affecter l'efficacité du processus. Cependant, nous l'avons mentionné, l'abdomen grandit considérablement chez certains Pinnoteridae (par exemple chez *Pinnixa* White : pl. 24, fig. 7, 8), jusqu'à recouvrir toute la face ventrale, y compris les yeux (par exemple, dans le genre *Fabia* Dana).

Plusieurs travaux ont été consacrés à la croissance relative de *Pinnoteres pisum* (WILLIAMS et NEEDHAM, 1938) et, plus précisément, à la transformation de l'abdomen chez la femelle (NEEDHAM, 1950). On connaît maintenant les centres de croissance pendant les périodes de croissance accélérée : ce centre se situe d'abord dans le sixième segment, puis dans le telson, c'est-à-dire distalement. A un certain moment se produit une limitation de la croissance car un accroissement du telson pourrait gêner le mouvement des pattes-mâchoires. Ainsi, chez certains Pinnoteridae (*Pinnoteres pisum*), la croissance de l'abdomen se réduit, tandis que chez d'autres elle continue et il n'y a pas de régression (*Fabia*).

Chez *Carcinus maenas*, DAY (1935 ; 1936) a montré que le centre de croissance se trouvait dans le troisième segment abdominal chez les Crabes non sexués ; à la maturité, dans le sixième segment. Au cours de la croissance de l'abdomen, les différences sexuelles apparaîtraient d'abord dans le sixième segment et ne se manifesteraient pas dans les segments proximaux avant la maturité sexuelle. La croissance du centre distal augmente beaucoup à partir du moment où les différences touchant les appendices sexuels commencent à se faire jour ; à la maturité sexuelle, la croissance du segment six est supérieure à celle de l'ensemble de l'abdomen : on peut mettre en corrélation le gradient de croissance de ce segment abdominal et les phases du développement sexuel.

Le dimorphisme sexuel de l'abdomen traduit la différence de fonction des pléopodes sexuels chez le mâle et la femelle. Les pléopodes mâles ne grandissent que dans certaines limites ; corrélativement, la cavité sterno-abdominale qui les loge, ainsi que l'abdomen mâle qui les recouvre, montrent un taux de croissance beaucoup moins élevé que chez la femelle. Le parallélisme de croissance qui existe entre mâle et femelle disparaît, tout au moins pour des caractères particuliers, à une certaine étape de la vie de l'individu. La croissance allométrique de l'abdomen femelle, jusqu'à la formation d'une cavité incubatrice, est l'expression d'une adaptation. On peut la comparer à la croissance des chélipèdes chez le mâle, qui, sur le plan adaptatif, est du même ordre. Le dimorphisme sexuel des pinces entre mâles et femelles est une réponse adaptative à l'usage très important qu'en fait le mâle : notamment, combat, rites gestuels, maintien de la femelle pendant la copulation. A considérer la croissance privilégiée d'un organe, l'énorme pince des *Uca* mâles (hétérochélie extrêmement accusée), qui sert aux contacts intraspécifiques et interspécifiques, est comparable à la vaste cavité incubatrice dont

sont nantis certains Crabes femelles (et, parmi eux, justement les *Uca*, chez lesquels, toutefois, la totalité de la ponte est loin d'être abritée).

Le mode de croissance de certains organes pourra donc être utilisé au même titre qu'un caractère morphologique et la relation d'allométrie au cours des étapes de la croissance fournira un indice du stade évolutif.

On sait que la notion d'allométrie est très utile pour la comparaison des formes locales, des races. Les différences dans la croissance des formes locales, à l'intérieur d'une même espèce (dimorphisme de taille), sont le plus souvent l'expression de différences génétiques mais peuvent parfois être dues aux conditions d'environnement qui existent dans divers points de l'aire de distribution. Il arrive donc que les adultes d'une même taille aient des proportions très différentes ; l'existence d'un polymorphisme naturel nécessite une analyse quantitative, biométrique, très fine (Bocquet, 1953). Drach (1934) a bien montré chez *Carcinus maenas* que, lorsque les femelles approchent de leur maturité génitale, deux tailles d'abdomen sont possibles, selon que la mue de puberté a eu lieu ou non. Pour un groupe de femelles de mêmes dimensions céphalothoraciques, « la construction d'une courbe de fréquence relative à la largeur des somites abdominaux montre deux sommets bien caractérisés » (*loc. cit.*, p. 1939). L'existence de cette bimodalité caractérise ce que Teissier et Drach ont appelé « discontinuité » de croissance. L'étude des relations d'allométrie permet de définir avec plus de précision les caractères distinctifs entre des formes étroitement apparentées.

Par exemple, aucun Corystoidea ne possède de cavité incubatrice ; bien au contraire, le dimorphisme sexuel est souvent peu marqué.

Chez les Oxystomata, les familles les plus primitives, telles que les Calappidae, ont un abdomen peu élargi chez la femelle pubère. Les Dorippidae offrent une semi-cavité incubatrice (*cf.* pl. 25, fig. 8, 9). En revanche, dans la famille des Leucosiidae, évoluée à maints égards, est présente une cavité incubatrice, peu développée encore dans certains genres primitifs (*Pariphiculus* : pl. 15, fig. 8, 9) et parvenue à un maximum de développement dans d'autres genres (*Leucosia* : pl. 25, fig. 10, 11).

De nombreux genres de Majidae ont une cavité incubatrice, par exemple : *Maja*, *Macropodia*, *Pleistacantha*.

Les Parthenopidae n'ont généralement pas un abdomen développé de façon très importante chez les femelles, et la ponte déborde largement. Chez une *Cryptopodia fornicata* (Fabricius) de 38 × 60,5 mm (pl. 1, fig. 4), le bouton-pression est encore présent dans ses deux parties mais non efficace ; en plus, deux encoches intersegmentaires entre les segments abdominaux 6-5 et 5-4 correspondent à deux nodosités sternales, qui encadrent nettement le pléon.

Chez les Parthenoxystomata, l'abdomen femelle remonte assez en avant et il est bien encastré, la surface lisse de la cavité sterno-abdominale contrastant avec les bords plus ou moins corrodés du sternum. Chez *Aethra scruposa* (Linné), *Osachila imperialis* Sakai et *O. japonica* Sakai, le bord du sixième segment abdominal de la femelle offre à mi-hauteur une concavité accentuée à laquelle correspond une saillie sternale. Chez *Hepatus*, des proéminences sternales viennent en correspondance avec des encoches intersegmentaires entre les segments abdominaux 6-5 et 5-4. Les femelles des Parthenoxystomata montrent donc des formes correspondantes mais, au-delà d'une certaine taille lorsque les pléopodes s'épaississent, il ne peut plus y avoir coaptation ; chez les femelles ovigères, la ponte déborde de part et d'autre.

Chez les Portunidae, l'abdomen des femelles s'accroît parfois beaucoup sous forme d'une lame large, peu concave, et la ponte n'est que moyennement protégée.

Aucun genre de Xanthidae ne possède une cavité incubatrice comparable à celle des Majidae ou des Leucosiidae. L'abdomen femelle demeure assez étroit chez les formes primitives (*Carpilius*, *Actumnus*), s'élargit chez d'autres, plus avancées. Ainsi, nous avons remarqué chez un certain nombre de Xanthidae la tendance à la formation d'une cavité, petite mais bien close. Dans le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, une assez vaste partie du plastron sternal s'excave, perd son ornementation, se délimite par un bord net : une véritable cavité est formée et, dessus, vient s'encastrer l'abdomen élargi. Chez la femelle pubère, les pléopodes lamelleux et sétifères sont complètement enfermés. Le stade de véritable cavité incubatrice, avec toute la ponte protégée, n'est pas atteint (pl. 24, fig. 4, 5) mais la tendance se manifeste très nettement.

De nombreuses familles de Crabes développent chez la femelle mature un très large abdomen : ce sont notamment les Pinnoteridae (parfois à un stade extrêmement prononcé), les Ocypodidae, les Grapsidae, les Gecarcinidae, les Palicidae.

Les Hymenosomatidae femelles (pl. 24, fig. 10) possèdent une cavité incubatrice parfaitement formée : la surface sternale se décalcifie, jusqu'à n'être qu'une membrane, et se creuse profondément ; l'abdomen s'élargit au maximum. La ponte est complètement protégée.

La présence d'une cavité incubatrice est un caractère apomorphe dont on ne peut sous-estimer l'intérêt pour la taxonomie brachyouriennne. En suivant la classification de BALSS (1957), on constate immédiatement que la cavité incubatrice caractérise les groupes de Crabes évolués.

VII. TENDANCE DE LA PREMIÈRE PAIRE DE PLÉOPODES SEXUELS À SORTIR DE LA CAVITÉ STERNO-ABDOMINALE ; RAINURES ET « TRANCHÉES » STERNALES

Chez les Brachyours, la cavité creusée dans le sternum thoracique et qui reçoit l'abdomen, abrite les pléopodes. Font exception à cette règle certaines formes que l'on incline actuellement à séparer des vrais Crabes, c'est-à-dire les Raninoidea (Gymnopleura). En effet, presque tous les Raninidae ont un abdomen dans le prolongement du corps dont, seuls, sont repliés les segments tout à fait postérieurs. Les deux premiers tergites abdominaux, souvent élargis et bien calcifiés, ainsi que plusieurs des suivants sont visibles dans une position dorsale de l'animal : il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale ; les longs pléopodes sexuels de la première paire et même ceux de la deuxième paire sont en grande partie à découvert. Évidemment, chez ces Raninidae un appareil d'accrochage de l'abdomen ne peut exister puisqu'il n'y a pas application du pléon contre la paroi sternale. C'est, parmi les genres que nous connaissons, le cas de *Ranina* Lamarck, *Raninoides* H. Milne Edwards, *Ranilia* H. Milne Edwards, *Cyrtorhina* Monod, *Notosceles* Bourne. Un repliement un peu plus avancé s'ébauche chez *Cosmonotus* Adams et White. Il faudrait voir la disposition chez *Notopoides* Henderson et *Symethis* Weber.

Un genre de Raninidae, au moins, *Lyreidus* de Haan, se distingue : en effet, ne sont dorsaux que les deux premiers segments abdominaux, tout le reste de l'abdomen se rabattant contre le mince sternum. Un appareil d'accrochage (pl. 22, fig. 6, 7) est présent et les pléopodes sont complètement protégés sur toute leur longueur.

Chez les Brachyours vrais, sauf aux stades les plus primitifs, se forme une véritable cavité abdominale, dans laquelle se logent les pléopodes sexuels. Or, chez certains Crabes évolués, spécialisés, une tendance se manifeste dans le sexe mâle : la sortie des pl1 hors de la cavité et, dans certains cas, l'apparition de tranchées sternales particulières pour les contenir, qui représentent comme un complément à la cavité sterno-abdominale longitudinale médiane. C'est ce que nous nous proposons d'étudier maintenant.

Dans les premiers niveaux évolutifs des Brachyours vrais, la paroi sternale thoracique est peu excavée et aucun bord ne se délimite à sa surface : il n'y a pas une véritable différenciation destinée à accueillir l'abdomen. Une simple déclivité, pas de pourtour marqué : c'est le cas par exemple des genres *Corystes* (pl. 9, fig. 1), *Pseudocorystes* (fig. 20B). Quand la cavité commence à se former, comme chez *Nautilocorystes* (fig. 20C), *Peltarion* (fig. 20D), *Bellia*, celle-ci n'est pas totalement close : la cavité qui reçoit les segments abdominaux n'occupe que la partie postérieure du plastron, et son extrémité antérieure ne se trouve pas recouverte par l'abdomen car ce dernier se présente comme une lame très courte. Le système bouton-pression étant absent ou non fonctionnel, l'abdomen reste replié contre le thorax sans qu'il y ait fixation. Les premiers pléopodes sexuels mâles des Crabes ainsi conformés sont généralement courts, épais, parfois à apex sclérifié, garnis d'une faible ornementation, en résumé peu vulnérables. A notre connaissance, peu de genres de Crabes offrent une telle disposition.

Chez la plupart des Crabes, la cavité sterno-abdominale est bien développée, souvent profonde, délimitée par un rebord accusé et close de toutes parts. La surface lisse de la partie excavée contraste avec la surface ornementée (granuleuse, corrodée, spinuleuse, etc.) de la partie plus ou moins plane du plastron. Un appareil d'accrochage maintient l'abdomen du mâle et de la femelle impubère contre le plastron et les pléopodes sont complètement enfermés à l'intérieur de la cavité.

En règle générale, on observe une correspondance rigoureuse entre la cavité sternale et l'abdomen. La cavité a les dimensions, la forme, la capacité, de l'abdomen ; sa croissance au cours des mues suit celle de l'abdomen (pour la formation de la cavité incubatrice, voir p. 159-163).

Souvent, la cavité se coapte, par sa tranche, avec les bords de l'abdomen : l'emboîtement des bords sinueux de l'abdomen avec des ornements correspondants sur la lisière de la cavité est plus ou moins prononcé. L'ensemble donne l'impression d'un modelage réciproque. Le bord de la cavité n'est marqué, souvent, que par l'interruption de l'ornementation qui orne le reste du plastron ; mais, parfois, il est délimité par une ligne granuleuse, par une rangée de crêtes (*Chlorinoides barunai* : pl. 16, fig. 7), par une frange sétifère, etc. Le sommet de la cavité sternale est souvent entouré par une crête arquée : c'est le cas de nombreux Majidae (cf. pl. 16), de Grapsidae (cf. pl. 20) et d'Ocypodidae (cf. pl. 18). Un certain nombre de dispositifs concourent ainsi à circonscrire la cavité sternale.

Chez certaines espèces sont remarquables la correspondance entre cavité et abdomen, ainsi que l'arrangement des pléopodes dans l'espace qui leur est réservé. Par exemple, chez *Callinectes* (pl. 13, fig. 8), sur un large plastron, les derniers segments extrêmement étroits de l'abdomen s'insèrent dans une mince rainure ; les pléopodes sexuels sont serrés l'un contre l'autre, s'incurvent ou restent rectilignes sur toute leur étendue et tiennent place dans l'étroite gouttière. En revanche, chez certains Majidae, les segments terminaux de l'abdomen sont considérablement élargis et trouvent un logement de taille similaire, agrandi avec la même amplitude ; parallèlement, les pl1 s'incurvent vers l'extérieur et divergent fortement à leur extrémité, tout en demeurant à l'intérieur de la cavité. Il existe une telle concordance, un tel ajustement, que l'ensemble plastron + abdomen forme une surface régulière continuant la courbure du corps. Nous avons vu quel degré de coaptation pouvaient atteindre les Leucosiidae, aussi bien chez le mâle que chez la femelle pubère.

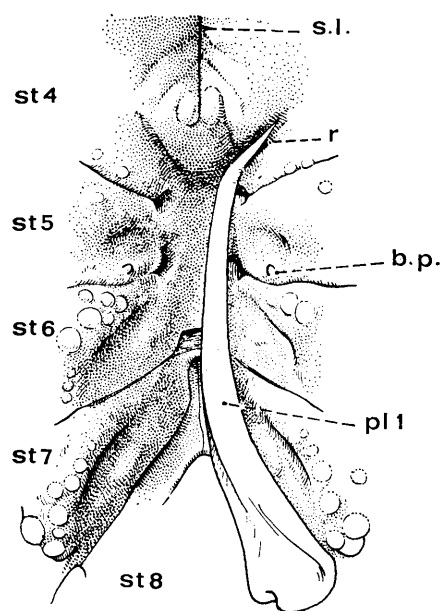
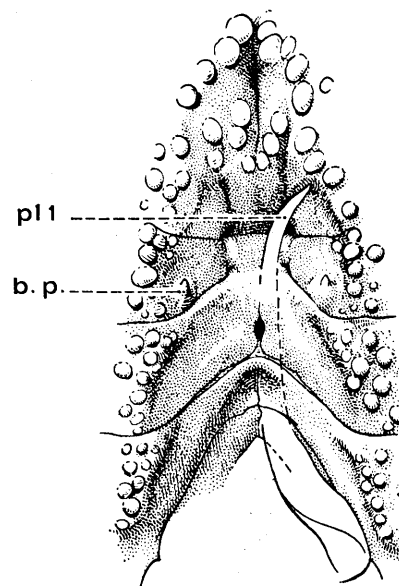
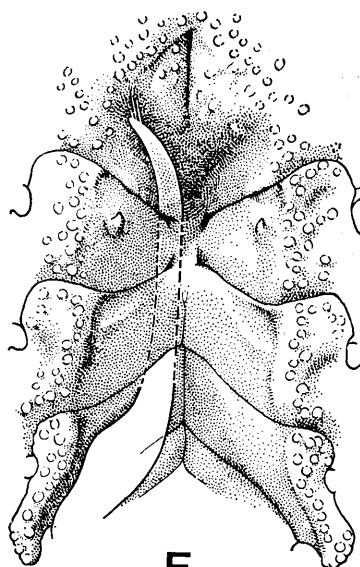
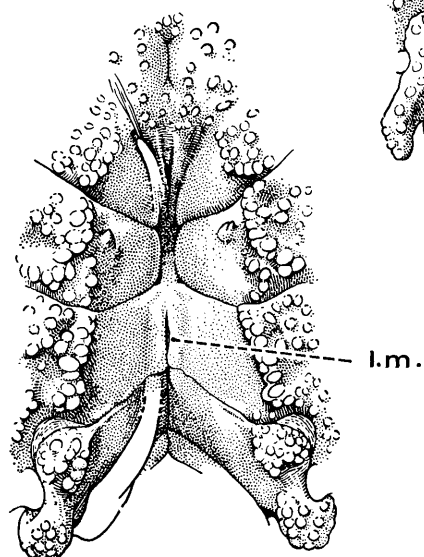
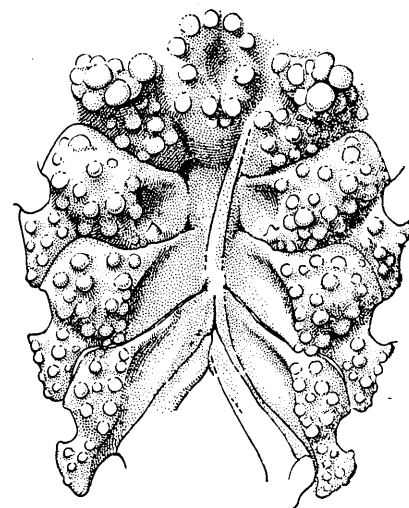
La disposition rencontrée chez la majorité des Brachyours laisse à penser que les pléopodes sexuels trouvent un abri dans la cavité sterno-abdominale bien close.

Il existe quelques cas où les pléopodes mâles 1 sont logés dans une cavité sterno-abdominale profonde, recouverte par un abdomen « boutoné » par un système bouton-pression et où, pourtant, ces appendices offrent une partie découverte. Ainsi, *Paracleistostoma cristatum* de Man (pl. 26, fig. 4, 5) possède un cinquième segment abdominal fortement concave sur ses bords : on aperçoit donc une bonne portion des appendices sexuels. Chez *Scopimera proxima* Kemp (pl. 26, fig. 6), il y a un tel rétrécissement au niveau du quatrième segment abdominal qu'une large partie des pléopodes 1 est visible de part et d'autre.

Il arrive, en outre, que la cavité, pourtant bien conformée, ne soit pas interrompue par un bord antérieur, ne se trouve pas fermée en avant et se prolonge au-delà du telson par une dépression. C'est le cas par exemple chez certains Xanthidae (*sensu* BALSS), où la cavité se poursuit en avant du telson par une zone excavée, de contour plutôt triangulaire, très nette : genres *Glyptoxanthus* (fig. 23B), *Euxanthus* (fig. 23A), etc. Une disposition un peu similaire caractérise les Parthenoxystomata (cf. GUINOT, 1966-1967 ; 1976). Il y a, en avant du telson, une gouttière axiale lisse, creusée à la surface du sternite 4 : assez courte et losangique chez *Aethra scutata* Smith, profonde, lancéolée et sillonnée longitudinalement chez *Osachila stimpsoni* Studer, peu excavée mais allongée chez *Osachila tuberosa* Stimpson, se prolongeant presque jusqu'à la pointe sternale chez *Hepatus*. La cavité ne se termine pas là où se rabat le telson. Deux types d'explication pourraient être donnés : a) l'abdomen s'est raccourci par rapport à un réceptacle initial ; b) cette disposition exprimerait, au contraire, une « préfiguration » de l'allongement de l'abdomen.

Chez de nombreux Leucosiidae, la cavité sterno-abdominale n'est pas délimitée par un rebord et se prolonge, jusqu'à la pointe antérieure du plastron et jusqu'entre les mxp3 chez les femelles. Chez

FIG. 35 A-E. — Trichiinae : cavité abdominale (abdomen enlevé) chez le mâle, sutures sternales et premier pléopode sexuel *in situ*, dont l'apex, logé dans une rainure, déborde du telson. (La pilosité n'a pas été représentée).
 A, *Trichia sakaii* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, SERÈNE det. (MP) (× 4,5). (Soies terminales du pl1 non figurées).
 B, *Trichia horiui* (Miyake), ♂ 31 × 41,5 mm, Western Australia, Hamburg S.W. Australia Exp., BALSS det. *Zalasia dromiaeformis* de Haan (ZMH) (× 2,8).
 C, *Banareia australis* (Ward), paratype, ♂ 25 × 35 mm, Queensland, Lindeman Island (BM 1940.2.23.2) (× 3,2).
 D, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, Sakai det. (coll. T. SAKAI) (× 3,6) : le pl1 est cassé à son extrémité.
 E, *Calvactaea tumida* (Ward), paratype, ♂ 11 × 13,6 mm, New South Wales, Port Jackson (AM-P10632) (× 8).
 Pour les abréviations, voir p. 297-298.

**A****B****E****C****D**

le mâle, comme l'abdomen s'insère entre les flancs surélevés du plastron, la cavité demeure bien fermée ; il arrive même que les pléopodes 1 soient logés dans une rainure supplémentaire creusée, de part et d'autre, au fond de la cavité sternale (par exemple, *Lithadia cariosa* : pl. 15, fig. 6).

Dans le genre *Daira* (fig. 21C), on observe sur la paroi sternale, au-dessus du telson, comme une empreinte ogivale, dans la continuité de l'abdomen : c'est comme si la cavité se prolongeait, sans s'excaver, au-delà de l'abdomen.

Chez *Dairoides* (fig. 27A, A'), la cavité s'élargit en avant et un large espace lisse, seulement sillonné transversalement, se trouve entre le telson et la zone ornementée, en forme de triangle, qui remonte entre les chélipèdes.

Dans ces quelques cas concernant des familles différentes, la cavité sterno-abdominale n'est donc pas délimitée par un bord antérieur ; cependant, les pléopodes sexuels ne semblent pas souffrir d'une protection moindre.

Toutefois, il existe dans des groupes variés une tendance très surprenante des pléopodes de la première paire : la tendance à déborder de la cavité sterno-abdominale, à en sortir, à quitter ce qui semblait être leur abri indispensable.

La « sortie » hors de la cavité sterno-abdominale de l'apex des pl1 s'observe chez les Trichiinae, Crabes xanthoïdes pour la plupart commensaux des Alcyonaires (cf. GUINOT, 1976). La cavité est normalement développée, bien délimitée sur les côtés ; un bouton-pression très efficace fixe le sixième segment abdominal au sternite 5. Mais, de part et d'autre du telson, chaque pléopode laisse émerger sa région apicale : parfois seulement les soies terminales (*Banareia serenei* : fig. 26B ; *B. australis* : fig. 26D, 35C ; *Trichia imajimai*, fig. 34D, 35D), parfois une bonne partie de l'apex (*Trichia sakaii* : fig. 34B, 35A) ; ailleurs, ne dépasse que l'extrémité tout à fait distale (*Trichia hori* : fig. 34A, 35B ; *Calvactaea tumida* : fig. 34E, 35E ; *Banareia palmeri* : fig. 26E).

Une rainure, parfois très prononcée, creusée obliquement dans la paroi sternale, reçoit l'apex plus ou moins effilé de l'appendice sexuel (fig. 34A-E, 35A-E) : c'est là une première protection. Par ailleurs, tous ces Crabes portent une épaisse toison de soies plumeuses qui recouvre tout le corps et, en particulier, la partie laissée à nu des pléopodes. Fait amusant, les carcinologistes n'ont pas remarqué cette particularité des *Trichia* (= *Zalasius*) et des *Banareia* car, en débarrassant les spécimens de leur pilosité pour les observer, ils ont coupé l'extrémité laissée à nu des pléopodes ; ayant ainsi tronqué le pl1, ces mêmes auteurs en ont donné des figures inexactes, avec apex tronqué, glabre, ne correspondant nullement à la réalité (par exemple, TAKEDA et MIYAKE, 1968b, fig. 2, pour *Calvactaea tumida* ; 1969b, fig. 2, a, b, pour *Trichia imajimai*).

Cette tendance du premier pléopode à sortir de la cavité abdominale apparaît comme une anomalie : c'est en effet la partie amincie, ornementée, donc particulièrement vulnérable, l'apex du pléopode copulateur devant pénétrer dans la vulve de la femelle ou tout au moins déposer le sperme à son entrée, qui va se trouver moins bien protégée. D'ordinaire, quand le pléopode 1 est très long, pour ainsi dire trop développé proportionnellement à la taille de la cavité, il s'infléchit, se replie même complètement (cas des Camptandriinae où le pl1 peut être recourbé à angle droit : cf. pl. 26, fig. 4, 5) ; le pl2, parfois extrêmement allongé (Menippinae *sensu* BALSS), forme des boucles mais demeure dans la gouttière sternale.

Le système d'accrochage de l'abdomen, dont on peut raisonnablement penser qu'il sert, pour une part, à protéger les pléopodes, devient, en quelque sorte, inutile.

Dans l'éventualité d'une cavité sternale encore indifférenciée, d'un abdomen « trop court », il arrive que les pléopodes n'aient pas leur place et restent à découvert : c'est le cas (probable) de *Nautilocorystes* (fig. 20C) où, du reste, l'appareil d'accrochage n'est pas fonctionnel.

Mais la tendance qu'ont les pléopodes à sortir de leur logement existe aussi chez des Crabes évolués.

Nous citerons en passant l'exemple d'une *Sesarma* s.l., *Sesarma sedilense* Tweedie, que SERÈNE et SON (1970, p. 399) viennent de rattacher à un nouveau genre, *Bresidium* : l'apex du pl1, doté d'un processus courbe, de nature sclérifiée, se glisse à l'extérieur par une concavité du telson et devient visible dans sa position naturelle.

Les Brachyours chez lesquels les pléopodes 1 manifestent le plus la tendance à sortir de la cavité sterno-abdominale « normale » sont les Hexapodinae (*sensu* BALSS), que nous avons élevés au rang de famille dans le chapitre traitant du sternum thoracique. Ces Crabes, dépourvus de p5 (fig. 32) et à l'éthologie spéciale (commensalisme), ont une cavité sterno-abdominale profondément excavée et bien délimitée sur les côtés, un système bouton-pression tout à fait fonctionnel. Or, nous l'avons observé chez un *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, chez le mâle la cavité se prolonge dans ses angles antérieurs par deux tranchées obliques, à l'intérieur desquelles se loge l'extrémité des pléopodes 1. Lorsque l'abdomen est fixé au plastron, les soies abondantes qui garnissent le telson et les régions avoisinantes couvrent les tranchées sternales et les pléopodes (fig. 33A) ; mais, lorsque l'on soulève l'abdomen et brosse la pilosité, les pléopodes apparaissent à découvert dans les deux rigoles (fig. 33B).

Chez la femelle, l'abdomen élargi laisse dépasser, en avant du telson, la pilosité de l'extrémité des pléopodes sexuels resserrés (fig. 33C) : quand on soulève l'abdomen et supprime la pilosité environnante, on voit une gouttière qui prolonge en avant la cavité sterno-abdominale (fig. 33D, E ; pl. 4, fig. 6) ; il n'y a pas de tranchées latérales.

Il ressort nettement de tout cela qu'il existe une accommodation aux dimensions des pléopodes sexuels mâles et à leur tendance à diverger, à sortir de la cavité médiane. Il y a mise en place d'un abri, mais il n'est pas recouvert par l'abdomen ; à défaut, la dense pilosité peut servir de protection.

Cette disposition existe chez la plupart des Hexapodidae, à un degré plus ou moins élevé. GORDON (1971, fig. 3) ne figure que de courts « sillons » sternaux chez *Hexapus stebbingi*, tandis que РАТНВУН (1910, fig. 36a) montre chez *Lambdophallus anfractus* de vastes tranchées latérales dans lesquelles repose la partie distale des pléopodes 1 (fig. 33F).

Une révision des Hexapodidae, qui sont mal connus, permettrait de mieux saisir les aspects de ce processus évolutif.

Chez les Retroplumidae, nous avons observé, sur une femelle de *Retropluma* sp. (fig. 30C-E), une rainure creusée dans le plastron sternal en avant du telson et dans laquelle s'engage l'extrémité des pléopodes. Mais il ne semble pas qu'une telle disposition existe chez les mâles de *Retropluma notopus* (Alcock) (*Illustr. Invest.*, pl. 15, fig. 2b) (*cf.* fig. 30F), de *R. plumosa* Tesch (1918a, pl. 2, fig. 1a), ni chez celui de *R. planiforma* Kensley (1969, fig. 3b).

On aboutit à la constatation suivante : lorsque les pléopodes sexuels 1 ont tendance à sortir de la cavité sterno-abdominale, la paroi sternale se creuse pour recevoir la partie découverte de l'appendice copulateur : ce sont les rainures spéciales que nous avons découvertes chez les Trichiinae, les tranchées obliques ou transverses des Hexapodidae. Donc, d'autres parties du sternum thoracique peuvent jouer le même rôle que la cavité abdominale pour abriter les pléopodes sexuels. Par ailleurs, une abondante pilosité se développe et recouvre les extrémités exposées des organes copulateurs.

Un autre Brachyoure, à plastron très élargi et à orifice mâle sternal, donc à un stade évolutif avancé, le genre *Xenophthalmodes* Richters, possède une profonde gouttière qui prolonge, en avant du telson, la cavité sterno-abdominale. Ce genre est généralement rattaché aux Rhizopinae (*cf.* BALSS, 1957, p. 1658) ; nous avons récemment montré (GUINOT, 1969a, notamment p. 698-699), que cette sous-famille était hétérogène et artificielle : ses représentants doivent être distribués dans des groupes différents.

Dans la description de l'espèce type du genre *Xenophthalmodes*, *X. moebii* Richters (1880, p. 155, pl. 16, fig. 29, pl. 17, fig. 1-5), un mâle originaire de l'île Maurice (Black River), il n'est nulle part fait allusion à une caractéristique du sternum et des pléopodes, pourtant fort apparente. La description, en fait incomplète, de *moebii* a trompé tous les auteurs sur les caractères diagnostiques du genre *Xenophthalmodes* (dans sa diagnose de *X. moebii*, TESCH, 1918b, p. 215, écrit : « First abdominal appendages of ♂ concealed beneath abdomen ») : elle a entraîné de multiples confusions lors de l'identification d'autres spécimens à *moebii* et lors de l'établissement d'autres espèces dans le genre.

Le spécimen type mâle de *Xenophthalmodes moebii* (pl. 26, fig. 1-3), qui nous a été aimablement prêté par le Musée zoologique de Kiel, montre une cavité sterno-abdominale se prolongeant sur une grande partie

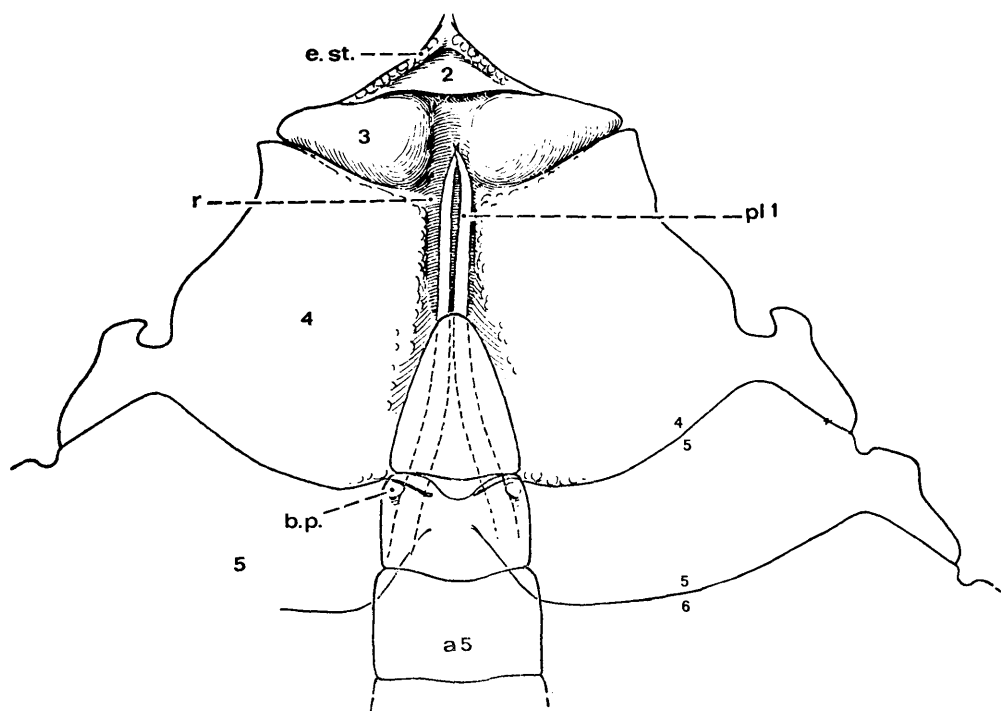


FIG. 36. — *Xenophthalmodes moebii* Richters (ou aff. *moebii*), ♂ 5 × 8 mm, Madagascar, à 20 km de l'embouchure du fleuve Fiheranana, près d'une prise d'eau douce, M. MAUGÉ coll., Th. MONOD leg. (MP) : partie antérieure du plastron sternal pour montrer les pléopodes sexuels 1 rectilignes, sortis de la cavité sterno-abdominale « normale » et logés dans une rainure où ils sont à nu (× 12).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

du sternite 4. Le telson parvient au niveau des chélipèdes et, en avant, les deux pl1 sont à découvert sur une grande étendue de leur extrémité distale (cf. fig. 36, 37D-E; pl. 26, fig. 2). Aucune pilosité (à moins qu'elle n'ait été broyée) n'entoure, ne protège les pléopodes, qui sont à nu : ceux-ci sont munis de soies courtes sur leurs bords. Chez ce spécimen, le système d'accrochage de l'abdomen existe mais la coïncidence ne peut se réaliser en raison d'une anomalie, à notre avis, probablement accidentelle : les crochets sternaux sont un peu trop en avant et un peu trop écartés pour que les fossettes abdominales viennent les coiffer.

La référence à *Xenophthalmodes moebii* d'ALCOCK (1900, p. 325) est douteuse ; celle de DE MAN (1890, p. 68, pl. 3, fig. 5) concerne une autre espèce ; etc. Une révision s'avère indispensable, d'autant plus que de nombreux Crabes possèdent une carapace élargie, des orbites rudimentaires, des yeux à cornée réduite, et appartiennent à des genres bien distincts. Certains, au moins, de ces genres sont sans doute des Catométopes à pléopodes 1 pilumniens (cf. GUINOT, 1969a).

TESCH (1918b, p. 216, pl. 14, fig. 1) a décrit un nouveau *Xenophthalmodes*, bien nommé *X. dolichophallus*, découvert à Java, Florès et aux Célèbes, qu'il distingue par « First abdominal appendages of adult ♂ projecting a long way beyond terminal segment of abdomen ». Nous avons examiné tous les spécimens types de cette espèce, déposés au Musée d'Amsterdam : en effet, ils offrent tous la même singularité que *moebii*. Le caractère différentiel invoqué par TESCH n'a plus sa raison d'être. Chez tous les exemplaires de *dolichophallus*, le système d'accrochage est bien conformé et fonctionnel. Les pléopodes mâles (fig. 37A-C), qui portent de nombreuses soies sur leurs deux bords et sont terminés par un apex effilé, légèrement sclérifié, ne sont pas protégés par une pilosité quelconque. Chez la femelle de *X. dolichophallus*, il y a seulement une dépression sternale en avant du telson, peu délimitée et peu profonde, où est visible l'extrémité des pléopodes. Une étude systématique portant sur un important matériel permettra de décider si *dolichophallus* est vraiment différent de *moebii* : les mains des chélipèdes nous paraissent différentes.

A notre avis, la diagnose générique de *Xenophthalmodes* doit comporter le caractère : pléopodes 1 dépassant de la cavité sterno-abdominale normale et visibles sur toute leur partie distale.

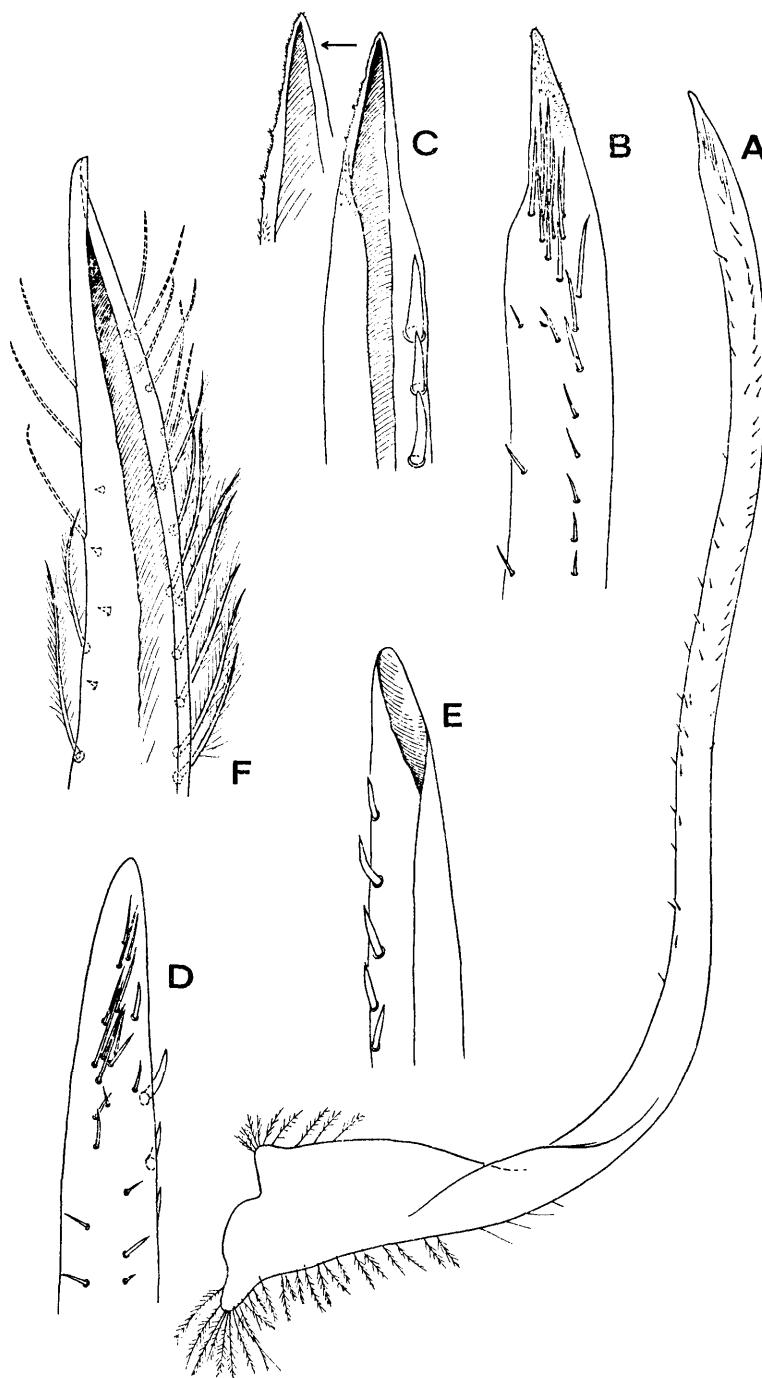


FIG. 37. — Pléopodes sexuels mâles.

FIG. A-C. — *Xenophthalmodes dolichophallus* Tesch, syntype, ♂ 7 × 8,4 mm, east coast of Java, Djangkar, 9 m, Siboga Exp., st. 4 (ZMA). A, pl1 (× 34); B, C, *id.*, apex (× 92).

FIG. D-E. — *Xenophthalmodes moebii* Richters (ou aff. *moebii*), ♂ 6 × 8 mm, Madagascar, à 20 km de l'embouchure du fleuve Fiheranana, près d'une prise d'eau douce, M. MAUGÉ coll. (MP) : pl1, apex (× 92).

FIG. F. — *Hexapus sexpes* (Fabricius) *s.l.*, ♂ 5,5 × 8,4 mm, Kei Islands, Tual, Siboga Exp., Tesch det., st. 258, 22 m (ZMA) : pl1, apex (× 130).

De ce fait, le *X. brachyphallus* Barnard, 1955 (p. 34, fig. 15a-d), d'Inhambane, qui ne possède pas cette particularité, doit être rattaché à un autre genre (entre autres caractères qui le séparent de *moebii*, citons le premier segment abdominal nettement plus élargi). Dans sa diagnose d'un *Xenophthalmodes* japonais, *X. morsei*, РАТНВУН (1932, p. 35) écrit : « appendages of first segment almost straight, reaching nearly to inner margin of maxilliped » : on ne sait pas si les pl1 se trouvent à découvert, et SAKAI (1939, p. 572, pl. 64, fig. 6) ne donne pas de précisions supplémentaires. S'agit-il ou non d'un *Xenophthalmodes* ? Seule une figure du plastron sternal nous l'apprendra.

Plusieurs *Xenophthalmodes*, recueillis par M. MAUGÉ à Madagascar à 20 km de l'embouchure du fleuve Fiheranana et, fait encore plus curieux, au niveau d'une prise d'eau douce, et qui nous ont été confiés par le Prof. Th. MONOD, sont très proches de *X. moebii*. Les divers caractères, notamment ceux du plastron sternal (fig. 36) et des pléopodes 1 (fig. 37D), sont ceux de l'espèce de RICHTERS. Le biotope dulçaquicole de ces spécimens ne nous étonne guère puisque le type de *X. moebii* a été recueilli dans une rivière, Black River, tout au moins dans un estuaire.

Les Crabes du genre *Xenophthalmodes* manifestent la tendance indiquée plus haut : les pléopodes allongés sortent de la cavité sterno-abdominale qui se continue au-delà du telson par une gouttière. Cette gouttière, dans l'axe de la cavité normale, contient les appendices qui demeurent rectilignes (seule la base est incurvée) et ne sont pas protégés par une pilosité plus dense que d'ordinaire. Il serait intéressant de voir la disposition chez des juvéniles, dont les pléopodes sexuels sont nécessairement plus courts.

VIII. RÉSUMÉ DES DONNÉES NOUVELLES

Repliement de l'abdomen contre la paroi sternale, creusement d'une cavité, avec laquelle le pléon est étroitement ajusté, développement d'un dispositif d'accrochage : autant de novations évolutives qui se mettent en place chez les Brachyopodes. Le repliement de l'abdomen, déjà ébauché chez d'autres Décapodes, apparaît lié au raccourcissement de cette partie du corps ; l'abdomen ne sert plus à la nage et il ne doit pas gêner la locomotion.

Nous avons décrit une dizaine de systèmes d'accrochages chez les Crabes à orifices femelles sternaux. Le plus répandu est le type bouton-pression.

Comme nous l'avons expliqué en détail, le dispositif d'accrochage se réduit ou disparaît chez la femelle postpubérale. Nous avons montré que, chez le mâle, un tel processus se produisait chez certaines formes amphibiennes ou terrestres (et peut-être aussi chez les Dynomenidae) : l'appareil de rétention disparaît après une mue particulière du mâle.

Un certain nombre de Crabes amphibiennes ou terrestres ne possèdent, du reste, aucun dispositif visible d'accrochage. Notre étude permet de conclure que dans une même famille, dans une même sous-famille, voire dans un même genre (*Sesarma* s.l., *Cyclograpsus*), le dispositif est facultatif selon les espèces. Il faudrait en chercher l'explication.

Alors qu'il existe chez tous les Crabes marins (sauf chez ceux à cavité sterno-abdominale absente), le dispositif tend à disparaître chez les Crabes qui ont envahi le domaine terrestre : soit il n'existe pas du tout chez le mâle ; soit il devient vestigial après une mue, tout comme cela se passe chez la femelle après la mue de puberté. Les *Ocypode*, les *Uca* (sauf quelques exceptions), les Mictyridae, donc des Crabes très évolués, ne possèdent pas de dispositif d'accrochage mécanique. Et pourtant, leur abdomen reste plaqué contre la face sternale et épouse les bords de la cavité, aussi bien que s'il y avait accrochage. Sans doute, des facteurs qui ne semblent pas dépendre uniquement de la morphologie des parties dures sont ici en jeu : on pourrait invoquer la pression intracavitaire négative (par rapport à la pression atmosphérique), la tension de surface, une activité musculaire, etc.

CHAPITRE V

ORIFICES GÉNITAUX FEMELLES

I. DÉFINITION DE DEUX CATÉGORIES DE BRACHYOURES :
PÉDITRÈMES ET STERNITRÈMES

La position des orifices génitaux femelles permet de diviser les Brachyours *sensu lato* en deux catégories. Chez les *péditrèmes*, les oviductes s'ouvrent sur la coxa du sixième appendice thoracique (troisième péréiopode) ; la paire de spermathèques (ou la spermathèque impaire) en est complètement séparée. De ce fait, l'ouverture de la spermathèque et, encore moins, l'orifice de l'oviducte ne peuvent être désignés comme vulves. Chez les *sternitrèmes*, les conduits femelles débouchent sur le sternite correspondant, c'est-à-dire sur le sternite 6 (dont dépend p3), où ils constituent les vulves ; la spermathèque est un diverticule latéral de l'oviducte (*cf.* fig. 38). On ne connaît que ces deux types

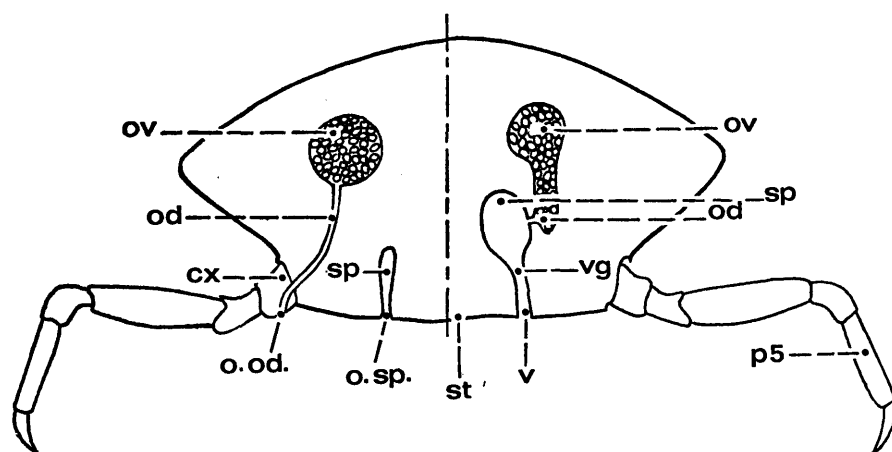


FIG. 38. — Section transversale diagrammatique, au niveau du troisième péréiopode, de la région thoracique montrant, sur le même schéma, les deux types de disposition des organes génitaux femelles rencontrés chez les Brachyours. D'après HARTNOLL, 1968a, fig. 1.

A gauche est représenté un Brachyoure avec orifices coxaux (péditrème). A droite est représenté un Brachyoure avec orifices sternaux ou vulves (sternitrème).

cx, coxa ; od, oviducte ; o.od., orifice génital de la femelle ; o.sp., orifice de la spermathèque ; ov, ovaire ; p3, troisième péréiopode ; sp, spermathèque ; st, sternum ; v, vulve ; vg, vagin.

de structure chez les Brachyours, *s.l.*, sans état intermédiaire comme le seraient, par exemple, des vulves sternales accompagnées de spermathèques indépendantes. Un hiatus net sépare donc les Crabes en deux groupes, que l'on peut ainsi définir grâce aux structures génitales femelles.

C'est BOUVIER qui, en 1897, a le premier utilisé ces deux appellations pour distinguer parmi les Dorippidae deux groupes naturels. Chez les Dorippidae péditrèmes (Cyclodorippinae), « les orifices sexuels femelles occupent encore, comme chez les Dromiidae, la base des pattes de la troisième paire ». Chez les Dorippidae sternitrèmes (Dorippinae), « les orifices femelles sont situés sur la face sternale comme dans les vrais Crabes » (BOUVIER, *loc. cit.*, p. 55).

GORDON (1963 ; 1966), qui soustrait des Dorippidae les Cyclodorippinae, en rétablissant pour ces derniers le nom de Tymolinae, créé par ALCOCK, mais en les élevant au rang de famille, les Tymolidae, étend la dénomination de péditrèmes et sternitrèmes à l'ensemble des Brachyours. Ainsi, tous les Crabs peuvent être divisés selon la position de leurs orifices femelles.

Dans la classe des Crustacés, la localisation sternale des orifices génitaux femelles ne se rencontre que chez les Brachyours sternitrèmes. Chez les autres Décapodes (Natantia et Reptantia Macrura et Anomura), les orifices femelles sont coxaux, comme chez les Brachyours péditrèmes. Cette constatation permet d'admettre que la localisation coxale des ouvertures génitales femelles est plésiomorphe par rapport à la localisation sternale.

A cette différence morphologique correspond une divergence dans le mode de copulation et de fertilisation. Chez les Brachyours à orifices ♀ coxaux, les spermatozoïdes sont inclus dans une substance gélatineuse et forment une masse spermatique, entourée de produits de sécrétion, qui est introduite à l'intérieur de la spermathèque ou déposée autour de son orifice. Les pléopodes 1 et 2 ont une morphologie adaptée au transfert et au dépôt du sperme. Après la copulation, les produits séminaux sont conservés dans les spermathèques jusqu'à ce qu'interviennent la ponte et la fertilisation. La fertilisation serait externe.

Aux Brachyours péditrèmes appartiennent les Dromiacea (*sensu* BALSS), les Raninidae, ainsi que les Tymolidae définitivement exclus des Dorippidae et donc des Oxystomata par GORDON (1963 ; 1966).

Chez les Brachyours sternitrèmes, des spermatophores, subdivisés en nombreuses petites capsules, sont produits en quantité et sont introduits dans les vulves sternales à l'aide des pléopodes sexuels, spécialement conformés pour cette intromission. La fertilisation est vraiment interne.

Ce type de Crabs comporte les Oxystomata (dont ont été exclus les Tymolinae et les Raninidae ou Gymnopleura), les Brachyrhyncha et Oxyrhyncha de la classification de BALSS (1957). Le système proposé par MONOD (1956) tient mieux compte de la différence de localisation des orifices femelles, puisque les Gymnopleura sont placés au même rang que les Dromiacea et que, parmi les Dorippidae, la distinction est bien faite entre les formes à orifices femelles coxaux (c'est-à-dire les Tymolidae) et celles à orifices sternaux (les autres Dorippidae).

Pour notre part, nous attachons à ce caractère une importance de premier ordre et envisageons de séparer, dès le départ, les Brachyours en péditrèmes et sternitrèmes. Certes, le fait que les divers péditrèmes aient une disposition femelle commune ne signifie pas pour autant qu'ils soient étroitement apparentés. Du reste, les structures ne sont pas uniformes chez tous les Brachyours *s.l.* à orifices femelles coxaux.

C'est tout un ensemble de différences qui distingue les péditrèmes des sternitrèmes. A une morphologie des organes femelles correspond une structure concordante des organes mâles : testicules, conduit déférent, canal ejaculateur, pénis, ainsi que pléopodes 1 et 2. Les spermatophores et les produits de sécrétion sont différents chez péditrèmes et sternitrèmes. La copulation ne peut être la même, compte tenu des dispositions différentes : chez les premiers, le pl1♂ pénètre dans l'orifice de la spermathèque (ou ne s'y engage que faiblement) et non dans l'orifice génital lui-même ; chez les seconds, le pl1♂ insémine directement le conduit femelle par l'ouverture vulvaire. L'accouplement ainsi que le comportement qui l'accompagne, encore assez mal connus, ont certainement des caractéristiques propres à chacun des deux groupes.

Péditrèmes et sternitrèmes se trouvent manifestement à des niveaux évolutifs différents. Les premiers possèdent des structures proches de celles de certains Macroures, par exemple des Astacoures, et dénotent une condition primitive, encore qu'ils aient, par rapport à ces derniers, franchi un pas décisif. Les sternitrèmes représentent les Brachyours évolués. Nous nous expliquons davantage à ce sujet dans notre proposition de classification (*cf.* GUINOT, 1978 c).

Nous rappellerons très brièvement la disposition rencontrée chez les Crabs péditrèmes, qui a donné lieu à plusieurs études détaillées (BOURNE, 1922 ; GORDON, 1949 ; 1950 ; 1963 ; 1966 ; HARTNOLL, 1975a).

C'est plus longuement que nous traiterons des Crabs sternitrèmes, dont on connaît très peu la forme et la position des vulves. Les aspects des vulves sont très variés. Nous nous bornerons à la morphologie externe et ne pourrons, dans le cadre de ce travail, que citer quelques exemples.

II. BRACHYOURES S. L. À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

Les Dromiacea (*sensu* BALSS), les Raninidae et les Tymolidae sont appelés *péditrèmes* en raison de leurs orifices femelles débouchant sur la coxa de p3 ; une spermathèque, invagination intersegmentaire sans aucun rapport avec l'orifice coxal, reçoit les produits spermatiques et les sécrétions.

On ne possède guère de données sur la copulation, encore moins sur la fertilisation.

Chez les Astacoures du genre *Nephrops* Leach par exemple (fig. 59A-B) l'endopodite de chaque pléopode 1 forme un demi-canal ; par le rapprochement et l'apposition de chaque pièce paire avec sa congénère, un canal complet se constitue, une structure unique se forme, au travers de laquelle l'appendix masculina des pl2 conduit le sperme à la spermathèque impaire.

Chez les Brachyours péditrèmes, les pléopodes 1 et 2 de chaque côté fonctionnent séparément et le dépôt du sperme a lieu dans les deux spermathèques.

Chez les Raninidae, où la spermathèque est apparemment impaire (sauf chez *Lyreidus*), les pléopodes sexuels 1 ont une conformation telle qu'ils n'opèrent pas, semble-t-il à première vue, indépendamment : on constate que les appendices de la première paire s'accolent étroitement sur presque toute leur longueur mais que, en fait, les extrémités divergent plus ou moins ; chaque pl2 pénètre à l'intérieur du pl1 correspondant (cf. fig. 62A-G).

Les pléopodes des péditrèmes sont différents des appendices sexuels des sternitrèmes : leur écartement respectif ainsi que leur position et leur action au moment de la copulation sont liés à l'emplacement des sillons sternaux ainsi qu'à celui de l'orifice de chaque spermathèque, et non à celui des orifices coxaux (voir le chapitre sur les pléopodes sexuels).

DROMIACEA

DROMIIDAE

Le plastron (cf. pl. 21) est relativement élargi (cf. GORDON, 1950). La paire de spermathèques s'ouvre à chaque extrémité antérieure de la suture sternale 7/8. Les deux ouvertures sont plus ou moins éloignées selon les genres (cf. aussi FOREST, 1974, fig. 6, pl. 5, 6). Les sillons sternaux sont plus ou moins longs, plus ou moins latéraux, plus ou moins incurvés, convergeant parfois assez fortement dans la zone médiane, comme par exemple chez *Sternodromia spinirostris* (Miers) (pl. 21, fig. 4), où ils se terminent juste au-dessous d'un gros tubercule impair. La chambre de la spermathèque se forme par une séparation des deux feuillets, normalement accolés, qui constituent l'endosternite 7/8.

Au moment de la copulation, la spermathèque se remplit de produits séminaux ; souvent, en plus, des plaques de sécrétions sont déposées près des sillons sternaux.

DYNOMENIDAE

Le genre *Dynomene* Latreille *in* DESMAREST possède un plastron élargi (pl. 21, fig. 8, 9) : il y a deux sillons sternaux subparallèles, très latéraux et courts puisqu'ils se terminent au niveau des orifices coxaux de p3, c'est-à-dire sur le sternite 6. Il faudra comparer soigneusement la disposition des sillons des *Dynomene* à celle des Dromiidae, car elle ne semble pas la même. Les orifices génitaux et les orifices des spermathèques ne sont pas très éloignés.

HOMOLOIDEA

Les sillons sternaux femelles sont deux invaginations de la paroi sternale au niveau de la suture 7/8. GORDON (1950, p. 232) a étudié la disposition de ces sillons et des spermathèques chez plusieurs genres et espèces. Par exemple, chez *Homola barbata* (Herbst), les ouvertures des spermathèques sont larges et allongées, en forme de croissant. Les conduits génitaux femelles s'ouvrent par de petits orifices sur la coxa des p3. Le plastron sternal, relativement large, est plus ou moins recouvert par l'abdomen mâle (cf. pl. 22, fig. 1-5).

RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA

Nous renvoyons aux excellents travaux de BOURNE (1922) et de GORDON (1963 ; 1966), où sont bien décrites les dispositions femelles des Raninidae. Il n'existe apparemment qu'une seule spermathèque, qui s'ouvre sur le somite thoracique 7 ; dans le genre *Lyreidus*, on distingue deux orifices, correspondant sans doute à l'existence de deux spermathèques. Les orifices femelles sont situés sur la coxa des p3 (cf. pl. 22, fig. 6-7).

AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIIDAE

Le plastron est rétréci en avant, plus étendu vers l'arrière. Les orifices coxaux s'ouvrent largement. Les sillons sternaux, qui correspondent aux sutures 7/8, ont une longueur et un trajet différents selon les espèces : obliques, convergeant dans la zone médiane et courts, avec leur terminaison (par un petit orifice) au-dessus du niveau de p3, chez *Dicranodromia doderleini* Ortmann ; longeant le bord externe du plastron et plus longs, puisque l'orifice de la spermathèque se trouve à peu près au niveau de p3, chez *D. mahyeuxi* A. Milne Edwards ; voisins, aussi, du rebord sternal mais un peu plus longs, l'orifice de la spermathèque étant presque au niveau de l'articulation de p3, chez *D. ovata* A. Milne Edwards.

Les uropodes sont à leur état le plus rudimentaire, seulement visibles dans la position ventrale de l'abdomen.

TYMOLIDAE

Les deux sillons sternaux sont formés par une invagination des sutures 7/8. Nous renvoyons à GORDON (1963, fig. 10A-B) qui a bien figuré les sillons sternaux et les spermathèques chez *Tymolus japonicus* Stimpson et *Cymonomus granulatus* Norman. Les orifices femelles sont bien arrondis sur les coxae de p3. Les différenciations femelles se trouvent dans la partie tout à fait postérieure du sternum thoracique, qui s'infléchit plus ou moins abruptement et s'abaisse plus ou moins profondément selon les formes considérées.

III. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Chez tous les sternitrèmes, la vulve sternale donne suite à un conduit, portion modifiée de l'oviducte, qui mène à la spermathèque : il convient de donner à ce canal le nom de *vagin* puisqu'il joue

ce rôle dans la copulation. L'oviducte proprement dit fait communiquer la spermathèque avec l'ovaire (fig. 38).

Nous renvoyons à HARTNOLL (1968a) qui a décrit en détail les deux types principaux rencontrés dans les structures génitales femelles des sternitrèmes : le type « simple » et le type « concave ». Tous deux, mais surtout le deuxième, peuvent s'adjoindre un opercule mobile ou immobile.

1. VAGIN ET OPERCULE

Dans le type « simple » représenté schématiquement par *Carcinus maenas*, le vagin se présente comme un tube droit, s'étendant dorsalement à partir de la vulve et s'élargissant progressivement pour former la spermathèque. L'oviducte est constitué par une couche continue de cellules, qui se fendrait temporairement pour former un tube au moment de l'ovulation. Chez *Carcinus*, les vulves se présentent comme des fentes transversales sur le sternite thoracique 6, arrondies du côté externe, pointues du côté interne. Le bord de la vulve est formé par le tégument rigide du sternum et la lumière du canal est normalement occupée par du tégument flexible ; la paroi se compose de la cuticule et d'un épithélium. Près de la vulve, les muscles sont parallèles au vagin ; les latéraux sont attachés au sternum à une certaine distance de l'orifice.

Dans le type « concave » décrit par HARTNOLL (*loc. cit.*) en détail chez le genre *Hyas* Leach, un côté de la paroi vaginale, à la cuticule souple et flexible, s'invagine dans l'autre. Ainsi, normalement, la lumière du vagin est close. Les muscles sont insérés sur la face invaginée du vagin ; ils ont une direction ventro-latérale, jusqu'à leur insertion sur le sternum. Par leur contraction, ils écartent la paroi invaginée et permettent l'ouverture de la lumière du vagin. La vulve, arrondie, est couverte par une projection du sternum en forme de capuchon. L'ouverture est normalement fermée par une membrane flexible, continue avec la paroi interne du vagin et qui peut être facilement déplacée par la contraction des muscles vaginaux.

Une complication, qui se rencontre surtout dans le type concave, est l'adjonction d'un opercule calcifié qui ferme la vulve (*cf.* HARTNOLL, 1964 ; 1965 ; 1968a). Le genre *Corystes* Leach présente la particularité d'avoir les conduits génitaux du type « simple » et, en même temps, un opercule très épais (pl. 25, fig. 4-5).

L'opercule est soit mobile, soit immobile. Dans le cas où il est libre et mobile, il n'y a aucun obstacle ni à la copulation ni à l'ovulation. Une telle disposition a été bien décrite chez *Cyclograpsus integer* (H. Milne Edwards) : la cuticule épaisse de l'opercule et du bord sternal de la vulve contraste avec la fine cuticule (épicuticule) de la charnière ; les parois interne et externe du vagin sont minces et flexibles. Grâce à la contraction des muscles qui s'attachent au bord interne du vagin et à l'opercule, le vagin se dilate et l'opercule s'ouvre.

Dans les cas où l'opercule est immobile, la copulation et l'ovulation n'ont lieu qu'à des périodes définies, pendant lesquelles intervient une mobilité temporaire. *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) possède un opercule fixé par la base rigide de la paroi externe du vagin. L'opercule ne peut normalement se mouvoir qu'après la mue, au moment où le nouveau tégument n'a pas encore durci. Mais une autre possibilité existe : ainsi, par exemple chez *Dorippe lanata* (Linné) (*cf.* pl. 25, fig. 8-9) et chez *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (*cf.* pl. 25, fig. 4-5), on observe au cours du cycle d'intermue une décalcification locale durant un temps déterminé, qui a pour effet de rendre l'opercule flexible pour la copulation et l'ovulation. On s'explique ainsi pourquoi on a observé des ovulations pendant l'intermue et des copulations avec des femelles « dures » (VERNET-CORNUBERT, 1958).

HARTNOLL (1968a) s'est demandé si les structures génitales femelles — et, dans l'affirmative, lesquelles — avaient une signification pour l'établissement des liens phylogénétiques.

La présence ou l'absence d'un opercule ne semble pas revêtir, à ce point de vue, une importance particulière. L'acquisition d'un opercule est une tendance qui se manifeste dans des groupes éloignés : à partir du type « simple » dans le genre *Corystes* Latreille ; à partir du type « concave », d'une part, dans le genre *Dorippe* Weber et, d'autre part, chez les Catométopes. Elle peut ne pas émerger dans deux genres pourtant très proches : par exemple, *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards) est du type « concave » sans opercule, *Plagusia depressa* (Fabricius) est du type « concave » avec opercule mobile.

Un opercule étant présent, on ne peut attribuer à sa mobilité ou à son immobilité qu'une faible valeur taxonomique. La différence entre les deux états paraît plutôt mineure : l'opercule mobile l'est

pendant toute l'intermue ; l'opercule immobile devient flexible pendant une certaine période de celle-ci. Du reste, on trouve à l'intérieur du même genre, à savoir *Pachygrapsus* Randall, les deux dispositions : *P. transversus* (Gibbes) avec opercule mobile, *P. marmoratus* (Fabricius) et *P. gracilis* (de Saussure) avec opercule fixe.

La différence fondamentale qui, elle, doit être prise en considération, c'est la forme du vagin « simple » ou « concave ». D'après les données connues actuellement, les deux types ne semblent pas être présents chez les membres d'une même famille.

Nous ne reproduisons pas ici le tableau dressé par HARTNOLL (*loc. cit.*, tabl. 1) car nous ne suivons pas exactement la même classification. Nous ne ferons qu'une énumération soit de la famille, soit seulement du genre, étudié par cet auteur. Il est bien évident que ces données sont à compléter et préciser.

1) Type « simple »

Corystes — *Atelecyclus* — *Thia* — *Cancer* — *Perimela* — *Calappa* — Portunidae — Potamonautes.

2) Type « concave »

Dorippidae — Leucosiidae — Majidae — Parthenopidae — Xanthidae (*Pilumnus hirtellus*, *Xantho floridus*) — Ocypodidae — Pinnoteridae — Grapsidae — Gecarcinidae — Palicidae — Hymenosomatidae.

Toujours d'après HARTNOLL (*ibid.*), tous les Catométopes *sensu lato* auraient un vagin du type « concave ». *Goneplax rhomboides* (Linné) a un vagin de type intermédiaire, ce qui est en faveur de la théorie selon laquelle les Goneplacidae représentent un groupe de transition entre Cyclométopes et Catométopes.

A la lumière de nos propres recherches, les constatations d'HARTNOLL (*ibid.*) conduisent aux réflexions suivantes. Les Crabes qui sont généralement placés à la base des Brachyours vrais, c'est-à-dire les Corystoidea de la conception de BOUVIER (1942) ou les Corystidae de la classification de BALSS (1957) ont un vagin de type « simple ». C'est parmi eux que nous avons observé un sternum thoracique étroit, à sutures intersegmentaires complètes, une cavité sterno-abdominale peu développée. Les Cancridae sont dans le même cas. Si l'on considère les Oxystomata (*sensu* BALSS), on voit que les formes à plastron étroit et sutures antérieures faiblement interrompues (Calappinae) possèdent un vagin du type « simple », tandis que les Dorippidae et les Leucosiidae, au plastron élargi et aux sutures toutes incomplètes, ont un vagin de type « concave ». Les Xanthidae, les Majidae et toutes les familles de Catométopes possèdent un vagin de type « concave ». On peut s'étonner de rencontrer un vagin de type « simple » chez les Portunidae, alors qu'il est « concave » chez les Xanthidae. Le vagin serait de type « simple » chez les Potamidae, mais une révision détaillée reste à faire car certains représentants de cet immense groupe sont peut-être différemment conformés. On peut conclure, sans trop généraliser, que le type de vagin dit « simple » représenterait une structure plésiomorphe par rapport au type « concave » qui serait la tendance apomorphe.

2. VULVES NON RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN

Nous avons observé des cas fort curieux où les vulves ne sont pas incluses dans la cavité sterno-abdominale : soit parce que l'abdomen de la femelle est trop court pour recouvrir les orifices, soit parce qu'elles sont situées latéralement sur le sternite 6 de part et d'autre de l'abdomen.

a) Abdomen de la femelle pubère n'atteignant pas le sternite 6

GENRE *Corystes* LATREILLE

Dans ce genre, il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale (pl. 9, fig. 1). Chez la femelle pubère, l'abdomen demeure court et en position dorsale dans sa partie antérieure, tout comme l'est

l'abdomen mâle. Les vulves, recouvertes normalement par un opercule (pl. 25, fig. 4, 5) et qui s'ouvrent au milieu du sternite 6, pourtant situé assez postérieurement, ne sont pas protégées par l'abdomen ; seule, l'extrémité des longs pléopodes sétifères qui s'échappe de celui-ci atteint les orifices femelles.

GENRE *Pseudocorystes* H. MILNE EDWARDS

La disposition (cf. fig. 20B) se présente comme chez *Corystes*. L'abdomen femelle, relativement peu élargi mais muni de pléopodes longs et plumeux, est trop court pour recouvrir les vulves, placées assez en avant sur le sternite 6 (pl. 25, fig. 6). Il n'y a pas d'opercule comme chez *Corystes*, seulement une membrane déprimée.

? GENRE *Nautilocorystes* H. MILNE EDWARDS

Nous n'avons pas pu examiner d'exemplaire femelle de ce genre. Comme chez *Corystes* et *Pseudocorystes*, il n'y a pas de véritable cavité sterno-abdominale. L'abdomen, chez le mâle, est un peu plus long que chez les genres précédents : le telson se place sur la partie antérieure du sternite 6. L'avant-dernier segment abdominal demeure néanmoins éloigné du sternite 5 et, bien qu'il y ait présence de crochets sternaux (en position tout à fait postérieure), le dispositif d'accrochage ne peut être fonctionnel (fig. 20C ; pl. 23, fig. 5). Partant de cela, on peut supposer que l'abdomen de la femelle demeure court, peu différent de l'abdomen mâle. Selon leur localisation sur le sternite 6, les vulves seront recouvertes ou non par l'abdomen ; si elles sont placées latéralement, elles risquent d'être laissées à découvert comme nous le verrons plus loin chez certains genres (*Erimacrus* Benedict, *Telmessus* White, *Bellia* H. Milne Edwards).

GENRE *Orithyia* FABRICIUS (pl. 14, fig. 7-9)

Dans ce genre, à cavité sterno-abdominale notablement excavée et très allongée, notamment chez la femelle, l'abdomen demeure court. Une femelle pubère (à l'état sec) de 64 × 60 mm d'*O. sinica* (Linné) montre un telson n'atteignant pas, semble-t-il, la suture 6/7 : en conséquence, les larges vulves, assez latérales, restent à découvert sur le sternite 6.

b) Position très latérale des vulves

Dans quelques cas, exceptionnels, l'abdomen de la femelle pubère est d'une longueur suffisante pour atteindre le sternite 6, mais les vulves sont situées latéralement sur le sternite 6 en dehors de la cavité sterno-abdominale.

Trois genres de Brachyours présentent une disposition particulière des orifices génitaux femelles : ce sont les genres *Erimacrus* Benedict et *Telmessus* White, Atelecyclinae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1635), ainsi que le genre *Bellia* H. Milne Edwards, Belliidae (*sensu* GUINOT, 1976). Les vulves s'ouvrent très latéralement sur le sternite 6, en dehors de la cavité sterno-abdominale : l'abdomen n'est — pour ainsi dire — pas assez large (même chez les femelles pubères) pour les recouvrir (à l'inverse de cas précédents où l'abdomen est « trop court »). Les vulves sont donc complètement exposées.

Chez *Erimacrus* et chez *Telmessus*, la localisation latérale des vulves est très accentuée (cf. pl. 25, fig. 1-3). Ces deux genres, qui ont en commun de nombreux caractères fondamentaux, offrent la même singularité quant aux orifices femelles. Une petite division devra être spécialement créée pour eux dans la classification.

Dans le genre *Bellia*, la tendance est moins poussée (fig. 39A-C) et il faudrait, à notre avis, consulter un matériel plus important que nous ne l'avons pu. Néanmoins, là aussi les vulves se présentent comme latérales par rapport à l'abdomen, surtout chez les spécimens de taille petite et moyenne. Il est intéressant de noter

que les vulves sont situées dans la cavité sterno-abdominale chez les trois autres genres de Belliidae (fig. 39D-F).

Parmi les Brachyours que nous avons examinés, *Erimacrus*, *Telmessus* et *Bellia* sont les seuls à présenter une telle conformation (à l'état adulte ; cf. *infra*).

GENRES *Erimacrus* BENEDICT ET *Telmessus* WHITE¹

Chez *Erimacrus isenbecki* (Brandt) (pl. 25, fig. 1, 2), dont nous n'avons vu qu'un spécimen, une femelle de 37 mm de large, les vulves se présentent comme deux fentes transversales dans la partie antérieure du sternite 6, de part et d'autre de l'abdomen. Un bourrelet peu saillant longe le bord postéro-interne. La vulve est recouverte par une membrane épaisse qui ne laisse qu'un étroit orifice antérieur. Le pléopode 1 mâle correspondant à cette disposition femelle a été figuré par KIM (1973, fig. 117C, D) : l'extrémité porte un lobe effilé, sclérifié. Chez *Erimacrus*, les vulves sont donc totalement exposées, seulement en partie masquées par la pilosité qui garnit le sixième segment abdominal, dont les bords sont à peine concaves, et par les soies que portent les pléopodes.

Chez *Telmessus cheiragonus* (Tilesius) (pl. 25, fig. 3), la disposition est la même avec, en plus, deux particularités.

a) La région vulvaire est compliquée, la cuticule avoisinante se soulevant en replis saillants ; de fait, la zone vulvaire couvre presque toute la longueur du sternite 6. On distingue un épais bourrelet postéro-interne, de forme incurvée et séparé par un creux accentué d'une saillie antéro-externe. La vulve elle-même est fermée, semble-t-il complètement, par une membrane relativement flexible. L'ouverture séminale du pl1 mâle (fig. 65E, E1) n'est pas terminale mais au contraire latérale : l'apex, fortement sclérifié, s'appuie peut-être dans la concavité antérieure de la région vulvaire et le sperme serait déposé à l'entrée de la vulve.

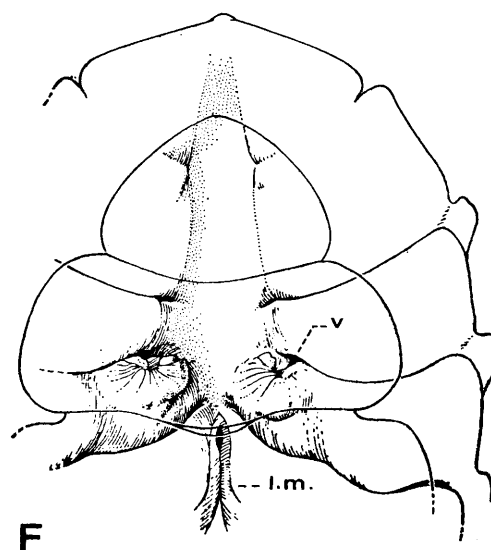
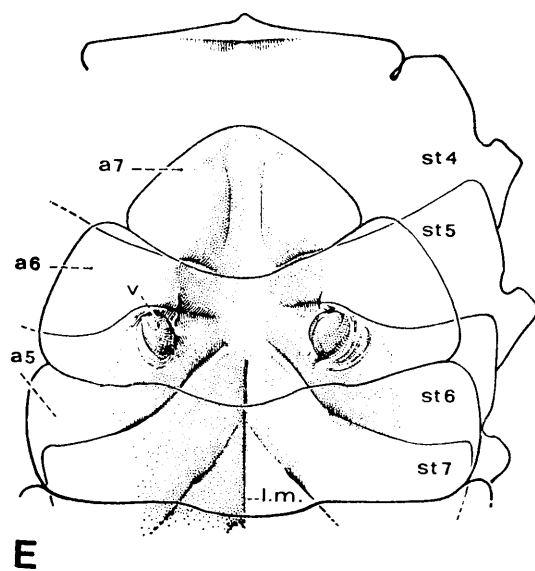
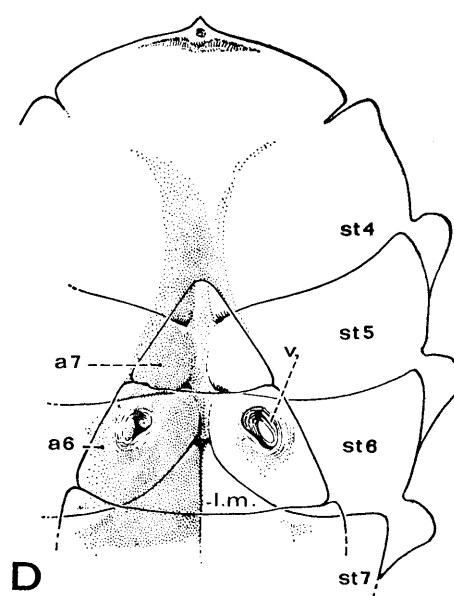
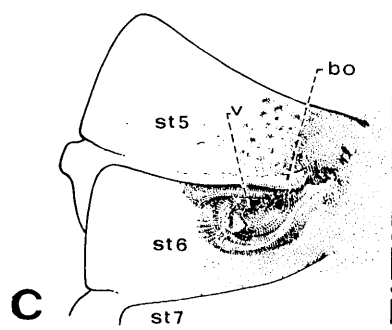
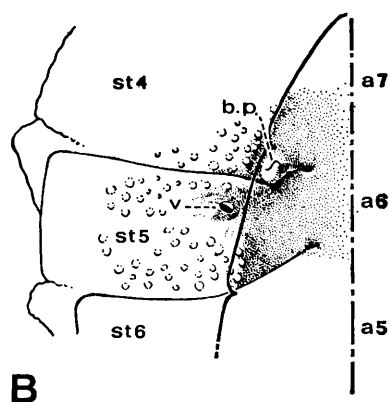
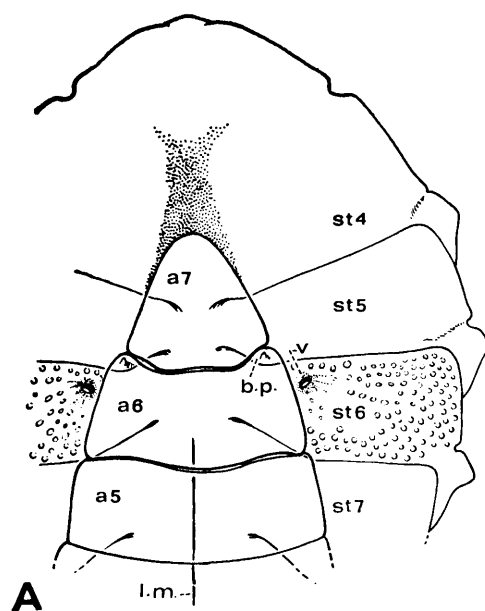
b) Le bord du sixième segment abdominal s'échancre fortement et forme une concavité de sorte qu'il laisse apparaître dans toute son étendue la vaste région vulvaire. Nous avons observé la même disposition chez trois exemplaires, de 41 à 52 mm de largeur de carapace. Les vulves sont seulement protégées par l'épaisse pilosité qui borde l'abdomen. L'échancrure de l'abdomen femelle est très significative du processus engagé chez ces formes : les vulves sont à nu, très près de la coxa de p3, et l'abdomen semble — pour ainsi dire — conformé de façon à ne pas les recouvrir.

BENEDICT (1892, p. 225-226, pl. 26, fig. 3) a signalé l'incision du bord latéral du sixième segment abdominal qui caractérise *Telmessus cheiragonus* et qui laisse exposé, de chaque côté, l'orifice génital femelle ; chez *T. acutidens* Stimpson, où le bord abdominal n'est pas échancré, les vulves sont également à découvert. A

1. Nous remercions le Dr M. TÜRKAY qui a bien voulu nous faire part de ses remarques à propos des vulves des genres *Telmessus* et *Erimacrus*.

FIG. 39 A-F. — Orifices génitaux femelles chez les Belliidae. A l'intérieur de cette famille, seul le genre *Bellia* H. Milne Edwards possède des vulves externes à la cavité sterno-abdominale, non recouvertes par l'abdomen (fig. A-C). A, B, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ 29 × 25,4 mm, [Tahiti] (MP-B2 : 2) : A, vue d'ensemble montrant la situation latérale des vulves, de part et d'autre de l'abdomen (× 3) ; B, *id.*, détail de la vulve et du crochet du dispositif d'accrochage de l'abdomen, encore présent chez une femelle de cette taille (× 4) ; C, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ ovigère 39,5 × 36 mm, [Rio de Janeiro] (MP-B2098S) : vulve très élargie et crochet de l'appareil d'accrochage remplacé par une sorte de bourrelet. (Abdomen non représenté) (× 2,8). D, *Corystoides abbreviatus* A. Milne Edwards, syntype, ♀ 13,5 × 12,2 mm, Rio de la Plata (MP-B3) : à cette taille, vulves déjà bien élargies et disparition du crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen. E, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♀ 17 × 23 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) : femelle à abdomen élargi et larges vulves, avec une proéminence latérale externe. (Pilosité non représentée). F, *Acanthocyclus albatrossis* Rathbun, cotype, ♀ 18 × 21 mm, Patagonie (MP-B7) : vulves avec une forte proéminence en arrière de l'orifice.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.



propos de *T. cheiragonus*, BENEDICT (*ibid.*, p. 226) écrit : « The females in the lot collected by Dr Streets have these genital openings stopped up with a ragged looking plug, which more or less completely fills up the ear-like external part of these organs and even bulges out from them quite prominently [...] Dissection shows that the plug extends to the point where the duct widens into the seminal receptacle, where it terminates in a thin membranous funnel ».

URITA (1936, p. 81-83, fig. 4-6) confronte à nouveau les deux espèces japonaises de *Telmessus* : chez des femelles de plus de 37 mm de long et récoltées en mai et en juin, les vulves sont recouvertes par « a big plug of dirty rag-like substance ». Selon URITA, chez *T. acutidens*, la région vulvaire est déprimée et ovoïde, avec l'orifice s'ouvrant à la pointe la plus étroite ; chez *T. cheiragonus*, « the plastron at the periphery of the genital pore of the female, and especially its inner portion, is thickened and surrounds the genital pore, forming a semicircular banklike elevation, and just opposite to this elevation, there is a tubercle. This tubercle together with the semicircular elevation has an ear-like appearance » (URITA, 1936, p. 83).

Chez ces deux genres, les vulves sont donc plus écartées que chez les Crabes où les vulves, cachées par l'abdomen, ont nécessairement une position plus proche de l'axe longitudinal médian. Les pléopodes doivent certainement se disposer différemment lors de la copulation. Chez *Telmessus* et chez *Erimacrus*, les appendices sexuels sont écartés à la base et leur extrémité est épaissie, sclérifiée. La copulation serait intéressante à observer.

Il serait également très utile d'étudier le développement ontogénique des vulves et leur position à différents âges et tailles de ces deux genres de Crabes.

GENRE *Bellia* H. MILNE EDWARDS

Chez *Bellia picta* H. Milne Edwards, plus précisément chez les spécimens impubères, au lieu de déboucher sur la portion sternale recouverte par l'abdomen, c'est-à-dire dans la cavité sterno-abdominale, les conduits génitaux femelles s'ouvrent en dehors de celle-ci, loin de l'axe céphalothoracique, sur la portion découverte du sixième sternite thoracique (fig. 39A, B). Les vulves ne sont pas protégées par l'abdomen et apparaissent à nu. Nous avons observé une telle disposition chez deux jeunes *Bellia* femelles de 25×22 mm et $29 \times 25,4$ mm : chez la plus grande femelle, les vulves sont situées sur le plastron assez loin du bord externe de l'abdomen ; chez la plus petite, l'abdomen empiète légèrement sur la vulve. Chez ces femelles, les orifices femelles sont éloignés des crochets sternaux du dispositif bouton-pression, qui, à cette taille, est peut-être encore fonctionnel.

Chez une *Bellia* ovigère de $39,5 \times 36$ mm (fig. 39C), où l'on ne peut rabattre l'abdomen car le spécimen est sec et, en plus, porte des œufs, les vulves se sont considérablement élargies : elles sont situées latéralement sur le plastron sternal et, malgré l'élargissement de l'abdomen, ne sont pas recouvertes en totalité par celui-ci. Il faudrait étudier la conformation sur du matériel frais.

Ainsi, le genre *Bellia* se singularise dans les deux sexes. Chez le mâle, l'abdomen est si court qu'il ne remplit pas la cavité abdominale et que les crochets de l'appareil d'accrochage sont à découvert, sans possibilité de se coapter aux fossettes abdominales correspondantes. En revanche, chez les trois autres genres de Belliidae, les orifices génitaux femelles s'ouvrent « normalement » (fig. 39D-F) et le dispositif bouton-pression est fonctionnel.

3. VULVES RECOUVERTES PAR L'ABDOMEN

Chez les Crabes autres que ceux mentionnés précédemment, les vulves sont situées dans la cavité sterno-abdominale et donc recouvertes par l'abdomen. C'est du moins ce que nous avons observé chez les nombreux Brachyours, généralement à l'état adulte, que nous avons examinés. Chez les femelles impubères nous n'avons pas vu de cas avec vulves latérales, mais cela provient peut-être du fait que nous n'avons eu sous les yeux qu'un matériel peu important de juvéniles.

RYAN (1967a, p. 717) écrit en effet à ce sujet : « It was observed, from the first crab stage, that female *Portunus sanguinolentus* could be recognized by the presence of the paired oviduct openings

which appear on the sternites of the 6th thoracic segment, lateral to the abdomen. In progressively larger juvenile females, these 'move' beside and then under the abdomen as the abdomen widens in larger instars and the sternal depression similarly widens to accomodate it ». Il sera donc utile de bien déceler l'emplacement des vulves chez les jeunes femelles de Brachyours. Le Dr R. G. HARTNOLL, auquel nous avons demandé son opinion sur cette question, nous a répondu (*in litt.*, July 1975) : « Certainly I have never noticed, in crabs which I have studied, that the vulvae are not covered by the abdomen in immature females. I think that the condition in *Portunus sanguinolentus* must be unusual ».

Nous allons maintenant passer spécialement en revue quelques genres de Brachyours à sternum thoracique étroit et appareil d'accrochage particulier, avant de dire quelques mots sur les vulves des Brachyours dans leur ensemble.

GENRE *Peltarion* JACQUINOT

Ce genre possède certains caractères plésiomorphes (cavité sterno-abdominale non complètement coaptée avec l'abdomen ; appareil d'accrochage de l'abdomen présent mais non fonctionnel : fig. 20D). L'abdomen femelle est juste assez allongé pour recouvrir les vulves situées dans la partie antérieure et submédiane du sixième sternite. Alors que chez les genres *Corystes*, *Nautilocorystes*, *Pseudocorystes* (cf. *supra*) le dimorphisme entre abdomen mâle et abdomen femelle est faible, ce dernier est plus développé chez *Peltarion* : en quelque sorte, l'abdomen demeure trop court chez le mâle pour que le dispositif d'accrochage puisse être fonctionnel, tandis que chez la femelle l'abdomen s'agrandit suffisamment pour recouvrir les vulves. L'examen du squelette endophragmal chez un mâle (pl. 11, fig. 1) et chez une femelle (pl. 11, fig. 2) de *P. spinulosum* (White) nous révèle ce dimorphisme sexuel accentué. Chez *Peltarion spinulosum*, la vulve, de forme arrondie, est recouverte par une membrane assez fine et flexible.

GENRE *Trachycarcinus* FAXON

Chez la femelle pubère, l'abdomen, très élargi, remonte au niveau des p1 et recouvre donc les vulves du sternite 6.

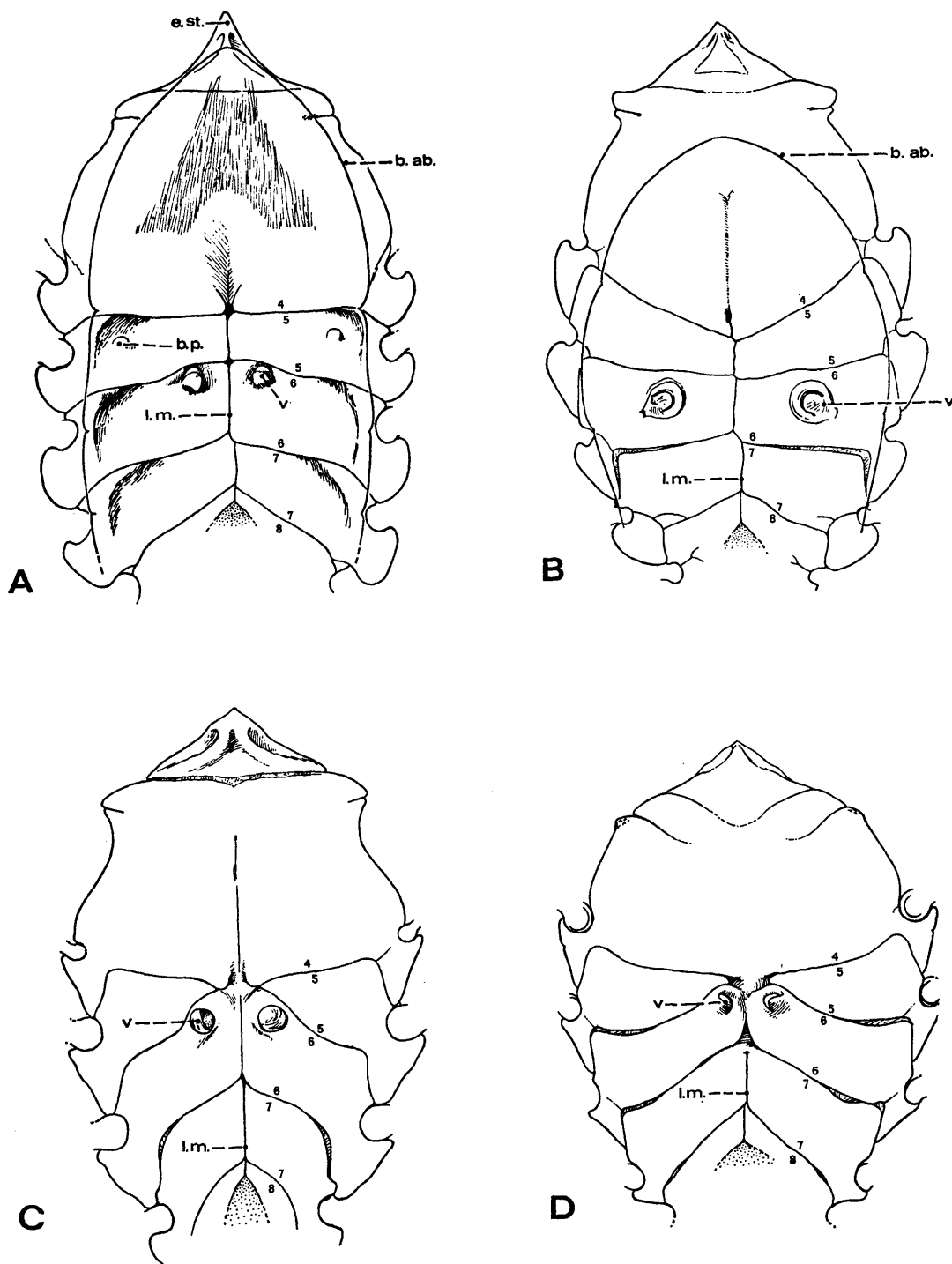
GENRES *Kraussia* DANA [ET *Paraxanthus* LUCAS]

Nous n'avons pas examiné de femelles du genre *Paraxanthus* mais il est probable que la disposition est la même que chez *Kraussia*.

On note chez *Kraussia* un net dimorphisme entre abdomen mâle (fig. 22A) et abdomen femelle ; les vulves, placées tout au fond de la cavité sterno-abdominale, près de la ligne médiane et dans la portion tout à fait antérieure du sternite 6, apparaissent comme deux fentes longitudinales ou obliques, très proches l'une de l'autre. Ces vulves sont donc largement recouvertes par l'abdomen. La localisation et la forme des vulves diffèrent sensiblement de ce qui existe dans le genre *Thia* Leach.

GENRE *Thia* LEACH

L'abdomen de la femelle pubère, plus élargi que celui du mâle (fig. 20A), recouvre totalement en largeur le plastron, extrêmement étroit, et notamment les larges vulves situées au milieu du sternite 6. Ces dernières se présentent comme de vastes orifices, recouverts par une membrane fine, molle, et laissent ouverte une fente transversale. Il faudra vérifier, sur du matériel récolté tout au long de l'année, si cet orifice est permanent.



AUTRES BRACHYOURES

Nous ne continuerons pas la description des vulves chez les autres Brachyours. Chez tous, au moins chez ceux que nous avons examinés, la cavité sterno-abdominale contient les vulves. Celles-ci sont donc toujours recouvertes par l'abdomen, sauf peut-être aux stades juvéniles ainsi que RYAN (1967a, p. 717) l'a constaté chez *Portunus sanguinolentus* (cf. supra). Même dans un genre comme *Callinectes* Stimpson (pl. 24, fig. 1, 2), où la cavité sterno-abdominale est extrêmement étroite, les vulves se trouvent complètement abritées à l'intérieur de celle-ci car elles sont très rapprochées. Autre exemple : le genre *Dorippe* Weber (pl. 25, fig. 8, 9), où les vulves, placées assez en avant sur le sternite 6, sont tout juste recouvertes par le telson qui s'insère entre deux saillies du sternite 5.

Pour résumer, en se référant à la classification de BALSS (1957), les Oxystomata (sauf le genre *Orithyia*, cf. supra), les Oxyrhyncha et les Brachyrhyncha ont tous les vulves localisées dans la cavité sterno-abdominale.

Exemple de la sous-famille des PLATYXANTHINAE Guinot, 1977

Nous avons voulu voir si, dans d'autres familles que les Grapsidae et les Gecarcinidae ainsi que dans le genre *Callinectes*, les vulves constituaient un élément diagnostique. La nouvelle sous-famille que nous avons établie, les Platyxanthinae, est un exemple de l'utilisation des vulves comme caractère spécifique. Chez aucun des trois genres, un opercule ne semble être présent.

Dans le genre *Platyxanthus* A. Milne Edwards, l'espèce type *P. orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas) possède des vulves s'ouvrant largement sur le sternite 6 et munies seulement d'une étroite saillie qui s'avance au-dessus de l'ouverture, vers l'angle antéro-externe. Chez *P. patagonicus* A. Milne Edwards (fig. 41C), les vulves sont ovoïdes transversalement, avec un contour irrégulier. *P. crenulatus* A. Milne Edwards a des vulves également ovoïdes mais disposées obliquement et avec un épaississement vers l'angle antéro-externe.

Le genre *Pelaeus* Eydoux et Souleyet, représenté par une unique espèce, *P. armatus* Eydoux et Souleyet, a des vulves au contour un peu irrégulier (fig. 41D), un peu étirées du côté externe et munies d'une petite avancée au milieu du bord antérieur.

Dans le genre *Homalaspis* A. Milne Edwards, monospécifique avec *H. plana* (H. Milne Edwards), les vulves sont recouvertes par une épaisse protection triangulaire qui recouvre une grande partie de l'orifice (fig. 41A, B).

A. POSITION DES VULVES SUR LE STERNUM THORACIQUE

Chez les Brachyours sternitrèmes, les vulves sont situées sur le sternite 6. Dans les cas où elles sont voisines du plan sagittal médian, elles se trouvent rapprochées l'une de l'autre ; ailleurs, un écart plus ou moins grand les sépare. Selon les genres, elles sont placées différemment sur le sternite 6 : soit au milieu, soit dans sa partie antérieure, soit dans sa partie postérieure.

FIG. 40. — Sternum thoracique et abdomen chez la femelle. Position des vulves. (Ornementation et pilosité non représentées).

- A, *Carpilius convexus* (Forsskal), ♀ 74 × 104 mm, Madagascar, G. PETIT coll., BALSS det. (MP) (× 1,8). Les lignes de suture sont continues comme chez le mâle (cf. pl. 10, fig. 2). A cette taille, le crochet sternal du dispositif bouton-pression est encore en face de la fossette sous-abdominale.
- B, *Menippe nodifrons* Stimpson, ♀ 51 × 74 mm, Guinée portugaise, chenal entre Rouban et Bubak, Exp. « Sylvana » 1914, st. 100, BOUVIER det. *Menippe rudis* A. Milne Edwards (MP) (× 1,8). Les sutures sont continues alors que, chez le mâle (cf. pl. 12, fig. 1), les deux premières sont interrompues à très faible distance.
- C, *Daira perlata* (Herbst), ♀ 27,5 × 40 mm, Tahiti, F. CHABOUIS coll., FOREST et GUINOT det. (MP) (× 2,5). Les sutures antérieures n'ont pas le même tracé que chez le mâle (cf. fig. 21C).
- D, *Xantho incisus incisus* (Leach), ♀ 32 × 54 mm, Roscoff, île Verte, FOREST coll. 1973, J. PANOUSE det. (MP) (× 2,5). (Cf. le plastron sternal chez le mâle : fig. 22D).
- Pour les abréviations, voir p. 297-298.

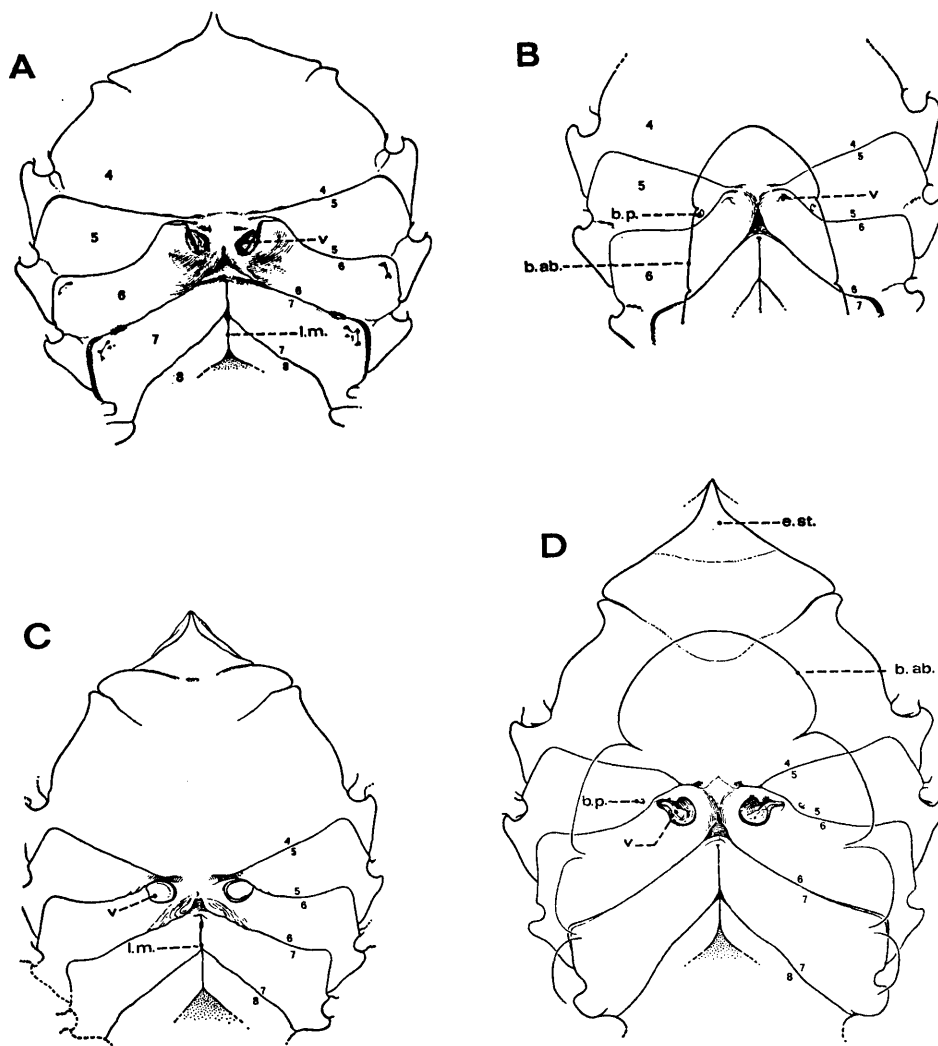


FIG. 41. — Sternum thoracique et position des vulves de la femelle chez les Platyxanthinae Guinot, 1977. (Pilosité non représentée). (Voir le plastron sternal mâle, fig. 25 A-D).

FIG. 41 A-B. — *Homalaspis plana* (H. Milne Edwards), Chili, Valparaiso, C. E. PORTER 1911, PORTER det., BOUVIER verif. (MP). A, ♀ ovigère 86,6 × 130 mm. (Abdomen non représenté) (grandeur nature). Les vulves sont très élargies et les crochets du dispositif d'accrochage de l'abdomen ont disparu; B, ♀ immature 30 × 40 mm (× 2,6). (On a représenté seulement le contour externe de l'abdomen). Les vulves sont petites; les crochets du dispositif bouton-pression sont présents et se coaptent avec les fossettes situées à la face interne du sixième segment de l'abdomen.

FIG. 41 C. — *Platyxanthus patagonicus* A. Milne Edwards, holotype, ♀ pubère 74 × 102 mm (état sec et en mauvais état), Patagonie, M. d'ORBIGNY (MP-B2778S) (grandeur nature).

FIG. 41 D. — *Pelaeus armatus* Eydoux et Souleyet, syntype, ♀ ovigère 44 × 62,3 mm (état sec), la « Bonite », « îles Sandwich ». (Localité sans doute inexacte) (MP-B2738S) (× 2). (Seul le contour de l'abdomen a été représenté). A côté des vulves élargies, on distingue les crochets vestigiaux sur le sternite 5.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

La détermination de l'emplacement des vulves est facile chez les Crabes à sutures sternales complètes : *Carpilius* Leach (fig. 40A), *Daira* de Haan (fig. 40C), *Menippe* de Haan (fig. 40B). Il est également aisé de situer les vulves sur le sternite 6 chez les Brachyours avec sutures sternales antérieures interrompues par une faible ou moyenne distance entre leurs terminaisons internes. C'est cette disposition qui se rencontre chez la majorité des Crabes : par exemple, *Calappa* Weber (pl. 24, fig. 3), *Pariphiculus* Alcock (pl. 15, fig. 9-10), *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello) (fig. 42 ; pl. 24, fig. 4-5), *Xantho* Leach (fig. 40D), *Dacryopilumnus eremita* Nobili (pl. 25, fig. 7), *Hexapus sexpes* (Fabricius) (pl. 24, fig. 6), etc.

Mais, dans les cas de Crabes à plastron très élargi et à sutures intersegmentaires présentes seulement sur les côtés, les orifices génitaux femelles débouchent dans la *zone médiane indivise*. Par exemple, chez *Pinnixa transversalis* (H. Milne Edwards) (pl. 24, fig. 8), dans la cavité incubatrice les vulves paraissent antérieures au sternite 6. Deux familles sont tout à fait typiques d'une localisation apparemment « aberrante » des vulves : ce sont les Palicidae et les Hymenosomatidae.

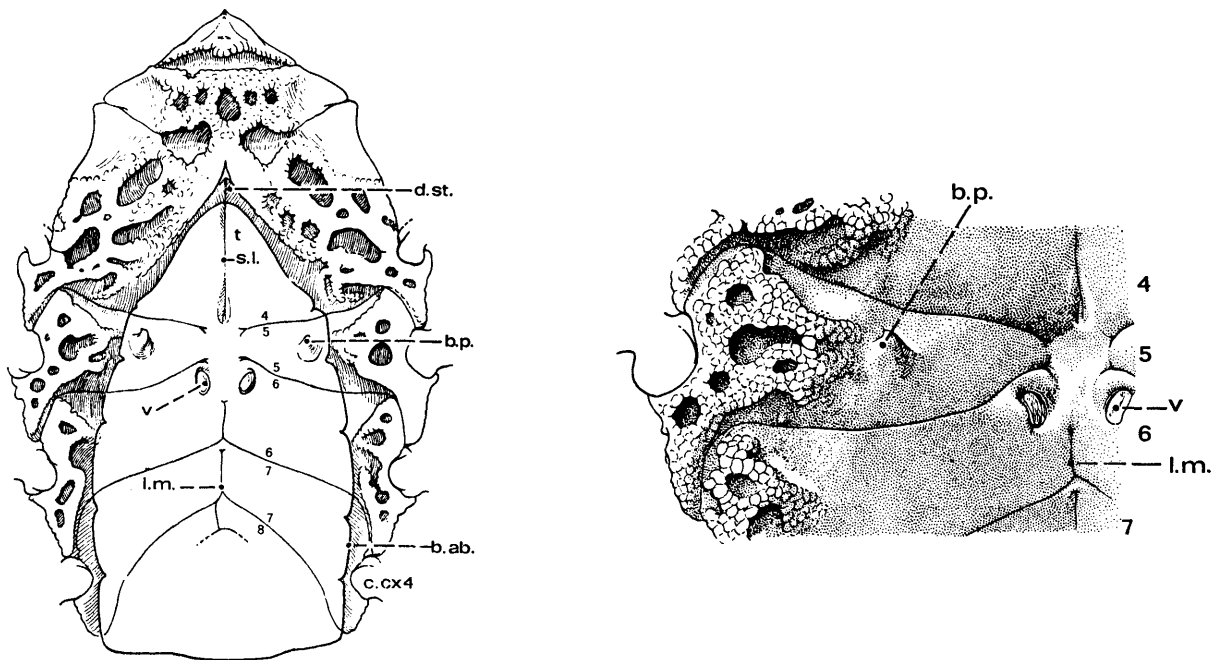


FIG. 42. — Sternum thoracique chez la femelle de *Glyptoxanthus angolensis* (Brito Capello), 20,5 × 29,3 mm, golfe de Guinée, Annobon, Exp. « Calypso » 1956, st. 53, FOREST et GUINOT det. (MP). (Voir le plastron sternal mâle chez *Glyptoxanthus erosus*, fig. 23B). A gauche, plastron sternal en entier (× 7). (Seul le contour de l'abdomen a été dessiné) ; à droite, détail des sternites 5 et 6 avec, respectivement, le crochet et la vulve (× 7,3). (L'abdomen n'a pas été représenté : on fait bien la distinction entre la surface lisse de la cavité sterno-abdominale et le reste du plastron, qui est corrodé).

On notera la cavité sterno-abdominale bien délimitée, ébauche d'une véritable cavité incubatrice, et la persistance, chez une femelle de grande taille, des crochets de l'appareil d'accrochage de l'abdomen sur le sternite 5, en correspondance avec les angles latéro-postérieurs du sixième segment abdominal.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

PALICIDAE (= CYMOPOLIIDAE)

Dans cette famille, le sternum thoracique, fortement élargi, n'est sillonné par des sutures que dans sa partie latérale, chez le mâle (fig. 30G) comme chez la femelle.

Chez la femelle pubère (pl. 24, fig. 9), il y a formation d'une vaste cavité incubatrice qui couvre la totalité du sternum thoracique à l'exception des bords et de la partie tout à fait antérieure. Les vulves sont situées très antérieurement, dans une zone sternale qui semble appartenir au sternite 5,

voire au sternite 4. Mais, comme cette zone est indivise, il n'est pas évident que les vulves appartiennent à ces somites plus qu'au somite 6. Les carcinologistes, aussi bien BORRADAILE (1907), RATHBUN (1918, p. 15 ; 1930, p. 9) que BALSS (1957, p. 1667), localisent les vulves sur le segment de la première paire de péréiopodes (somite 4) ou sur le segment de la première paire de pattes ambulatoires (somite 5) : s'il en était vraiment ainsi, les Palicidae se différencieraient de tous les autres Crabes, dont les vulves appartiennent au somite 6. Or, en disséquant le système nerveux, à savoir en montrant une conformation similaire chez *Carcinus* et chez *Palicus*, HARTNOLL (1968a, p. 296, fig. 14) a démontré que la paire de vulves des Palicidae (= Cymopoliidae) dépendait du somite 6, comme chez l'ensemble des Brachyours.

Dans le genre *Carcinus* Leach, de la masse ganglionnaire nerveuse thoracique part une paire de nerfs en direction de chaque péréiopode : le nerf qui rejoint p3, c'est-à-dire celui du somite 6, passe en avant de la vulve. Chez *Palicus* Philippi (fig. 31), la disposition est la même : pour rejoindre p3, le nerf du somite 6 passe *antérieurement à la vulve*, où il côtoie le nerf du somite 5 (rejoignant p2). Le passage du nerf du somite 6 en avant de la vulve montre bien que l'orifice femelle appartient non pas au somite 5 mais au somite 6.

La disposition est donc « normale » chez les Palicidae, même si les apparences font penser à un emplacement atypique des ouvertures génitales femelles.

HYMENOSOMATIDAE

Comme dans la famille précédente, les vulves sont placées très antérieurement, à peu près au niveau des chélipèdes, et au fond d'une large cavité incubatrice.

Plusieurs carcinologistes ont fait mention de la position aberrante des vulves chez les Hymenosomatidae, à savoir sur un sternite antérieur au sternite 6 (BARNARD, 1950, p. 67 ; RICHER DE FORGES, thèse non publiée, 1976). Or, comme dans le cas des Palicidae, il n'est nullement évident que les orifices femelles appartiennent au somite 4 ou 5. En effet, la plus grande partie du sternum thoracique n'est pas traversée par des sutures : celles-ci sont incurvées et confinées aux régions latérales du plastron chez le mâle (fig. 30A-B ; pl. 20, fig. 8) comme chez la femelle. Les conduits génitaux femelles débouchent dans la *partie indivise* de la cavité incubatrice (pl. 24, fig. 10).

Nous n'avons pas disséqué le système nerveux pour vérifier, grâce au trajet des nerfs, si les vulves appartenaient bien au somite 6. Toutefois, le tracé des sutures, convergeant fortement vers l'avant, rend plausible l'hypothèse que les vulves, lors de l'élargissement du plastron et de la fusion médiane des somites thoraciques, ont été simplement refoulées dans la région antérieure sans pour autant cesser de dépendre du somite 6.

Chez certains Hymenosomatidae, le fond de la cavité incubatrice est réduit à une fine membrane qui laisse voir en transparence les organes internes (cf. pl. 24, fig. 10 : *Elamena pilosa* A. Milne Edwards) : la décalcification, qui est générale chez ces Crabes, semble toucher encore plus cette partie du corps.

Dans le genre *Elamenopsis* A. Milne Edwards, nous avons observé une femelle ovigère à cavité incubatrice réduite.

IV. LE RÔLE DE LA MUE DANS LA COPULATION

Il est bien évident que, pour l'étude morphologique des vulves, la comparaison doit porter sur des femelles se trouvant à un stade analogue de leur vie prépubérale ou postpubérale et à une phase similaire par rapport à la copulation et à l'ovulation. En général, les vulves sont peu développées, étroites et pourvues d'un petit orifice jusqu'à la mue de puberté, puis s'élargissent et prennent leur structure adulte. De même que les pléopodes mâles n'acquièrent leur véritable morphologie qu'au-delà d'une certaine mue, les vulves n'accèdent à leur structure définitive qu'après une croissance bien déterminée. Des modifications de la vulve et des parties annexes interviennent au moment de la copulation et de l'ovulation : ces phénomènes sont relativement peu connus.

Ainsi, chez certains Crabes, la copulation est empêchée par des facteurs physiques : chez les Majidae, les vulves ne deviennent assez larges pour permettre l'accouplement qu'après la mue de puberté (HARTNOLL, 1963). Chez d'autres, tels les Grapsidae, il n'en est pas de même et ce sont des mécanismes physiologiques qui font obstacle à la copulation avant que soit atteinte la maturité sexuelle (HARTNOLL, 1969).

On sait que les mâles copulent seulement lorsqu'ils ont un test dur, tandis que les femelles s'accouplent, soit avec un test mou, soit avec un test dur. Une idée longtemps admise fut que les femelles ne pouvaient être fécondées qu'après avoir mué : la raison principale en est que les espèces les plus couramment étudiées (*Cancer*, *Carcinus*, etc.) appartiennent, par hasard, à la catégorie de Crabes dont les femelles copulent seulement après la mue, c'est-à-dire lorsqu'elles sont molles. C'est le cas, donc, des Cancridae et des Portunidae. Chez les Majidae, les deux situations se rencontrent : cela peut s'expliquer par le fait que, dans cette famille, la mue de puberté correspond à la dernière mue. On peut supposer que les espèces qui copulent à l'état mou viennent d'accomplir leur mue de puberté ; par la suite, les femelles ne peuvent plus s'accoupler que nanties d'un test dur puisqu'il n'y a plus de mues.

Chez la plupart des Grapsidae et des Ocypodidae, l'accouplement se fait lorsque la femelle est dure. Chez nombre d'espèces de ces familles, un opercule clôt le vagin. Si l'opercule est mobile, il n'y a d'obstacle à la copulation à aucun moment du cycle. Si l'opercule est immobile, la copulation ne peut avoir lieu que s'il devient flexible. C'est le cas normal après une mue générale de l'animal, mais HARTNOLL (1965 ; 1969) a montré qu'une décalcification locale, donc une mue partielle, de l'opercule vulvaire se produisait chez certaines espèces. De telles espèces dotées d'un opercule fixe et fécondées pendant le cycle d'intermue appartiennent à des groupes très divers de Brachyours : *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (cf. pl. 25, fig. 4-5), *Dorippe lanata* (Linné), *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), *Ara-tus pisoni* (H. Milne Edwards), *Goniopsis cruentata* (Latreille), *Sesarma ricordi* H. Milne Edwards (cf. VERNET-CORNUBERT, 1958 ; WARNER, 1967 ; HARTNOLL, 1969).

TÜRKAY (1970 ; 1973 ; 1974) a observé le même phénomène de décalcification locale chez les Gecarcinidae. Ainsi, la copulation n'est pas restreinte à la période qui suit la mue du Crabe et devient en quelque sorte indépendante de l'étape du cycle d'intermue.

Il est intéressant de noter que des Crabes aussi différents que les Corystidae (*sensu* BALSS), que les Dorippidae (*sensu* BALSS) et que les Grapsidae, munis d'un opercule fixe, font intervenir un mécanisme analogue favorisant la copulation.

Le genre *Corystes* Latreille, primitif par de nombreux caractères morphologiques (plastron sternal étroit, sutures intersegmentaires continues, pas de cavité sterno-abdominale, etc.) (pl. 9, fig. 1) et en même temps spécialisé à l'extrême (adaptation à la vie fouisseuse), constitue un cas assez particulier. Les conduits génitaux sont du type « simple », ce que l'on peut considérer comme un caractère plésiomorphe. La vulve est fermée par un opercule rigide, qui devient flexible pendant une période de 12 à 20 jours, à l'époque de la reproduction. La copulation se fait entre un mâle dur et une femelle dure (HARTNOLL, 1968b ; 1969, p. 167). La parade pré-nuptiale est longue, le mâle transportant la femelle pendant plusieurs jours entre ses pinces. L'appariement a lieu sternum contre sternum, les Crabes étant partiellement enfouis. Le mâle lâche alors rapidement la femelle, qui commence à pondre ; les opercules se recalcifient ensuite.

Deux types principaux de mode d'accouplement peuvent être distingués chez les Brachyours.

Dans le premier groupe (Cancridae, Portunidae), caractérisé par des conduits génitaux femelles du type « simple », la copulation se produit avec une femelle molle. La recherche d'une partenaire par le mâle commence pendant la prémue de la femelle ; il y a un long processus pré-nuptial et même post-nuptial, souvent jusqu'au durcissement du test de la femelle. Les Hymenosomatidae copulent également lorsque la femelle est molle, de même que *Menippe mercenaria* (Xanthidae Menippinae) et aussi certains Majidae qui se trouvent sans doute à l'époque de la mue de puberté.

Le deuxième type de comportement copulatoire concerne les Crabes dont les femelles sont dures au moment de la fécondation. Dans un certain nombre de cas, il y a une parade sexuelle relativement brève avant l'accouplement et ce sont surtout des stimuli visuels, tactiles et auditifs qui entrent en jeu (Xanthidae, certains Majidae, Grapsidae, Ocypodidae). Il n'est pas étonnant de trouver ce mode de reproduction chez des espèces vivant hors de l'eau, semi-terrestres ; l'exemple le plus remarquable est représenté par le genre *Uca* Leach (cf. CRANE, 1975).

On peut mettre en rapport la morphologie du vagin, « simple » ou « concave », avec le mode d'accouplement, faisant intervenir une femelle molle ou une femelle dure (HARTNOLL, 1969, p. 178, tableau II). Les généralisations ne doivent pas être trop hâtives, étant donné le caractère incomplet des données, mais on peut déjà faire l'hypothèse que la copulation avec femelle molle est un mode plus primitif que la copulation avec femelle dure. Les cas exceptionnels comme celui du genre *Corystes* sont explicables (*cf. supra*).

Les orifices génitaux femelles constituent un système fonctionnel avec les appendices copulateurs mâles, et il nous paraît plus judicieux de traiter de ces derniers (*cf. le chapitre VII*) avant d'aborder, comme une sorte de conclusion, la discussion sur les correspondances morphologiques entre les deux sexes et sur le rôle des organes génitaux dans la phylogénèse.

CHAPITRE VI

ORIFICES GÉNITAUX MÂLES

Dans son Histoire naturelle des Crustacés (1834-1837), H. MILNE EDWARDS séparait un certain nombre de Brachyours en Cyclométopes et en Catométopes sur la base de caractères morphologiques externes et internes. Dès lors se trouvait explicitée une différence fondamentale, à savoir que dans un groupe, les *Cyclométopes*, les orifices génitaux du mâle s'ouvrent sur la coxa de la dernière paire de péréiopodes thoraciques et que, dans un autre, les *Catométopes*, ils sont « placés presque toujours sur le plastron sternal lui-même » ou, au moins, se continuent « avec une gouttière transversale creusée dans le plastron et renfermant les verges » (H. MILNE EDWARDS, 1834, p. 264-265, 363-367 ; 1837, p. 1-7).

Dans nos recherches préliminaires sur les Goneplacidae (GUINOT, 1969a), nous avons tenté de démontrer que la disposition catométope dérive de la cyclométope : l'observation des types variés d'organisation réalisés chez les Goneplacidae (de la conception classique) permet de comprendre les différentes phases et les diverses modalités du processus entraînant le déplacement de l'orifice sexuel en position sternale.

Dans la disposition *cyclométope* typique, l'orifice sexuel mâle est coxal et la partie basilaire de l'abdomen occupe tout l'espace compris entre les coxae des p5, de sorte que le sternum est à ce niveau entièrement recouvert par l'abdomen (exception des Pilumninae *sensu* BALSS) et que le bord postérieur de la carapace est complètement séparé du plastron sternal.

Dans la disposition *catométope*, il y a un élargissement de l'ensemble du sternum thoracique, et une partie de celui-ci, plus précisément le sternite 8, est laissée à découvert. Chez les formes primitives, cette partie latérale du sternite 8 devenue visible est réduite et ne se situe qu'au niveau du deuxième segment abdominal, parfois n'apparaissant que comme une minuscule pièce à la limite du deuxième et du troisième segment ; l'orifice mâle demeure donc coxal. Lorsque la partie latérale du sternite 8 s'agrandit, elle tend à se fusionner en avant avec le sternite 7 : les deux régions s'unissent par leurs parties dorsales, par-dessus le pénis, en formant une sorte de gaine où se loge ce dernier. La rencontre des deux zones latérales des sternites 7 et 8 est plus ou moins complète, la réunion des deux bords pouvant n'être qu'ébauchée, partielle (*cf.* fig. 51B, C) ou réalisée sur une longueur réduite (gouttière courte : *cf.* fig. 51D) ; la gouttière peut être développée, allongée, sans qu'il y ait pour autant réunion des bords des sternites 7 et 8 (*cf.* fig. 51A, E). Le pénis ne paraît donc déjà plus sortir de la coxa de p5, où il prend réellement naissance, mais du sternum. Ainsi, à un stade peu avancé, où il n'est pas encore recouvert par les portions latéro-dorsales du sternum, le pénis se couche dans un sillon creusé sur la surface sternale et plus ou moins compris ventralement entre les pièces sternales. À un stade évolué, le prolongement sternal au-dessus du pénis est important, et il y a un isolement complet de ce dernier (*cf.* fig. 51F) : à l'orifice mâle coxal s'ajoute un deuxième orifice, déporté vers l'intérieur et franchement sternal, le plastron étant alors généralement fort élargi. La partie du sternite 8 laissée à découvert peut alors apparaître non seulement au niveau du deuxième segment abdominal mais aussi au niveau du premier, et c'est toute la partie basilaire de l'abdomen qui est séparée du sternum. Il y a, de ce fait, réunion du sternum thoracique avec le bord postérieur de la carapace.

Il est bien évident que la migration de l'orifice sexuel mâle en une position sternale est liée à l'élargissement de la partie postérieure du sternum, mais un autre facteur entre en jeu, à savoir la largeur de l'abdomen lui-même dans sa partie basilaire.

Nous verrons, avec certains cas particuliers, que des Crabes considérés comme Xanthidae par exemple montrent un début d'organisation catométopienne. Il s'agit soit de genres à la limite des Cyclométopes et des

Catométopes — et alors la place à leur attribuer peut faire l'objet de discussions —, soit de formes qui ne sont pas à leur place dans la classification actuelle et doivent être transférées parmi les francs Catométopes.

Nous pensons que l'élément le plus significatif est la tendance à la réunion des sternites 7 et 8 et à la formation d'une gaine pénienne : c'est par ce caractère surtout que se traduit l'organisation catométopienne.

En même temps que se produisent les modifications du plastron sternal et le déplacement de l'orifice sexuel mâle, les caractères anciens intéressant la forme de la carapace, la disposition antenno-orbitaire, la morphologie des pinces, etc., sont remplacés par d'autres. Parfois, les formes intermédiaires offrent une structure composite, avec assemblage de caractères mixtes, intrication de caractères. On peut concevoir que les Goneplacidae tels qu'on les regarde actuellement représentent un certain type d'organisation, un niveau d'évolution, avec une série d'innovations qui leur sont propres et retentissant sur tout l'organisme. Les diverses formes intermédiaires nous donnent l'image des étapes du mouvement évolutif. Vus sous cet angle, les Goneplacidae n'apparaissent plus comme une lignée unique, comme un groupe naturel. Les sous-familles actuellement acceptées qui, du reste, n'ont souvent qu'une unité structurale bien douteuse, réunissent des genres sans liens phylétiques ; elles ont été édifiées sur un ensemble de caractères se retrouvant indépendamment dans des groupes différents, dans des rameaux distincts, parallèles ou divergents.

Si l'on considère les Goneplacidae comme un état, un *niveau*, il importe de reconnaître les rapports réels de parenté entre les formes, de découvrir les groupes naturels, de dégager les lignées provenant d'une même souche et se succédant par filiation. Dans une telle classification, phylogénétique, la compréhension de ce vaste groupement devient à certains égards facilitée, mais tout n'est point résolu et plusieurs points doivent encore être éclaircis.

Nous ne dirons ici que quelques mots concernant les Goneplacidae (*sensu* BALSS), qui font l'objet d'une publication spéciale.

Nous nous proposons ici d'étendre à l'ensemble des Brachyours notre étude de l'orifice génital mâle. Si l'on suit la classification de BALSS (1957), l'orifice mâle est coxal chez tous les Brachyours Dromiacea, chez les Oxystomata (y compris les Tymolinae et les Raninidae), ainsi que chez une partie des Brachygnatha. Parmi ces derniers, tous les Oxyrhyncha et un certain nombre de Brachyrhyncha possèdent un orifice coxal ; chez les autres Brachyrhyncha, l'orifice mâle est indiqué comme sternal.

Chez les Oxystomata, BALSS (1957, p. 1607-1608) n'omet pas de signaler que l'orifice mâle est sternal chez les Leucosiidae : « Die Vasa deferentia durchbohren das Sternum neben der Coxa der P/5 » (*ibid.*, p. 1612). Mais il ne fait pas mention des différences importantes qui séparent les divers représentants de cette famille quant à la localisation de l'ouverture génitale mâle, qui est loin d'être uniforme.

Schématiquement, le système génital mâle comprend une paire de testicules ; de chaque testicule part un canal déférent qui s'étend dans la cavité thoracique et aboutit à la coxa du dernier périopode. La partie postérieure du canal déférent, ou canal éjaculateur, traverse la musculature du huitième somite thoracique et se termine dans une sorte de tube ou de papille, le *pénis*, qui émerge de l'orifice creusé sur la paroi coxale ou la paroi sternale.

Le pénis, appelé verge par d'anciens auteurs comme DUVERNOY (1850 ; 1853) ou BROCCHI (1875), a une longueur, une rigidité, une forme, extrêmement variables selon les groupes. Nous ne décrirons qu'accessoirement cette formation, notre étude étant consacrée à la position de l'orifice génital mâle, sur la coxa ou sur le sternum. Le pénis est parcouru par le canal éjaculateur (*cf.* notamment RYAN, 1967a).

Chez les Brachyours adultes à orifices femelles sternaux (sternitrèmes), on trouve fréquemment le pénis inséré dans le pléopode 1 mâle, à l'intérieur duquel il pénètre par un orifice spécial. Une différence fondamentale sépare, on va le voir, les Brachyours. Chez les *péditrèmes*, c'est-à-dire chez les Crabes à orifices femelles coxaux, l'orifice mâle est toujours coxal : ces formes sont donc des *péditrèmes* aussi bien en ce qui concerne l'orifice femelle qu'en ce qui concerne l'orifice mâle. Le pénis a une conformation spéciale et se place entre le premier pléopode sexuel, de forme plus ou moins tubu-

laire, et le deuxième pléopode, généralement assez long. La même ouverture sert à l'insertion du pénis et à celle du pl2.

Chez les *sternitrèmes*, l'orifice mâle est soit coxal, soit sternal. On peut donc dire que les *sternitrèmes* sont, pour une part d'entre eux, *péditrèmes* en ce qui concerne l'orifice génital mâle ; les autres sont *sternitrèmes* à la fois en ce qui concerne l'orifice femelle et en ce qui concerne l'orifice mâle. Deux ouvertures se situent à la base du premier pléopode mâle, l'une pour l'insertion du pénis, l'autre pour celle du deuxième pléopode sexuel (voir le chapitre VII sur les pléopodes sexuels).

I. BRACHYOURES S.L. À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

Chez tous les *péditrèmes*, les orifices mâles sont coxaux : on peut dire que les *Brachyours* en question sont *péditrèmes* aussi bien en ce qui concerne les orifices femelles qu'en ce qui concerne les orifices mâles. Le pénis est généralement très développé, soit qu'il forme un long tube émergeant de la coxa, soit que la coxa se modifie pour constituer une sorte de tube pénien. La position particulière des p5, ramenés sur le dos, et la morphologie des pléopodes sexuels, adaptés au dépôt du sperme dans des spermathèques, déterminent, au moins en partie, cette disposition. D'après HARTNOLL (1975a, p. 675), les muscles peu développés du vas deferens et du canal éjaculateur sont peut-être à l'origine du fait que la copulation chez les *Dromiacea* et, sans doute aussi, chez les *Homoloidea*, constitue un processus d'une assez longue durée. En comparaison, chez les *Astacoures*, qui possèdent des conduits génitaux dotés d'une très forte musculature, facilitant l'expulsion du spermatophore, la copulation est de très courte durée (de quelques secondes à une minute).

Chez tous les *péditrèmes*, le pénis vient se placer à la base du premier pléopode sexuel mâle : ce dernier n'étant pas complètement tubulaire, il n'y a pas comme chez les *Brachyours sternitrèmes* un orifice spécial à l'intérieur duquel il pénètre (voir le chapitre sur les pléopodes sexuels mâles).

DROMIACEA

DROMIIDAE

L'orifice mâle est situé sur la coxa de la cinquième paire de péréiopodes, réduite et ramenée sur le dos. Il en sort un pénis long, épais, rigide ou semi-rigide, à extrémité transparente, parfois amincie.

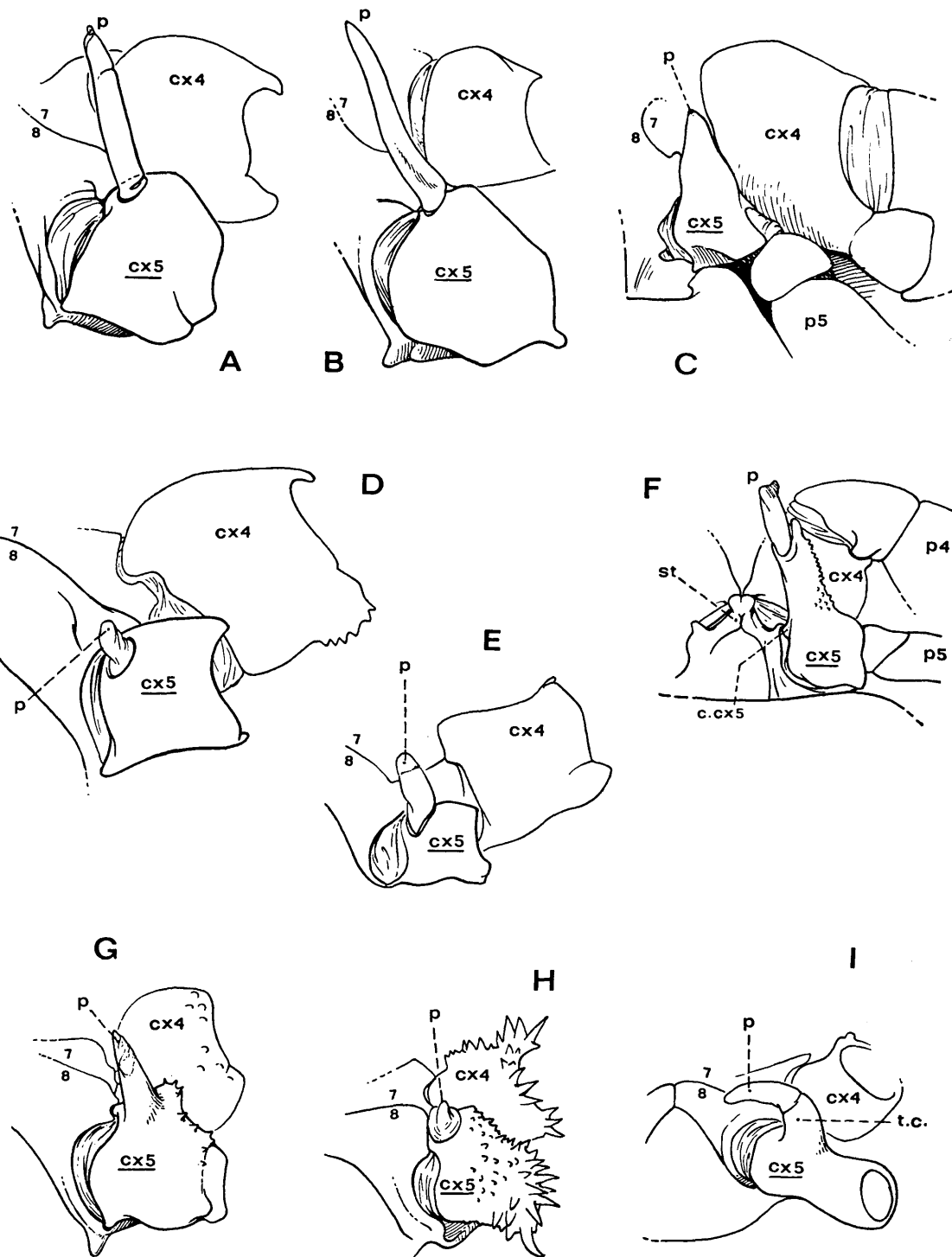
La forme de la coxa et celle du pénis sont sensiblement les mêmes chez *Dromia personata* (Linné) (fig. 60A-D), *D. dehaani* Rahtbun (fig. 43A ; pl. 21, fig. 2), *Dromidia antillensis* Stimpson (fig. 43B), *Cryptodromia tumida* (Stimpson), etc.

HARTNOLL (1975a, p. 665, fig. 4), qui décrit l'appareil génital mâle de *Dromia personata*, indique que le pénis, « supported by a calcified tubular sclerite », est couvert d'une cuticule épaisse.

DYNOMENIDAE

Chez *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) (fig. 43C ; 60E-F), la cinquième paire de péréiopodes thoraciques est atrophiée, relevée dorsalement et s'introduit entre le bord postéro-latéral de la carapace et les articles proximaux de p4. Toute la coxa de p5 est modifiée, de forme triangulaire, et devient tubulaire dans sa moitié distale dont, seule, l'extrémité est transparente. Elle s'applique dans un espace entre la paroi sternale et la coxa de p4, la pointe pénienne s'appuyant contre le condyle articulaire de la coxa de p4 sur le sternum.

Dans la famille des *Dynomenidae*, c'est toute la coxa de p5 qui est transformée ; le pénis se trouve presque complètement inclus dans une gaine coxale.

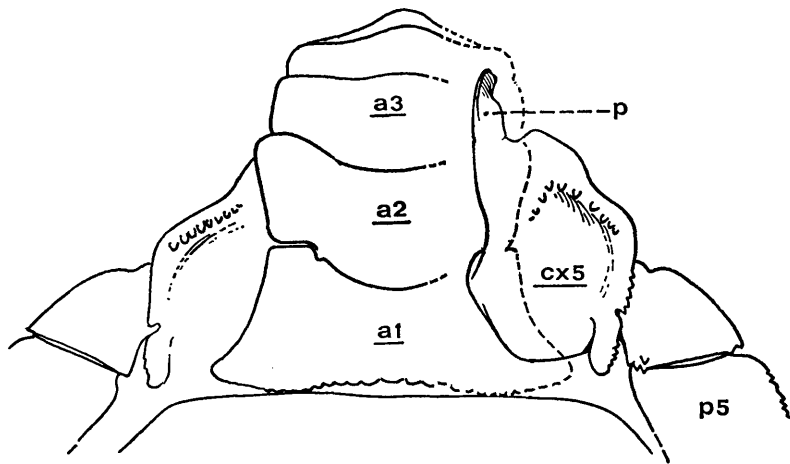


HOMOLOIDEA

Sur la coxa de p5, péréiopode long mais grêle et ramené dorsalement, s'ouvre un large orifice mâle. La coxa de p5 a sensiblement la même forme que la coxa des péréiopodes précédents ; il lui manque seulement la zone aplatie qui vient glisser sur le plastron sternal.

Chez *Homola vigil* A. Milne Edwards (fig. 43D), le pénis est plutôt court et trapu, à paroi molle. Chez *Paromola cuvieri* (Risso) (fig. 61D-E ; pl. 22, fig. 2), dont nous n'avons examiné qu'un seul mâle (à l'état sec), le pénis semble également assez court et large. Chez *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards) (fig. 43E), la coxa porte un gros orifice d'où sort un pénis un peu plus allongé, cylindrique, se rétrécissant progressivement jusqu'à son extrémité.

Chez *Latreillia valida* de Haan (pl. 22, fig. 5), sur la petite coxa de p5, longue mais très mince, débouche un pénis de forme épaisse, non tubulaire.



a1, a2, a3, premier, deuxième, troisième segment abdominal ; cx5, coxa de p5 ; p, pénis ; p5, cinquième péréiopode.

FIG. 44. — *Ranina ranina* (Linné) ♂ : position de la coxa et du pénis par rapport aux premiers segments abdominaux (animal en vue dorsale). On remarque qu'une partie de la coxa et le pénis en entier sont recouverts par l'abdomen.

RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA

Chez les Raninoidea, les modifications adaptatives, liées principalement aux habitudes fouisseuses, touchent la morphologie des péréiopodes. La disposition des appendices thoraciques est spéciale ; l'insertion particulière des deux dernières paires de pattes sur un étroit sternum fait que, dans leur position naturelle, elles sont placées au-dessus des précédentes : elles apparaissent tout à fait dorsales, de part et d'autre des segments proximaux de l'étroit et court abdomen (fig. 44). La dernière paire est profondément transformée en pattes fouisseuses, parfois aussi nageuses.

FIG. 43 A-I. — La coxa de p5, le pénis et la position de ce dernier par rapport à la suture sternale 7/8 chez divers Brachyours à orifices génitaux femelles coxaux (Brachyours péditrèmes).

A, *Dromia dehaani* Rathbun : Dromiacea Dromiidae ; B, *Dromidia antillensis* Stimpson : Dromiacea Dromiidae ; C, *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) : Dromiacea Dynomenidae ; D, *Homola vigil* A. Milne Edwards : Homoloidea ; E, *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards) : Homoloidea ; F, *Raninoides laevis* (Latreille) : Raninoidea ou Gymnopleura ; G, *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards : péditrème Homolodromiidae ; H, *Cymopolus asper* A. Milne Edwards : péditrème Tymolidae ; I, *Cymonomus quadratus* A. Milne Edwards : péditrème Tymolidae.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

La coxa de p5, généralement aplatie dorso-ventralement, se métamorphose en un article pénien : elle porte une expansion allongée, sclérifiée, à laquelle fait suite la portion strictement pénienne, à paroi semi-rigide. Le passage entre le tube coxal, dur, et le pénis, flexible, est plus ou moins tranché, parfois très progressif.

Cette conformation de la coxa de p5 est manifestement liée à celle de l'appendice copulateur 1, puisque l'extrémité du pénis doit se placer à la base de ce dernier. L'abdomen et, par conséquent, les pléopodes sexuels étant disposés de façon particulière chez les Raninoidea, il n'est pas étonnant que la coxa qui porte le pénis soit modifiée. Dans la position naturelle, le processus coxal est en partie recouvert par le premier segment abdominal, et le pénis se trouve caché par le deuxième segment abdominal. La portion plus ou moins visible du processus coxal est en rapport avec la largeur de l'abdomen, elle-même liée à la largeur de la partie postérieure de la carapace. SERÈNE et UMALI (1972, p. 24-51, fig. 1-4) ont récemment donné des indications sur la « coxal plate » des Raninoidea et, notamment, précisé que celle-ci était comparativement plus développée chez les mâles que chez les femelles.

Chez *Ranina ranina* (Linné) (fig. 44, 62A-D), la coxa de p5 consiste en une partie exposée, de part et d'autre des segments antérieurs de l'abdomen, et en une partie recouverte par ces derniers. C'est cette deuxième partie qui porte une expansion se prolongeant par le pénis proprement dit.

Chez *Cyrtorhina granulosa* Monod, la disposition est sensiblement la même : la partie exposée de la coxa est ornementée ; le tube coxal, sclérifié à la base, se transforme progressivement en pénis.

Chez *Notosceles viaderi* Ward, la coxa de p5, élargie et très aplatie dorso-ventralement, se termine par une expansion assez large, d'où sort un épais pénis.

Chez *Raninoides laevis* (Latreille) (fig. 43F) et chez *R. bouvieri* Capart, la p5 est grêle et courte. La coxa est peu étalée mais se prolonge par une expansion large, très longue, denticulée, sétifère du côté externe. Il en émerge un pénis également allongé.

Chez *Ranilia atlantica* (Studer) (fig. 62E-G), la coxa de p5 offre à peu près la même forme que dans les genres *Ranina* et *Cyrtorhina*, à la différence qu'elle n'est pas du tout recouverte par l'abdomen ; en effet, ce dernier est si étroit que la coxa, son expansion tubulaire sclérifiée et le pénis sont visibles latéralement, le long des segments abdominaux proximaux, et ne se trouvent pas protégés. Seule, la partie apicale du pénis est abritée, car elle s'incurve vers l'intérieur et s'engage sous l'abdomen.

Dans le genre *Lyreidus* de Haan, au dernier péréiopode thoracique extrêmement grêle, court et en position dorsale, la coxa de p5 est relativement étendue : exposée dans sa fraction distale, recouverte par l'abdomen dans sa fraction proximale, elle porte un processus étroit, auquel fait suite un pénis flexible, assez large à la base, plus mince vers l'extrémité et complètement recouvert par l'abdomen.

AUTRES BRACHYOURS PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIIDAE

Chez le seul mâle que nous avons pu examiner, de l'espèce *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards (fig. 43G, 63A-C), la coxa de p5 se modifie en un tube calcifié qui se termine par un pénis de même forme et renflé, mais à paroi molle.

TYMOLIDAE

Les deux dernières paires de péréiopodes sont en position tout à fait dorsale. L'orifice mâle est situé sur la coxa de p5, près du bord touchant le sternum. C'est un pénis extrêmement court, dépassant à peine de l'orifice, que nous avons observé chez *Cymopolus asper* A. Milne Edwards (fig. 43H ; 61A-C). Chez *Cymonomus granulatus* Norman et chez *C. quadratus* A. Milne Edwards (fig. 43I), un pénis allongé sort d'un tubercule placé dans le prolongement de p5.

GORDON (1963, p. 52-53, fig. 11A, B) mentionne et figure la « large penial projection on the coxa of pereopod 5 » chez *Tymolus japonicus* Stimpson et chez *Cymonomus granulatus* Norman.

II. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Chez les Brachyours sternitrèmes, les orifices mâles sont soit coxaux, soit sternaux, avec diverses phases de transition entre ces deux dispositions. On peut considérer comme plésiomorphe la position coxale de l'orifice mâle. La migration latérale de celui-ci, conséquence de l'élargissement du plastron sternal, est un processus anagénétique : on peut constituer des morphoclines qui montrent, dans différentes familles, l'évolution vers une position où la distance entre la coxa et la sortie effective du pénis est de plus en plus grande.

OXYSTOMATA *sensu* BALSS, 1957 (SAUF TYMOLINAE ET RANINIDAE)

Chez les Oxystomata, BALSS (1957, p. 1608) indique : « Beim ♂ gehen die Gonoducte entweder durch die coxa oder daneben durch das letzte Thorakalsternit ».

Chez les Dorippidae (dont nous avons exclu les Tymolinae, *cf. supra*), et plus précisément dans le genre *Dorippe* Weber (fig. 46F), le pénis sort d'un gros tubercule mobile inséré sur la coxa de p5 au-dessus du condyle articulaire de la coxa sur le sternum ; ce tubercule se prolonge par un long tube transparent, à parois rigides, d'où émerge la portion tout à fait distale et molle du canal éjaculateur. Chez *Dorippe*, dont le plastron est très large (fig. 28A, B), on observe un rapprochement du sternite 7 (c'est-à-dire de l'épisternite 7) et du sternite 8 : le tube pénien se trouve comme enchâssé dans une sorte de courte rainure, ménagée entre les bords non jointifs mais peu éloignés des parties externes des sternites 7 et 8. Peut-être est-ce là une tendance particulière de l'orifice mâle à devenir sternal.

Chez les Calappinae, la disposition est tout autre. Dans le genre *Calappa* Weber (fig. 46D ; pl. 14, fig. 2), l'ouverture mâle, qui est vaste, se trouve juste à la lisière interne de la coxa, au-dessus du condyle articulaire de p5 sur le sternum. Le pénis, membraneux, est large, foliacé et contourné ; une bonne partie du pénis pénètre dans l'orifice basal du pléopode 1, tandis que, semble-t-il, un diverticule latéral reste en dehors de l'appendice copulateur et se place entre ce dernier et le pléopode 2.

Chez les Matutinae, à savoir dans le genre *Matuta* Weber (fig. 46E ; pl. 14, fig. 5), l'orifice mâle, plus réduit, se situe juste en arrière de l'étroit condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum.

Dans le genre *Orithyia* Fabricius, seul représentant de la sous-famille des Orithyinae, l'orifice mâle s'ouvre à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 ; le pénis sort donc tout près de la paroi sternale.

En revanche, chez les Leucosiidae se manifeste la tendance de l'orifice mâle à quitter sa position coxale pour devenir sternal. Sans entrer ici dans les détails, nous montrerons (*cf.* fig. 45) trois phases de ce processus, d'abord chez un Phylirinae du genre *Ilia* Leach, puis chez un Ebalinae du genre *Lithadia* Bell et, enfin, chez un Leucosiinae du genre *Leucosia* Weber.

Chez *Ilia nucleus* (Linné) (fig. 45A ; pl. 15, fig. 7), le gros condyle articulaire de la coxa de p5 s'intercale entre une avancée antéro-externe du sternite 8 (accolée à l'épisternite 7 qui s'appuie largement sur la coxa de p5) et une avancée postéro-externe du sternite 8, encore plus proéminente que la précédente. Le pénis est trapu, en forme de massue.

Chez *Lithadia cariosa* Stimpson (fig. 45B ; pl. 15, fig. 6), l'orifice mâle paraît également déporté dans la zone sternale, mais la disposition est un peu différente. Le conduit mâle débouche à l'extrémité arrondie du gros condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum, condyle encadré par deux avancées qui se rejoignent presque : une avancée antéro-externe formée par le sternite 7, extrêmement proéminente et appliquée sur la coxa ; une avancée postéro-externe constituée par le sternite 8. Le pénis est long et flexible.

Chez *Leucosia unidentata* de Haan (fig. 45C ; pl. 15, fig. 1, 2), *Leucosia longifrons* de Haan et, semble-t-il, dans tout le genre *Leucosia*, le processus engagé chez les genres précédemment nommés

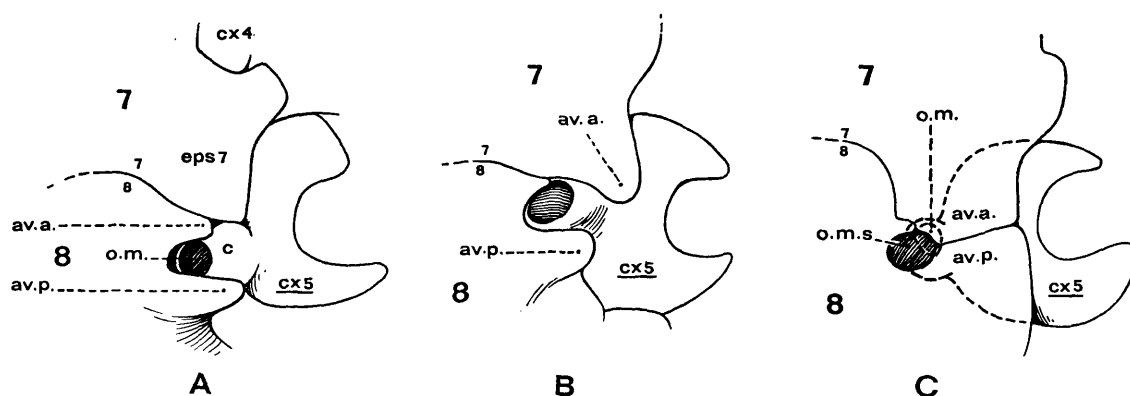


FIG. 45 A-C. — Chez trois genres d'Oxystomata Leucosiidae (*sensu* BALSS, 1957), position de l'orifice génital mâle par rapport à la coxa de p5 et aux sternites thoraciques 7 et 8. Passage d'un orifice coxal à un orifice sternal.

- A, *Ilia nucleus* (Linné) (Philyrinae) : orifice mâle débouchant à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum ; le condyle est entouré par deux avancées du sternite 8 (av. a. et av. p.).
 B, *Lithadia cariosa* Stimpson (Eballiinae) : orifice mâle débouchant à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 ; rapprochement du sternite 7 (avancée antérieure) et du sternite 8 (avancée postérieure).
 C, *Leucosia unidentata* de Haan (Leucosiinae) : orifice mâle déporté en position sternale par suite du rapprochement du sternite 7 (avancée antérieure, av.a.) et du sternite 8 (avancée postérieure, av.p.). Le pointillé indique la portion de coxa, avec son condyle, recouverte par les avancées sternales 7 et 8.

av.a., avancée antérieure ; av.p., avancée postérieure ; c, condyle articulaire ; cx5, coxa de p5 ; eps7, épisternite 7 ; o.m., orifice génital mâle à l'extrémité du condyle ; o.m.s., orifice génital mâle sternal ; 7, 8, sternites thoraciques 7 et 8 ; 7/8, suture sternale thoracique 7/8.

aboutit à la localisation complètement sternale de l'orifice mâle. En effet, les deux avancées, antéro-externe du sternite 7 et postéro-externe du sternite 8, se sont rejointes et fusionnées en recouvrant une grande partie de la coxa de p5 ainsi que son condyle. L'orifice apparent se trouve isolé de la coxa et refoulé vers la zone médiane, donc devient sternal. En fait, le vas deferens aboutit toujours dans la coxa et le pénis sort encore à l'extrémité du condyle, qui porte un orifice (o.m.). C'est dans une gaine, fermée par suite de la réunion des avancées sternales mentionnées, c'est-à-dire sous une sorte de pont, que se place le condyle et que se termine le conduit génital mâle : un deuxième orifice, arrondi, est présent, vraiment sternal (o.m.s.). Le pénis, membraneux, est long et, en même temps, assez trapu.

On constate que la tendance de l'orifice génital mâle à migrer en position sternale se manifeste dans plusieurs sous-familles de Leucosiidae. Elle est liée à l'élargissement du plastron sternal, notamment de sa partie postérieure. On remarquera aussi que chez *Ilia*, le processus se présente différemment : dans ce genre et, sans doute, chez d'autres Leucosiidae, la gaine pénienne est formée par la réunion d'avancées dépendant toutes deux du sternite 8 et non, comme chez *Lithadia* et *Leucosia*, d'une avancée dépendant du sternite 7 et d'une autre dépendant du sternite 8. Il faut noter qu'un véritable orifice perce la surface sternale. Il sera utile de réviser les divers genres leucosiens quant à ce caractère.

OXYRHYNCHA *sensu* BALSS, 1957 (SAUF HYMENOSOMATIDAE)

Nous n'avons pas pu examiner tous les Oxyrhyncha mais il semble bien que, toujours, l'orifice mâle soit coxal, aussi bien chez les Majidae que chez les Parthenopidae. Il ne semble pas (mais c'est à contrôler) que, même chez les formes à plastron très élargi, il existe, comme chez les Oxystomata, une tendance à la migration de l'orifice mâle vers une position sternale.

Chez *Maja squinado* (Herbst) (fig. 46I ; pl. 16, fig. 2), l'ouverture mâle se trouve juste sur le bord interne de la coxa de p5 et au-dessus du condyle articulaire de cet article sur le sternum. La disposition est sensiblement la même chez *Pisa tetradon* (Pennant) (pl. 16, fig. 4), où le pénis débouche d'un orifice vaste et arrondi,

tout près du bord sternal. Chez *Chlorinoides barunai* Serène (pl. 16, fig. 7), l'orifice mâle est extrêmement latéral sur la coxa et, à son niveau, le bord coxal interne s'amincit nettement. La conformation est analogue chez *Eurynolambrus australis* H. Milne Edwards (pl. 16, fig. 8), Majidae à carapace et plastron extrêmement larges.

L'orifice mâle des Parthenopidae est également coxal : par exemple, chez *Lambrus longimanus* (Linné) (fig. 46H).

Dans le genre *Dairoides* Stebbing (fig. 27A), qui est un Parthenopidae assez particulier (cf. pl. 3, fig. 2, pl. 17, fig. 9-11), l'orifice mâle s'ouvre sur la coxa de p5, au-dessus du condyle articulaire et tout contre la paroi sternale. Le pénis est large à la base et épais.

Le genre *Daira* de Haan, que nous plaçons, avec une certaine réserve, à proximité du genre *Dairoides*, possède un orifice mâle placé au-dessus du condyle articulaire de la coxa de p5 et très près du bord interne (fig. 21C). En avant de l'ouverture, le sternite 7 se prolonge par une étroite avancée qui vient s'appliquer sur la coxa de p4.

PARTHENOXYSTOMATA (sensu GUINOT, 1966-1967 ; 1978b)

Chez tous les Parthenoxystomata, aussi bien dans le genre *Aethra* Leach que dans les genres *Osachila* Stimpson, *Hepatus* Latreille et *Actaeomorpha* Miers, l'orifice mâle est coxal.

BELLIOIDEA (sensu GUINOT, 1976)

L'orifice mâle est coxal chez les quatre genres de Bellioidea : *Bellia* H. Milne Edwards, *Corystoides* Lucas, *Acanthocyclus* Lucas et *Heterozius* A. Milne Edwards. En fait, il débouche entre la coxa et la paroi sternale, à l'extrémité du condyle articulaire. Chez ces genres, une portion du sternite 8 apparaît à découvert en un ou deux endroits ; l'épisternite 7 se développe et s'avance postérieurement de façon à recouvrir le condyle de la coxa de p5 et à se rapprocher du sternite 8 (surtout chez *Bellia*). Le pénis, élargi et foliacé, est couché dans une concavité du sternite 8. On peut considérer que se manifeste — légèrement, certes — la tendance de l'orifice à migrer en position sternale.

BRACHYRHYNCHA (sensu BALSS, 1957, p. 1632)

C'est à l'intérieur de cette catégorie taxonomique, reconnue généralement comme une superfamille, que certains carcinologistes distinguent deux groupes, les Cyclométopes et les Catométopes.

H. MILNE EDWARDS (1834, p. 264-265, 363-367 ; 1837, p. 1-7), qui a été le premier à reconnaître cette division, a exposé les différences séparant ce qu'il considérait comme deux familles : chez les Cyclométopes, « l'article basilaire des [pattes] postérieures est toujours percé chez le mâle pour livrer passage aux verges » (1834, p. 367) ; chez les Catométopes (à l'exception des Thelphusiens), on observe des « verges naissant directement du plastron sternal, ou bien traversant l'article des pattes postérieures, et se cachant de suite dans un canal transversal du sternum pour gagner le dessous de l'abdomen » (1837, tableau synoptique, p. 7).

ALCOCK, qui reprend la bipartition de H. MILNE EDWARDS, indique pour la « tribu » des Cyclometopa : « The genital ducts of the male open at the bases of the last pairs of legs » (1898, p. 68) ; pour la « tribu » des Catometopa (ou Grapsoidea) : « The genital ducts of the male usually perforate the sternum opposite the last pair of legs ; if as happens in the family Gonoplacidae, they perforate the bases of the last pair of legs, they pass forwards to their destination in a groove in the sternum ».

Dans sa faune des Brachyours ouest-africains, Th. MONOD (1956, p. 36, clef) reconnaît deux « séries » à l'intérieur des Brachyrhyncha : celle des Cyclometopa, avec l'orifice mâle « presque toujours coxal » ; celle des Catometopa, avec l'orifice mâle « presque toujours sternal ».

À l'orifice mâle coxal est associée une carapace « d'ordinaire hexagonale ou transversalement ovulaire » ; à l'orifice mâle sternal, une carapace « plus ou moins quadratique ou arrondie » (MONOD, 1956, p. 36).

Pour clarifier l'exposé, nous étudierons les Brachyrhyncha, famille par famille.

CORYSTIDAE (*sensu* BALSS, 1957, p. 1634)

L'orifice mâle est coxal dans les genres *Corystes* Latreille (fig. 46A, *cf.* pl. 9, fig. 1), *Nautilocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20C) et *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (fig. 20B).

ATELECYCLIDAE (*sensu* BALSS, 1957, p. 1634)

L'orifice mâle est coxal chez tous les genres attribués à cette famille : *Atelecyclus* Leach (fig. 46B ; pl. 9, fig. 5), *Thia* Leach (fig. 20A, 46C), *Peltarion* Jacquinet (fig. 20D), *Telmessus* White, *Trachycarcinus* Faxon, etc.

CANCRIDAE ET PERIMELIDAE

L'orifice mâle est coxal dans les genres *Cancer* Linné et *Perimela* Leach. L'ouverture se trouve tout près du bord interne de la coxa de p5 et juste au-dessus du condyle articulaire de cette dernière sur le sternum chez les espèces de *Cancer* que nous avons examinées. Chez *Perimela denticulata* (Montagu), l'orifice génital mâle est moins marginal et s'ouvre un peu plus bas sur la coxa.

PORTUNIDAE

L'orifice mâle débouche toujours sur la coxa de p5. On constate, chez certains genres à plastron élargi, une ébauche de rapprochement des sternites 7 et 8.

Dans le genre *Carcinus* Leach (fig. 47F ; pl. 13, fig. 1), la disposition est simple : le sternum n'est pas élargi vers l'arrière et aucune portion du sternite 8 n'est découverte quand l'abdomen est rabattu. De l'orifice coxal sort un pénis assez long, qui se couche dans une concavité du sternite 8.

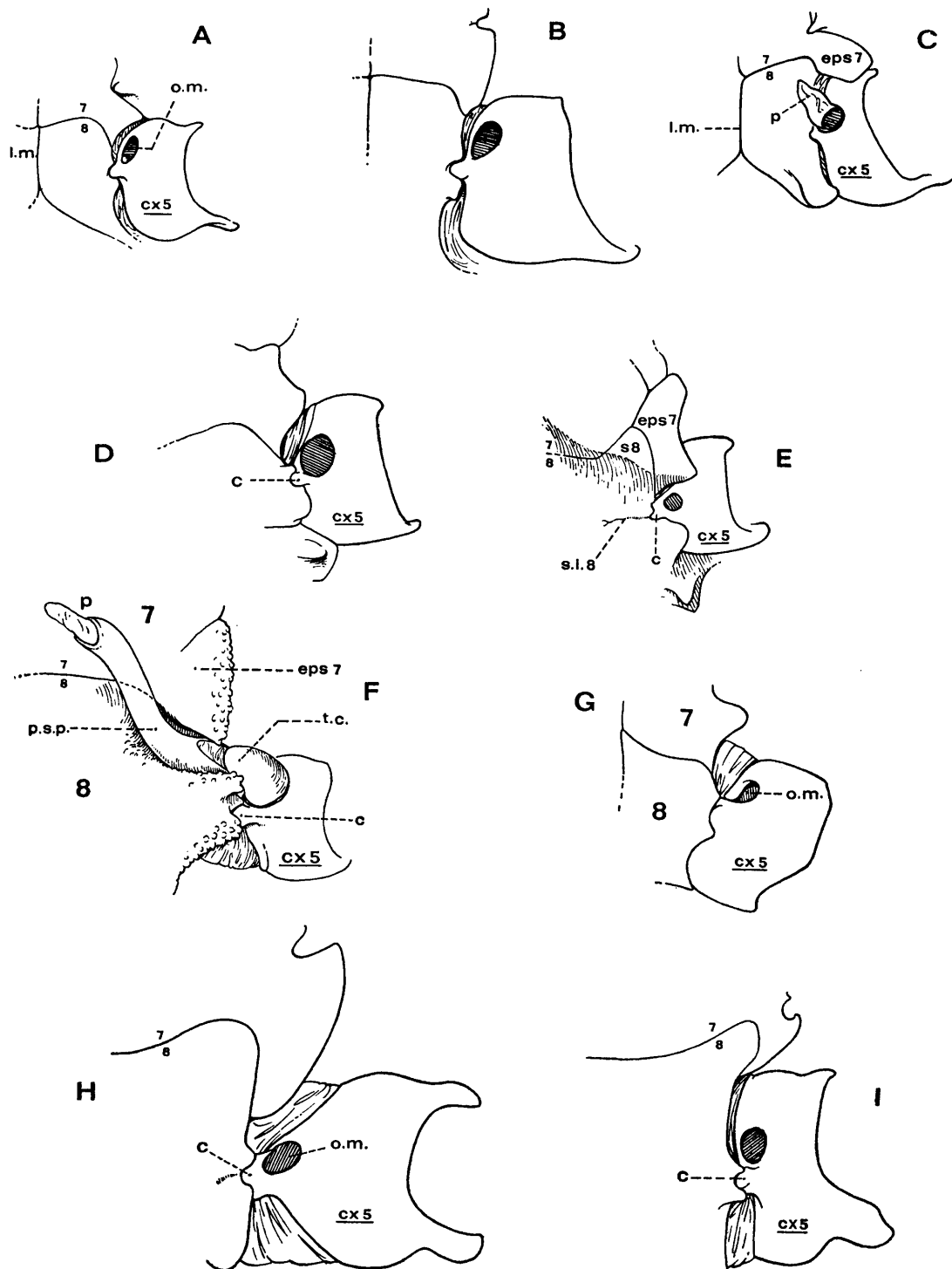
En revanche, dans d'autres genres tels que *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 4, 5), *Callinectes* Stimpson (fig. 47G ; pl. 13, fig. 8) ou *Podophthalmus* Lamarck (fig. 47H ; pl. 13, fig. 7), un large plastron s'intercale entre les p5 nageuses et une portion du sternite 8 est laissée à découvert. Cette portion visible du sternite 8 forme une avancée qui fait saillie au-dessus de la coxa de p5. Presque symétriquement, postérieurement au condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum, pointe une autre avancée, dépendant également du sternite 8. Le condyle de la coxa se trouve donc encadré par ces deux avancées (avancée antérieure du sternite 8 et avancée postérieure du sternite 8), entre lesquelles se situe une concavité. C'est dans cette zone déprimée que se loge le long pénis issu de la coxa. A la surface du sternite 8, là où s'appuie le pénis, on observe un léger sillon, qui prend l'aspect d'une rainure chez *Podophthalmus*.

Chez ces Crabes nageurs, l'orifice est toujours coxal mais le pénis est couché dans une dépression sternale, avec seulement une ébauche de recouvrement de part et d'autre par les parties latéro-dorsales du sternite 8. C'est la manifestation de la tendance catométope, qui se montre avec le plus d'accentuation dans le genre *Podophthalmus*, Portunidae en effet le plus « carcinisé ».

FIG. 46 A-I. — Localisation de l'orifice génital mâle sur la coxa de p5 et sa position par rapport à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Brachyours. L'orifice mâle est toujours coxal.

A, *Corystes cassivelaunus* (Pennant) : Corystidae ; B, *Atelecyclus rotundatus* (Olivi) : Atelecyclidae Atelecyclinae ; C, *Thia* sp. : Atelecyclidae Thiinae ; D, *Calappa granulata* (Linné) : Calappidae Calappinae ; E, *Matuta planipes* (Fabricius) : Calappidae Matutinae ; F, *Dorippe lanata* (Linné) : Dorippidae ; G, *Kraussia rugulosa* (Krauss) : Xanthidae ; H, *Lambrus longimanus* (Linné) : Parthenopidae ; I, *Maja squinado* (Herbst) : Majidae.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.



RETROPLUMIDAE

Chez les Retroplumidae, la localisation de l'orifice mâle est subordonnée à la conformation particulière de la dernière paire de péréiopodes. En effet, cette dernière est rudimentaire, en forme de plume (cf. fig. 30F) et ramenée sur le dos. Les coxae, c'est-à-dire la coxa de chacune des deux p5, sont fortement rapprochées l'une de l'autre ; le sternite correspondant, à savoir le sternite 8, est réduit (bien qu'entourant postérieurement la coxa par une expansion postérieure, recouverte par le bord postérieur de la carapace). Les coxae de la dernière paire étant proches du plan sagittal médian, et donc des premiers pléopodes sexuels mâles, il n'est pas étonnant de trouver ici un orifice mâle coxal.

Dans le genre *Retropluma* Gill, dont nous avons figuré le sternum thoracique, notamment le recouvrement partiel du sternite 8 par la carapace, chez une femelle (fig. 30C, D), l'orifice mâle s'ouvre à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Ce condyle s'appuie d'une part sur le sternite 7, extrêmement développé en longueur, et d'autre part sur une avancée saillante du sternite 8 (fig. 54F, G). Le pénis, assez fort et à paroi molle, est logé dans une rainure ; l'ensemble : coxa avec son condyle plus pénis est très mobile.

Cette disposition rappelle celle du genre *Dorippe* Weber (fig. 28), où la coxa d'une p5 atrophiée et dorsale se prolonge par un tubercule qui laisse émerger un pénis calcifié. Mais ce tubercule coxal de *Dorippe* se situe en avant du condyle articulaire, tandis que chez *Retropluma* c'est le condyle lui-même qui s'intercale entre le sternite 7 et le sternite 8.

XANTHIDAE (sensu BALSS, 1957, p. 1645)

Chez les Xanthidae, l'orifice génital mâle est généralement coxal.

Quant à la localisation de l'ouverture sur la coxa, il y a lieu de considérer deux principaux types de disposition. Dans le *premier type* de disposition, l'ouverture est complètement coxale, c'est-à-dire se trouve bordée sur tout son pourtour par du tégument coxal et apparaît bien circonscrite. Nous avons rencontré une telle disposition, avec l'ouverture placée juste au-dessus du condyle articulaire de la coxa sur le sternum, chez de nombreux Xanthidae que nous avons examinés, à savoir : 1) chez des Xanthinae : genres *Xantho* Leach (fig. 22D, 47A), *Cycloxanthops* Rathbun (fig. 22C), *Kraussia* Dana (fig. 46G) ; 2) chez des Menippinae : genre *Menippe* de Haan (fig. 47B ; pl. 12, fig. 1, 2).

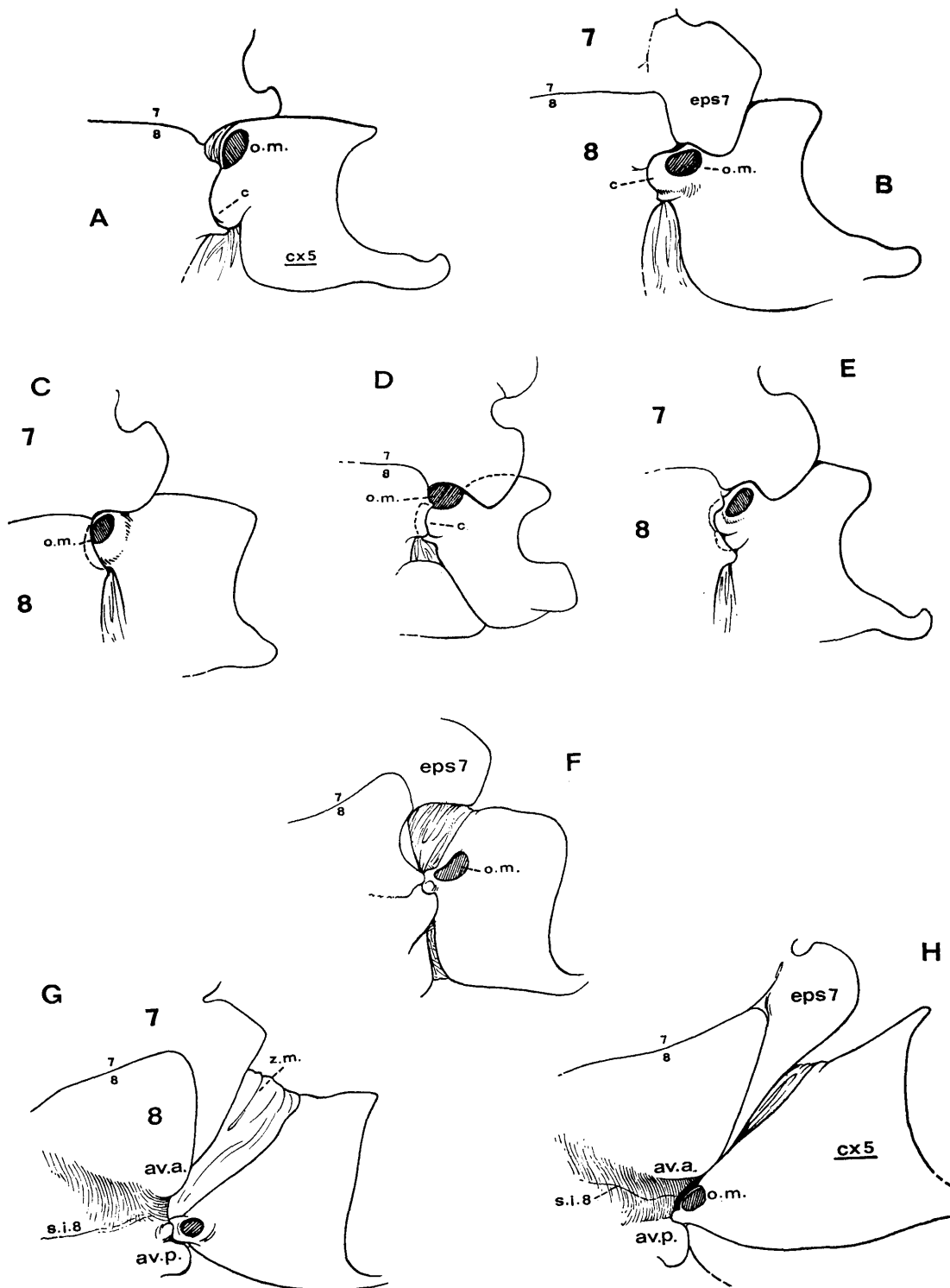
Quelquefois, l'orifice se trouve placé tout près du bord coxal et, seule, une mince paroi (de nature coxale) le délimite du côté interne. Ce rapprochement de l'orifice en direction du bord coxal se trouve aussi bien chez des Actaeinae : *Actaea* de Haan, *Actaeodes* Dana, *Paractaea* Guinot, etc., que chez des Menippinae : *Epixanthus* Heller (pl. 12, fig. 4), *Ozius* Desmarest, etc. C'est aussi le cas du genre *Pilumnus* Leach (fig. 24A, 47E) mais il semble que, dans ce genre, l'orifice ne soit pas toujours complètement circonscrit du côté interne, la paroi s'amincissant parfois beaucoup ou, même, faisant place à une zone membraneuse chez certaines espèces.

Une variante de cette première disposition se rencontre chez certaines formes où l'orifice débouche pratiquement au sommet du condyle articulaire de la coxa sur le sternum. L'orifice est alors complètement circonscrit. C'est le cas des genres *Globopilumnus* Balss (fig. 47C), *Pilumnoides* Lucas (fig. 21A), *Halimede*

FIG. 47 A-H. — Localisation de l'orifice génital mâle sur la coxa de p5 et sa position par rapport à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Brachyours. L'orifice mâle est toujours coxal mais en G (*Callinectes*) et H (*Podophthalmus*), formation d'une rainure pour le pénis et rapprochement des deux portions latéro-externes du sternite 8 (avancée antérieure et avancée postérieure) de part et d'autre du condyle articulaire de la coxa.

A, *Xantho incisus incisus* (Leach) : Xanthidae Xanthinae (sensu BALSS, 1957) ; B, *Menippe mercenaria* (Say) : Xanthidae Menippinae ; C, *Globopilumnus africanus* (A. Milne Edwards) : Xanthidae Menippinae ; D, *Carpilius convexus* (Forsskal) : Xanthidae Carpiliinae ; E, *Pilumnus hirtellus* (Linné) : Xanthidae Pilumninae ; F, *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky : Portunidae Carcininae ; G, *Callinectes sapidus* Rathbun : Portunidae Portuninae ; H, *Podophthalmus vigil* (Fabricius) : Portunidae Podophthalminae.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.



de Haan (fig. 24C). Dans le genre *Trapezia* Latreille (pl. 12, fig. 7), l'orifice débouche sur le condyle mais un peu en retrait de son articulation sur le sternum.

Dans le deuxième type de localisation de l'orifice mâle, ce dernier n'est pas complètement circonscrit par du tégument coxal et s'ouvre à la limite de la coxa et du sternum : se rapprochant du bord interne, il n'est délimité que du côté externe tandis que, du côté interne, la paroi coxale rigide est interrompue. Ce type de disposition se rencontre dans le genre *Carpilius* Leach (fig. 47D) : l'orifice se trouve à la fois le long du rebord coxal et de la paroi sternale, juste au-dessus du condyle articulaire. Cette conformation fait qu'une encoche marque le bord de la coxa au niveau de l'orifice mâle.

Chez la plupart des Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957), la partie basilaire de l'abdomen occupe tout l'espace compris entre les coxae des p5 de sorte que, à ce niveau, tout le sternum est recouvert par le pléon. C'est le cas, généralement, des Xanthinae, des Menippinae et des Trapeziinae, au sens de BALSS. Il y a toutefois, déjà parmi ces Crabes, des exemples où une portion du sternite 8 est laissée à découvert. Nous citerons parmi les Xanthinae l'exemple d'espèces des genres *Medaeus* Dana et *Monodaeus* Guinot. Parmi les Xanthidae de la conception classique, les Pilumninae offrent une disposition particulière que nous évoquerons brièvement. Enfin, les Panopeinae ou, plus largement, les Crabes de la lignée panopéenne illustrent le passage d'un type d'organisation à un autre, tout à fait catométope.

Xanthinae des genres Medaeus Dana et Monodaeus Guinot

Dans le genre *Medaeus* Dana, *char. emend.* (cf. GUINOT, 1967a, p. 363), aussi bien chez *M. ornatus* Dana que chez *M. elegans* A. Milne Edwards, une petite portion du sternite 8 apparaît à découvert entre l'abdomen (à la limite des segments abdominaux 2 et 3) et le condyle de la coxa de p5.

Dans le genre *Monodaeus* Guinot (1967a, p. 369), on observe la même particularité : chez *Monodaeus couchi* (Bell in Couch) (fig. 48A), *M. tuberculidens* (Rathbun) et *M. rectifrons* (Crosnier), entre les p5 apparaît une petite partie du sternite 8, qui n'est donc pas recouverte par le deuxième segment abdominal ; chez *M. rouxi* (Capart) (fig. 48B), une plus large portion du sternite 8 est visible.

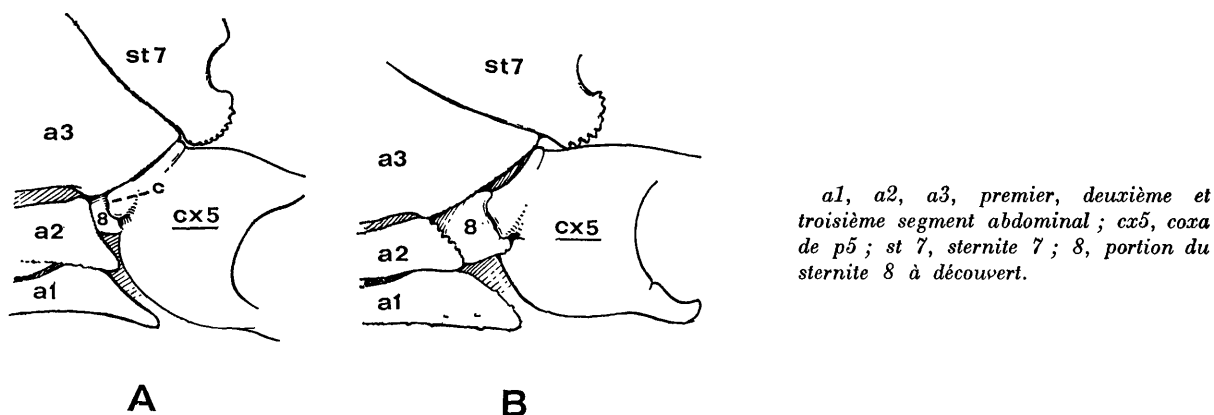


FIG. 48 A-B. — Rapports de l'abdomen et du sternum au niveau de la coxa de p5 chez deux Xanthinae du genre *Monodaeus* Guinot : une portion du sternite 8 est visible, plus largement chez *Monodaeus rouxi* (Capart) (B) que chez *M. couchi* (Bell in Couch) (A).

On peut voir là une tendance vers la disposition catométope, une ébauche de celle-ci évidemment, puisque l'orifice sexuel mâle, d'où naît un fort pénis, débouche sur la coxa de p5, selon l'organisation cyclométope courante des autres Xanthidae. A cet égard, les *Medaeus* et les *Monodaeus*, surtout *Monodaeus rouxi*, constitueraient des exemples du mode de passage des Cyclométopes aux Catométopes

(selon l'ancienne terminologie). On notera, par ailleurs, que ces genres ont une carapace large, un plastron sternal élargi et un cadre buccal transverse, avec mxp3 écartés et angle externe du mérus saillant, autant de caractères rencontrés chez les Catométopes.

Dans les genres *Medaeops* Guinot (1967a, p. 366) et *Edwardsium* Guinot (*ibid.*, p. 365), la disposition est « normale », sans portion de sternite 8 visible.

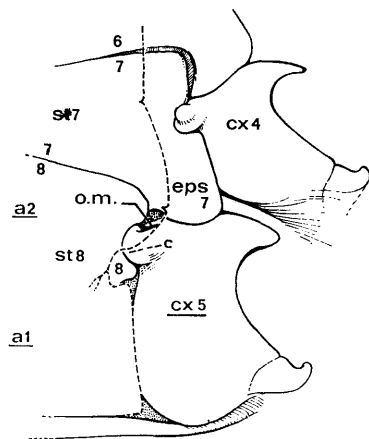
Pilumninae (sensu BALSS, 1957)

Ainsi que nous l'avons déjà souligné (GUINOT, 1969a, p. 697-702), chez des Crabes xanthoïdes rattachés aux *Pilumninae*, tels que *Pilumnus* Leach ou *Actumnus* Dana, le deuxième segment abdominal ne s'étend pas sur toute la largeur du sternum, lequel est extrêmement étroit vers l'arrière : une partie, assez faible mais nette, du sternite 8 demeure toujours visible vers le condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Par exemple, chez *Actumnus setifer* de Haan (fig. 49), le sternite 8 apparaît à découvert au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5.

Les *Pilumninae* sont facilement reconnaissables à leur premier pléopode sexuel effilé, souvent replié à son extrémité apicale (fig. 66C, C1) ainsi qu'à leur deuxième pléopode sexuel très court, de forme sigmoïde (fig. 66D).

Chez *Halimede* de Haan et *Parapanope* de Man (*cf.* GUINOT, 1969a, p. 700 ; 1969b, p. 226), genres attribués aux *Xanthinae* par BALSS (1957, p. 1648, 1649) et qui, à notre avis, doivent être réunis dans une catégorie taxonomique spéciale, une partie du sternite 8 est également visible entre le deuxième segment abdominal et la coxa de p5 (fig. 50A : *Halimede ochtodes*). Une disposition telle que celle rencontrée dans le genre *Galene* de Haan (fig. 50B) peut en découler, avec, comme conséquence du processus anagénétique, le sternite 8 visible en deux endroits, *au-dessous* et, en outre, *au-dessus* du condyle articulaire de la coxa de p5. Le sternum s'est élargi et l'épisternite 7 tend à se rapprocher du sternite 8 : cependant, l'orifice mâle demeure coxal ; le pénis est couché dans une rainure.

Les *Pilumninae* à sternite 8 partiellement découvert ne seraient donc pas de stricts Cyclométopes. Un genre comme *Heteropilumnus* de Man, placé par BALSS (1957, p. 1652) parmi les *Xanthidae Pilumninae*, donc dans les Cyclométopes, offre des traits catométopes, et ce niveau évolutif devrait apparaître dans le système de classification adopté.



a1, a2, premier et deuxième segment abdominal ; c, condyle d'articulation de p5 sur le sternum ; cx4, cx5, coxa de p4 et de p5 ; eps 7, épisternite 7 ; o.m., orifice génital mâle ; st7, st8, sternites 7 et 8 ; 8, portion découverte du sternite 8 ; 6/7, 7/8, sutures sternales thoraciques 6/7 et 7/8.

FIG. 49. — Rapports sternum-abdomen chez *Actumnus setifer* (de Haan) (♂ 10,5 × 14 mm, Madagascar, BALSS det.). L'orifice mâle est coxal mais une portion du sternite 8 est visible juste au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum.

De nombreux genres appartenant à ce que nous avons désigné comme la *lignée pilumnienne* (GUINOT, 1969a, p. 697) sont, en revanche, de francs Catométopes. Dans la classification de BALSS (1957) ils sont rangés parmi les Goneplacidae, principalement dans les Rhizopinae (BALSS, 1957, p. 1657).

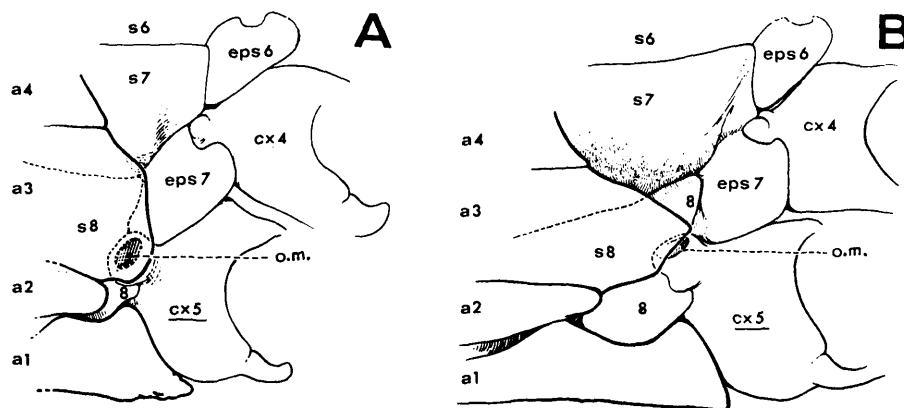


FIG. 50 A-B. — Rapports abdomen-sternum au niveau de la coxa de p5 : A, *Halimede ochtodes* (Herbst) : une portion du sternite 8 est visible au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum ; B, *Galene bispinosa* (Herbst) : le sternite 8 n'est pas recouvert par l'abdomen en deux endroits, au-dessus et au-dessous du condyle de la coxa de p5.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

Les Pilumninae parvenus au stade catométope sont notamment les genres : *Rhizopa* Stimpson, au large sternite 8 séparant l'abdomen de la coxa et au pl2 à lobe apical terminé en massue ; *Mertonia* Laurie ; *Ceratoplax* Stimpson, au moins *pro parte* ; *Typhlocarcinus* Stimpson, au moins *pro parte*. Le genre *Lophoplax* Tesch, rangé à tort par BALSS (1957, p. 1656-1657) dans les Prionoplacinae, a atteint le stade catométope et doit être attribué, dans la lignée pilumnienne, au groupe de formes catométopes.

En conclusion, la lignée pilumnienne comprend des Crabes dont l'orifice génital mâle, coxal, constitue un caractère plésiomorphe (Pilumninae xanthoïdes) et des Crabes dont la disposition mâle avec ouverture sternale dénote l'avance anagénétique, avec tous les stades de transition (Pilumninae gonéplaciens).

Panopeinae Ortmann

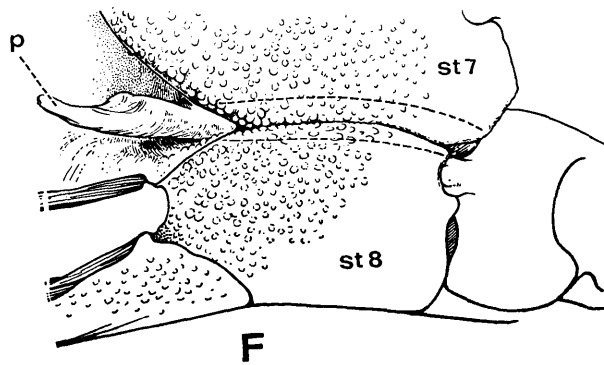
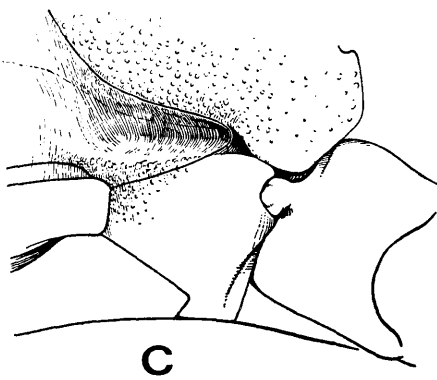
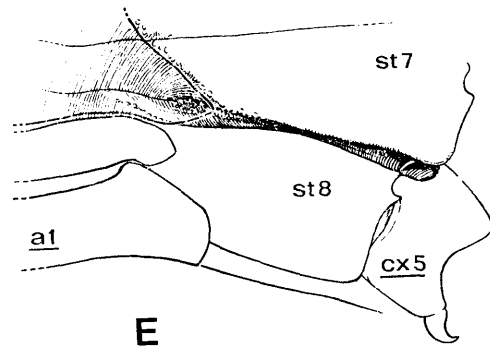
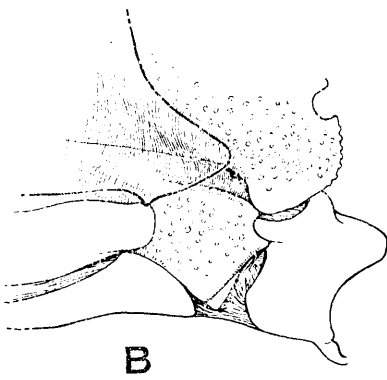
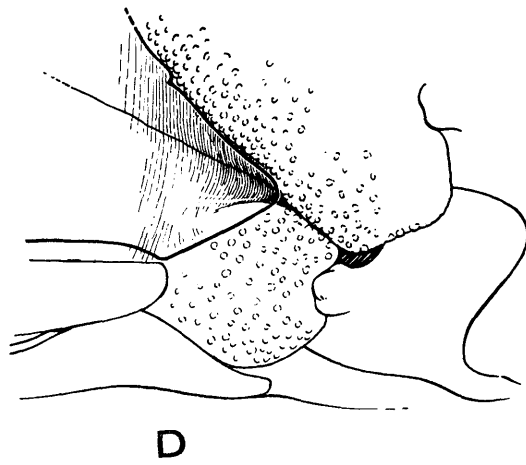
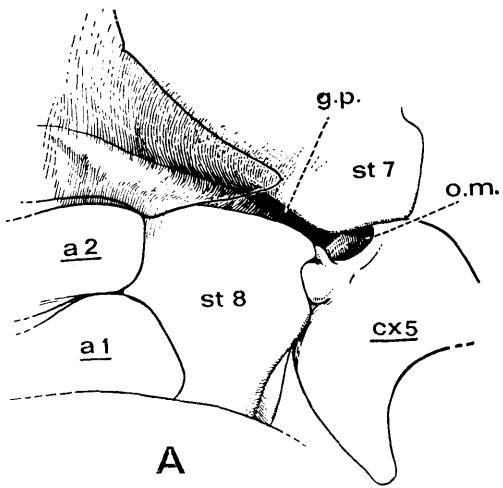
Sous le nom de *Panopeinae* nous désignons le groupe de genres réunissant *Panopeus* H. Milne Edwards, *Lophopanopeus* Rathbun, *Neopanope* A. Milne Edwards, ainsi que leurs nombreux alliés. Nous amendons donc la sous-famille établie par ORTMANN (1893, p. 473) qui, outre *Panopeus*, comprenait à l'origine les genres *Daira*, *Actumnus* et *Lybia* (= *Melia*), lesquels doivent être exclus de ce groupement.

Les *Panopeinae* sont, pour la plupart, américains ; appelés communément « mud crabs », ils vivent surtout dans les zones vaseuses. Leur caractéristique la plus frappante est la forme singulière du premier pléopode sexuel mâle (cf. fig. 66A, A1).

FIG. 51 A-F. — Divers stades de l'organisation catométope dans la lignée panopéenne : rapports sternum-abdomen au niveau de la coxa de p5, formation d'une gaine pénienne et déplacement de l'orifice génital mâle en une position sternale, de plus en plus proche du plan sagittal médian.

- A, *Cyrtoplax schmitti* (Rathbun), paratype, ♂ 13 × 18 mm, Ecuador, W. L. SCHMITT coll. (MP, ex USNM 70829) (× 8,5). B, *Tetraplax quadridentata* (Rathbun), ♂ 8,3 × 10,2 mm, Trinidad, CROSBY coll., RATHBUN det. (MP, ex USNM 71010) (× 10). C, *Cyrtoplax spinidentata* (Benedict), ♂ 15,8 × 22 mm, Puerto Rico, W. J. HEWATT coll. et leg., st. 346, CHACE det. (MP) (× 9,5). D, *Eucratopsis crassimanus* (Dana), cotype d'*Eucratoplax guttata* A. Milne Edwards, ♂ 8 × 10 mm, Sombrero, coll. STIMPSON (MP) (× 17). E, *Malacoplax californiensis* (Lockington), ♂ 10 × 14 mm, Mexico, Gulf of California, Angeles Bay, GARTH det. *Speocarcinus californiensis* et leg. (MP) (× 7,5). F, *Prionoplax spinicarpus* H. Milne Edwards, holotype, ♂ 14,8 × 22,2 mm, Chine ? (localité très douteuse) (MP) (× 7,5).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.



Chez la plupart des Xanthidae Panopeinae, le deuxième segment abdominal est séparé de la coxa de p5 par la partie latéro-externe du sternite thoracique 8, laissée à découvert ; parfois s'ébauche un rapprochement des parties latérales des sternites 8 et 7. Ainsi, le pénis se trouve logé dans une rainure, voire dans une véritable échancrure ménagée entre les pièces sternales, incomplètement fusionnées. Chez l'espèce type du genre *Panopeus* H. Milne Edwards, *P. herbsti* H. Milne Edwards, ne se manifeste qu'une légère tendance à la disposition catométope : seulement une petite portion du sternite 8 est visible de part et d'autre de l'abdomen ; le pénis est couché dans une simple rainure. Mais, chez les Panopeinae, tous les passages existent entre cette conformation et celle où la portion découverte du sternite 8 s'est agrandie et où se sont réunies dorsalement les parties latéro-externes des sternites 8 et 7. L'orifice mâle se trouve alors déporté dans une position de plus en plus sternale.

Dans la lignée que nous avons dénommée *lignée panopéenne* (cf. GUINOT, 1969b, p. 249), on assiste aux différentes étapes de la progression anagénétique, depuis la forme cyclométope (en fait un peu dépassée) (*Panopeus*) jusqu'aux formes franchement catométopes, avec, pour extrême, le genre *Prionoplax* H. Milne Edwards (cf. fig. 51A-F). Chez *Prionoplax spinicarpus* H. Milne Edwards (fig. 51F), les parties latéro-externes des sternites 7 et 8 sont complètement réunies dorsalement, et cela sur une grande étendue ; une gouttière se forme, dans laquelle est abrité le canal éjaculateur ; de l'orifice mâle, déporté près de l'axe sagittal médian, sort un pénis encore long. Les genres, tous panopéens, représentés sur la figure 51 ne sont plus des Xanthidae (*sensu* BALSS, 1957) mais des Goneplacidae (*sensu* BALSS, 1957).

L'appellation d'Eucratopsinae Stimpson, 1871 = Prionoplacinae Alcock, 1900, pourrait s'appliquer à ces Crabes de la lignée panopéenne passés au stade catométope, si le rang de sous-famille est conservé : elle concerne les genres *Prionoplax* H. Milne Edwards, *Cyrtoplax* Rathbun, *Tetraplax* Rathbun, *Eucratopsis* Smith, *Glyptoplax* Smith, *Malacoplax* Guinot, *Cycloplax* Guinot et, peut-être aussi, *Panoplax* Stimpson.

GONEPLACIDAE (*sensu* BALSS, 1957)

Nous n'étudierons pas les divers représentants de ce groupement, hormis ceux mentionnés plus haut. Une étude particulière, qui est en cours, leur est consacrée. Pour l'instant, nous renvoyons à nos notes préliminaires (GUINOT, 1969a). Nous n'avions pas figuré la disposition du genre *Ommatocarcinus* White (GUINOT, *ibid.*, p. 523). Nous en donnons ici un dessin (fig. 54H) car on voit bien le processus de recouvrement du pénis par les parties latérales du sternite 7 (épisternite 7) et du sternite 8 : les bords, qui ne sont pas encore jointifs, laissent apparaître la fraction basale du pénis qui s'est sclérifiée. La portion molle du pénis qui émerge de cette demi-gaine est, au contraire, flexible.

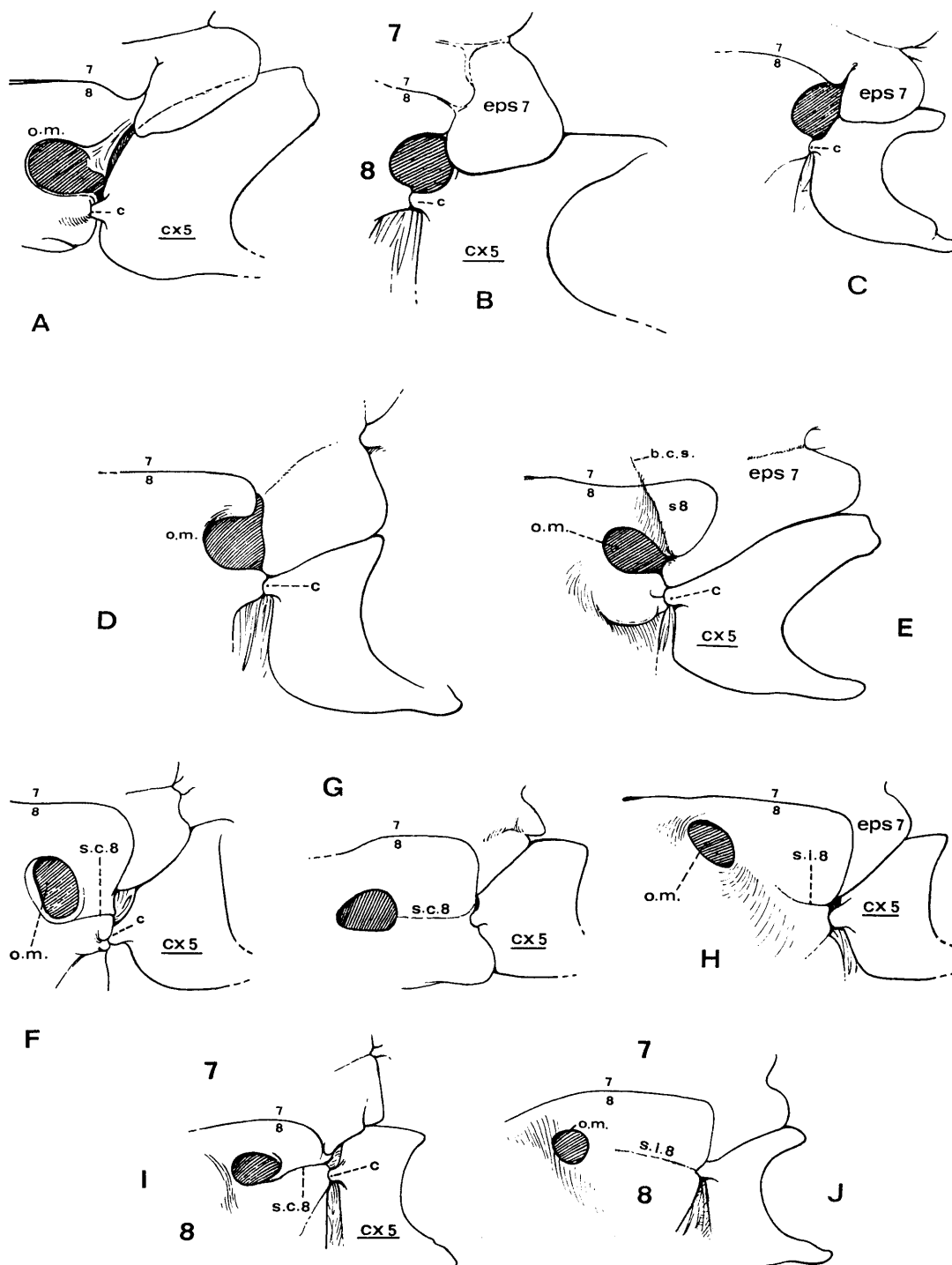
GRAPSIDAE (*sensu* BALSS, 1957)

Pour les Grapsidae, BALSS (1957, p. 1666) énonce que l'orifice mâle est sternal puis indique, à propos des quatre sous-familles, que l'abdomen remplit tout l'espace entre les coxae des p5 chez les Grapsinae, les Sesarminae et les Plagusiinae, tandis qu'il le remplit à peine chez les Varuninae.

La figure 52 illustre la position de l'orifice génital mâle chez divers Grapsidae : chez les Grapsinae, l'orifice est sternal mais placé à proximité de la coxa, à une certaine distance de la suture 7/8

FIG. 52 A-J. — Localisation sternale de l'orifice génital mâle et sa position par rapport à la coxa de p5 et à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Grapsidae (*sensu* BALSS, 1957).

A-C, Grapsinae : A, *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst) ; B, *Goniopsis cruentata* (Latreille) ; C, *Planes minutus* (Linné). D, I, J, Sesarminae : D, *Sesarma dehaani* H. Milne Edwards ; I, *Helice tridens tridens* de Haan ; J, *Metaplax dentipes* (Heller). E, Plagusiinae : *Plagusia depressa depressa* (Fabricius). F-H, Varuninae : F, *Eriocheir sinensi* H. Milne Edwards ; G, *Gaetice depressus* de Haan ; H, *Varuna litterata* (Fabricius).



(sauf dans le genre *Planes* où l'orifice en est proche) ; chez les Sesarminae, l'orifice est soit proche de la coxa, soit très éloigné ; chez les Plagusiinae, l'orifice, éloigné de la suture 7/8, est encore proche de la coxa ; par contre, chez les Varuninae, l'orifice est complètement déporté en position sternale.

On peut donc conclure, d'une part, que tous les Grapsidae ne sont pas au même niveau évolutif ; d'autre part, que les Varuninae et certains Sesarminae montrent la transformation anagénétique la plus accentuée, à savoir un orifice mâle complètement sternal.

1. Grapsinae

Chez tous les Grapsinae que nous avons examinés (fig. 52A-C), l'orifice mâle s'ouvre non pas sur la coxa de p5 mais à proximité de celle-ci, c'est-à-dire sur la surface sternale, juste au-dessus du point où vient s'articuler le condyle de la coxa de p5 sur le sternite 8. Le pénis se trouve à une certaine distance de la suture 7/8, c'est-à-dire qu'il est assez nettement postérieur à cette dernière. Face au condyle, une saillie sur le sternum prolonge en quelque sorte l'articulation de la coxa et forme la base de l'orifice mâle.

Cette disposition caractérise les genres *Grapsus* Lamarck (pl. 20, fig. 1-2), *Geograpsus* Stimpson, *Goniopsis* de Haan, *Leptograpsus* H. Milne Edwards, *Metopograpsus* H. Milne Edwards, *Pachygrapsus* Randall. Chez tous, le pénis occupe une position transversale. Une variante différencie ces divers genres : l'épisternite 7 s'approche plus ou moins du pénis et même du condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Chez *Grapsus* (fig. 52A), l'épisternite 7 est éloigné du pénis, tandis que chez *Pachygrapsus*, *Metopograpsus*, *Leptograpsus*, il parvient jusqu'au pénis, parfois même jusqu'au condyle, en empiétant largement sur la coxa de p5. Chez *Goniopsis* (fig. 52B), l'épisternite 7, cordiforme, s'étend très postérieurement.

Parmi les Grapsinae examinés, une seule exception : le genre *Planes* Leach (fig. 52C). Le pénis sort bien sur le sternum mais contre la coxa, et il se trouve tout près de la suture 7/8.

Le pénis des Grapsinae est parfois fortement calcifié dans sa partie basale, notamment chez *Grapsus* et *Metopograpsus*.

2. Varuninae

L'ouverture génitale mâle se trouve refoulée sur le sternum, loin de la coxa de p5 et de la suture 7/8, surtout dans les genres *Varuna* H. Milne Edwards (fig. 52H ; pl. 20, fig. 4a, 4b, 5) ; *Tetragrapsus* Rathbun ; *Pseudograpsus* H. Milne Edwards (liste non exhaustive). Une large portion du sternite 8 apparaît à découvert, postérieurement au sternite 7. Un sillon transversal, court, part du condyle articulaire de la coxa et parcourt le sternite 8 sur une faible distance : nous l'avons appelé *sillon incomplet du sternite 8*. Chez *Gaetice* Gistel (fig. 52G), chez *Brachynotus* de Haan et chez *Cyrtograpsus* Dana, la disposition est comme précédemment mais le sillon en question rejoint l'orifice mâle et divise en deux la portion visible du sternite 8 : nous l'avons appelé *sillon complet du sternite 8*.

Chez ces derniers genres de Crabes, à sternite 8 développé, la partie de ce dernier située postérieurement à la coxa de p5 et limitée par un sillon peut être homologuée à l'épisternite 8.

Le genre *Eriochair* de Haan (fig. 52F) possède sensiblement la même disposition mais l'orifice mâle ainsi que le pénis, à base très élargie, sont nettement plus rapprochés de la coxa de p5 ; un sillon traverse la portion visible du sternite 8, antérieurement au condyle de la coxa ; autour de ce dernier, la surface sternale forme une saillie, ce qui n'existe nullement chez *Varuna* par exemple, où un large espace sépare la coxa de l'orifice mâle. Chez *Eriochair*, la migration de l'orifice mâle vers la zone médiane de la surface sternale est moins accentuée que chez les autres Varuninae examinés. Il faudrait évidemment vérifier la disposition chez tous les genres et, aussi, toutes les espèces de cette sous-famille.

3. Sesarminae

Il existe deux types de disposition chez les Sesarminae.

Chez les *Sesarma* Say *s.l.* (fig. 52D), l'orifice mâle est placé comme chez les Grapsinae, à savoir sur le sternum tout près de la coxa de p5 et postérieurement à la suture 7/8. Le condyle articulaire

de la coxa est entouré par un bourrelet sternal. L'abdomen étant très large dans ses premiers segments, aucune portion du sternite 8 n'est visible quand l'abdomen est replié, tout comme chez les Grapsinae. L'épisternite 7 rejoint le condyle et, aussi parfois très largement (selon les espèces), la portion sternale qui encadre le condyle, ce qui a pour effet de séparer l'orifice mâle de la coxa. Ce caractère rapproche le genre *Sesarma* s.l. des Grapsinae tels que *Pachygrapsus*, *Metopograpsus*, *Goniopsis* (fig. 52B). Une caractéristique des *Sesarma* semble être le pénis formant un tube bien constitué, calcifié, dirigé obliquement ou longitudinalement, mobile sur toute sa longueur.

Chez d'autres Sesarminae comme *Metaplex* H. Milne Edwards (fig. 52J) ou *Cyclograpsus* H. Milne Edwards, dont l'abdomen est plus étroit à la base et a des bords à peu près rectilignes, la disposition ressemble à celle des Varuninae (fig. 52F-H). L'orifice mâle est très éloigné de la coxa, noyé au sein du sternite 8. Une large portion du sternite 8 est exposée : un sillon peut le traverser complètement (*Metaplex crenulatus*, *Cyclograpsus punctatus*, *C. integer*), incomplètement (*Metaplex dentipes* : fig. 52J), ou pas du tout (*Metaplex tredecim*).

Dans le genre *Helice* de Haan (fig. 52I), la disposition est comme chez ces derniers genres, c'est-à-dire celle des Varuninae ; mais, comme le troisième segment abdominal est élargi transversalement, il cache la partie antérieure du sternite 8 qui pourrait être exposée ; un sillon complet (s.c.8) traverse le sternite 8 jusqu'à l'orifice mâle.

4. Plagusiinae

Le pénis sort sur le sternite 8 près de la coxa de p5, au-dessus de l'articulation de celle-ci sur le sternum. Sous le condyle articulaire se situe souvent une saillie sternale (dépendant du sternite 8) : cette saillie est visible dorsalement entre le deuxième et le troisième segment abdominal, quand l'abdomen est rabattu, surtout chez *Pernon* Gistel (pl. 23, fig. 2) où elle entoure le condyle. L'ouverture mâle se trouve loin de la suture 7/8, qui passe très en avant et se continue sur la partie exposée du plastron. En effet, une large portion du sternite 8 n'est pas recouverte par l'abdomen et prend place postérieurement au sternite 7. La disposition est sensiblement la même chez *Plagusia* Latreille (fig. 52E) et chez *Pernon* Gistel, avec seulement des différences concernant la forme de l'épisternite 7, qui s'abaisse ou non jusqu'au condyle de la coxa de p5. A noter pourtant que, chez *P. glabra* Dana (cf. pl. 18, fig. 9), le sternite 8 est entièrement caché par l'abdomen. Chez *Pernon planissimum* (Herbst), quand l'abdomen est rabattu, le sternite 8 est visible en deux endroits : une large portion apparaît postérieurement au sternite 7, une plus petite est à découvert entre le deuxième et le troisième segment abdominal.

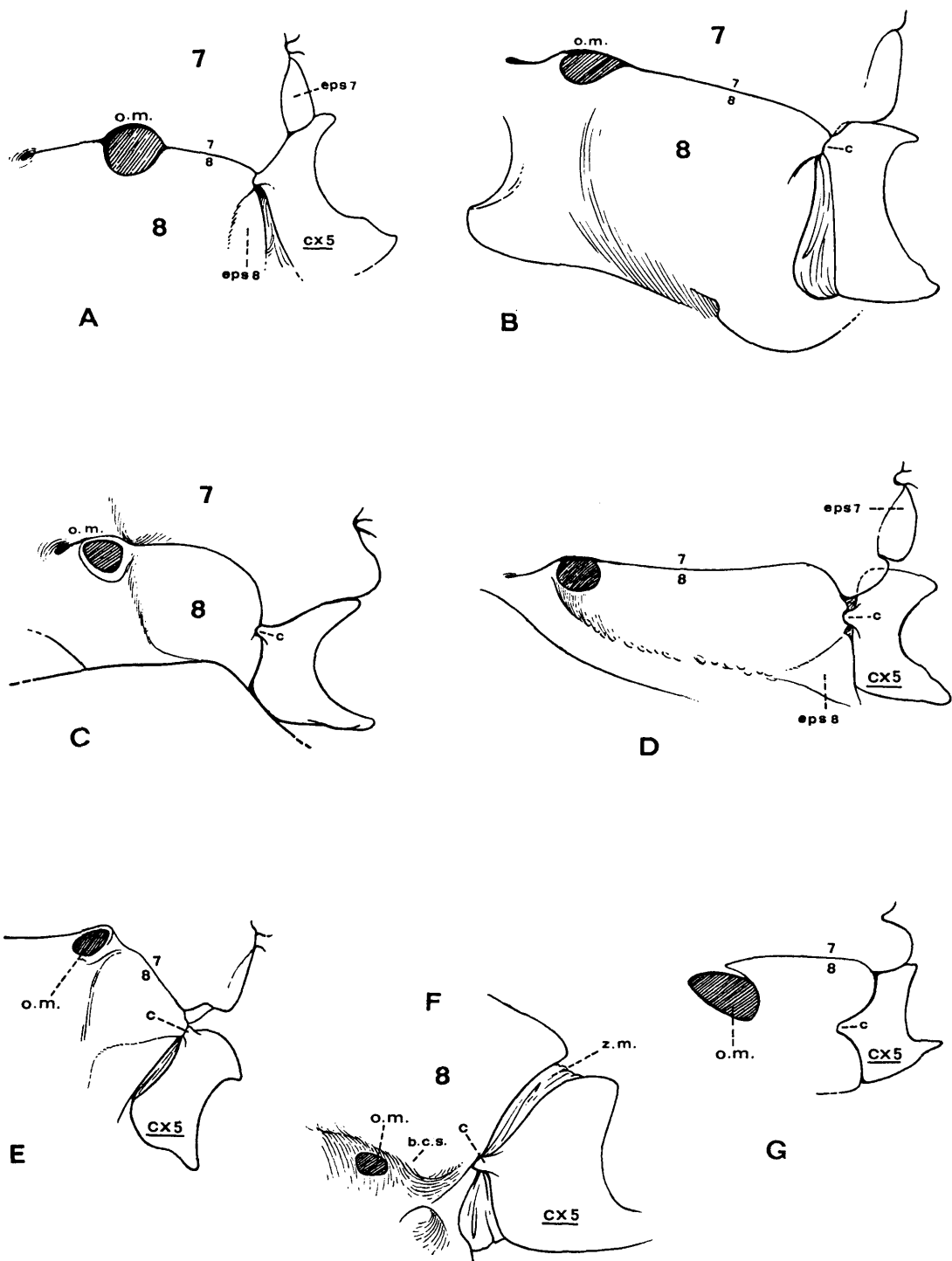
Le pénis possède une base élargie et fortement calcifiée dans le genre *Plagusia*.

OCYPODIDAE (sensu BALSS, 1957, PLUS CAMPTANDRIINAE)

Pour les Ocypodidae, BALSS (1957, p. 1663) annonce un orifice mâle sternal. En effet, chez tous les genres que nous avons examinés, l'orifice mâle a migré en position tout à fait sternale et se trouve éloigné de la coxa de p5. Généralement, l'orifice mâle se trouve accolé à la suture 7/8 ou, tout au moins, très proche de celle-ci, ce qui différencie les Ocypodidae (fig. 53A-D) des Grapsidae (fig. 52A-J), famille dans laquelle l'ouverture mâle est éloignée de ladite suture.

1. Ocypodinae

La disposition est constante, aussi bien dans le genre *Ocypode* Weber que dans le genre *Uca* Leach : l'orifice mâle est très nettement sternal (fig. 53A-B). Entre les premiers segments de l'abdomen, à bords sensiblement rectilignes, et la coxa de p5 s'intercale un sternite 8 largement développé chez *Ocypode* (fig. 53B ; pl. 18, fig. 7), un peu moins étalé transversalement chez *Uca* (fig. 53A). Le pénis sort sur la suture 7/8, plus exactement juste à l'endroit où elle pénètre dans la cavité sterno-abdominale ; la suture 7/8 se prolonge encore sur une faible distance, à l'intérieur de la cavité. Un épisternite 8 est présent.



Le pénis forme une expansion dirigée presque verticalement, parallèlement à l'axe longitudinal médian. Sa base offre un épaissement calcifié dans le genre *Uca*.

Dans cette sous-famille, l'orifice mâle est donc refoulé très loin de la coxa de p5 (*cf. infra*).

2. Macrophthalminae

Chez les Macrophthalminae, l'orifice mâle est déporté dans la zone sternale, loin de la coxa de p5 :

Dans le genre *Macrophthalmus* Desmarest, deux variantes principales se présentent :

a) La partie exposée du sternite 8 est très élargie et le pénis sort pratiquement sur la suture 7/8 ou, plus précisément, juste au-dessous : *Macrophthalmus parvimanus* A. Milne Edwards (fig. 53D), *M. graeffi* A. Milne Edwards, *M. kemp*i Serène, *M. milloti* Crosnier, *M. pacificus* Dana, *M. consobrinus* Nobili. Chez *M. parvimanus*, où le sternite 8 forme une bande très étalée transversalement et étroite, la partie basale du pénis n'est pas complètement recouverte par l'abdomen et apparaît visiblement.

b) La partie exposée du sternite 8 est sensiblement aussi large que longue ; l'orifice mâle s'ouvre postérieurement à la suture 7/8 et paraît n'avoir aucun rapport avec celle-ci : *Macrophthalmus latreillei* Desmarest (pl. 18, fig. 6a, 6b), *M. japonicus* de Haan.

Nous pensons qu'il existe des cas intermédiaires chez les nombreuses espèces de *Macrophthalmus* : l'orifice mâle occupe certainement une place variable par rapport à la suture 7/8, tantôt la touchant comme dans les premiers cas cités ici, tantôt s'en éloignant plus ou moins. Ainsi, chez *M. dilatatus* de Haan, à très large sternite 8, l'orifice mâle se trouve à proximité de la suture 7/8 sans, toutefois, y paraître accolé. Une étude détaillée s'avère indispensable : les caractéristiques relatives à l'orifice mâle pourront être utilisées pour justifier les séparations nécessaires dans ce genre hétérogène.

Chez certains *Macrophthalmus* que nous avons examinés, la partie basale du pénis est entourée par une capsule calcifiée.

Dans le genre *Hemiplax* Heller (parfois rattaché comme sous-genre à *Macrophthalmus*), l'orifice génital mâle est postérieur à la suture 7/8, bien que peu éloigné de celle-ci.

Dans le genre *Euplax* H. Milne Edwards, que TESCH (1915) et KEMP (1919) rattachent à *Macrophthalmus*, l'orifice mâle se trouve sur le sternite 8 à une certaine distance de la coxa (sternite 8 en partie exposé), postérieurement à la suture 7/8 dont il demeure cependant peu éloigné. Chez *E. tridentata* A. Milne Edwards, l'abdomen mâle est très large et porte sur les bords de ses segments 3 à 6 de longues soies raides. A notre avis, l'attribution de ce genre aux Macrophthalminae devrait être révisée.

3. Scopimerinae

Dans cette sous-famille, l'orifice mâle est sternal, c'est-à-dire s'ouvre sur le sternite 8, dont une partie est exposée et se trouve donc loin de la coxa de p5.

Dans les genres *Scopimera* de Haan (*cf. pl. 26, fig. 6*) et *Ilyoplax* Stimpson, l'orifice mâle est une assez vaste ouverture, située un peu postérieurement à la suture 7/8.

Dans le genre *Dotilla* Stimpson (*cf. pl. 19, fig. 4*), l'orifice mâle, sternal, est accolé à la suture 7/8.

FIG. 53 A-G. — Localisation sternale de l'orifice génital mâle et sa position par rapport à la coxa de p5 et à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers Ocypodidae (A-D), chez les Mictyridae (E), les Hymenosomatidae (F) et les Pinnoteridae (G).

A-B, Ocypodinae : A, *Uca tetragonon* (Herbst) ; B, *Ocypode cursor* (Linné) ; C, Camptandriinae : *Paracleistostoma cristatum* de Man ; D, Macrophthalminae : *Macrophthalmus parvimanus* A. Milne Edwards ; E, Mictyridae : *Mictyris longicarpus* Latreille ; F, Hymenosomatidae : *Elamena pilosa* A. Milne Edwards ; G, Pinnoteridae : *Pinnotheres pisum* (Linné).

Pour les abréviations, voir p. 297-298.

4. Camptandriinae

Cette sous-famille comprend des genres auparavant rattachés aux Macrophthalminae. Elle a été reconnue par STIMPSON (1858b ; 1907) et adoptée, de plus en plus nettement, par BARNES (1967) et par SERÈNE (1974). L'une de ses caractéristiques principales est la forme du pl1♂, coudé en son milieu et complètement repley, de sorte qu'il occupe seulement la partie proximale de la cavité sterno-abdominale. Chez les espèces des genres *Paracleistostoma* de Man (fig. 53C ; pl. 26, fig. 4, 5) et *Tylo-diplax* de Man que nous avons examinées, le sternite 8 forme en arrière du sternite 7 une bande développée, plus ou moins élargie : le pénis sort à une certaine distance de la coxa de p5 et sur la suture 7/8 (ou, plus exactement, l'orifice mâle se trouve juste au-dessous de la suture 7/8, à la limite de la cavité sterno-abdominale et du plastron). Le gonopode mâle est tout à fait sternal.

PINNOTERIDAE (*sensu* BALSS, 1957)

BALSS (1957, p. 1659) indique un orifice mâle sternal. Dans les divers genres, selon que la portion exposée du sternite 8 est relativement peu étendue (*Pinnoterres* Latreille, *Ostracoterres* H. Milne Edwards), moyennement large (*Tritodynamera* Balss), ou extrêmement étalée (*Pinnixa* White), l'orifice débouche à quelque distance ou très loin de la coxa de p5.

Chez *Pinnoterres* (fig. 53G) et chez *Ostracoterres* (cf. fig. 24D), un orifice vaste et bien délimité s'ouvre postérieurement à la suture 7/8.

Chez *Pinnixa* (cf. pl. 24, fig. 7-8), où tous les sternites, y compris le sternite 8, sont très élargis, l'orifice se trouve à l'extrémité interne de la suture 7/8, là où elle s'interrompt à son entrée dans la cavité sterno-abdominale ; un très large écart sépare donc l'orifice mâle de la coxa de p5.

Les Pinnoteridae montrent, quant à la localisation de l'orifice génital mâle, qu'ils ne sont pas tous au même niveau évolutif, ce qui est en rapport avec l'élargissement plus ou moins grand du plastron sternal.

GECARCINIDAE (*sensu* BALSS, 1957)

BALSS (1957, p. 167) annonce pour cette famille un orifice mâle sternal. En effet, chez les Gecarcinidae, l'ouverture génitale mâle, qui n'est plus coxale, est devenue franchement sternale ; mais il existe des différences importantes quant à sa localisation par rapport à la coxa de p5. Nous ne citerons ici la conformation que chez quelques genres ; il faudra évidemment étendre cette étude à toutes les espèces connues.

FIG. 54 A-H. — Localisation de l'orifice génital mâle et sa position par rapport à la coxa de p5 et à la suture sternale thoracique 7/8 chez divers genres.

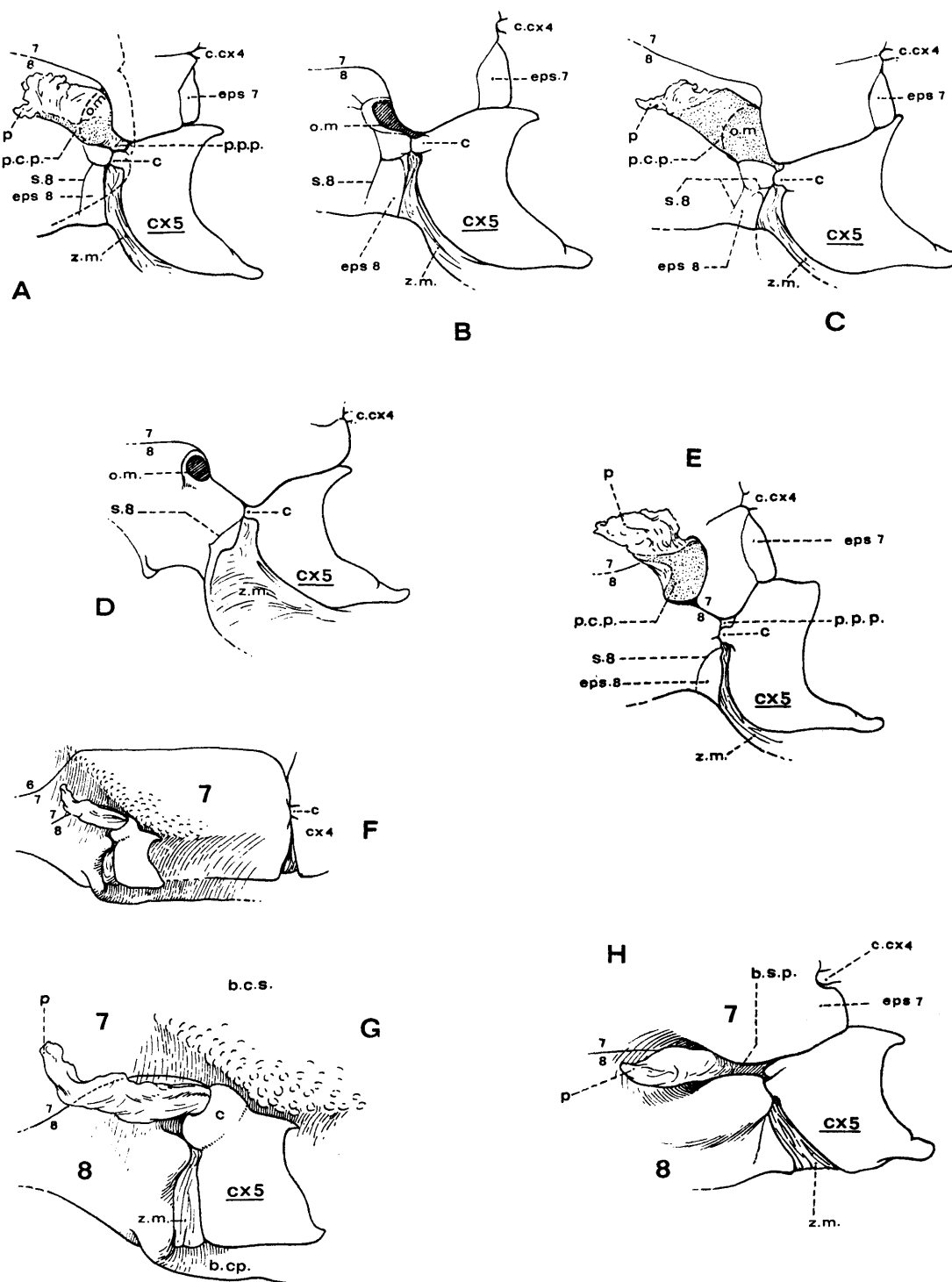
A-D, Gecarcinidae : A, *Cardisoma carnifex* (Herbst) ; B, *Cardisoma armatum* Herklots ; C, *Cardisoma hirtipes* Dana ; D, *Gecarcinus planatus* Stimpson. En A, B, C, c'est-à-dire dans le genre *Cardisoma* Latreille, l'orifice mâle s'ouvre tout près de la coxa ; en D, c'est-à-dire dans le genre *Gecarcinus* Leach, l'orifice mâle est complètement sternal. (En B et D, le pénis n'a pas été représenté).

E, Ocypodidae (*sensu* CHACE et HOBBS, 1969 ; TÜRKAY, 1970) : *Ucides cordatus cordatus* (Linné) (= *Uca una* Latreille). L'orifice mâle se trouve déporté en position sternale : il est accolé à la suture 7/8 et un pénis développé, en partie sclérifié, en émerge.

F, G, Retroplumidae : *Retropluma* sp., sous deux angles de vues (F : vue d'ensemble du sternite 7 ; G, gros plan sur la coxa de p5). Le pénis sort du condyle, en forme de bourrelet, de la coxa de p5 (patte atrophiée, dorsale et rapprochée du plan sagittal médian).

H, Goneplacidae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1656) : *Ommatocarcinus macgillivrayi* White. Les sternites 7 et 8 ne sont pas tout à fait jointifs et laissent apparaître la base du pénis qui, découverte, s'est sclérifiée.

Pour les abréviations, voir p. 297-298.



Chez *Cardisoma carnifex* (Herbst) (fig. 54A), l'orifice s'ouvre sur le sternite 8 mais il paraît accolé au tout petit condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Le sternite 7, ou plus précisément l'épisternite 7, ne rejoint pas le sternite 8 : un très faible espace les sépare. Un gros et large pénis, à base calcifiée, sort juste au départ de la suture 7/8. Aucune portion du sternite 8 n'est visible quand l'abdomen est rabattu.

Chez *Cardisoma armatum* Herklots (fig. 54B), la disposition est à un stade tout aussi primitif et, sur le dessin que nous donnons, on distingue très bien la partie exposée du pénis qui, normalement, est cachée par l'épaisse frange de soies qui borde la lisière de la cavité sterno-abdominale.

Chez *Cardisoma hirtipes* Dana (fig. 54C), l'épisternite 7 est pratiquement rejoint par une avancée du sternite 8 (le pénis demeure néanmoins encore visible entre les deux pièces pas tout à fait jointives). L'orifice mâle apparaît donc en position un peu plus sternale que chez *C. carnifex*. Le gros pénis, également calcifié en grande partie, sort postérieurement à la suture 7/8. De part et d'autre du premier segment abdominal, la partie latéro-externe du sternite 8 est laissée à découvert ; la base du pénis n'est protégée que par les soies qui garnissent les bords de l'abdomen.

Dans le genre *Gecarcinus* Leach, chez *Gecarcinus* (*Gecarcinus*) *lateralis* *lateralis* (de Fréminville), comme chez *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson (fig. 54D ; pl. 19, fig. 11) et *G. (Johngarthia) weileri* (Snyder), l'épisternite 7 et le sternite 8 se sont fusionnés complètement et sur une assez large étendue, de sorte que l'orifice mâle apparaît tout à fait sternal et éloigné de la coxa. Un pénis, à base très élargie et partiellement calcifié, sort postérieurement à la suture 7/8 mais accolé à celle-ci : les premiers segments abdominaux étant très larges, aucune portion du sternite 8 n'est à découvert quand l'abdomen est rabattu.

L'orifice mâle débouche en position franchement sternale dans le genre *Epigrapsus* Heller, plus précisément chez *Epigrapsus politus* Heller, où l'épisternite 7 s'étend postérieurement et se fusionne avec le sternite 8.

Le genre *Ucides* Rathbun (= *Ædipleura* Ortmann) doit être transféré dans la famille des Ocypodidae, d'après la proposition de CHACE et HOBBS (1969, p. 223), que TÜRKAY (1970, p. 350) approuve. Bien que nous adhérons à l'opinion des auteurs mentionnés, nous traiterons de ce genre avec les Gecarcinidae en le maintenant provisoirement, pour faciliter la tâche du systématique, dans les Gecarcinidae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1671).

Chez *Ucides cordatus cordatus* (Linné) (= *Uca una* Latreille) (fig. 54E), l'orifice mâle est tout à fait sternal : le sternite 7 se prolonge postérieurement pour venir se fusionner avec le sternite 8. L'orifice mâle semble être antérieur à la suture 7/8. Il en sort un pénis à base fortement sclérifiée. Une petite portion du sternite 8 est visible entre le premier segment abdominal et la coxa de p5, quand l'abdomen est rabattu.

En conclusion, tous les Gecarcinidae ne se trouvent pas au même niveau évolutif. La localisation de l'orifice génital mâle pourra être utilisée dorénavant pour déceler les divers stades d'anagenèse de ce groupe.

MICTYRIDAE

Les Mictyridae ou « Crabes soldats », dont nous avons longuement décrit le sternum thoracique, possèdent un plastron extrêmement élargi, d'un type tout à fait original. L'orifice génital mâle débouche en position tout à fait sternale et une large portion du sternite 8 sépare la coxa de p5 des premiers segments de l'abdomen. Chez *Mictyris longicarpus* Latreille (fig. 29A, C), l'ouverture, légèrement postérieure à la suture 7/8, se trouve surmontée d'un éperon calcifié qui s'appuie sur le sternite 7. Le pénis, foliacé et sétifère, ne ressemble à celui d'aucun autre genre de Crabe.

PALICIDAE (= CYMOPOLIIDAE)

Les Palicidae possèdent un sternum thoracique extrêmement élargi, avec les sutures 4/5 et 7/8 toutes interrompues. La dernière paire de pattes ambulatoires est réduite et ramenée sur le dos ; les deux coxae n'étant que faiblement rapprochées du plan sagittal médian, un assez large espace les

sépare de l'abdomen ou, plus précisément, du premier pléopode sexuel mâle. Une disposition spéciale existe au niveau du sternite 8 : deux zones tubulaires sont accolées et, de cette sorte de gaine, contournée par l'épisternite 7, sort un assez long pénis. C'est cette disposition que nous avons rencontrée chez *Palicus caroni* (Roux) (fig. 30G). On peut ranger les Palicidae parmi les vrais Catométopes mais dans une catégorie à part, la structure au niveau du sternite 8 n'étant comparable à aucune autre.

HEXAPODIDAE (= HEXAPODINAE *sensu* BALSS, 1957)

Dans cette famille de Crabes, qui ne sont pas décapodes puisque la dernière paire de pattes a complètement disparu, le somite correspondant à p5, c'est-à-dire le sternite 8, est cependant présent : il est simplement recouvert dans sa majeure partie par le bord postérieur de la carapace (fig. 32, 33F). Dans notre description du sternum thoracique chez les Hexapodidae, nous décrivons longuement cette disposition morphologique originale (chapitre III, p. 00).

Il nous est difficile de donner des précisions sur la localisation exacte de l'orifice génital car nous n'avons vu que peu de matériel mâle. De toute façon, comme p5 et, avec lui, sa coxa ont disparu, l'orifice mâle ne peut pas être coxal. La partie latéro-interne du sternite 8 remonte le long du sternite 7, sur les bords de la cavité sterno-abdominale : c'est à cet endroit que l'on observe le pénis et, postérieurement, le canal éjaculateur (fig. 32, p., c.e).

La localisation de l'orifice mâle est sternale chez les Hexapodidae mais on ne peut ranger cette famille dans les Catométopes : en effet, on ignore ce que serait la disposition si une p5 existait, notamment ce que l'on observerait si était retrouvé l'énigmatique genre *Amorphopus* Bell, chez lequel, paraît-il, la dernière paire de pattes demeure sous forme d'un petit tubercule, placé dans une encoche à la base de p4 (*cf.* p. 114).

HYMENOSOMATIDAE

Les Hymenosomatidae sont caractérisés par leur plastron sternal extrêmement élargi, de forme généralement ovale et par les sutures 4/5 à 7/8 confinées sur les bords du plastron. Le sternite 8, largement fusionné avec le sternite 7 sur la partie exposée du plastron, est à découvert sur une vaste étendue. Les pattes de la dernière paire (p5) sont rapprochées, quoique faiblement, du plan sagittal médian et occupent une position quelque peu dorsale. Étant donné l'élargissement du sternum thoracique dans sa partie postérieure, l'orifice mâle se trouve déporté en une position proche de la zone médiane : l'ouverture est creusée sur le bord de la cavité sterno-abdominale au sein du sternite 8 et n'a aucun rapport avec la suture 7/8, qui est située très antérieurement. Le pénis, à base trapue, sort donc tout près de la base du pl1.

Nous nous demandons si, chez les Hymenosomatidae, où l'orifice génital est si éloigné de la coxa de p5, le conduit mâle passe — comme on l'indique pour les autres Crabes — par l'article proximal de la dernière patte : peut-être n'y a-t-il pas de détour par la coxa de p5 et le canal éjaculateur se dirige-t-il directement vers l'orifice sternal ? Ce n'est là qu'une hypothèse et, seule, une dissection permettrait de connaître la morphologie exacte de l'appareil reproducteur mâle des Hymenosomatidae (*cf. infra*).

La disposition que nous venons de décrire est celle d'*Halicarcinus planatus* (Fabricius) (fig. 30A : l'orifice mâle est indiqué juste sous l'abdomen, sur le bord de la cavité sterno-abdominale). La même conformation caractérise *Elamena pilosa* A. Milne Edwards (*cf.* pl. 20, fig. 8).

III. RÉSUMÉ DES ACQUISITIONS NOUVELLES SUR LES ORIFICES GÉNITAUX MÂLES

On indique généralement que, chez les Crustacés, les orifices génitaux mâles s'ouvrent sur la coxa de la cinquième paire de péréopodes, c'est-à-dire que les canaux déférents issus des testicules se prolongent postérieurement jusqu'aux derniers appendices thoraciques.

Parmi les Décapodes, les Natantia et une grande partie des Reptantia possèdent en effet un orifice mâle coxal. Il en est ainsi chez un certain nombre de Brachyours ; mais quelques familles de Crabes sont caractérisées par un orifice mâle s'ouvrant sur le sternum thoracique.

Il est normal de s'attendre à ce que, chez les formes à sternites thoraciques réduits, l'orifice soit situé sur la coxa : celle-ci, percée de son orifice d'où sort parfois un pénis développé, est proche du plan sagittal médian, donc des pléopodes. Au fur et à mesure que s'élargit le corps et, consécutivement, le sternum thoracique, les coxae s'écartent de l'axe médian et, postérieurement, une zone sternale s'intercale entre les p5. Nous avons montré, chez des Crabes de la lignée panopéenne (fig. 51A-F), comment à la mise en place d'une portion de plus en plus largement exposée du sternite 8 correspondait la formation d'une sorte de gaine pénienne. La localisation sternale de l'orifice est liée au processus de carcinisation.

Chez les Brachyours à orifices femelles coxaux (péditrèmes), à savoir chez des formes à sternum thoracique peu développé, l'orifice mâle est toujours coxal. Du reste, chez tous les péditrèmes, la dernière paire de pattes est réduite, dorsale : les coxae des deux p5 sont généralement rapprochées, un étroit plastron les séparant : le pénis qui débouche de la coxa se trouve donc peu éloigné du pl1 et aboutit pratiquement à la base de celui-ci (cf. fig. 60-63).

Chez les Brachyours sternitrèmes, nous avons montré qu'un plastron de plus en plus large se mettait en place au cours de l'évolution. Chez les sternitrèmes à sternum thoracique encore très étroit, l'orifice demeure coxal : le sternite 8 est réduit, les coxae des deux p5 sont rapprochées, les pénis demeurent proches des pléopodes 1 (par exemple, *Corystes* : cf. fig. 46A ; *Thia* : cf. fig. 46C ; *Atelecycclus* : cf. fig. 46B). Dans certaines familles à sternum devenu plus large (Xanthidae, Majidae, Parthenopidae), l'orifice mâle est toujours coxal (*Xantho* : cf. fig. 47A ; *Menippe* : cf. fig. 47B ; *Kraussia* : cf. fig. 46G ; *Maja* : cf. fig. 46I ; *Lambrus* : cf. fig. 46H).

Sur un schéma diagrammatique (fig. 55), nous avons montré les divers emplacements que pouvait occuper l'orifice génital mâle sur la coxa de p5 (fig. 55A). L'orifice se trouve soit assez loin du bord (n° 5), soit peu éloigné de celui-ci (n° 2), soit à la limite du bord coxal (n° 4, *Carpilius* : cf. fig. 47D) ; il peut aussi être situé sur le condyle d'articulation de la coxa sur le sternum (n° 6, par exemple *Pilumnus* : cf. fig. 47E), ou encore à l'extrémité de ce dernier (cf. fig. 50A : *Halimede* ; fig. 47D : *Globopilumnus*).

Chez les Oxystomata (*sensu* BALSS) à plastron très étroit, l'orifice génital mâle est coxal : Calappinae (cf. fig. 46D). Lorsque le plastron s'élargit, comme chez les Dorippidae du genre *Dorippe* (cf. fig. 28), l'orifice conserve sa localisation coxale mais la disposition est spéciale du fait de la réduction

FIG. 55. — Représentation diagrammatique montrant les divers emplacements de l'orifice génital mâle chez les Brachyours. (Orifice génital représenté par un cercle hachuré).

A, Orifice mâle coxal (sur la coxa de p5), situé en divers endroits de la coxa. Le n° 6 correspond à la position sur le condyle articulaire coxa-sternum ; le n° 1 représente un tubercule coxal, comme dans le genre *Dorippe* par exemple (cf. fig. 46 F).

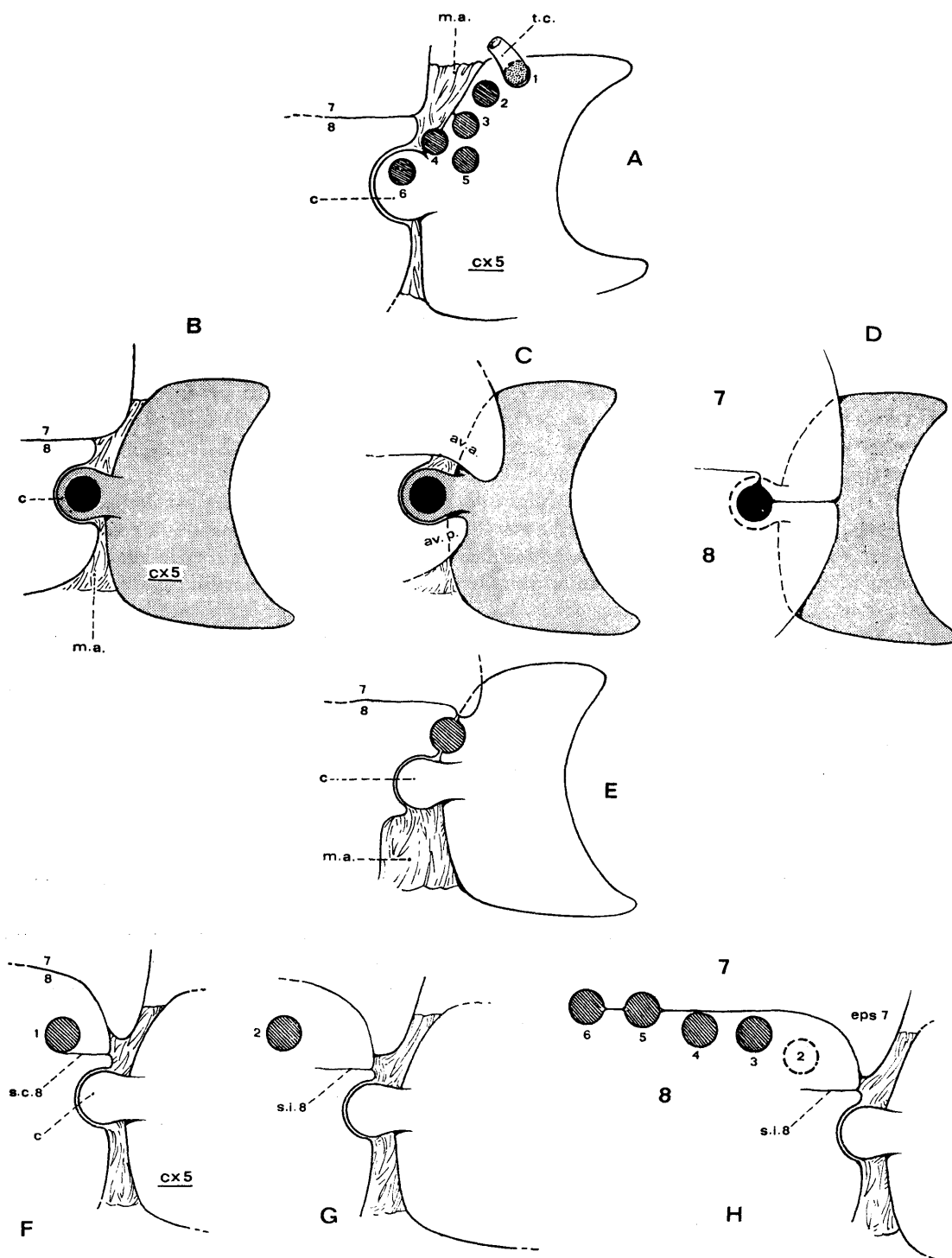
B, D, processus de migration de l'orifice génital mâle qui, de coxal en B, devient sternal en D ; recouvrement de la coxa par deux avancées (avancée antérieure et avancée postérieure) des sternites 7 et 8, qui se rejoignent et dont les bords deviennent jointifs. Ces trois schémas illustrent le processus décrit et figuré (cf. fig. 45 A-C) chez trois genres de Leucosiidae (*Ilia*, *Lithadia* et *Leucosia*). La partie découverte de la coxa est en grisé, l'orifice en noir.

E, orifice génital mâle à la limite de la coxa et du sternum thoracique.

F, G, orifice génital sternal. Éloigné de la suture 7/8, il est soit encore proche de la coxa et relié à celle-ci par un sillon (sillon complet du sternite 8), soit plus éloigné de la coxa et le sillon qui part de cette dernière ne rejoint pas l'orifice (sillon incomplet du sternite 8). Ces schémas représentent les dispositions rencontrées chez les Grapsidae (cf. fig. 52 A-J).

H, orifice mâle sternal, déporté très loin de la coxa de p5 et plus ou moins proche de la suture 7/8. Les nos 4-5 illustrent la disposition rencontrée chez les Ocypodidae (cf. fig. 53 A-D) ; le n° 6, celle des Pinnoteridae du genre *Pinnoter* (cf. fig. 53 G).

av.a., avancée antérieure, appartenant au sternite 7 ; av.p., avancée postérieure, appartenant au sternite 8 ; c, condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum ; cx 5, coxa de p5 ; eps7, épisternite 7 ; m.a., membrane d'articulation ; s.c. 8, sillon complet du sternite 8 ; s.i. 8, sillon incomplet du sternite 8 ; 7, 8, sternites thoraciques 7 et 8 ; 7/8, suture sternale thoracique 7/8.



des p5 et de leur faible éloignement du plan sagittal médian : de la coxa s'élève un tubercule coxal auquel fait suite un long pénis (fig. 55A, n° 1, *t.c.* : cf. *Dorippe*, fig. 46F).

En revanche, chez les Leucosiidae, Oxystomata extrêmement spécialisés, on assiste à la migration de l'orifice mâle qui, de coxal, devient sternal. Notre schéma 45A-C montre les étapes de ce processus, à savoir la réunion au-dessus de la coxa des parties latéro-dorsales des sternites 7 et 8. Il existe deux orifices au stade figuré en D : un orifice coxal et un orifice sternal. La figure 55B-D est la représentation diagrammatique de la figure 45 : on distingue bien, dans le genre *Leucosia*, l'orifice génital mâle coxal (en pointillé) et l'orifice mâle sternal (en grisé) ; le recouvrement de la coxa par les deux avancées appartenant au sternite 7 et au sternite 8 est manifeste.

Chez les Portunidae le corps s'étale transversalement, le plastron sternal s'élargit, le sternite 8 prend de l'importance et même devient notablement visible, exposé de part et d'autre de l'abdomen. L'orifice mâle demeure coxal chez *Carcinus* (fig. 47F). Chez les Crabes nageurs les plus élargis, on dénote une légère tendance vers la disposition catométope : le pénis est couché dans une dépression sternale, avec une ébauche de recouvrement par les parties latéro-dorsales du sternite 8 ; l'orifice n'en conserve pas moins sa localisation coxale (cf. fig. 47G, H : *Callinectes* et *Podophthalmus*).

Sur notre figure diagrammatique, la figure 55E représente l'orifice génital mâle à la limite de la coxa et du sternum. On peut supposer que, immédiatement après ce stade, se situe l'étape où l'orifice mâle ne s'ouvre plus sur la coxa mais, devenu sternal, se trouve accolé à la paroi coxale, comme on le voit chez certains Grapsidae tels que *Grapsus* (cf. fig. 52A), *Goniopsis* (cf. fig. 52B), *Planes* (cf. fig. 52C), certaines *Sesarma* (cf. fig. 52D).

En effet, les Grapsidae ne montrent pas une disposition homogène. Chez les uns (Grapsinae, Sesarminae *pro parte*), l'orifice mâle débouche sur le sternum encore tout près de la coxa de p5 : cette disposition est apomorphe par rapport à la localisation coxale de l'orifice mâle mais plésiomorphe par rapport à une ouverture moins latérale, plus déportée dans la partie médiane du sternum thoracique. Cette deuxième disposition se rencontre, à des stades divers, chez les Varuninae (cf. fig. 52F-H) et chez une partie des Sesarminae (cf. fig. 52I-J). L'orifice peut donc se trouver très loin de la coxa chez divers Grapsidae à sternum élargi.

Chez les Pinnoteridae, famille qui renferme des genres à plastron plus ou moins élargi, l'orifice s'ouvre plus ou moins loin de la coxa en fonction de la largeur de la région postérieure du corps (cf. fig. 53G : *Pinnoter*).

La famille des Gecarcinidae nous montre divers stades évolutifs en ce qui concerne l'orifice génital mâle. Divers stades de la « migration » de l'ouverture se manifestent non seulement à l'intérieur de cette famille, par ailleurs assez homogène (si on exclut le genre *Ucides* : cf. p. 214 et fig. 54E), mais aussi au sein même d'un genre (*Cardisoma* : cf. fig. 54A-C). Dans le genre *Gecarcinus* (cf. fig. 54D), la disposition est uniforme : l'orifice mâle est sternal, toujours très éloigné de la coxa de p5.

En revanche, tous les Ocypodidae sont de francs Catométopes : une très large partie du sternite 8 est exposée et sépare l'abdomen de la coxa de p5. L'orifice mâle débouche au sein du sternum thoracique, généralement à proximité de la suture 7/8. Chez tous les genres que nous avons examinés dans les diverses sous-familles (cf. fig. 53A-D), l'uniformité de la disposition est remarquable : éloignement de l'orifice génital par rapport à la coxa et accolement de celui-ci à la suture sternale thoracique 7/8. Les Ocypodidae montrent une disposition apomorphe quant à l'orifice génital mâle. Nous avons examiné l'hypothèse que le canal déférent pouvait ne pas se prolonger postérieurement jusqu'au cinquième péréiopode, ne pas faire un « détour », en quelque sorte « inutile », et devait aboutir simplement au sein du sternum, sans avoir auparavant rejoint la coxa de p5. Une dissection chez *Ocypode cursor* (Linné) (fig. 56) nous a montré un canal, que nous homologuons à la terminaison du canal déférent (canal ejaculateur), se rendant directement vers le pénis, au milieu du thorax, sans passer par la dernière paire de pattes (fig. 56B). D'autres dissections seront nécessaires pour contrôler notre observation. En bref, nous supposons que, au moins chez certains Ocypodidae, le canal déférent ne se dirige pas vers la coxa du cinquième péréiopode mais irait directement vers la zone postéro-médiane du thorax. Il est possible que, notamment chez les Varuninae et peut-être chez les *Gecarcinus* où l'orifice mâle est franchement sternal, la disposition soit analogue à celle supposée dans le genre *Ocypode*.

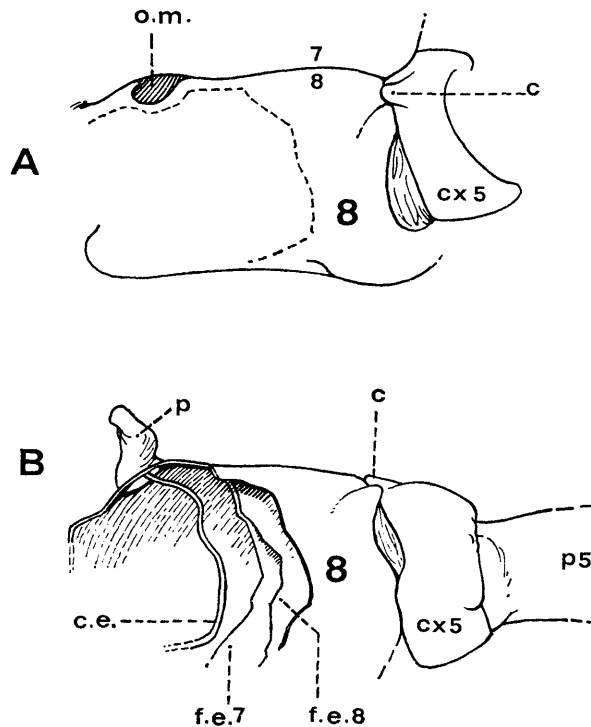


FIG. 56 A-B. — *Ocypode cursor* (Linné).

A, localisation sternale de l'orifice génital mâle, très loin de la coxa de p5 et sur la suture 7/8. (En pointillé, tracé de la dissection de la figure B) ; B, dissection consistant en une ouverture dans le sternite 8 et dans l'endosternite 7/8 : on observe le canal éjaculateur qui se prolonge directement vers le pénis sans passer par la coxa de p5. Dissection faite par M^r M. GAILLARD.

c, condyle articulaire de la coxa sur le sternum ; cx5, coxa de p5 ; c.e., canal éjaculateur ; f.e. 7, feuillet antérieur de l'endosternite 7/8 ; f.e. 8, feuillet postérieur de l'endosternite 7/8 ; p, pénis ; 8, sternite thoracique 8 ; 7/8, suture sternale thoracique 7/8.

Sur notre représentation diagrammatique (fig. 55), les schémas F à H indiquent les différents emplacements de l'orifice génital mâle sur le sternum. Il peut être encore assez proche de la coxa et éloigné de la suture 7/8 : un sillon (que nous avons appelé *sillon complet du sternite 8*) peut relier le bord coxal à l'orifice : fig. 55F. L'orifice mâle peut aussi être le plus éloigné de la coxa : le sillon qui part de cette dernière est alors *incomplet* (fig. 55G).

Enfin, les nombreux exemples où l'orifice mâle se situe sur la suture 7/8 ou à proximité de celle-ci sont représentés sur la figure 55H. Ces cas peuvent être ceux des Goneplacidae *sensu* BALSS ou, par exemple, ceux des Crabes de la lignée panopéenne de la figure 51 : l'orifice mâle est toujours coxal mais une gaine se forme par-dessus le pénis.

Chez *Ommatocarcinus* White (fig. 54H), le pénis n'est pas complètement recouvert, les bords des sternites 7 et 8 laissant entre eux un espace et n'étant donc pas jointifs. La partie exposée du pénis s'est sclérifiée. Dans le genre *Neommatocarcinus* Takeda et Miyake (1969c, p. 173, fig. 6), avec l'espèce *N. huttoni* (Filhol), le pénis apparaît également à découvert ; les deux auteurs japonais distinguent deux parties : « transparent part of sperm duct » et « calcified part of sperm duct », cette dernière étant la portion pénienne exposée.

Les n^{os} 4, 5 et 6 de la figure 55H illustrent les Ocypodidae dont l'orifice mâle est franchement sternal et où, peut-être, le canal déférent ne fait pas de détour par la coxa de la dernière paire de péréiopodes.

Chez les Mictyridae (fig. 29A-C, 53E) et chez les Hymenosomatidae (fig. 30A, 53F), l'orifice mâle est complètement sternal. Chez *Mictyris*, il est peu éloigné de la suture 7/8 sur laquelle il projette un éperon sclérifié. En revanche, chez les nombreux genres d'Hymenosomatidae, il s'ouvre extrêmement loin de la suture 7/8 qui, avec une courbure accentuée vers le haut, passe très en avant. Là encore, nous faisons l'hypothèse que le canal éjaculateur a un trajet direct vers l'orifice, sans passage par la coxa de p5.

Restent les familles à plastron élargi mais où la dernière paire de péréiopodes est réduite, ramenée dorsalement, et où les coxae sont rapprochées du plan sagittal médian. Chez les Retroplumidae (fig. 54F-G), l'orifice mâle est coxal : il s'ouvre à l'extrémité du condyle articulaire de la coxa de p5, ce condyle s'intercalant entre le large sternite 7 et une saillie du sternite 8. Dans cette famille, la totalité du sternite 8, lequel est réduit, est recouverte par l'abdomen.

Par contre, chez les Palicidae (fig. 30G), l'orifice mâle est sternal, avec une sorte de gaine formée de deux pièces recouvrant, semble-t-il, le pénis.

Enfin, chez les Hexapodidae à p5 disparus et sternite 8 ayant glissé sous la carapace (fig. 32, 33F), l'orifice mâle ne peut être appendiculaire puisque la dernière paire de pattes est absente. Le cas des Hexapodidae est spécial et des dissections seront nécessaires pour déceler l'emplacement exact de l'orifice génital mâle.

En conclusion, les Brachyours les plus ancrés dans la disposition catométope seraient :

- 1) les Ocypodidae ;
- 2) les Hymenosomatidae ; les Mictyridae ;
- 3) certains Grapsidae (Varuninae et divers Sesarminae) ;
- 4) le genre *Gecarcinus* Leach parmi les Gecarcinidae.

Certains Leucosiidae sont aussi des Catométopes, c'est-à-dire possèdent un orifice mâle sternal : par exemple, le genre *Leucosia* Weber. Ainsi, on est amené à admettre que la migration sternale de l'orifice génital mâle est une tendance apomorphe, se manifestant dans des groupes variés, sans liens phylétiques.

Si les recherches ultérieures confirmaient le trajet abrégé des voies spermatiques — si nous l'avons correctement observé chez *Ocypode cursor* —, c'est-à-dire sans détour par la coxa de la dernière paire de péréiopodes, on se trouverait en présence d'une importante innovation évolutive. Avec un canal déférent qui, avec le déplacement de l'orifice mâle vers le milieu du sternum, devenait de plus en plus long, s'installait, par le poids du passé, une imperfection anatomique dont certains Crabes se seraient débarrassés en établissant un raccourci dont les avantages sélectifs sont évidents.

CHAPITRE VII

PLÉOPODES SEXUELS MÂLES

Les pléopodes sexuels mâles, à savoir les deux premières paires d'appendices abdominaux qui ont perdu en grande partie leur forme originelle et leur fonction primitive, sont des organes spécialisés, servant à la transmission du sperme depuis le pénis jusque dans les voies femelles avec, dans de nombreux cas, son intromission à l'intérieur de vulves.

I. HISTORIQUE

H. MILNE EDWARDS (1834, p. 169-170) s'attarde peu sur la description des organes de copulation. Pour lui, « les membres abdominaux de la première et de la seconde paires ont une forme très différente de ceux qui suivent (lorsqu'il en existe d'autres), ou de ceux de la femelle, et paraissent servir comme des organes excitateurs dans l'acte de la reproduction [...]. Ils ont ordinairement la forme de stylets tubulaires, et sont formés par une lame cornée enroulée sur elle-même ; ceux de la première paire sont grands, et renferment dans leur intérieur les seconds qui sont rudimentaires ». Les premier et deuxième pléopodes sexuels ne sont représentés que chez *Maja verrucosa* (Histoire naturelle, Planches, pl. 3, fig. 15, 16). H. MILNE EDWARDS et LUCAS (1842-1844) sont des précurseurs dans la figuration des pléopodes sexuels, par exemple chez « *Xantho Orbignyi* » (1843, pl. 7, fig. 1d, e).

DANA (1852c, p. 62-63) reconnaît deux groupes de Brachyours : ceux dont « the verges proceed directly from the base of the posterior legs » et ceux dont « they pass from the sternum inside of the base of legs » [...] In fact, the position of the verges is nearly the same in all, as regards distance from the medial line » (DANA, 1852c, p. 63). Pour DANA il existe une insertion cancroïde des « verges » (par exemple, pour *Galene* de Haan, *ibid.*, p. 231 ; pour *Melia* Latreille, *ibid.*, p. 242) et une insertion grapsoïde. Mais l'auteur américain ne s'intéresse pas davantage aux pléopodes sexuels mâles.

C'est principalement à G. L. DUVERNOY que l'on doit les premières descriptions détaillées des organes copulateurs et de leur extrême diversité chez les Décapodes.

Dans une note préliminaire d'ordre général et courte (1849), DUVERNOY insiste sur l'intérêt systématique des « organes de la propagation sexuelle », mâles mais aussi femelles. Il écrit « *que les organes reproducteurs ne paraissent pas subordonnés aux organes conservateurs de la vie*, ou, en d'autres termes, que le genre de vie de l'animal peut varier beaucoup ; que sa nourriture peut être exclusivement animale ou végétale, ou mélangée, sans que les organes reproducteurs éprouvent de changements correspondants, dans le plan général de leur organisation » (DUVERNOY, 1849, p. 323).

En 1850, DUVERNOY publie une deuxième note, spécialement consacrée aux Crustacés Décapodes, séparés en Brachygastres et en Macrogastres d'après divers caractères mais surtout d'après « la position des verges ; toujours extérieures dans les premiers, s'enroulant dans l'intérieur du corps chez les derniers, et ne se déroulant au dehors qu'à l'époque du rapprochement des sexes » (DUVERNOY, 1850, p. 342-343). Les verges décrites par DUVERNOY représentent ce qu'on appelle actuellement pénis.

DUVERNOY développe ces remarques dans un travail plus important (1853). Les *Macrogastres*, dont les « verges » ne sortent qu'au moment de l'érection, comprennent : les Langoustes et les Scyllares, démunis « d'organes accessoires qui faciliteraient l'accès de la liqueur fécondante sur les œufs de la femelle » (p. 137) ; le Homard, pourvu de « sortes de fausses pattes abdominales, dont la forme et la disposition ont évidemment pour usage de saisir et d'emboîter les verges, lors de leur déroulement, et de les diriger vers les œufs ou les ori-

fices des oviductes de la femelle » ; les Écrevisses et les Galathées, qui ont deux paires d'appendices « plus ou moins calcaires, attachés aux deux premiers anneaux de l'abdomen, dont les deux du même côté se complètent pour engainer la verge correspondante et la porter vers l'orifice de l'oviducte » (*ibid.*). Les Décapodes mentionnés ci-dessus constituent les *Macrogastres normaux*, aux côtés desquels DUVERNOY (*ibid.*, p. 169) reconnaît les *Macrogastres anormaux* (= Macroures anormaux de LATREILLE = Anomoures Ptérygures de H. MILNE EDWARDS). Les *Macrogastres anormaux* se différencient par leur appareil copulateur, que nous ne décrirons pas ici. Ce que DUVERNOY désigne sous le nom de fausses pattes abdominales, ce sont évidemment les pléopodes sexuels.

Chez les *Brachygastres*, « les verges restent constamment hors du corps » ; l'ouverture mâle « est percée dans le côté interne et inférieur de la hanche de la dernière paire de pieds thoraciques, et très rarement dans une partie correspondante du sternum (les Gélasimes, les Ocypodes) » (DUVERNOY, 1853, p. 138). Les *Brachygastres* sont, en fait, l'équivalent de nos Brachyours. DUVERNOY décrit et figure la première et la deuxième paire d'appendices copulateurs chez un certain nombre de Crabes. Il constate l'existence : de pl2 très courts « à base élargie en palette » prolongée par « une tige grêle, très arquée, dont l'extrémité est coupée en biseau et régulièrement concave (*Pilumnus*) » (*ibid.*, p. 153) ; de pl2 un peu plus développés (*Grapsus*) ; de pl2 plus longs que les pl1 (*Cancer*). La division en Cyclométopes et Catométopes est retenue. DUVERNOY s'intéresse à la morphologie des vulves : celle-ci est décrite et figurée chez quelques espèces (*Ocypode*, *Grapsus*) ; la présence d'un opercule est relevée dans certains cas.

DUVERNOY place à part les *Brachygastres anormaux* (= Brachyours Notopodes de LATREILLE = Aptérides de H. MILNE EDWARDS) et décrit le complexe copulateur dans les genres *Dromia*, *Ranina* et *Homola*.

DUVERNOY conclut de ses recherches qu'aux habituels caractères tirés de l'organisation (organes de respiration et de locomotion), lesquels peuvent être différemment appréciés, il faut ajouter les *organes de la génération*.

Faisant suite à une courte note parue en 1874, l'ouvrage de BROCCHI (1875) sur les organes génitaux mâles internes et externes des Décapodes est mieux connu que les publications de DUVERNOY. A l'issue de ce travail, BROCCHI parvient aux mêmes conclusions que son prédécesseur : « On verra qu'à chaque grande division des Brachyours semble correspondre une forme spéciale dont il est ici question » (BROCCHI, 1875, p. 121).

MONOD sera l'un des premiers auteurs modernes à fonder une étude taxonomique principalement sur la structure des appendices sexuels et à inclure ce critère dans une clef de détermination : c'est pour l'identification des *Calappa* ouest-africains que MONOD (1928) fait appel aux caractéristiques du pl2. « Alors que les 1^{ers} pléopodes sont, dans toutes les espèces du genre examinées par moi, d'un type sensiblement homomorphe, au contraire, les 2^{es} présentent, suivant les espèces, des aspects très variés... » (MONOD, 1928, p. 111).

A l'intérieur du genre *Calappa* Weber, MONOD distingue trois « types » de pl2 :

a) « un stylet grêle, simple, sans articulation séparant une partie proximale d'une partie distale, s'aminissant régulièrement proximo-distalement et se terminant par un apex pointu, microscopiquement mousse ou très légèrement claviforme » [*Calappa hepatica* (Linné)] ;

b) un pl2 « distinctement divisé en deux parties séparées par une suture portant le plus souvent, à son bord interne, un tubercule spinifère » et avec une partie distale « courte, rectiligne ou sub-droite » (*Calappa rubroguttata* Herklots) ;

c) un pl2 où la partie distale est allongée, recourbée en crosse [*Calappa granulata* (Linné)] (cf. MONOD, 1928, p. 111).

En 1931 (p. 525-526), GORDON insiste sur l'importance des pléopodes en tant que critère taxonomique ; elle sera suivie par CHOPRA (1935, p. 465-466).

BALSS fera paraître en 1932 un article court mais fondamental, dans lequel deux grands types de pléopodes 2 sont reconnus chez les Brachyours de la famille des Xanthidae à crêtes endostomiennes bien définies, complètes (Hyperomerista). Un pl2 long, cylindrique, avec un grand flagelle, parfois enroulé, le tout étant plus développé en longueur que le pl1, caractérise les Menippinae ; à ce type de pl2 correspond un pl1 trapu, à apex peu rétréci. Un pl2 très court et sigmoïde, à flagelle rudimentaire,

caractérise les Pilumninae ; dans cette sous-famille, le pl1 est plus étroit, effilé à l'extrémité et recourbé en crosse.

Dans une étude détaillée des Pilumninae, BALSS (1933c) confirmera l'existence d'un type *pilumnien* de pl1 et de pl2.

En 1950 (1950b, p. 142-143), TWEEDIE fera remarquer que des Crabes non pourvus de crêtes endostomiennes complètes ont des pléopodes de type ménippien, par exemple les genres *Daira* de Haan et *Carpilius* Leach. Pour TWEEDIE, la distinction en Hyperolissa (crêtes endostomiennes absentes ou peu développées) et Hyperomerista (crêtes complètes) « is, in fact, a character of degree rather than of kind » et la classification devrait tenir compte en premier lieu de la nature du pl2. C'est pourquoi TWEEDIE rattache *Daira* et *Carpilius* aux Menippinae. Dans la classification établie par BALSS en 1957, *Daira* et *Carpilius* seront pourtant maintenus dans les Xanthinae, en même temps que d'autres Crabes à pl2 très longs (*Platyxanthus* A. Milne Edwards) (cf. BALSS, 1957, p. 1647-1650). Nous reviendrons ultérieurement sur ce point.

En appendice à sa faune des « Brachyura of the Iranian Gulf », STEPHENSEN (1945) étudie les pléopodes sexuels dans l'ensemble des Crabes et fait clairement ressortir qu'il existe deux types fondamentaux de pl2 : un pléopode 2 long et filiforme, *plus long ou aussi long que le pl1* ; un pléopode 2 réduit, dépourvu de long flagelle et à extrémité tronquée, *plus court, généralement beaucoup plus court que le pl1*. Le deuxième type de pl2, en raison de sa brièveté, est plus rarement décrit dans la littérature ; il est pourtant le plus fréquent chez les Brachyours.

Rappelons les groupes dans lesquels STEPHENSEN (1945, p. 212-213 *et seq.*) relève un pl2 de longueur supérieure ou égale (*grosso modo*) à celle du pl1 : Dromiacea (incluant les Dromiidae et les Homolidae), Dorippidae, Calappidae, Raninidae, Cancridae, Xanthidae Menippinae et Xanthidae Carpiliinae, Goneplacidae *pro parte*, Potamonidae *pro parte*. STEPHENSEN connaît un seul Leucosiidae doté d'un pl2 plus long que le pl1 : *Ebalia longimana* Ortmann, tous les autres Crabes de cette famille étant pourvus d'un pl2 très court. En ce qui concerne les Oxyrhyncha, STEPHENSEN entrevoit la distinction entre les Majidae, à pl2 court, et les Parthenopidae, à pl2 de longueur variable. Enfin, STEPHENSEN admet le type pilumnien découvert par BALSS chez les Pilumninae.

Après la remarquable synthèse de STEPHENSEN, les carcinologistes emploieront la morphologie des pléopodes sexuels de façon de plus en plus systématique. Des clefs seront bâties d'après ce seul critère, faisant intervenir à la fois les proportions relatives du pl2 et du pl1, la structure d'ensemble du pl1, l'ornementation de ce dernier, parfois très développée, et, enfin, la conformation du pl2, beaucoup moins variée.

C'est seulement ces dernières années que certains carcinologistes envisageront les rapports des premiers pléopodes sexuels avec les orifices femelles, à savoir les vulves. Après l'étude des diverses formes de vagins et de vulves (HARTNOLL, 1968a), organes jusqu'alors négligés par les morphologistes comme par les systématiciens, puis après une compilation par le même auteur (HARTNOLL, 1969) intitulée « Mating in the Brachyura », on doit s'interroger désormais sur le cas des Crabes, comme on l'a fait depuis longtemps chez les autres Arthropodes : qu'en est-il du dispositif *clef-serrure* que l'on peut imaginer de façon simpliste ? HARTNOLL (1975a) analyse les structures copulatrices et, parallèlement, leur fonction chez les Brachyours pourvus de spermathèques.

Dans presque tous nos travaux, dont la liste figure dans la bibliographie, nous avons fait largement appel à la morphologie des pléopodes sexuels mâles. Dans nos « Recherches préliminaires » (1967-1971), nous avons insisté sur le fait que, notamment chez les Goneplacidae, un type similaire de pléopodes 1 et 2 caractérisait les Crabes d'une même lignée : la morphologie des organes copulateurs permettrait donc de reconstituer des groupes naturels.

Après une description générale des structures qui composent l'armature génitale, nous les étudierons dans les divers groupes de Brachyours.

II. DESCRIPTION GÉNÉRALE

Chez les Brachyours, alors que l'abdomen femelle porte quatre paires de pléopodes biramés et sétifères sur les segments 2 à 5 (sauf chez les Dromiacés où il y a cinq paires de pléopodes), l'abdomen mâle possède seulement deux paires d'appendices, sur le premier et le deuxième segment.

Chez les jeunes mâles de Dromiidae, les pléopodes 3 à 5 sont encore présents, mais ils disparaissent ensuite (IHLE, 1913, p. 19 ; BALSS, 1941, p. 177).

En fait, chez les Crabes, l'armature génitale mâle est une structure complexe, composée :

- 1) d'une paire de pénis, attachés au pourtour des orifices génitaux mâles qui percent la paroi coxale ou sternale ;
- 2) de deux paires de pattes abdominales modifiées, dépendant des premier et deuxième sternites de l'abdomen et appelées *pléopodes sexuels 1 et 2*. Le tout est généralement logé dans la cavité sterno-abdominale et protégé par l'abdomen.

Papille ou tube plus ou moins développé, plus ou moins rigide, cylindrique ou foliacé, glabre ou sétifère, le pénis est traversé par le canal éjaculateur qui débouche à son extrémité (voir le chapitre sur les orifices génitaux mâles).

L'organe véritable d'intromission est le pléopode 1, qui porte à son apex l'ouverture séminale. Le pénis pénètre dans sa base renflée, soit par l'unique entrée qu'il présente (Brachyours péditrèmes), soit par une ouverture spéciale, le foramen proximal latéro-externe (Brachyours sternitrèmes). Le pléopode 2 pénètre également à l'intérieur du pléopode 1, soit par la même ouverture que le pénis (péditrèmes), soit par une deuxième ouverture (sternitrèmes). Dans ce second cas, si le pl2 est court, il s'engage dans une ouverture particulière, le foramen proximal latéro-interne ; s'il est long, il s'insère tout le long de la rainure longitudinale et peut même dépasser en longueur le pl1. Le pl2 aurait pour rôle de pousser le sperme, déchargé par le canal éjaculateur à la base du pl1, jusqu'à l'extrémité de ce dernier.

Schématiquement, le pl1 est long, cylindrique, plus ou moins incurvé ou torsadé, et occupe en longueur une assez grande partie de la cavité sterno-abdominale. Le pl2 est le plus souvent très court, avec un apex extrêmement réduit ; mais, dans quelques familles, il est allongé, filiforme, avec un flagelle grêle, parfois enroulé en boucle et, donc, plus long que le pl1. Il existe très peu de cas où le pl2 est d'une longueur moyenne, intermédiaire : nous montrerons un peu plus loin l'intérêt de cette caractéristique.

III. DISPOSITION DES PLÉOPODES MÂLES CHEZ CERTAINS ASTACOURS

Généralement, chez les Brachyours, chaque paire de pléopodes agit symétriquement et chaque paire de pl1 insémine directement la partie femelle correspondante, orifice de la spermathèque ou vulve, selon qu'il s'agit de péditrèmes ou de sternitrèmes.

Avant de décrire la morphologie des pléopodes sexuels, d'abord chez les péditrèmes puis chez les sternitrèmes, il convient de dire quelques mots de la structure des appendices copulateurs chez les Astacours qui, comme les péditrèmes, possèdent des spermathèques.

Chez *Nephrops norvegicus* (Linné) (fig. 57, 59A, B), le premier et le second pléopode de chacun des deux côtés fonctionnent ensemble comme un système unique, transférant le sperme à la spermathèque impaire, médiane, de la femelle (cf. fig. 57). L'endopodite du pl1 offre une large ouverture mésiale dans laquelle s'engage l'appendix masculina du pl2 et que viennent clore les deux rames, endopodiale et exopodiale, du pl2 (fig. 59A). Quand toutes les parties sont en place (fig. 59B), l'orifice coxal (de p5) se trouve à la base du pl1. Les deux endopodites, à savoir celui du pl1 gauche et celui du pl1 droit, viennent s'apposer l'un contre l'autre et constituent une sorte de tube dans lequel l'appendix masculina de chaque pl2 pousse les spermatophores issus de l'orifice mâle. Alors que le pl2 a conservé la structure originelle biramée, le pl1 est réduit à un endopodite partiellement tubulaire, faisant suite à un protopodite.

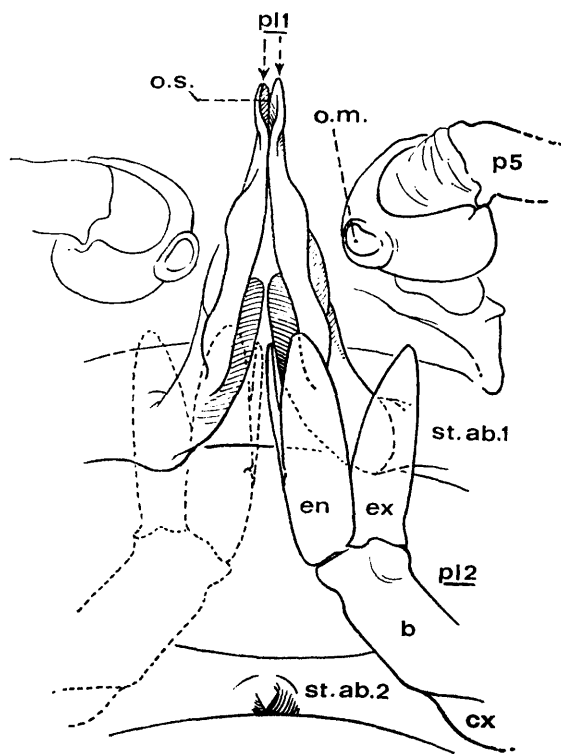
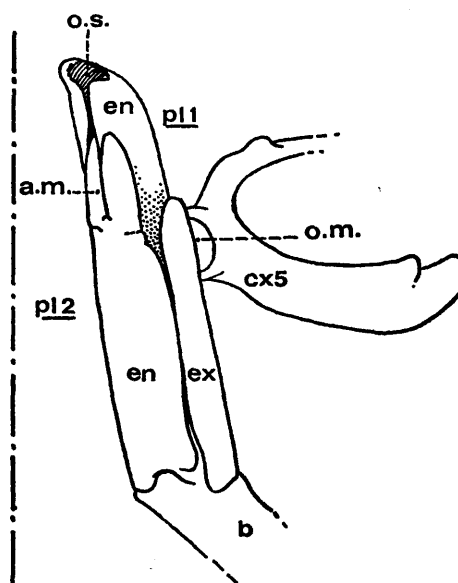


FIG. 57. — *Nephrops norvegicus* (Linné). Les deux paires de pléopodes mâles 1 et 2 *in situ*, fonctionnant comme un appareil unique. Position de la coxa des deux p5, avec l'orifice génital mâle. (Pilosité non représentée).

b, basis ; cx, coxa ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.m., orifice génital mâle ; o.s., orifice séminal ; pl1, pléopode sexuel 1 ; pl2, pléopode sexuel 2 ; p5, cinquième péréopode ; st. ab. 1, premier sternite abdominal ; st. ab. 2, deuxième sternite abdominal.

FIG. 58. — *Astacus astacus* (Linné). Pl1 et pl2 mâles d'un seul côté, dessinés *in situ*, le pl2 ou, plus précisément, son appendix masculina étant engagé à l'intérieur du pl1. Position de la coxa de p5, avec l'orifice génital mâle. (Pilosité non représentée).

a.m., appendix masculina ; b, basis ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.m., orifice génital mâle ; o.s., orifice séminal ; pl1, premier pléopode sexuel mâle ; pl2, deuxième pléopode sexuel mâle.



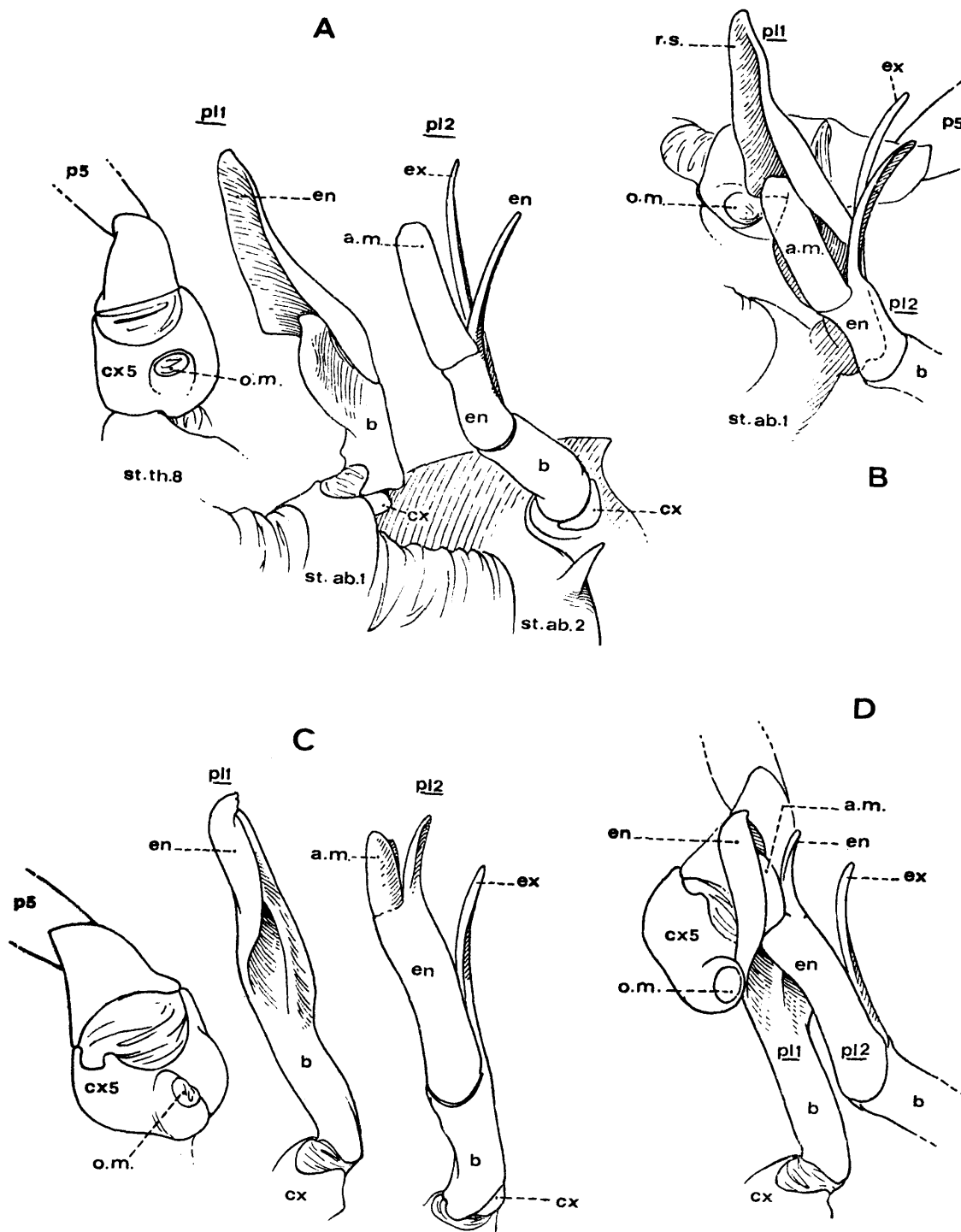


FIG. 59. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez *Nephrops norvegicus* (Linné) (fig. A-B) et chez *Astacus astacus* (Linné) (fig. C-D). (Pilosité non représentée).

A-B, *Nephrops norvegicus*; C-D, *Astacus astacus*.

A, C, vue latérale interne (ou mésiale) des pléopodes mâles 1 et 2 séparés, issus des sternites abdominaux 1 et 2; coxa de p5 en position de repos; B, D, vue latérale interne des pl1 et pl2, le pl2, plus précisément l'appendix masculina, étant engagé dans le pl1, à savoir dans le semi-canal de l'endopodite; mise en place de la coxa de p5, avec l'orifice mâle.

a.m., appendix masculina; b, basis; cx, coxa; cx5, coxa de p5; en, endopodite; ex, exopodite; o.m., orifice génital mâle; pl1, premier pléopode mâle; pl2, deuxième pléopode mâle; p5, cinquième péréopode; r.s., rainure séminale; st. ab.1, premier sternite abdominal; st. ab. 2, deuxième sternite abdominal; st. th.8, huitième sternite thoracique.

Chez *Astacus astacus* (Linné) (fig. 58, 59C, D), le pl1 + le pl2 d'un côté doivent agir indépendamment du pl1 + pl2 de l'autre côté. Il y a deux orifices séminaux distincts, gauche et droit. Le pl1 est très modifié : à peine coudé, il se compose principalement d'un endopodite ouvert à la base, puis enroulé en un tube fermé tout le long de sa moitié distale et terminé par un orifice, l'orifice séminal (fig. 59C). Le pl2 s'écarte moins de l'appendice originel : il comporte un large endopodite, se terminant par un appendix masculina lamelleux qui vient s'insérer dans l'endopodite du pl1, de sorte qu'un canal complètement clos est constitué. La rame endopodiale et l'exopodite du pl2, également lamelleux, s'appuient contre le pl1 et assurent une fermeture plus complète (fig. 58). C'est à la base du canal ainsi réalisé que vient se placer l'orifice mâle (fig. 59D).

Nous allons voir que la morphologie rencontrée chez les Brachyours péditrèmes est intermédiaire entre celle des Astacours et celle des Brachyours sternitrèmes. En effet, c'est seulement chez les Brachyours « vrais » que le premier pléopode acquiert une forme complètement tubulaire avec les deux orifices proximaux, l'un pour l'entrée du pénis, l'autre pour l'insertion du pl2 ; ce dernier est un organe complètement modifié, dépourvu d'exopodite. Chez les péditrèmes, l'enroulement du pl1 est plus ou moins accentué et le pl2 possède une structure encore complexe. On constate chez les péditrèmes la tendance à l'acquisition d'un pl1 tubulaire, dépourvu de rame exopodiale, ainsi qu'à la réduction du pl2. Les deux appendices sont encore proches de l'appendice originel, avec coxa, basis, endopodite ; parfois, le pl2 conserve son exopodite (*Dynomene* : fig. 60E-F) ; ce dernier demeure également dans le genre *Homola* (cf. *infra*).

Chez les Brachyours sternitrèmes, le plan structural est relativement uniforme, par perte du schéma primitif de l'appendice, notamment de la disposition biramée pour le pl2.

Le mode d'action de ces divers types de pléopodes est différent. Nous n'entrerons pas ici dans le détail des structures anatomiques internes.

IV. BRACHYOURS S.L. À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURS PÉDITRÈMES)

DROMIACEA

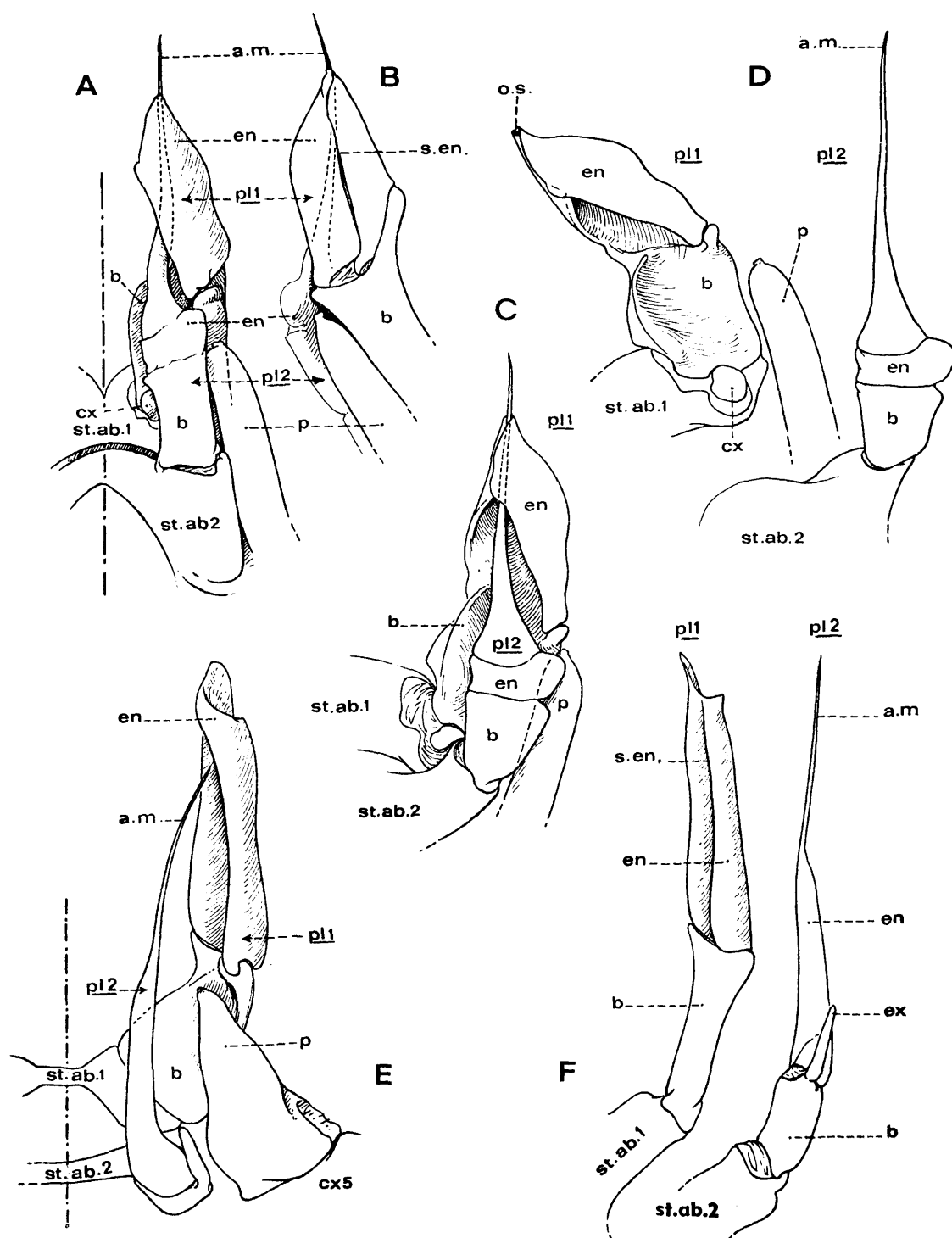
DROMIIDAE

Chez tous les genres que nous avons examinés, *Dromia* Weber, *Dromidia* Stimpson, *Cryptodromia* Stimpson, *Sternodromia* Forest, la disposition est similaire (proportions, courbure et pilosité mises à part).

Du premier sternite abdominal, qui forme une plaque sclérifiée plus ou moins importante au travers du premier segment abdominal, s'élève la première paire de pléopodes. Le pl1♂, uniramé, est formé d'une coxa assez réduite, d'un basis étalé, juste un peu enroulé sur les côtés, et d'un endopodite ouvert dans sa moitié proximale, enroulé dans sa partie distale. Selon les genres et les espèces, le pl1 a une forme plus ou moins tubulaire, les deux bords se recouvrant plus ou moins dans la portion terminale de l'appendice. Chez *Dromia personata* (Linné) (fig. 60C, D), les deux bords viennent au contact l'un de l'autre seulement vers l'extrémité, qui sert d'orifice séminal. Chez *Dromia dehaani* Rathbun, l'un des bords recouvre complètement l'autre et toute la partie distale forme un cylindre clos, seulement ouvert à l'extrémité (cf. Kim, 1973, fig. 76C, D).

Nous allons décrire la disposition des pléopodes sexuels 1 et 2, ainsi que leur rapport avec le pénis, chez *Dromia personata* (Linné) (cf. fig. 60A-D).

L'endopodite du pl1 a une structure particulière. Sur toute la longueur de sa face sternale (ou plutôt coxo-sternale), il est parcouru par un sillon membraneux, assez large (fig. 60B, *s.en.*), qui constitue une zone de moindre résistance : une certaine mobilité des deux parties ainsi délimitées sur l'endopodite est manifeste à ce niveau. C'est pourquoi nous nous demandons si la clôture du canal séminal ne serait pas susceptible de variation, c'est-à-dire si elle ne peut pas devenir plus complète, par rappro-



chement des bords de l'endopodite, au moment de la décharge du sperme. Par ailleurs, il y a une articulation très mobile entre le basis et l'endopodite : ce dernier peut s'infléchir fortement (fig. 60D). Des soies nombreuses garnissent le pl1, notamment les deux bords du « cornet » distal, et entourent l'orifice séminal.

Le pl2 est, au total, plus long que le pl1 (fig. 60A, B). Il prend naissance à partir du pont sclérifié qui s'élève ventralement au-dessus du deuxième segment abdominal et qui représente le deuxième sternite de l'abdomen (fig. 60D). L'appendice de la deuxième paire est uniramé et se compose de trois parties, homologables à un basis, à un endopodite et à un long stylet (appendix masculina) qui s'aminuit dans la partie distale, laquelle est imperforée (cf. HARTNOLL, 1975a, p. 660, fig. 1).

Lorsque le pl2 s'engage à l'intérieur du pl1, il insère la partie distale de son basis et son endopodite dans la partie ouverte, non enroulée, du pl1 ; l'appendix masculina, très effilé, pénètre dans la partie plus tubulaire du pl1 et dépasse de ce dernier au travers de l'orifice séminal (fig. 60A-C).

Lorsque les deux pléopodes sont en place, l'extrémité du pénis (cf. fig. 60D, p) vient se loger entre le basis du pl1 et l'endopodite du pl2 (fig. 60A-C) : le sperme doit se décharger à cet endroit et s'écouler dans la tubulure du pl1. Il n'y a donc pas un orifice spécial pour la pénétration du pénis à l'intérieur du pl1, ce qui s'explique aisément par le fait que la partie basale de ce dernier n'est pas enroulée. Le pénis peut bien remplir son rôle car, chez les Dromiidae, il est allongé et rigide (fig. 43A-B). En bref, une simple apposition du pénis semble suffisante, le sperme étant canalisé le long du pl1 par l'appendix masculina.

Les pléopodes sexuels mâles ont été figurés chez diverses espèces de *Dromia* atlantiques (cf. MONOD, 1956, fig. 50, 51, 62, 70, 71) et indo-pacifiques (cf. SHEN, 1931, fig. 4b), chez une *Dromia* du golfe Persique (cf. STEPHENSEN, 1945, fig. 3A-B), et chez *Dromia dehaani* Rathbun (cf. KIM, 1973, fig. 73C, D) : la disposition est sensiblement la même, l'apex étant seulement parfois tronqué et les soies qui garnissent le pl1 étant plus ou moins abondantes ; l'appendix masculina est toujours très long et styliforme.

L'apex du pl1 est pointu chez la *Dromidiopsis cranioides* de Man représentée par SERÈNE et al. (1973, fig. 14-15).

GORDON (1950) figure les pléopodes 1 et 2 chez deux espèces du genre *Cryptodromia* Stimpson, dont la morphologie est analogue à celle que nous venons de décrire : chez *C. gilesi* Alcock (GORDON, 1950, fig. 2D, E), le pl1 est moins robuste que chez *C. granulata* (Kossmann) (*ibid.*, fig. 2B, E) ; de plus, chez cette dernière espèce, l'apex est notablement incurvé, alors qu'il est à peu près rectiligne chez *C. gilesi*. Dans le genre *Cryptodromia*, GORDON signale un long appendix masculina, qui s'insère dans le pl1, et observe « a strongly chitinated hook or ring, some distance down from the apex of pleopod 1, which keeps the needle-like terminal portion of pleopod 2 in position when the two are interlocked » (*ibid.*, p. 208). D'autres auteurs ont représenté les pléopodes sexuels dans le genre *Cryptodromia* : chez *C. hilgendorfi* de Man, l'appendix masculina semble plus court que le pl1 (cf. CAMPBELL et STEPHENSON, 1970, fig. 3C) ; chez *C. areolata* Ihle, le pl1 s'aminuit peu et n'est pas pointu à l'extrémité (cf. SERÈNE et al., 1973, fig. 5, 6) ; chez *C. tumida* Stimpson, le pl1 est terminé par une touffe sétifère très dense (cf. IHLE, 1913, fig. 16-17 ; KIM, 1973, fig. 78B, C) ; chez *C. micronyx* Stebbing, les pl1 sont trapus et larges, les pl2 terminés par un stylet (cf. STEBBING, 1921, pl. 22).

Dans le genre *Pseudodromia* Stimpson, GORDON (1950) indique une structure similaire, l'endopodite du pl1 étant seulement plus ou moins allongé ou plus ou moins sétifère selon les espèces (cf. GORDON, 1950, p. 212,

FIG. 60. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez deux Dromiacea : un Dromiidae, *Dromia personata* (Linné) (fig. A-D) et un Dynomenidae, *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards) (fig. E-F). (Pilosité non représentée).

A-D, *Dromia personata*. A, pl1 et pl2 *in situ*, le pl2, ou plutôt l'appendix masculina styliforme, étant engagé à l'intérieur de l'endopodite semi-ouvert du pl1 ; position du pénis ; B, vue latérale externe du pl1, permettant de voir le sillon longitudinal de l'endopodite (*s.en.*) ; C, vue latérale interne ou mésiale, avec le pl2 inséré à l'intérieur du pl1, et mise en place (hypothétique) du pénis ; D, vue latérale interne, avec les deux pléopodes séparés et le pénis en position de repos.

E-F, *Dynomene hispida*. E, pl1 et pl2 *in situ*, l'appendix masculina du pl2 s'engageant dans le canal semi-ouvert du pl1 ; position de la coxa de p5, complètement modifiée et dont une partie correspond au pénis ; F, vue latérale interne, avec les deux pléopodes séparés.

a.m., appendix masculina ; b, basis ; cx, coxa ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.s., orifice séminal ; p, pénis ; pl1, premier pléopode mâle ; pl2, deuxième pléopode mâle ; p5, cinquième péréopode ; s.en., sillon longitudinal de l'endopodite ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st.ab. 2, deuxième sternite abdominal.

fig. 8D, E, 9D : *P. murrayi* Gordon ; cf. СНАРГАР, 1957, pl. 1, fig. 5 : *P. integrifrons* Henderson) ; l'appendix masculina est très développé et dépasse beaucoup du pl1, à l'intérieur duquel il peut s'engager.

Dans le genre *Dromidia* Stimpson, et plus précisément chez *D. antillensis* Stimpson (cf. GUINOT, 1959, fig. 4a, 4b), le pl1 est court, large, garni de longues soies à l'apex.

Les appendices copulateurs d'*Hemisphaerodromia abellana* Barnard, figurés par BARNARD (1950, fig. 3d, e), sont composés d'un pl1 à basis développé et d'un pl2 à appendix masculina trapu à la base, effilé à l'extrémité.

Dans le genre *Conchoecetes* Stimpson, plus particulièrement chez *C. andamanicus* Alcock (cf. SERÈNE et al., 1973, fig. 2-3), le pl1 possède un basis allongé, se prolongeant par un endopodite disposé obliquement ; le pl2 est aussi long que le pl1, l'appendix masculina étant fort développé. Dans le genre *Conchoecetes*, le pénis (*ibid.*, fig. 1) est un long tube saillant.

Les appendices copulateurs ont été figurés chez plusieurs espèces du genre *Petalomera* Stimpson. Le pl1 est court, trapu ; le pl2 a un appendix masculina généralement très filiforme dans sa moitié distale : *P. wilsoni* (Fulton et Grant) (cf. DELL, 1968a, fig. 5-7 ; KIM, 1973, fig. 80D) ; *P. kosugei* Takeda et Miyake (cf. TAKEDA et MIYAKE, 1972, fig. 1E, F) ; *P. japonica* (Henderson) (cf. KIM, 1973, fig. 81C) ; *P. granulata* Stimpson (cf. KIM, 1973, fig. 82A, D, E).

DYNOMENIDAE

Nous décrivons et figurons la morphologie des pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez *Dynomene hispida* (H. Milne Edwards). Le pl1, qui s'élève à partir du premier sternite abdominal (*st. ab.1*), est un organe relativement étroit et allongé : le basis offre une nette convexité médiane ; l'endopodite est ouvert sur la plus grande partie de son étendue et s'enroule seulement un peu vers son extrémité (fig. 60E). Comme chez *Dromia personata*, l'endopodite porte un sillon (fig. 60F, *s.en.*) sur la face opposée à l'ouverture, et il existe une grande mobilité entre le basis et l'endopodite du pl1.

Le pl2, qui dépend du deuxième sternite abdominal (*st. ab.2*), est moins long que le pl1. Néanmoins, c'est un endopodite allongé et terminé par un appendix masculina styloforme qui fait suite à ce basis. L'appendice de la deuxième paire a conservé la structure originelle, biramée : l'exopodite est difficile à distinguer car il se tient presque accolé à la base de l'endopodite (fig. 60E-F, *ex*).

La coxa de p5 des *Dynomene* est complètement modifiée : de forme triangulaire, elle se continue par une portion qui doit être homologuée au pénis ; seule l'extrémité présente une paroi molle, transparente (fig. 43C). Elle vient se placer à peu près au niveau du basis du pl1, pas très loin de la gouttière endopodiale ouverte (fig. 60E). Comme chez les Dromiidae, le pl2 engage son appendix masculina dans cette gouttière et il n'y a pas d'autre ouverture pour l'injection du sperme.

Le pl1 et le pl2 de *Dynomene filholi* Bouvier ont été figurés par MONOD (1956, fig. 84-88) : l'endopodite du pl1 semble non refermé sur une grande partie de son étendue ; l'appendix masculina, d'abord relativement large, s'amincit distalement. Le premier pléopode mâle de *Dynomene pilumnoides* Alcock est figuré par STEBBING (1921, pl. 14 : sous le nom de *Maxillothrix actaeiformis* Stebbing).

HOMOLOIDEA

La première paire de pléopodes naît à partir d'un pont calcifié, large et allongé, correspondant au premier sternite abdominal (fig. 61D-E : *st. ab.1*).

Le pl1 est relativement court et plutôt trapu. Il se compose d'une coxa courte, d'un basis plus allongé et d'un endopodite dont les deux bords sont jointifs, tout au moins chez *Paromola cuvieri* (Risso) (fig. 61D). Le pl1 a donc l'aspect d'un tube ouvert à la base, clos sur toute son étendue et portant un orifice à son extrémité (fig. 61D-E : *o.s.*).

La paire de pl2 est issue d'un pont sclérifié traversant le deuxième segment abdominal et correspondant au deuxième sternite abdominal (*st. ab.2*). Le pl2, composé d'une coxa et d'un endopodite bien développé, est plus court, dans son ensemble, que le pl1. L'endopodite, imperforé à l'extrémité, est large, absolument pas styloforme : il ne dépasse pas du pl1 (fig. 61D-E).

Dans le genre *Homola* Leach, l'endopodite du pl2 a une avancée latéro-distale très marquée, que BALSS (1941, p. 176, fig. 245) et HARTNOLL (1975a, p. 660, fig. 2D) homologuent à un exopodite

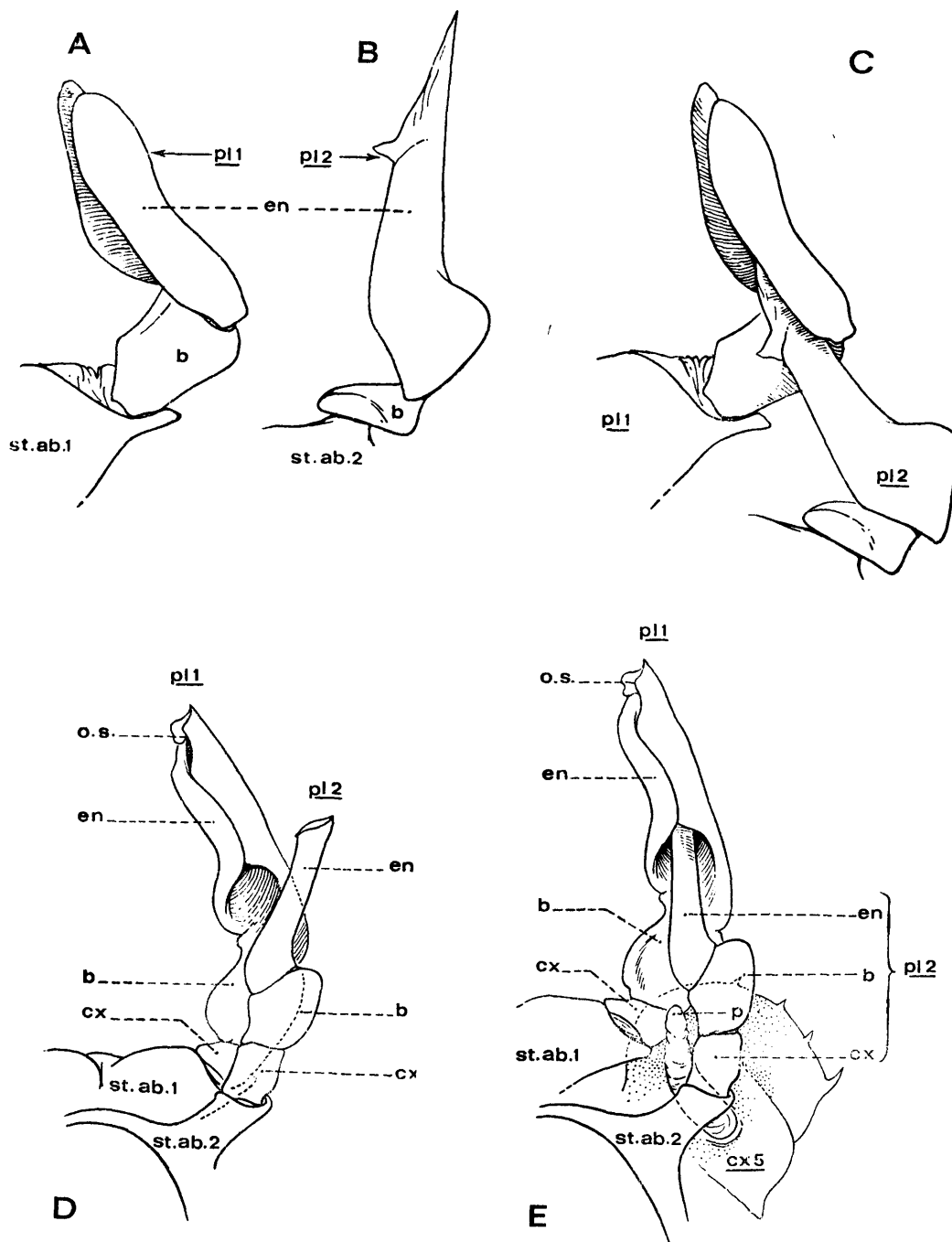


FIG. 61. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez deux Brachyours péditrèmes : un Tymolidae, *Cymopolus asper* A. Milne Edwards (fig. A-C) ; un Homoloidea, *Paromola cuvieri* (Risso) (fig. D-E). (Pilosité non représentée).

A-C, *Cymopolus asper*. A, B, pl1 et pl2 séparés, issus des deux premiers sternites abdominaux ; C, pl2 inséré à l'intérieur de l'ouverture endopodiale du pl1. On constatera l'aspect trapu, foliacé du pl1 ; le pl2 est en forme de sole.

D-E, *Paromola cuvieri*. D, pl1 et pl2 *in situ*, séparés, issus des deux premiers sternites abdominaux ; E, vue latérale interne, avec le pl2 inséré à l'intérieur du pl1 ; mise en place du pénis. On constatera l'aspect tubulaire du pl1, la forme en cylindre tronqué du pl2.

b, basis ; cx, coxa ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.s., orifice séminal ; p, pénis ; pl1, premier pléopode mâle ; pl2, deuxième pléopode mâle ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st.ab.2, deuxième sternite abdominal.

vestigial. En fait, A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1902, p. 26, pl. 6, fig. 3, 5) ont déjà montré que l'exopodite, proéminent chez le mâle immature, se réduisait chez le mâle adulte. On peut également homologuer la saillie distale du basis de la *Paromola cuvieri* de grande taille que nous figurons (fig. 61D) à un exopodite vestigial.

Chez les Homoloidea, à la base du pl1 il n'y a pas d'orifice particulier pour l'insertion du pénis, lequel est une papille assez courte (fig. 43D). En position de repos, l'extrémité du pénis se trouve assez loin de la rainure séminale qui porte une large ouverture, dans laquelle pénètre très aisément le pl2 (fig. 61E, p et pl2).

La disposition est sensiblement la même dans les genres *Homologenus* Hendreson et *Latreillia* Roux : l'apex du pl1 semble plus effilé et se prolonge par une longue touffe sétifère. Le pl2 a sensiblement la forme rencontrée dans les genres *Homola* Leach et *Paromola* Wood-Mason. Chez *Homologenus rostratus* (A. Milne Edwards) (fig. 43E), le pénis est relativement allongé.

Divers auteurs ont donné des illustrations des appendices copulateurs chez les Homoloidea. Le pl2 est relativement court et toujours tronqué dans le genre *Homola* Leach : *H. barbata* (Herbst) (cf. GORDON, 1950, fig. 26B, B1, C, D) ; *H. alcocki* Stebbing (cf. SAKAI, 1961, fig. 4b : pl2) ; *H. acutispina* Sakai (cf. SAKAI, 1961, fig. 4a : pl2) ; *H. orientalis* Henderson (cf. SERÈNE et al., 1973, fig. 20, 21).

Dans le genre *Paromola* Wood-Mason, le pl2 est également tronqué : *P. cuvieri* (Risso) (cf. SANKARANKUTTY, 1968, fig. 1A-D) ; *P. spinimanus* Griffin (cf. GRIFFIN, 1965, fig. 1-4) ; *P. alcocki faughni* Serène et al. (cf. SERÈNE et al., 1973, fig. 36, 37).

Dans le genre *Latreillia* Roux, le pl1 est effilé à l'extrémité : *L. phalangium* de Haan (cf. KIM, 1966, fig. 2 ; 1973, fig. 83C), ou terminé par un lobe grêle, garni d'une touffe subapicale de soies : *L. valida* de Haan (cf. GORDON, 1950, fig. 22B ; KIM, 1973, fig. 84E ; SERÈNE et al., 1973, fig. 51-53).

Le genre *Latreillopsis* Henderson a un pl1 fortement incurvé à l'apex ; un pl2 tronqué : *L. petterdi* Grant (cf. TAKEDA et MIYAKE, 1969c, fig. 1b, c) ; *L. major* Kubo (cf. KUBO, 1936, pl. 17, fig. F).

Dans le genre *Paromolopsis* Wood-Mason, SERÈNE et al. (1973, fig. 40-41) ont figuré les pléopodes de *P. boasi* Wood-Mason : le pl1 est long, grêle et contourné ; le pl2 est tronqué.

Le genre *Homologenus* Henderson possède un pl1 avec apex un peu incurvé (*H. braueri* Doflein : cf. GORDON, 1950, fig. 12C) ou rétréci (*H. malayensis* Ihle : cf. IHLE, 1913, fig. 37) ; un pl2 rectiligne, tronqué à l'extrémité (*braueri* : GORDON, *ibid.*, fig. 12D ; *malayensis* : IHLE, *ibid.*, fig. 38).

Dans le genre *Hypsophrys* Wood-Mason, les pléopodes mâles sont connus chez une seule espèce : *H. noar* Williams : ils sont tous deux « large and conspicuous » ; le pl1 est « diverging tangentially distolateral from articulation as stout, flattened plate [...] and rolled into tube progressively flattened distally » ; le pl2 est « formed into thick nearly cylindrical plunger terminating in asymmetrical flared, truncate head tilted mesially » (cf. WILLIAMS, 1974b, p. 489-490, fig. 10-12).

RANINOIDEA OU GYMNOPLEURA

Le premier segment abdominal porte une longue expansion sclérifiée médiane (sternite abdominal 1) d'où s'élèvent les deux pl1. Le deuxième segment abdominal porte deux sclérites moins développés (sternite abdominal 2) d'où s'élèvent les deux pl2 (cf. fig. 62B-D, F).

Les deux pl1 sont rapprochés l'un de l'autre (fig. 62A). Ils se composent d'une coxa, d'un basis et d'un endopodite.

L'endopodite du pl1 est parfois complètement cylindrique, tubulaire, terminé par une ouverture séminale soit simple : *Notosceles* Bourne, soit entourée de pointes : *Raninoides* H. Milne Edwards, ou terminée par des lobes contournés : *Ranina* Lamarck (fig. 62A, C, D). A cette disposition correspond généralement un pl2 court, moins long que le pl1, formé d'un basis et d'un endopodite assez trapu (fig. 62D). Le prolongement de l'endopodite, c'est-à-dire l'appendix masculine, se présente diversement : sous une forme sigmoïde (*Ranina*, *Notosceles*) ou sous une forme cylindrique jusqu'à devenir un stylet plus ou moins allongé (*Raninoides*, *Cyrtorhina*), pas assez long toutefois pour dépasser de l'orifice séminal du pl1.

Dans d'autres genres, le pl1 est large, trapu, plutôt court, d'aspect presque foliacé : *Cosmonotus* Adams et White, *Ranilia* H. Milne Edwards (fig. 62E-H). Dans ce cas, le pl2, lui-même non filiforme

(fig. 62H), est presque aussi long que le pl1 (fig. 62G) : le basis est allongé ; l'appendix masculina, relativement large, non grêle, se distingue de l'endopodite par son aspect sclérifié et par sa courbure différente (fig. 62G, *a.m.*).

Le pl2 est fréquemment observé inséré à l'intérieur du pl1 (fig. 62A, C, E, G). Le pénis est un prolongement de la coxa, une partie molle, tubulaire, faisant directement suite à la partie indurée, sans délimitation apparente : *Ranina* (fig. 44, 62A-B, *p*) ou avec une séparation nette : *Raninoides* (fig. 43F). L'extrémité du pénis se place à la base de l'ouverture endopodiale chez *Ranilia* (fig. 62E), comme chez *Ranina* (fig. 62A-B).

Dans le chapitre IV (p. 127-129), nous avons indiqué que les pléopodes des Raninidae, loin d'être inclus dans la cavité sterno-abdominale, demeureraient en grande partie à découvert, en avant du court abdomen. C'est seulement dans le genre *Lyreidus* de Haan, où l'abdomen s'applique complètement contre la paroi sternale et y est maintenu grâce à un dispositif spécial (*cf.* pl. 22, fig. 6, 7), que les pléopodes sont complètement protégés.

GORDON (1966, p. 348-350, fig. 4A-C) donne des indications sur les organes copulateurs chez les Raninidae. Pour cet auteur, une caractéristique importante est que les « proximal segments are fused and extend far backwards over the second and third somites ; their free distal strongly calcified parts project at right angles from the fused bases » (GORDON, *ibid.*, p. 349). Le pl1 de *Notopoides latus* Henderson est allongé, coudé vers son milieu, avec des lobes apicaux ; le pl2 est court, sigmoïde ; une forte projection pénienne prolonge la coxa de p5. GORDON (*ibid.*, p. 350) explique que « though the distal parts are separate, they are so closely apposed that their apices are in contact medially. Thus they can easily enter the large single spermathecal pit of the female ».

Chez les Raninoidea, les pl1 fonctionnent sans doute apposés l'un contre l'autre [sans que la réunion soit nécessairement aussi complète que chez *Ranina ranina* (Linné) : *cf.* fig. 62A-D], ce qui s'explique par le fait qu'il n'y a qu'un seul orifice sternal médian, donc apparemment une seule spermatèque ; il existe cependant deux orifices séminaux, ce qui indiquerait une fécondation par les deux pléopodes séparément. En revanche, le genre *Lyreidus* possède deux spermatèques distinctes.

SERÈNE et UMALI (1972) séparent les Raninidae d'après divers caractères, notamment ceux des pléopodes sexuels mâles. La sous-famille des Notopinae qui inclut les genres *Notopus* de Haan, *Cosmonotus* Adams et White et *Ranilia*, est caractérisée par « pleopod 2 in male with long chitinous apical process distally exceeding a little the somewhat foliaceous tip of pleopod 1 » (*cf.* SERÈNE et UMALI, *loc. cit.*, p. 29-31). Dans la sous-famille des Ranininae, le pl2 est « regularly tapering towards its tip and with an elongated tapering shaft, shorter than pleopod 1 » (*ibid.*, p. 34) : cette disposition qui, à certains égards, rappelle les pléopodes des vrais Brachyours, caractérise les genres *Ranina* Lamarck, *Lyreidus* de Haan, *Notopoides* Henderson, *Raninoides* H. Milne Edwards, *Notosceles* Bourne, *Symethis* Weber, *Cyrtorhina* Monod.

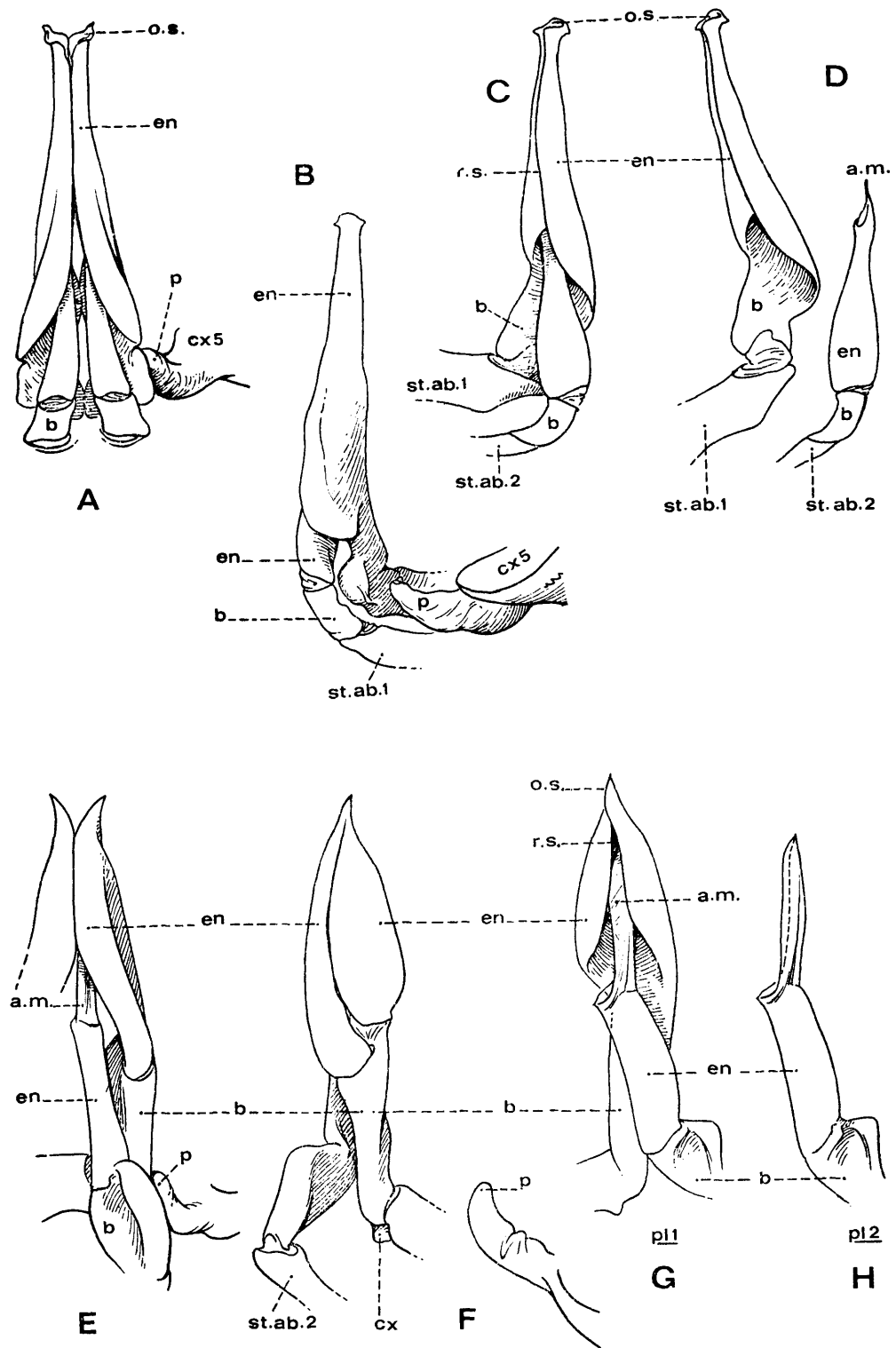
Les pléopodes des Raninidae figurés dans la littérature nous montrent les deux types de pl1 et les deux types de pl2 que l'on rencontre dans ce groupe.

Genre *Ranina* Lamarck. Pl1 long, cylindrique et tubulaire avec un apex contourné : *R. ranina* (Linné) (*cf.* BARNARD, 1950, fig. 75c, d ; TYNDALE-BISCOE et GEORGE, 1962, fig. 8₂ ; KIM, 1973, fig. 74E).

Genre *Raninoides* H. Milne Edwards. Pl1 long, étroit, tubulaire, avec des pointes apicales dissymétriques ; pl2 allongé, terminé par un stylet plus ou moins allongé : *R. bouvieri* Capart (*cf.* MONOD, 1956, fig. 33-34) ; *R. serratifrons* Henderson (*cf.* BARNARD, 1950, fig. 75g) ; *R. benedicti* Rathbun (*cf.* GUINOT, 1959, fig. 3a-c ; KNIGHT, 1968, pl. 4, fig. a, d) ; *R. laevis* (Latreille) (*cf.* GUINOT, 1959, fig. 2a, b ; KNIGHT, 1968, pl. 4) ; *R. personatus* Henderson (*cf.* SERÈNE et UMALI, 1972, fig. 12-14) ; *R. hendersoni* Chopra (*cf.* SERÈNE et UMALI, 1972, fig. 20-22).

Genre *Cyrtorhina* Monod. Pl1 allongé, tubulaire ; pl2 dans l'ensemble spatuliforme mais se prolongeant par un stylet : *C. granulosa* Monod (*cf.* MONOD, 1956, fig. 30-31).

Genre *Notosceles* Bourne. Pl1 allongé, complètement tubulaire, soit avec une ouverture séminale simple, terminale, et avec une épine subapicale : *N. viaderi* Ward (*cf.* CROSNIER, 1976, fig. 6f-h) ; soit avec un apex compliqué, armé d'une forte pointe ; pl2 assez allongé, un peu spatulé à l'extrémité, laquelle est incurvée et effilée : *N. chimmonis* Bourne (*cf.* SERÈNE et UMALI, 1972, fig. 28-30).



Genre *Lyreidus* de Haan. Pl1 avec un long basis et un endopodite incurvé, muni d'un lobe subapical très marqué et d'une ouverture séminale terminale (à contrôler) ; pl2 de forme spatulée, seulement un peu effilé à l'apex : *L. tridentatus* de Haan (cf. SAKAI, 1937, fig. 39a, a' ; GRIFFIN, 1970a, fig. 8a, b) ; *L. integra* Terazaki (cf. KIM, 1973, fig. 75C, E) ; *L. stenops* Wood-Mason (cf. GRIFFIN, 1970a, fig. 8d) ; *L. channeri* Wood-Mason (cf. GRIFFIN, 1970a, fig. 8e) ; *L. brevifrons* Sakai (cf. SAKAI, 1937, fig. 42b ; GRIFFIN, 1970a, fig. 8c) ; *L. politus* Parisi (cf. SAKAI, 1937, fig. 43).

Genre *Cosmonotus* Adams et White. Pl1 large, plutôt trapu, non tubulaire, avec les bords jointifs sur une faible étendue (à contrôler) ; pl2 cylindrique, avec appendix masculina non styliforme, plus ou moins long et incurvé : *C. grayi* Adams et White (cf. BARNARD, 1950, fig. 75i ; TYNDALE-BISCOE et GEORGE, 1962, fig. 8₁ ; TAKEDA et MIYAKE, 1970, fig. 3C, D) ; *C. genkaiiae* Takeda et Miyake (cf. TAKEDA et MIYAKE, 1970, fig. 3A, B).

Genre *Ranilia* H. Milne Edwards (= *Notopus* de Haan). Pl1 large et trapu, à base élargie et bords jointifs seulement dans la partie distale ou à peine jointifs (à contrôler) : *R. ovalis* (Henderson) (cf. TYNDALE-BISCOE et GEORGE, 1962, fig. 8₃) ; *R. dorsipes* (Linné) (cf. TYNDALE-BISCOE et GEORGE, 1962, fig. 8₄) ; *R. orientalis* Sakai (cf. SERÈNE et UMALI, 1972, fig. 5-6).

AUTRES BRACHYPODES PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIIDAE

Chez *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards, seule espèce de cette famille que nous ayons examinée, la disposition présente certaines ressemblances avec celle des Dromiidae et des Dynomenidae.

Les deux pléopodes, surtout le premier, sont forts. Le pl1 a un basis assez développé, un endopodite trapu et semi-tubulaire (fig. 63A). La partie proximale du pl2 se moule en quelque sorte sur le pl1 : l'endopodite du pl2 se loge dans l'ouverture du pl1 (fig. 63A-B). Dans l'entrée de cette cavité s'insère aussi l'extrémité du pénis (fig. 43G) qui, comme chez les Dromiacea, ne pénètre pas par un véritable orifice mais doit venir se placer entre les surfaces apposées du pl1 et du pl2 (fig. 63A). L'endopodite du pl2 (fig. 63C) s'engage dans la demi-gorge de l'endopodite du pl1 : cet endopodite est composé d'une base élargie puis d'une partie allongée plus grêle, que prolonge une soie, malheureusement cassée sur les deux pl2 du seul mâle en notre possession.

Les deux pl1 s'incurvent de telle façon que les deux extrémités apicales se touchent, comme si une seule sortie se formait pour l'écoulement du sperme. Toutefois, lorsque l'on regarde la femelle de *Dicranodromia*, on voit que l'orifice de chaque spermathèque est assez éloigné de son symétrique. Donc, chaque paire de pléopodes doit agir séparément.

Dans le deuxième genre que comprend cette famille, *Homolodromia* A. Milne Edwards, plus précisément chez *Homolodromia paradoxa* A. Milne Edwards, les pléopodes sexuels 1 et 2 ont été décrits

FIG. 62. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez deux genres de Raninoidea (Gymnopleura) : *Ranina ranina* (Linné) (fig. A-D) et *Ranilia atlantica* (Studer) (fig. E-H). (Pilosité non représentée).

A-D, *Ranina ranina*. A, pl1 de la même paire *in situ*, apposés l'un contre l'autre, avec chaque pl2 inséré dans le pl1 correspondant ; mise en place du pénis ; B, pl1, vue latérale externe ; pénis en place ; C, pl1, vue latérale interne, avec le pl2 inséré à l'intérieur de l'endopodite tubulaire ; D, pl1 et pl2 séparés, issus des sternites abdominaux 1 et 2. E-H, *Ranilia atlantica*. E, pl1 de la même paire *in situ*, apposés l'un contre l'autre ; pl2 inséré à l'intérieur du pl1 ; mise en place du pénis ; F, pl1, vue latérale externe ; pénis en place ; G, pl1, vue latérale interne, avec le pl2 inséré à l'intérieur de l'ouverture endopodiale du pl1 ; H, pl2 séparé, avec son endopodite terminé par un stylet court.

On observera la différence de forme à la fois du pl1 et du pl2 dans les deux genres. Chez *Ranina*, le pl1 est allongé et tubulaire ; le pl2, plutôt court, non styliforme. Chez *Ranilia*, le pl1 est trapu, avec un endopodite large, foliacé ; le pl2 est allongé, cylindrique, terminé par un stylet.

a.m., appendix masculina ; b, basis ; cx, coxa ; cx5, coxa de p5 ; en, endopodite ; ex, exopodite ; o.s., orifice séminal ; p, pénis ; pl1, premier pléopode mâle ; pl2, deuxième pléopode mâle ; r.s., rainure séminale ; st.ab.1, premier sternite abdominal ; st. ab.2, deuxième sternite abdominal.

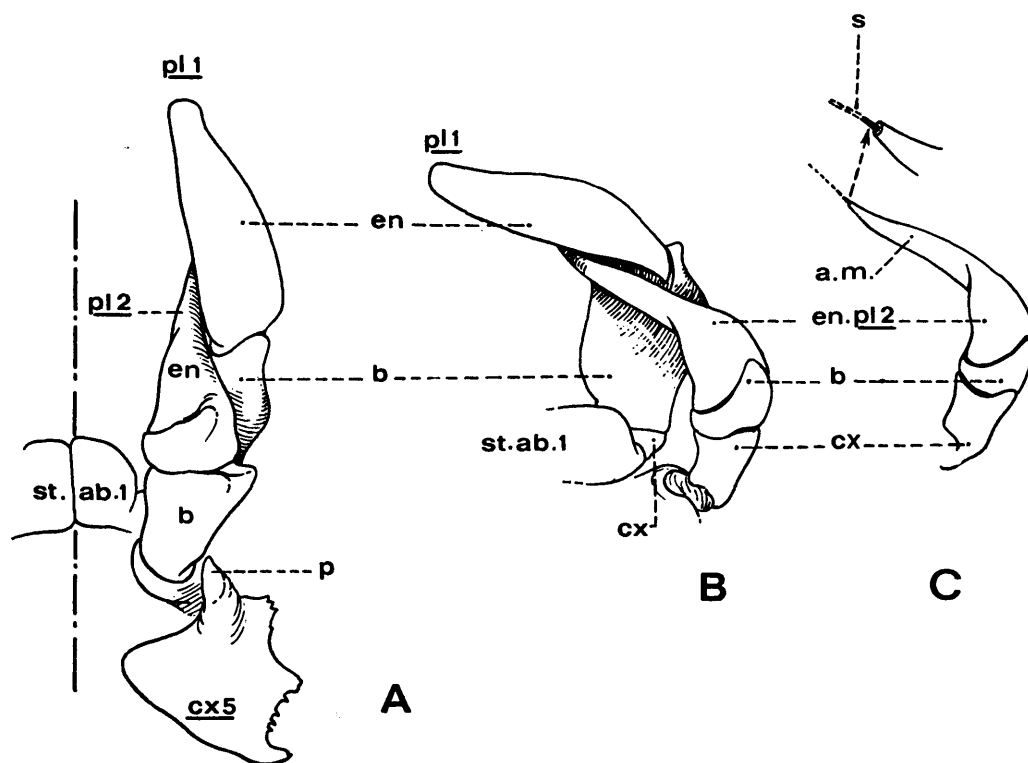


FIG. 63. — Les pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez un Brachyoure péditrème Homolodromiidae : *Dicranodromia mahyeuxi* A. Milne Edwards. A, pl1 et pl2, le pl2 à l'intérieur du pl1 ; coxa de p5, avec le pénis en position de repos. B, pl1 et pl2 vus par la face interne, l'appendix masculina étant engagé dans l'ouverture endopodiale ; mise en place hypothétique du pénis. C, pl2 séparé, avec son appendix masculina styliforme, terminé par une soie (cassée sur notre spécimen) ; au-dessus, détail de l'apex de l'appendix masculina et de sa soie terminale.
Pour les abréviations, voir p. 297-298.

et figurés par A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1902, p. 11-14, pl. 1, fig. 12-13 : « fausses pattes sexuelles »). Les deux appendices sont uniramés. L'endopodite du pl1, « tronqué à l'avant », présente une convexité subapicale. Le pl2 paraît notablement allongé et se termine « par un long prolongement sétiforme » (*ibid.*, p. 13-14), que nous homologuons à l'appendix masculina des autres péditrèmes. Au regard de cette description, il convient de beaucoup prolonger la soie représentée interrompue sur notre figure (fig. 63C), effectivement cassée comme nous le pensions.

TYMOLIDAE

Les pléopodes sexuels 1 et 2 sont relativement développés par rapport à la taille de l'animal. Le pl2 est presque de même épaisseur que le pl1. A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1902, p. 78) avaient déjà noté que « les deux paires d'appendices sont forts », pas au point toutefois d'atteindre l'extrémité de l'abdomen.

Dans le genre *Cymopolus* A. Milne Edwards, plus précisément chez *C. asper* A. Milne Edwards, le pl1 est formé d'un basis et d'un endopodite large, d'aspect foliacé, semi-enroulé (fig. 61A). Le pl2 (fig. 61B) comporte un basis et un endopodite épais, en forme de sole, sans appendix masculina styliforme : l'apex apparaît tronqué et l'ensemble a une forme qui rappelle celle des Brachyours sternitères à pl2 très court, sigmoïde (*cf.* pl. 66D).

Le pl2 s'engage dans l'ouverture du pl1 et doit pousser le sperme à l'intérieur de celui-ci jusqu'à son extrémité (fig. 61C).

Dans le genre *Cymopolus*, le pénis est une papille très courte, qui émerge du condyle articulaire de la coxa de p5 (fig. 43G).

Dans le genre *Cymonomus* A. Milne Edwards, la disposition est sensiblement la même : l'endopodite du pl2, obliquement tronqué, a la forme d'une sole, laquelle épouse, en quelque sorte, la forme de l'endopodite du pl1. Cependant, dans ce genre, le pénis est différent : il sort d'un tubercule placé latéralement par rapport à la coxa et qui fait suite au condyle articulaire de la coxa de p5 sur le sternum. Du tubercule coxal sort un pénis assez long (fig. 43I, t.c. et p.). La coxa, tout comme le reste de p5, est réduite.

GORDON (1963, p. 52-54, fig. 11) signale que, dans les genres *Cymopolus* et *Tymolus* Stimpson, un processus pénien saille sur la coxa de p5 ; l'endopodite du pl1 est « a hollow, folded, leaf-like structure ; and pleopod 2 is large in both » ; en revanche, les deux genres diffèrent par leur pl2, l'apex de l'endopodite étant styloforme chez *Tymolus*, « like the sole of a boot » chez *Cymonomus*. Pour GORDON, cette différence justifie la séparation, déjà envisagée par IHLE (1916, p. 154), des Tymolinae en deux tribus : les Cymonomae et les Tymolae.

La terminaison du pl2 sous forme d'un stylet chez *Tymolus* est hypothétiquement considérée par GORDON (*ibid.*) comme une « hypodermic needle », qui pénétrerait dans la spermathèque et y déverserait le fluide séminal ; chez *Cymonomus*, le pl2 agirait comme un piston, « the sole pushing aside the spindle-like flap to place a spermatophore in the spermathecal pocket ». Nous n'avons pas examiné de spécimens du genre *Tymolus* mais, si nous nous référons aux autres Brachyours péditrèmes dont le pl2 est styloforme (*Dromia* ; certains Raninidae), nous voyons que l'appendix masculina est imperforé à son extrémité et ne doit jamais contenir le liquide spermatique. Le rôle du pl2 est certainement le même, que son extrémité soit styloforme ou spatulée.

HARTNOLL (1975a, p. 660, fig. 3A-B) a figuré le pl1 et le pl2 chez *Cymonomus granulatus* Norman : ceux-ci rappellent beaucoup ceux de *Cymopolus asper* (fig. 61A-C). Notre interprétation est conforme à la sienne en ce qui concerne la fonction du pl2.

Chez *Cymonomus trifurcus* Stebbing, STEBBING (1920, pl. 20) et BARNARD (1950, fig. 74e, f) figurent un pl1, avec un endopodite dont les bords ne sont pas jointifs, et un pl2 en forme de sole. La disposition des pl1 et pl2 est similaire chez *C. bathamae* Dell (*cf.* DELL, 1971, fig. 6-7).

Alors que GORDON (1963, fig. 11) figure chez *Tymolus japonicus* Stimpson un appendix masculina styloforme et serrulé vers l'apex, KIM (1973, fig. 86 C, D) représente chez la même espèce un pl2 à extrémité spatulée ; nous nous expliquons difficilement cette discordance car le pl1 dessiné par KIM est analogue à celui publié par GORDON.

Dans le genre *Corycodus* H. Milne Edwards, plus précisément chez *C. disjunctipes* (Stebbing), le pl1 est élargi, à peine aminci vers l'apex ; le pl2 est spatulé comme chez *Cymonomus* (*cf.* BARNARD, 1950, fig. 74h, i).

Dans le genre *Paratymolus* Miers, SANKARANKUTTY (1966, fig. 24) figure un pl1 à endopodite complètement coudé chez *P. hastatus* Alcock. BARNARD (1955, fig. 2) publie pour *P. pubescens* Miers une vue sternale de l'abdomen, avec une paire de pl1 incurvés et une paire de pl2 dont la base est élargie, la portion médiane amincie, l'apex un peu renflé.

Le genre *Xeinostoma* Stebbing, plus précisément *X. eucheir* Stebbing, a un pl1 relativement allongé et rectiligne, à peine rétréci apicalement, et un pl2 dans l'ensemble trapu et spatuliforme mais à extrémité filiiforme, prolongée par un stylet (*cf.* BARNARD, 1950, fig. 74k, l ; SAKAI, 1971, fig. 1b, c). Le pl2 du genre *Xeinostoma* semble faire le passage entre le pl2 styloforme du genre *Tymolus* et le pl2 spatuliforme des genres *Cymonomus* et *Corycodus*.

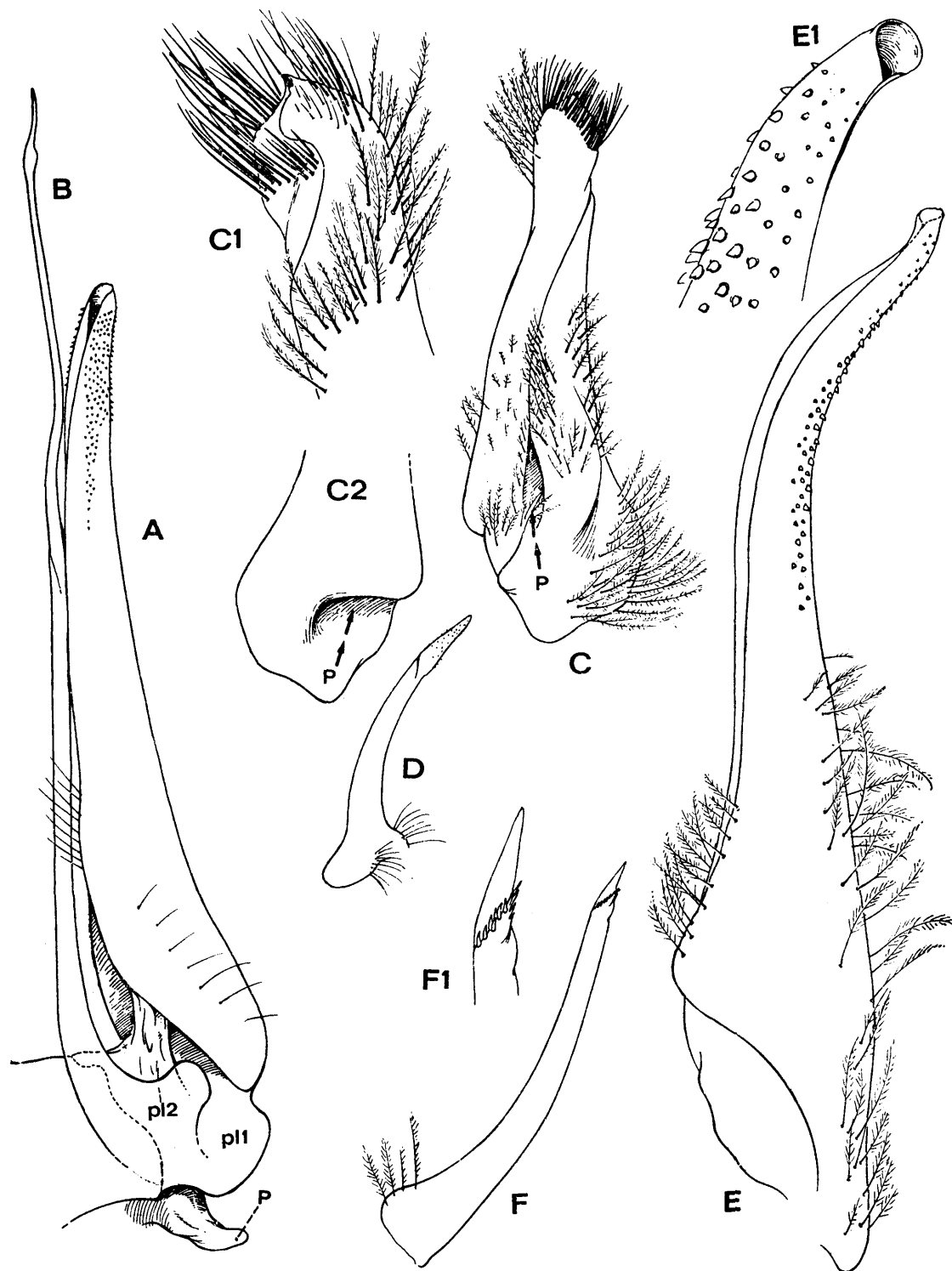


FIG. 64 A-F. — Pléopodes sexuels 1 et 2 chez divers Corystoidea (*sensu* Bouvier, 1942) ou Corystidae (*sensu* BALSS, 1957). A, B, *Pseudocorystes sicarius* (Poëppig) (= *P. armatus* H. Milne Edwards), ♂ 42,5 × 37 mm, Chili, Valparaiso, PORTER coll. 1910 et det., BOUVIER vérif. (MP) : pléopodes sexuels 1 (A) et 2 (B) *in situ*, le pl2 étant engagé à l'intérieur du pl1 (× 15). C, C1, C2, D, *Corystes cassivelaunus* (Pennant) (= *Corystes dentatus* Heller), ♂ 33 × 25 mm, Golfe de Gascogne (MP) : C, pl1 (× 15) ; C1, *id.*, extrémité (× 30) ; C2, base du pl1, autre face (× 15) ; D, pl2 (× 15). E, E1, F, F1, *Nautilocorystes ocellatus* (Gray), ♂ 19,2 × 16 mm, Atlantique Sud, st. 105, 20-1-1949, CAPART det. (MP) : E, pl1 (× 30) ; E1, *id.*, extrémité (× 90) ; F, pl2 (× 30) ; F1, apex du pl2 (× 85).

Les flèches indiquent l'orifice du pl1 par où pénètre le pénis (p) et celui par où s'engage le pl2.

V. BRACHYOURS À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURS STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Chez les Brachyours sternitrèmes, la première paire de pléopodes sexuels mâles insémine non pas une spermathèque, paire ou impaire, mais une paire de vulves (cf. le chap. v, p. 171-172, fig. 38). Par ailleurs, les pléopodes de chaque côté ne se réunissent pas médialement pour former un organe impair, comme chez *Nephrops* par exemple (fig. 57), mais agissent séparément, de façon symétrique : ils déposent le sperme dans deux vulves distinctes et non pas dans des spermathèques. Chez les sternitrèmes, les deux paires de pléopodes sont, normalement, enfermées dans la cavité sterno-abdominale, dont nous avons montré qu'elle constitue une novation évolutive des Brachyours (cf. chapitre iv). Enfin, autre acquisition des Crabes sternitrèmes, les deux pléopodes perdent les caractères de l'appendice primitif : le pl1 devient complètement tubulaire, avec un orifice terminal ou subterminal (orifice séminal) et avec deux orifices proximaux, l'un pour l'insertion du pénis (foramen proximal externe), l'autre pour l'insertion du pl2 (foramen proximal interne). Ainsi, la transformation du premier pléopode en une gouttière cylindrique, fermée sur la plus grande partie de sa longueur — déjà esquissée chez certains péditrèmes —, se réalise complètement chez les sternitrèmes.

Le deuxième pléopode mâle des sternitrèmes est toujours dépourvu d'exopodite ; certains articles, encore présents chez les péditrèmes, avortent : la morphologie du pl2 se simplifie.

Le premier pléopode mâle montre un plan général uniforme, hormis des différences dans la taille, la courbure, la calcification, l'ornementation, et dans la sclérification de l'apex. L'ornementation est extrêmement variée, surtout dans certains groupes.

Les Polydectinae, sous-famille de Crabes Xanthidae que nous avons récemment révisée (GUINOT, 1976), nous montrent un bon exemple de la communauté du plan de structure du premier pléopode mâle : cf. *Polydectus cupulifer* (Latreille) (fig. 67 A-C) ; *Lybia tessellata* (Latreille) (fig. 68 E-G) ; *L. edmondsoni* Takeda et Miyake (fig. 68 I-J) ; *L. hatagumoana* Sakai (fig. 68K) ; *L. plumosa* Barnard (fig. 69 A-B, D) ; *L. leptochelis* (Zehntner) (fig. 69 E-F) ; *L. denticulata* Nobili (fig. 69 G-H).

Dans le genre *Glyptoxanthus* A. Milne Edwards, révisé dans l'annexe C du chapitre II, le pl1 est homomorphe (cf. fig. 18), ce qui confirme l'unité de ce groupe naturel.

Le deuxième pléopode mâle présente des types d'organisation très peu nombreux, certes, mais extrêmement différents :

1) Le *type long* est représenté par un pl2 allongé et filiforme, plus long ou aussi long que le pl1, comme cela existe chez de nombreux péditrèmes. Il pénètre dans le pl1 par le foramen interne, s'insère dans la gouttière séminale et fait dépasser son apex hors de l'orifice séminal (fig. 64A-B : *Pseudocorystes* A. Milne Edwards ; fig. 66G-H : *Menippe* de Haan). On distingue une base allongée et un flagelle plus ou moins long, parfois enroulé en boucle.

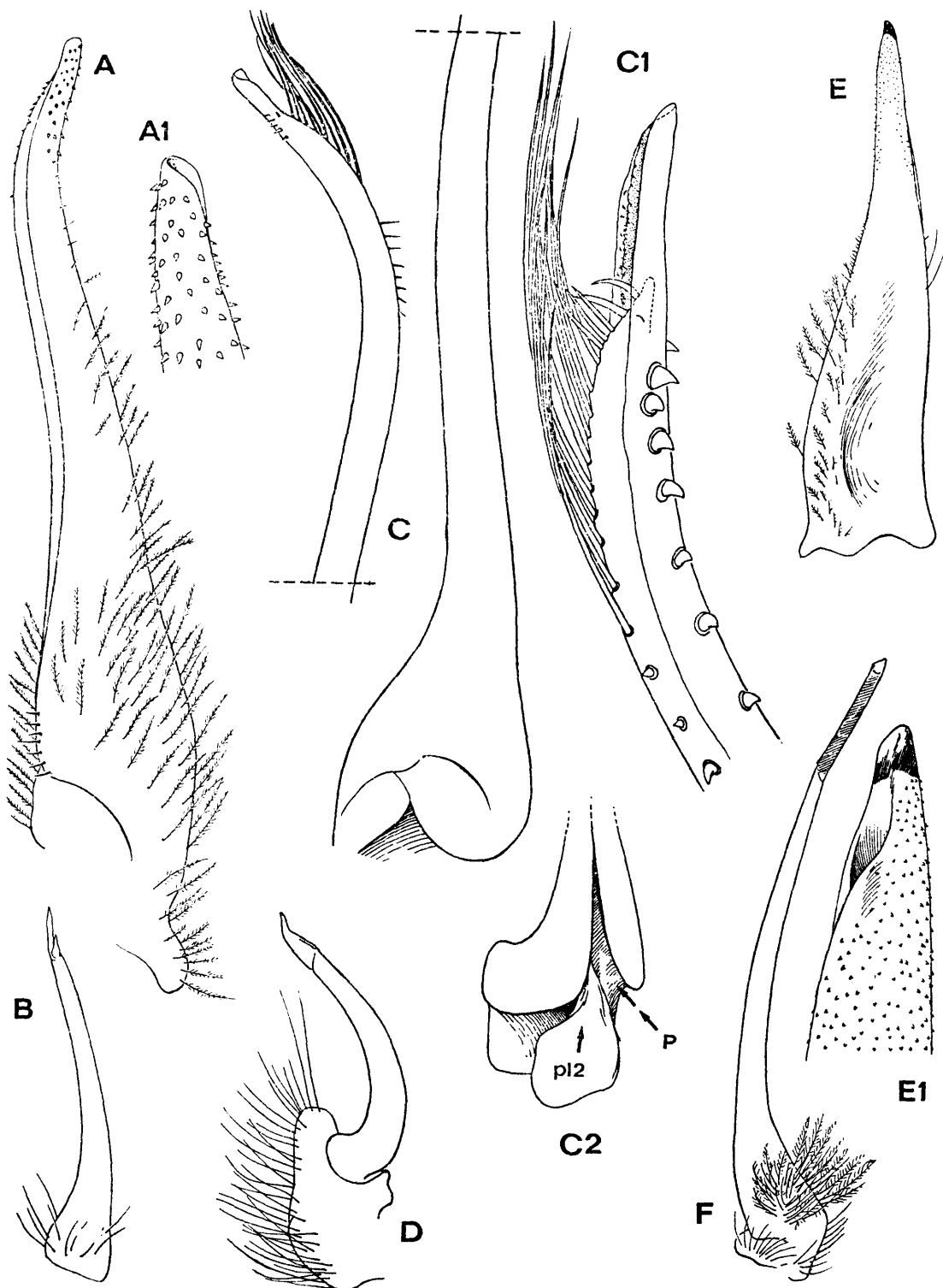
2) Le *type court*, c'est-à-dire un pl2 beaucoup plus court que le pl1, se présente sous plusieurs formes, dont :

le *type xanthien* : pl2 incurvé, avec une pièce apicale (correspondant à l'appendix masculina ou au flagelle) courte et falciforme ;

le *type pilumnien* : pl2 très court, sigmoïde (fig. 66C-D : *Actumnus setifer*) ;

le *type majien* : pl2 court et, selon les groupes de Majidae, variable dans sa forme ; il conviendrait d'étudier soigneusement les divers aspects du pl2 chez les Majidae (fig. 70C-D : *Eurynolambrus australis*).

3) Le *type intermédiaire* ne se rencontre qu'assez rarement : c'est un pl2 « mi-long », qui semble dériver du type long mais s'être raccourci. Sa taille correspond au tiers ou à la moitié du pl1.



Nous suivrons la classification de BALSS (1957) pour voir quel type de pl2 caractérise les différents groupes de sternitrèmes.

OXYSTOMATA (Tymolinae et Raninidae exclus)

Dorippidae : pl2 presque aussi long (mais pas plus long) que le pl1, avec une partie basale allongée, peu incurvée, et un apex court.

Calappidae : pl2 long (aussi long ou plus long que le pl1), mince, plus ou moins filiforme, avec un apex de taille, forme et ornementation variables (styloforme, claviforme, droit ou recourbé, inerme ou spiniforme : cf. MONOD, 1928, p. 111).

Leucosiidae : pl2 court, sauf dans certains cas (genre *Ebalia* Leach : cf. *E. laevis* in TAKEDA et MIYAKE, 1969c, fig. 2b, c).

BRACHYGNATHA

OXYRHYNCHA (Eumedoninae et Hymenosomatidae exclus)

Majidae : pl2 court (cf. fig. 70D : *Eurynolambrus australis*).

Parthenopidae : pl2 long ou mi-long.

BRACHYRHYNCHA

Corystidae : pl2 long chez *Pseudocorystes* (fig. 64 A-B), de taille moindre chez *Nautilocorystes* (fig. 64 E-F) et beaucoup plus court chez *Corystes* (fig. 64 C-D).

Atelecyclidae (Acanthocyclinae exclus) : pl2 long chez les Atelecyclinae comme *Telmessus* (cf. fig. 65 E-F) [sauf *Pliosoma* Stimpson qui est, en fait, un Majidae, donc à pl2 très court (cf. fig. 70B)] ; mi-long chez *Thia* Leach (cf. fig. 65 A-B) ; très court et de type xanthien chez *Kraussia* Dana (cf. fig. 65 C-D).

Cancridae : pl2 plus long que le pl1, et grêle.

Portunidae : pl2 plus court que le pl1, étroit, à extrémité parfois bifide ; pl2 parfois très court.

Potamidae : pl2 soit très long et styloforme, soit très court.

Xanthidae : pl2 long chez les Menippinae, les Carpiliinae et chez les Platyxanthinae Guinot, 1977 ; pl2 court, xanthien, chez les Xanthinae, les Actaeinae, les Trichiinae, les Panopeinae, etc. ; pl2 court et sigmoïde chez les Pilumninae.

Goneplacidae *sensu* BALSS, 1957 : pl2 très long ou très court ; sigmoïde chez certains genres (cf. GUINOT, 1969a).

Pinnoteridae, Ocypodidae, Grapsidae, Mictyridae, Gecarcinidae : pl2 très court.

Il ressort de cet examen comparatif que, en règle générale, le pl2 long ou mi-long accompagne un pl1 développé, large, peu incurvé, à ornementation réduite (*Menippe*, *Platyxanthus*, *Pseudocorystes*, *Carcinoplax*, etc.).

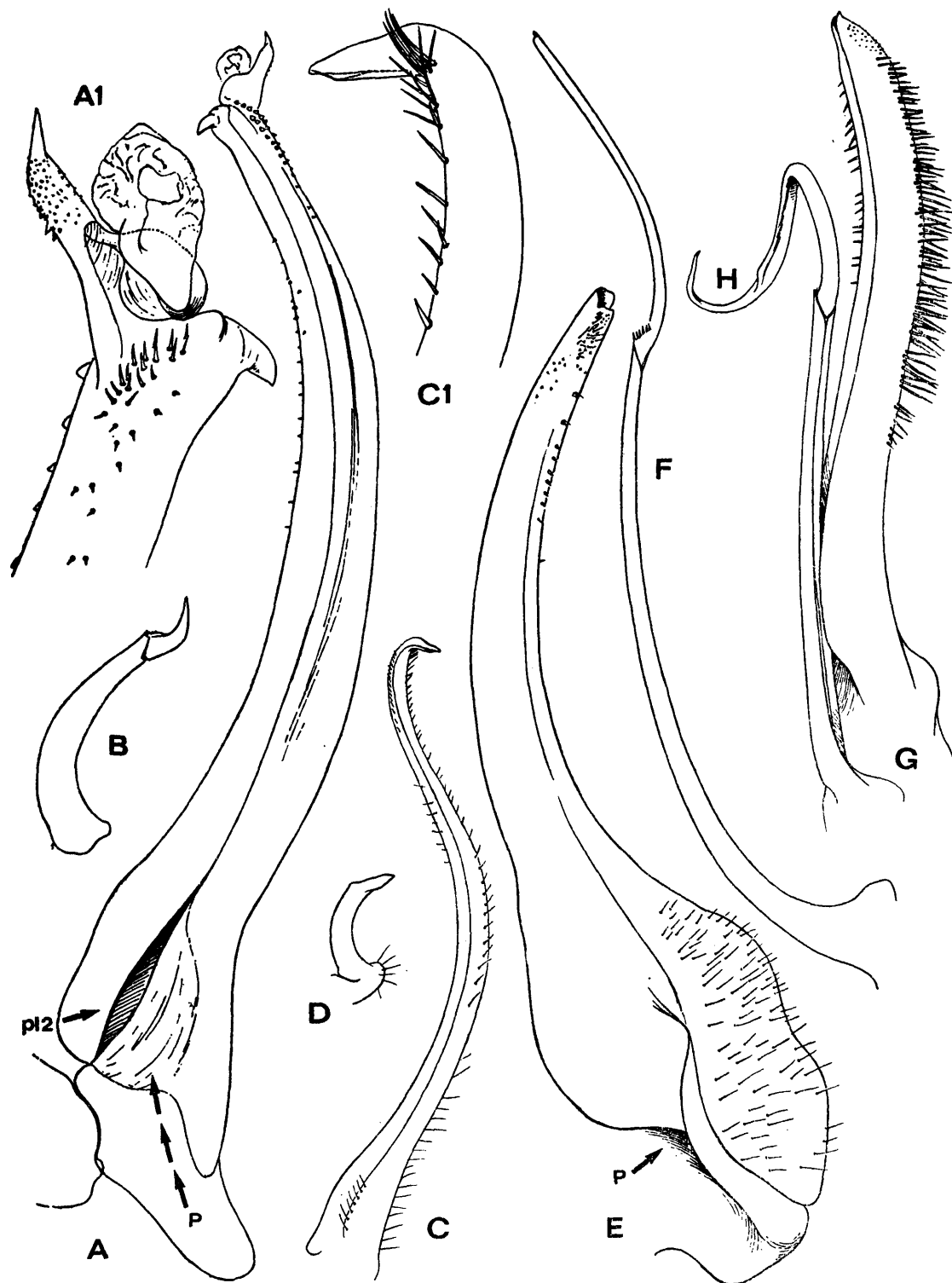
FIG. 65 A-F. — Pléopodes sexuels 1 et 2 chez un Atelecyclinae *sensu* BALSS, 1957 (*Telmessus*) et chez deux Thiinae *sensu* BALSS, 1957 (*Thia* et *Kraussia*). A notre avis, *Thia* et *Kraussia* ne doivent pas être réunis dans la même sous-famille.

A, A1, B, *Thia* sp., 14,4 × 16,8 mm, Naples, Staz. Zool. det. *Thia polita* Leach (MP) : A, pl1 (× 30) ; A1, *id.*, extrémité (× 80) ; B, pl2 (× 30).

C, C1, C2, D, *Kraussia rugulosa*, ♂ 18 × 22 mm, Nagasaki (MP) : C, pl1, que nous avons coupé en deux car il est très long (× 30) ; C1, *id.*, extrémité (× 90) ; C2, base du pl1, avec les deux orifices par où pénètrent le pl2 et le pénis (× 30) ; D, pl2 (× 30).

E, E1, F, *Telmessus cheiragonus* (Tilesius), ♂ 47 × 60 mm, Alaska, 1892, « Albatross » coll. (MP) : E, pl1 (× 7) ; E1, *id.*, extrémité grossie (× 30) ; F, pl2 (× 7).

Les flèches indiquent l'orifice du pl1 par où pénètre le pénis (p) et celui par où s'engage le pl2.



Le pl2 court accompagne généralement un pl1 :

- a) assez long, compliqué par des lobes terminaux (Panopeinae, Majidae) ou par une ornementation filamenteuse, tuberculée, sétifère, etc. (nombreux Xanthidae) ;
- b) relativement court, trapu, à apex sclérifié et peu ornementé : cas des Crabes amphibiens ou terrestres.

Le pl2 sigmoïde, pilumnien, accompagne un pl1 le plus souvent recourbé en crosse (cf. fig. 66C, C1, D : *Actumnus setifer*).

Le pl2 mi-long, de longueur intermédiaire, se rencontre fréquemment chez les Parthenopidae, ainsi que dans certains genres attribués aux Xanthidae tels que *Pilumnoides* Lucas ou *Globopilumnus* Balss (cf. GUINOT, 1960a).

Nous avons vu que, chez les péditrèmes, le deuxième pléopode est long et, le plus souvent, styliforme : nous en déduisons que le type long représente, chez les sternitrèmes, un caractère plésiomorphe. L'anagenèse consiste en un raccourcissement par perte de certains articles et par réduction du flagelle terminal (ce dernier correspondrait à l'appendix masculina des péditrèmes).

On peut considérer que les Crabes à pl2 long sont les plus primitifs. Par exemple, dans les Xanthidae, les Menippinae seraient plus archaïques que les Xanthinae ; dans les Oxystomata *sensu* BALSS, les Calappidae seraient plus primitifs que les Leucosiidae. Le type court semble l'apanage des Brachyours relativement évolués : Ocypodidae, Grapsidae, Gecarcinidae, etc.

Le pl2 pilumnien est à placer à part : il dérive sans doute d'un pl2 long mais d'un type spécial. Une étude ultérieure sera consacrée à ce sujet.

On conçoit aisément qu'un pléopode 1 incomplètement fermé doive être accompagné d'un pl2 allongé qui canalise le sperme jusqu'à l'extrémité. Lorsque le pl2 acquiert la forme tubulaire, en cylindre clos sur toute sa longueur (sauf à la base et à l'apex), le pl2 peut se raccourcir : il ne sert qu'à pousser le sperme lorsqu'il a été déchargé dans la gouttière par le pénis. Son rôle n'est plus de maintenir ou contenir le sperme mais de servir de piston. Pour mieux comprendre le mécanisme de la copulation, il faudra soigneusement étudier la musculature du pénis et des deux pléopodes sexuels.

VI. CHANGEMENTS DU PREMIER PLÉOPODE SEXUEL MÂLE AU COURS DE LA VIE

Non seulement les pléopodes sexuels subissent des transformations phylogénétiques mais ils changent au cours de la formation et du développement de l'individu. Cela rend délicate l'utilisation de ces structures comme caractère différentiel.

FIG. 66 A-H. — Pléopodes sexuels mâles 1 et 2 chez un Panopeinae au stade catométope (*Cyrtoplax*), chez un Xanthidae Menippinae (*Menippe*), chez un Xanthidae Pilumninae *sensu* BALSS (*Actumnus*) et chez un Xanthidae Platyxanthinae (*Platyxanthus*). Sur cette planche sont illustrés le pl1 panopéen (A, A1), le pl1 pilumnien du type *Actumnus* (C, C1), le pl1 ménippien (G) et le pl1 platyxanthien (E), ainsi que le pl2 xanthien, court (B), le pl2 pilumnien sigmoïde (D), le pl2 ménippien, long et souvent en boucle (H), et le pl2 platyxanthien, long (F).

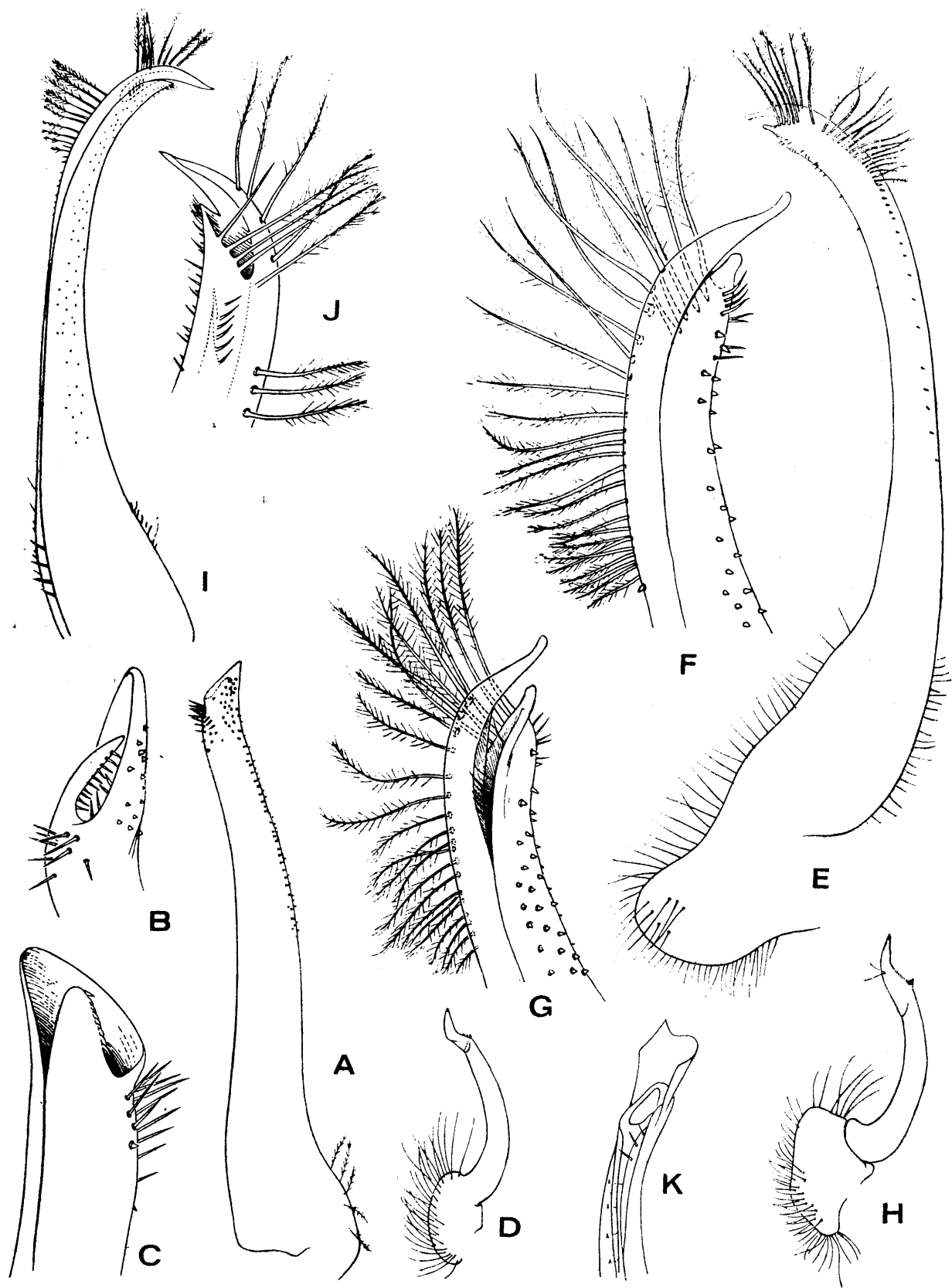
A, A1, B, *Cyrtoplax spinidentata* (Benedict), ♂ 15,8 × 22 mm, Puerto Rico, Salinas, W. J. HEWATT coll. et leg., st. 346, CHACE det. (MP) : A, pl1 (× 20) ; A1, *id.*, extrémité (× 60) ; B, pl2 (× 20).

C, C1, D, *Actumnus setifer* (de Haan), ♂ 10,5 × 14 mm, Madagascar, Tamatave, MILLOT coll., BALSS det. *A. setifer* nov. var. ? (MP) : C, pl1 (× 18) ; C1, *id.*, extrémité (× 30) ; D, pl2 (× 18).

E, F, *Platyxanthus orbignyi* (H. Milne Edwards et Lucas), ♂ 79 × 121 mm (état sec), Baie de Pisco, M. WEDDELL (MP-B2772S) : E, pl1 (× 6) ; F, pl2 (× 6).

G, H, *Menippe mercenaria* (Say), Floride, Key West, A. MILNE EDWARDS det. (MP) : pléopodes 1 (G) et 2 (H) *in situ*, le pl2 étant engagé à l'intérieur du pl1 (× 9).

Les flèches indiquent l'orifice du pl1 où pénètre le pénis (p) et celui par où s'engage le pl2.



Pour comparer correctement les appendices sexuels d'animaux appartenant à des taxons différents, il faut d'abord tenir compte de deux possibilités, liées au cycle biologique, qui se rencontrent chez les Brachyours. Chez les Crabes dont la vie est marquée par plusieurs mues prépubérales et plusieurs mues postpubérales, les pléopodes mâles, d'abord immatures, acquièrent progressivement leur forme adulte. Chez les Crabes où la mue de puberté est la dernière, les appendices sexuels ne changent plus après celle-ci.

Les modifications du premier pléopode sexuel au cours de la vie ont été étudiées chez un petit nombre d'espèces (cf. HARTNOLL, 1974). La courbure définitive et l'ornementation complète de cet appendice n'apparaissent qu'après une certaine mue. De façon simplifiée, on peut dire que le premier pléopode mâle croît avec une allométrie positive pendant la vie prépubérale, puis change de taille et de forme à la mue de puberté, ce qui le rend apte à la copulation ; finalement (et si cette mue n'est pas la dernière), le pl1 ne croît plus qu'avec une allométrie négative. La croissance continue des pléopodes mâles deviendrait désavantageuse si elle devait amener à une disproportion par rapport au développement, d'une part de l'abdomen qui les recouvre, d'autre part de l'appareil génital femelle.

Voici les données bibliographiques concernant quelques travaux récents à ce sujet.

NISHIMURA (1967) a étudié les modifications du premier pléopode mâle en fonction de la taille du Crabe chez deux espèces japonaises de Majidae, *Chionoecetes opilio* (Fabricius) et *Ch. japonicus* Rathbun : développement de l'armature filamenteuse, conformation de l'apex, etc.

STEPHENSON et COOK (1973) ont bien montré la courbure croissante du pl1 au fur et à mesure de l'élargissement de la carapace chez deux espèces de Portunidae australiens, ainsi que l'accroissement de la taille et du nombre des spinules subterminales.

MURAOKA a étudié la croissance des caractères sexuels dans les stades postlarvaires de plusieurs espèces japonaises, notamment *Plagusia dentipes* de Haan (MURAOKA, 1963), *Plagusia depressa tuberculata* Lamarck (MURAOKA, 1965), *Percnon planissimum* (Herbst) (MURAOKA, 1967) et chez deux espèces de Grapsidae (MURAOKA, 1971).

ATKINS (1960) a décrit le développement des pléopodes pendant les premiers stades Crabe dans le genre *Pinnotheres* Latreille.

Enfin, HARTNOLL (1963 ; 1964 ; 1965) a publié des renseignements fort utiles sur la croissance des pléopodes sexuels en fonction de la classe de taille des Crabes considérés et sur les changements qu'ils subissent à la mue de puberté.

Les changements du deuxième pléopode mâle au cours de la croissance sont peu connus. Les modalités du développement ontogénétique de cet appendice sexuel apporteraient des éléments précieux pour toute hypothèse fondée sur l'évolution de cette structure, extrêmement modifiée au cours de la phylogénèse.

FIG. 67 et 68. — Communauté de structure du premier pléopode sexuel mâle dans la sous-famille des Polydectinae, à savoir dans le genre *Polydectus* H. Milne Edwards et le genre *Lybia* H. Milne Edwards. Morphologie du deuxième pléopode sexuel mâle, qui est de type xanthien.

67 A-D, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH). A, pl1 (× 26) ; B, *id.*, extrémité (× 50) ; C, autre vue de l'apex (× 80) ; D, pl2 (× 26).

68 E-H, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12 mm, île Maurice, M. CARIÉ 1913, BOUVIER det. (MP). E, pl1 non monté en préparation (× 38) ; F, *id.*, extrémité du pl1 non monté (× 102) ; G, *id.*, extrémité du pl1 montée en préparation (× 50) ; H, pl2 (× 38).

68 I-J, *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, holotype, ♂ 6,8 × 8,8 mm, d'après TAKEDA et MIYAKE, 1970, fig. 4, 6. I, pl1 (× 53) ; J, *id.*, extrémité (× 133).

68 K, *Lybia hatagumoana* Sakai, holotype, ♂ 4,5 × 4,2 mm, Japon, Sagami Bay : apex (× 80) du pl1, d'après SAKAI, 1961, fig. 2 C.

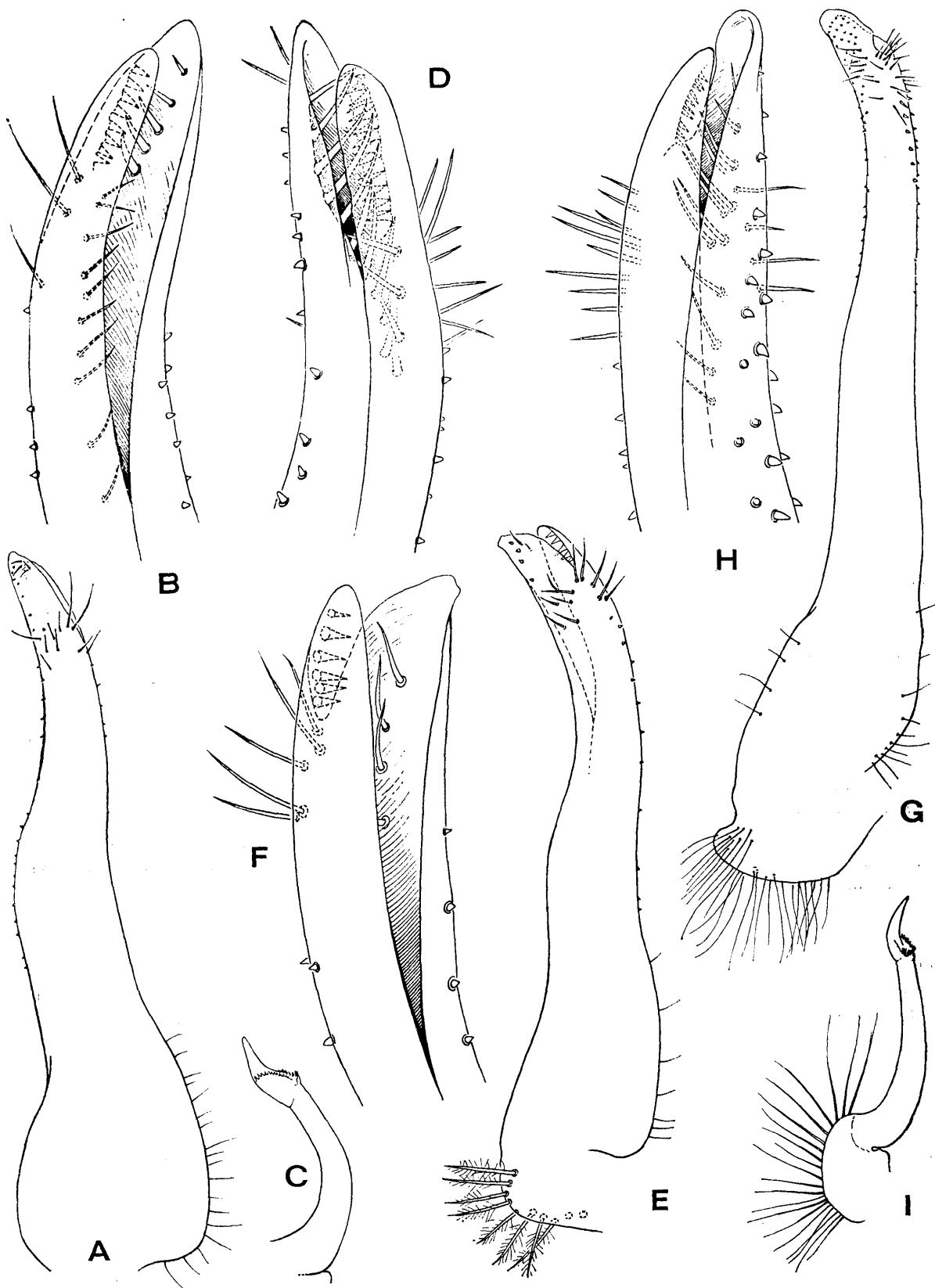


FIG. 69 A-I. — Pléopodes sexuels des Polydectinae (suite). A-C, *Lybia plumosa* Barnard, ♂ 5 × 6,6 mm, Fort Dauphin, mission R. DECARY 1932 (MP) : A, pl1 monté en préparation (× 57) ; B, *id.*, extrémité montée (× 144) ; C, pl2 (× 57). D, *L. plumosa*, ♂ 8 × 10 mm, Somalie, Hafun, E. NINNI coll., GUINOT det. *L. aff. plumosa* (cf. 1964a, fig. 5) : apex (× 167). E, F, *L. leptochelis* (Zehntner), holotype, ♂ 3 × 4 mm, Amboine (MHNG) : A, pl1 monté en préparation (× 100) ; F, *id.*, extrémité montée en préparation (× 215). G-I, *L. denticulata* Nobili, syntype, ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, Dr JOUSSEAUME 1897 (MP) : G, pl1 monté en préparation (× 28) ; H, *id.*, extrémité montée (× 144) ; I, pl2 (× 28).

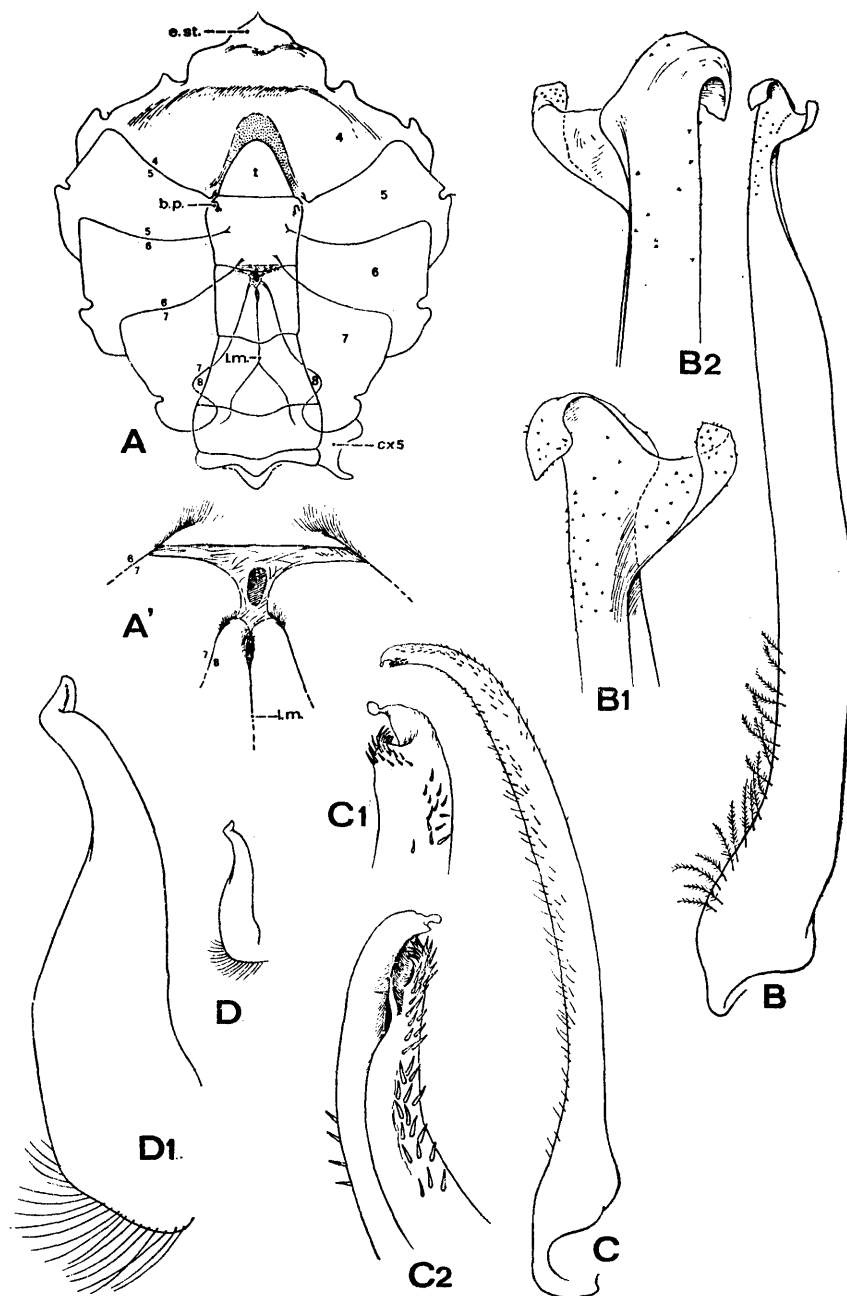


FIG. 70 A-B. — Sternum thoracique et premier pléopode sexuel mâle chez *Pliosoma parvifrons* Stimpson, syntype, ♂ 13,8 × 14 mm, Basse-Californie, Cap Saint-Lucas (BM). Le genre *Pliosoma* Stimpson était jusqu'à présent rattaché aux Brachyrrhyncha de la famille des Atelecyclidae (*sensu* BALSS, 1957, p. 1635) ; les caractères figurés ici montrent l'appartenance de ce genre aux Oxyrrhyncha, plus précisément aux Majidae. A, sternum thoracique (× 5) ; A', détail de la zone de réunion des terminaisons suturales 6/7 et 7/8 dans la région médiane (× 18) ; B, B1, B2, premier pléopode sexuel mâle : B, pl1 (× 24), B1, B2, *id.*, extrémité vue sous des angles différents (× 72).

b.p., crochet sternal du dispositif bouton-pression ; cx5, coxa de p5 ; e.st., écusson sternal ; l.m., ligne médiane ; z.m., zone membraneuse ; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8 ; 4/5-7/8, sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8.

FIG. 70 C-D. — Pléopodes sexuels 1 et 2 d'*Eurynolambrus australis* H. Milne Edwards et Lucas, ♂ 50 × 77 mm, Nouvelle-Zélande, M. LAVAUD (MP). Ce Crabe, au faciès curieux (voir la carapace de cette espèce, pl. 1, fig. 5), était rattaché soit aux Parthenopidae, soit aux Cancridae (*cf.* BALSS, 1957, p. 1637). La morphologie des pl1 et pl2 ♂ montre qu'il s'agit d'un Majidae. C, pl1 (× 24) ; C1, C2, *id.*, extrémité vue sous deux angles différents (× 24) ; D, pl2 (× 6) ; D1, *id.* (× 24).

VII. REMARQUES SUR LES PLÉOPODES SEXUELS MÂLES EN TANT QU'ORGANES DE COPULATION

Chez les Brachyours, le repliement du court abdomen contre la paroi sternale thoracique dans une cavité de forme complémentaire, accompagné de son maintien grâce à un dispositif de rétention (*cf.* chapitre IV), aboutit à ce que les deux paires d'appendices abdominaux sexuels viennent à proximité ou au contact de l'ouverture génitale mâle et du pénis. Chez les Macroours, dont l'abdomen est dans le prolongement du céphalothorax, les pléopodes font, topographiquement, suite aux appendices thoraciques : les pléopodes sexuels sont donc placés différemment par rapport aux orifices génitaux mâles. Pour que, chez les Décapodes à abdomen non rabattu, pléopodes et orifices mâles se rapprochent, une musculature particulière doit se développer ; au moment de la décharge du sperme dans les pléopodes, les mouvements doivent être différents de ce qui se passe chez les Brachyours où le pénis est tout près de la base du premier pléopode.

Chez certains Arthropodes (Myriapodes), les orifices mâles et les gonopodes se trouvent sur des somites éloignés. L'animal replie son corps seulement au moment de la copulation afin que les pénis soient rapprochés des organes de transmission que sont les gonopodes.

Le raccourcissement de l'abdomen et son repliement dans la cavité sterno-abdominale s'ébauchent, et même se réalisent complètement, dans le groupe des Brachyours péditrèmes ; chez les sternitrèmes, le processus est accompli. Le rapprochement des pénis et des pléopodes entraîne certainement une simplification des mécanismes qui, chez le mâle, préludent à l'insémination. Le creusement d'une cavité sterno-abdominale où les pléopodes sont contenus, apporte à ces derniers une protection dont ils ne bénéficient pas chez les autres Reptantia, à abdomen toujours étendu ; avant l'accouplement, les Crabs doivent décrocher leur abdomen fixé à la paroi sternale par un système bouton-pression ou autre dispositif homologue.

Des observations précises sur le mécanisme d'accouplement dans les divers groupes de Brachyours sont encore très fragmentaires. On peut se reporter à HARTNOLL (1969) qui a passé en revue les données disponibles sur la copulation.

PRETZMANN (1973, p. 204-205, fig. 27-30) a publié un aperçu intéressant sur la relation entre la structure de l'appareil génital mâle et la position de celui-ci lors de la fécondation chez les Pseudosquillaidae. En position de repos, le premier pléopode est retourné contre le sternum thoracique et, par sa partie apicale, couvre l'orifice séminal. Au moment de la copulation, mâle et femelle sont en contact, sternum contre sternum ; l'abdomen du mâle est soulevé et se place entre l'abdomen et le sternum de la femelle. Le soulèvement de l'abdomen mâle et sa rétraction provoquent un redressement des pléopodes, qui viennent couvrir, par leur extrémité apicale, les ouvertures femelles. Au repos, les gonopodes se trouvent trop écartés par rapport aux vulves ; certaines articulations, notamment celle entre la coxa et le basis, permettent la correction de cette position.

L'évolution de l'armature génitale chez les Décapodes nous montre d'une part une simplification et une réduction (perte de la disposition biramée primitive, disparition ou fusion de certains articles, raccourcissement du 2^e pléopode ; etc.) ; d'autre part, une spécialisation des pièces restantes, notamment la transformation de l'endopodite du pl1 en une gouttière semi-ouverte puis en un tube complètement clos dans lequel le sperme, introduit dans l'orifice basal et sortant par l'orifice terminal ou subterminal, est bien canalisé.

Ce qui frappe surtout, quand on examine comparativement l'appareil génital mâle chez les Brachyours, c'est à la fois l'uniformité du plan général (une seule grande différenciation : celle qui sépare péditrèmes et sternitrèmes) et une très grande diversification dans les détails. La richesse de l'ornementation du premier pléopode est surprenante, sans rien d'analogue dans d'autres structures et, à première vue, sans importance pour la survie. Sans doute, l'appareil copulateur est le seul parmi tous les organes qui soit superflu pour le maintien de l'existence individuelle. Son rôle étant celui d'assu-

rer la perpétuation de l'espèce, la sélection naturelle s'opère sur lui d'une manière particulière. Dans la lutte de l'individu contre les changements du milieu, externe comme interne, toutes les autres fonctions de l'organisme étant nécessairement en corrélation, les remaniements fonctionnels et morphologiques d'une structure amènent obligatoirement à des changements dans l'ensemble du corps. A ce point de vue, l'armature génitale représente une exception. Cette particularité explique bien la dualité : uniformité du plan général et variabilité de l'ornementation. La première est due en grande partie à la nécessité qu'une mutation se produise d'une manière concordante chez le mâle et chez la femelle. La richesse des détails ornementaux peut s'expliquer par l'hypothèse selon laquelle diverses variations aléatoires ne sont pas éliminées par la sélection naturelle, comme c'est le cas pour les structures qui influent directement sur la survie de l'individu.

La grande variabilité des pléopodes à l'échelle des espèces s'oppose à l'uniformité de ses caractères chez les individus d'une même espèce. C'est pour cette raison que les taxonomistes utilisent de plus en plus les pléopodes sexuels dans les clefs de détermination. TÜRKAY (1975a) fait remarquer que la sélection s'opère sur les pléopodes, seulement en relation avec leur fonction de transmission du matériel génétique et que, cette fonction étant la même chez les Crabes marins et chez les Crabes terrestres, la morphologie génitale mâle constitue un indice précieux des liens phylogénétiques entre les groupes terrestres et leurs ancêtres marins. Tout en étant d'accord avec le principe de cette affirmation, nous attirons l'attention sur le fait que les pléopodes de tous les Crabes terrestres possèdent une caractéristique commune, à savoir une faible ornementation et une calcification accentuée de l'apex. Cela n'est certainement pas lié à leur fonction mais provient probablement de la nécessité d'une solidité accrue de ces appendices.

Certes, une coaptation des organes sexuels mâles et femelles est indispensable. Pour le bon déroulement de la fécondation, par exemple PRETZMANN (1973, p. 205-206) montre chez les Crabes d'eau douce Pseudothelphusidae l'utilité d'une obturation de la vulve par la partie apicale du premier pléopode mâle. Il est séduisant de s'imaginer que l'adaptation mutuelle des deux appareils va jusqu'à la perfection d'un système « clef-serrure » et empêche l'hybridation. Cette idée formulée déjà par DUFOUR en 1844, a été souvent reprise par la suite pour l'ensemble des Arthropodes mais, ces derniers temps, elle a subi des critiques qui nous paraissent justifiées (voir par exemple O. KRAUSS, 1968). Des spécialistes de la théorie de l'évolution, notamment DOBZHANSKY et MAYR, ont montré qu'un tel mécanisme d'isolement ne pourrait jouer qu'un rôle très réduit dans la phylogenèse. Par ailleurs, en accouplant artificiellement des Lépidoptères dont on avait préalablement détruit le cerveau chez le mâle, LORKOVIC (1947 ; 1953 ; 1956) a démontré que, pour l'isolement reproductif, la valeur de la forme spécifique des appareils génitaux était d'ordre secondaire. Chez les Papillons, la copulation interspécifique serait entravée non par les différences morphologiques mais par les phéromones et les stimuli audiovisuels. Nos recherches sur l'appareil génital des Brachyours confirment cette opinion dans les lignes générales mais exigent d'en limiter la portée. On ne peut pas parler de l'existence d'un système « clef-serrure » au sens propre du terme. L'ornementation de l'apex du pléopode n'a pas de correspondant, en négatif, dans le vagin. Et pourtant il serait faux d'en conclure que la coaptation est si sommaire que le mâle d'un groupe puisse copuler, à taille égale et abstraction faite des facteurs éthologiques, avec la femelle d'un autre groupe. A la lumière des recherches récentes, les variations dans la conformation des vulves et du vagin (cf. chapitre v) ne paraissent qu'à peine moins nombreuses que celles des pléopodes. On ignore encore en quoi consiste la coaptation fine entre les deux appareils sexuels et on ne sait pas à quel niveau se situent les barrages morphologiques de l'hybridation. Y a-t-il, dans la nature, des hybrides entre les taxons que l'on considère actuellement comme des espèces différentes ? Voilà un domaine pratiquement inconnu qu'éclaireraient probablement des expériences d'hybridation artificielle.

Chez certains Portunidae de l'océan Indien et du Pacifique, STEPHENSON et REES (1967, notamment p. 2, 19) ont constaté un premier pléopode hétéromorphe à l'intérieur d'une même espèce. Chez *Portunus orbis* Rathbun, on distingue une sorte de gradation, variant entre deux extrêmes, dans la courbure et l'épaisseur du pl1 correspondant à une morphologie particulière de l'abdomen : deux formes sont ainsi reconnues, chacune ayant deux ou trois « variantes ». Chez *Thalamita danae* Stimpson, des différences non graduelles permettent de séparer deux formes d'après l'aspect du pl1 et de l'abdomen. Enfin, chez *Portunus argentatus* (A. Milne

Edwards), « test case of the concept of a portunid species », concept impliquant une divergence morphologique dans le faciès, dans la morphologie de l'abdomen mâle et dans la structure des pléopodes sexuels, STEPHENSON et REES distinguent deux formes se séparant essentiellement par leurs pléopodes : les deux auteurs émettent l'hypothèse qu'il pourrait s'agir dans ce cas de deux espèces sympatriques en mesure d'assurer un isolement reproductif.

Après beaucoup d'hésitation, NISHIMURA et MIZUSAWA (1969) ont abouti à la conclusion qu'il pouvait y avoir hybridation entre les deux espèces japonaises de Majidae reconnues dans le genre *Chionoecetes* Krøyer : *Ch. opilio* (Fabricius) et *Ch. japonicus* Rathbun. Les hybrides supposés montrent « the intermediate conditions in many characters between the supposed parental species ». Les pléopodes des deux espèces sont distincts (NISHIMURA, 1967). Les vulves sont différentes chez *Ch. opilio* et chez *Ch. japonicus*. Bien que de légères modifications ou des défauts affectent les pléopodes des individus hybrides, elles ne semblent pas rendre ces derniers impropres à la copulation. Cependant, on ne possède aucun renseignement sur la fécondité de tels hybrides et la viabilité de leurs descendants.

ALTEVOGT (1969) a montré que, chez trois espèces sympatriques du genre *Uca* Leach vivant au Pérou, il n'y a pas d'obstacles mécaniques à un croisement. Les pléopodes de ces trois Ocypodidae, *Uca stylifera* (H. Milne Edwards), *Uca princeps* (Smith) et *Uca insignis* (H. Milne Edwards), sont très peu différents d'une espèce à l'autre. Les femelles des trois espèces étant ovigères simultanément, ce sont seulement des particularités éthologiques qui empêcheraient l'hybridation ; notamment chez *U. stylifera*, la femelle est transportée sur le dos du mâle jusqu'à son terrier, ce qui n'est pas toléré par les femelles d'*U. princeps* et d'*U. insignis*. D'après ALTEVOGT, les péréiopodes du mâle transmettraient une information tactile qui, chez *Uca stylifera*, serait perçue par la femelle, acceptant de ce fait un mode de transport inhabituel par le mâle.

Le rôle du comportement comme barrière à l'accouplement de deux formes voisines, susceptibles de se rencontrer dans le même biotope, a été particulièrement étudié par WARNER (1970).

LUCAS (1970) a fait des expériences fort intéressantes de croisement entre deux espèces d'*Halicarcinus* (Hymenosomatidae) vivant en Australie. Ayant découvert que l'espèce connue comme *Halicarcinus lacustris* (Chilton) vit non seulement dans les eaux saumâtres mais aussi en eau douce, LUCAS constate que la forme dulçaquicole a un développement direct tandis que l'autre, dénommée *H. paralacustris*, se métamorphose par l'intermédiaire de larves. Le développement sans stades larvaires pourrait être regardé comme une réponse phénotypique à l'absence de salinité : une diminution du nombre de stades larvaires a été observée chez de nombreux Décapodes vivant à basse salinité. On sait que les Crabes d'eau douce éclosent directement au stade crabe. Cependant, LUCAS plaide pour une différence génotypique, qui serait une légère divergence dans la morphologie des ouvertures génitales femelles. Pourtant, les pléopodes mâles ne montrent aucun caractère différentiel. Les deux formes ont une distribution bien distincte, avec seulement une petite aire où elles sont sympatriques. Les croisements en laboratoire ont produit des hybrides à fertilité limitée. LUCAS considère les deux formes comme deux espèces différentes mais jumelles. Dans les conditions naturelles, les deux espèces ne se croisent pas pour des raisons géographiques et écologiques.

CHAPITRE VIII

SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE

I. DÉFINITIONS ET HISTORIQUE

C'est Henri MILNE EDWARDS (1834 et 1851) qui, le premier et de façon remarquable, a décrit et illustré le « squelette tégumentaire » des Crustacés Décapodes. « Les apodèmes, qui naissent par paires des diverses parties du thorax tendent à se réunir de chaque côté de cette portion du corps en un système de cloisons intermusculaires, que je désignerai sous le nom d'endophragmes » (1851, p. 52). Ce système squelettique est topographiquement interne, d'où l'appellation d'*endosquelette* qui lui a été parfois donnée, mais ontogénétiquement externe, ce qui a entraîné l'abandon de ce terme (des endosquelettes vrais existent chez certains Crustacés). SNODGRASS (1952) a proposé la dénomination de *squelette apodémien intersegmentaire*, concrétisant ainsi que ce squelette se trouve toujours à la limite de deux métamères successifs.

Nous suggérons de faire la distinction entre deux types de formations. Nous réserverions le terme de *phragmes* aux invaginations squelettiques cuticulaires délimitant deux somites consécutifs ; les *phragmes* servent d'attache fixe aux muscles moteurs de la coxa ainsi que du basis-ischion des appendices et permettent la fixité de l'extrémité musculaire immobile, lors des contractions. Le terme d'*apodèmes* s'appliquerait aux expansions plus ou moins lamelleuses et flexibles, plus ou moins en forme de palette, qui appartiennent aux différents articles des appendices ; les apodèmes portent les insertions mobiles des muscles du système appendiculaire.

Les *phragmes* seraient donc tout ce qui se rattache à une partie fixe, leur rigidité étant liée à l'existence d'une exocuticule. Ils offrent un développement plus ou moins grand, depuis une simple crête jusqu'à une lame épaisse et élevée. Les *endosternites* sont les *phragmes* issus de la paroi sternale : les *endopleurites*, ceux qui sont issus de la paroi épimérienne¹. Dans notre étude du sternum thoracique (cf. chapitre III), nous avons montré que les lignes de suture visibles sur le plastron sternal des Brachyours correspondaient à l'invagination des endosternites. Critère jusqu'à présent négligé, le tracé de ces sutures présente donc un immense intérêt, puisqu'il renseigne le carcinologiste sur la présence, la localisation et aussi la dimension des *phragmes* du système squelettique.

En ce qui concerne les Crabes, rares sont les auteurs qui se sont penchés sur l'anatomie du squelette. La première véritable description remonte à V. AUDOUIN et H. MILNE EDWARDS (1824, p. 66-67). Après les éminents travaux de H. MILNE EDWARDS, la charpente céphalothoracique est restée longtemps ignorée. Puis ont été publiées les recherches de PEARSON (1908) chez *Cancer pagurus* Linné ; de BOURNE (1902) chez les Raniidae ; de JUNGE (1934) chez *Hyas araneus* Leach ; de COCHRAN (1935) chez *Callinectes sapidus* Rathbun ; celles d'ABRAHAMCZIK-SCANZONI (1942), plus spécialement consacrées à l'étude de la musculature chez plusieurs espèces de Brachyours. GORDON (1950 ; 1963 ; 1966) s'est principalement intéressée au système sque-

1. Nous n'entrerons pas dans la polémique ayant trait à l'interprétation des *pleures* et des *épimères* chez les divers Décapodes. Nous utilisons la terminologie employée par DRACH en 1950 et 1971 (endopleurites = apodèmes épimériens de H. MILNE EDWARDS) et renvoyons à BALSS (1940, p. 86-90) pour l'exposé des nombreuses conceptions, ainsi qu'aux travaux de SNODGRASS (1951 ; 1952 ; 1965).

lettique des formes dotées de sillons sternaux chez la femelle et, en même temps, de spermathèques (Dromiacea ; Homolidae ; Raninidae ; Tymolinae) ; pour comparaison avec des formes particulières, elle a examiné le squelette de « vrais » Crabes, tels que *Maja* Lamarck et *Corystes* Latreille. En 1940 (p. 86-90), BALSS a synthétisé les connaissances sur le système endophragmal des divers Décapodes mais n'en a pas tiré de conclusions taxonomiques.

En fait, c'est DRACH qui a attiré l'attention des carcinologistes sur le système endophragmal, véritable novation évolutive des Décapodes, et montré son importance, surtout en tant que critère du niveau évolutif. En 1939, DRACH décrit longuement et clairement l'architecture des lames squelettiques sternales et endopleurales chez *Maja squinado* (Herbst) et chez *Cancer pagurus* Linné. Dans l'article « Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes » (1950), DRACH fait apparaître la complexité du squelette intersegmentaire et met en évidence les trois étapes principales qu'il a reconnues, grâce à cette structure, dans l'évolution des Décapodes :

1) Un squelette simple chez les Natantia, représenté chez les Pénéides par une *succession métamérique de petites lames courtes et séparées*, n'entrant jamais en contact les unes avec les autres. C'est le *niveau I* d'évolution du squelette, reconnu par DRACH.

2) Un squelette apodémien dont les différentes parties sont *contiguës* par leurs bords internes (engrenage grâce à des indentations de forme complémentaire) mais *sans continuité réelle*, chez certains Reptantia (Homaridea, Thalassinidae, une partie des Anomoures, certains Brachyours). C'est le *niveau II*.

3) Un squelette apodémien *continu*, par *soudure complète des différentes lames* : chez les Palinura, chez certains Anomoures (Porcellanes, Lithodidae) et chez la plupart des Brachyours. C'est le *niveau III* de DRACH.

Selon DRACH (1950), les Brachyours *sensu lato* se séparent en trois groupes selon la conformation de leur charpente squelettique :

- a) Les Dromiacea ont un squelette tout à fait original, ne ressemblant à aucun autre.
- b) Les Homolidae possèdent un squelette discontinu, les endosternites et les endopleurites étant agencés selon le schéma des liaisons métamériques par engrenage comme chez les Astacours, avec toutefois un *selle turcique*, ce qui est un caractère brachyourien.
- c) Les autres Crabes disposent d'un squelette continu, avec soudure complète, donc solide ; la paroi du corps et la charpente intersegmentaire forment un ensemble d'un seul tenant : une musculature puissante peut se développer, des pattes thoraciques plus fortes se forment, le corps devient plus trapu.

Reprenant en 1971 l'idée que la formation d'un squelette continu est une tendance qui s'est manifestée dans divers clades de Décapodes, DRACH montre que cette nouveauté évolutive est liée à la locomotion marcheuse, au corps plus lourd, au squelette plus minéralisé et plus épais. Les lames interconnectées assurent à la musculature thoracique une charpente rigide et une plus grande surface d'insertion.

Pour comprendre l'architecture compliquée de la charpente squelettique des Brachyours, nous nous référons à l'étude qu'en a faite DRACH (1939, p. 368-373, pl. 6, fig. 25, 26) chez *Maja squinado* et, par comparaison, chez *Cancer pagurus* (*ibid.*, pl. 6, fig. 27-30, pl. 7, fig. 31-33). On voit parfaitement comment se réalise le squelette continu, typique de ces Brachyours. De chaque côté de la cavité thoracique, une nappe transversale, la *lame de jonction*, parallèle au plancher sternal et raccordée au squelette externe par les ailes de la formation dite *selle turcique*, unit à l'intérieur du corps les endopleurites et les endosternites des segments successifs. Au niveau des cinq derniers somites thoraciques un double cloisonnement divise les compartiments segmentaires en deux chambres superposées (*chambre musculaire sternale* et *chambre musculaire pleurale* de PEARSON). Pour qu'au moment de l'exuviation le dégagement du corps puisse s'opérer, une résorption (« résorption topographiquement différentielle ») fait disparaître les deux lames de jonction, pièces maîtresses du corps, ainsi qu'une partie des ailes de la selle turcique : endosternites et endopleurites ne sont plus alors reliés entre eux transversalement (endosquelette exuvial).

Chez les deux espèces examinées par DRACH, les endopleurites et les endosternites des segments locomoteurs convergent les uns vers les autres et, dans la zone de convergence, là où ils se réunissent à la lame de jonction, se trouve un prolongement, l'aile de la selle turcique, qui constitue une zone de raccord. Grâce aux deux lames de jonction, symétriques et continues avec la selle turcique par l'intermédiaire des ailes de cette

dernière (paraphragmes de H. MILNE EDWARDS), tous les éléments sont solidaires : le squelette forme avec le plastron et les parois pleurales un tout continu. Cela a pour effet d'assurer à l'ensemble une plus forte cohésion et une plus grande résistance aux tensions. Les endosternites et les endopleurites des trois somites thoraciques, c'est-à-dire des maxillipèdes, ne participent pas à l'ensemble architectural formé par les lames squelettiques des segments postérieurs (DRACH, 1939, p. 370).

Nous laisserons de côté ici les modalités de raccordement, de part et d'autre, des endosternites avec les endopleurites des divers segments. Nous renvoyons à H. MILNE EDWARDS (1834 ; 1851), à PEARSON (1908), à COCHRAN (1935) et à DRACH (1939).

DRACH (*ibid.*) explique bien la convergence des lames squelettiques, rencontrées chez *Maja squinado*. Pour les endosternites, dont le plan est perpendiculaire au plastron sternal, la convergence résulte de ce qu'ils sont disposés suivant des directions radiales par rapport à la surface subcirculaire du plastron (*cf.* pl. 16, fig. 3) ; cela se reconnaît du reste à la direction des sutures sur le sternum thoracique (*cf.* pl. 16, fig. 1, 2). Pour les endopleurites, dont chacun est, à peu près, normal à la paroi pleurale, la convergence résulte de la courbure même de cette paroi, dont l'ensemble figure une portion de surface conique à axe vertical.

La disposition est un peu différente chez *Cancer pagurus*, Brachyoure plus primitif qui possède un plastron de forme ovale allongée. Les sutures à la surface du sternum thoracique sont subparallèles (pl. 9, fig. 7) ; aussi, les bords ventraux des endosternites sont-ils également à peu près parallèles (pl. 9, fig. 8) ; en revanche, leurs parties dorsales sont, du côté interne, ramenées vers la zone de convergence des endopleurites, c'est-à-dire vers les ailes de la selle turcique, par l'effet d'une courbure vers l'arrière de chaque endosternite. DRACH (1939, p. 370-373) décrit, chez *Cancer pagurus*, la forme en cornet de la lame de jonction, ainsi que les endosternites et les endopleurites paraissant insérés comme des pales d'hélices qui seraient placées dissymétriquement par rapport à l'axe.

Le système intersegmentaire thoracique de *Maja squinado*, qui n'est pas un Brachyoure primitif, nous montre l'exemple d'un niveau évolutif déjà avancé : les convergences observées en sont une bonne indication. Dans le genre *Cancer*, plus primitif, les convergences sont moins accusées et la courbure de la paroi pleurale est beaucoup plus atténuée.

Nos recherches, malheureusement trop fragmentaires, ne nous ont pas permis d'étudier tous les groupes de Brachyoures. Néanmoins, nous exposerons ci-après certains des résultats auxquels nous avons abouti.

Auparavant, nous rappellerons brièvement les définitions des principales parties du système endophragmal thoracique, en nous basant sur H. MILNE EDWARDS (1851) et surtout sur P. DRACH (1939 ; 1950 ; 1971).

Endosternite thoracique : lame issue d'une double invagination à la limite de deux métamères successifs, formée à partir du plancher sternal et visible extérieurement à une ligne de suture ou un sillon sternal.

Étant doubles, les endosternites thoraciques (nous n'avons pas étudié les endopleurites) sont désignés par une double dénomination, tout comme les sutures sternales correspondantes, à savoir 4/5, 5/6, 6/7, 7/8.

Endopleurite thoracique : lame issue d'une double invagination formée à partir de la paroi pleurale, laquelle, à cet emplacement, porte un sillon.

Lame de jonction : sorte de nappe formée de deux lames tégumentaires, accolées par leur couche épicuticulaire : la dorsale est formée par le prolongement des lames endopleurales ; la ventrale, par le prolongement des lames endosternales. Elle est, en fait, constituée par des lames squelettiques appartenant en commun à deux endopleurites ou deux endosternites consécutifs. L'union des endosternites et endopleurites se fait non pas directement mais par les bords de la lame de jonction (*cf.* DRACH, 1939, p. 371, 372).

Selle turcique : la surface du dernier sternite thoracique (8) peut se soulever plus ou moins verticalement et se continuer dorsalement par une formation, la selle turcique, qui constitue une sorte de plafond sur ce dernier segment thoracique et parfois aussi au-dessus du précédent. Cette selle turcique se compose de deux lames accolées et représente une invagination ; l'invagination qui lui a donné naissance est située à la limite du huitième segment thoracique et du premier segment abdominal. Sa duplicature dorsale (morphologiquement postérieure) est en continuité avec la chitine souple de la face ventrale du premier segment abdominal ; ce segment est, du côté ventral, étroitement coapté avec la selle turcique (*cf.* DRACH, 1939, p. 370-371). Les ailes de la selle turcique se placent latéralement et antérieurement, à la limite des chambres musculaires ventrales auxquelles elles forment une sorte de toit.

Plaque médiane (ou *septum médian*) : phragme vertical médian, issu d'une invagination du plancher sternal et s'étendant en avant sur un plus ou moins grand nombre de somites. Elle est marquée sur la surface sternale par un sillon très net, la *ligne médiane*. Sur cette lame médiane se raccordent les bords internes de certains

endosternites. Quand elle est présente, avec la ligne médiane, elle donne l'impression d'une bipartition du sternum thoracique. La plaque médiane est absente chez certains Brachyours.

Cavité arthrodiale : orifice d'insertion des appendices sur les côtés du sternum thoracique. Parfois, des éléments tégumentaires développés séparent les diverses cavités arthrodiales et rejoignent la carapace.

II. LE SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE CHEZ LES BRACHYOURES

Si l'on suit la classification de BALSS (1957) et de la plupart des carcinologistes contemporains, qui conservent les Dromiacea et autres formes péditrèmes parmi les Brachyours, force est de constater que, chez les divers groupes caractérisés par des orifices génitaux femelles coxaux (péditrèmes), le système endophragmal thoracique ne montre pas un plan uniforme. En revanche, si les Crabes sternitrèmes possèdent tous un squelette continu au niveau III de DRACH, ils se présentent d'une façon suffisamment diversifiée pour que l'on puisse y déceler plusieurs paliers d'évolution. Seuls, quelques-uns d'entre eux, les Leucosiidae notamment, semblent se placer à part.

1. BRACHYOURES S.L. À ORIFICES FEMELLES COXAUX (BRACHYOURES PÉDITRÈMES)

DROMIACEA

DROMIIDAE

Le système endophragmal des Dromiidae (pl. 21, fig. 5) est d'un type original : les liaisons comportent une soudure médiane complète avec continuité entre les diverses lames, ce qui indique un niveau évolutif assez avancé, comme l'a signalé DRACH (1971, p. 290). La charpente thoracique se distingue de celle des Brachyours « vrais », notamment : par les connexions médianes en l'absence de tout septum médian comparable à celui des Brachyours sternitrèmes (*cf.*, par exemple, pl. 14, fig. 6, *p.m.* : chez *Matuta planipes*) ; par la présence de deux zones de jonction (au lieu d'une seule chez les Brachyours sternitrèmes) ; par l'absence de selle turque¹ ; par l'existence d'une charpente squelettique relativement développée dans la région thoracique antérieure, alors qu'elle est très réduite chez les Brachyours « vrais ».

Les « résorptions topographiquement différentielles », nécessaires au moment de l'exuviation (DRACH, 1935 ; 1939 ; 1950), sont certainement différentes chez les Dromiidae de celles connues chez des Crabes comme *Cancer* ou *Maja*, puisque le squelette dromiacéen est complètement soudé médialement et possède en outre, de chaque côté, deux zones de jonction.

La convergence des lames soudées au centre en une sorte de méplat est, à notre avis, un indice du caractère apomorphe de la disposition dromiacéenne. En revanche, l'existence de lames antérieures serait un caractère plésiomorphe. Il est évident que la nature tout à fait particulière du système endophragmal des Dromiidae et la conformation du sternum thoracique sont liées.

Divers auteurs ont décrit ou figuré le système endophragmal du genre *Dromia* Weber : notamment H. MILNE EDWARDS (1851, p. 61, pl. 9, fig. 11) ; BOURNE (1922, p. 35, 40, 41, pl. 4, fig. 12, pl. 5, fig. 15, pl. 6, fig. 27) ; GORDON (1950, p. 244-251, fig. 25, pl. 1, fig. B), qui s'intéresse en premier lieu à l'endosternite 7/8, modifié chez la femelle pour la formation d'une spermathèque.

1. Pour H. MILNE EDWARDS (1851, p. 61), dans le genre *Dromia* Weber, l'agencement des endosternites postérieurs esi tel qu'il paraît « simuler une selle turque perforée en arrière ».

DYNOMENIDAE

Les Dynomenidae, dont nous avons examiné le système endophragmal chez plusieurs espèces, possèdent le même plan structural que les Dromiidae. La soudure médiane des lames est très accentuée. Il y a seulement des différences d'ordre mineur par rapport au squelette du genre *Sternodromia* Forest figuré ici (pl. 21, fig. 5) : elles sont liées au fait qu'un plastron plus large et à peu près horizontal s'intercale entre les péréiopodes. On constate aussi dans le genre *Dynomene* un aplatissement dorso-ventral de la charpente squelettique ; peut-être, la confluence des lames est-elle un peu moins accusée que chez les Dromiidae, ce qui serait en rapport avec la métamérisation plus régulière chez les Dynomenidae que chez ces derniers.

Le rapprochement des Dynomenidae dans la même catégorie taxonomique que les Dromiidae se justifie donc : BOUVIER (1897, p. 24-27) aurait donc vu juste en considérant les Dynomenidae comme des Dromiacés primitifs.

HOMOLOIDEA

Le système endophragmal thoracique est, par certains points, à un niveau évolutif relativement peu avancé (niveau II de DRACH) : les liaisons métamériques se font par engrenage, au moyen de fines indentations. En plus, l'agencement est réalisé grâce à des connections médianes situées à deux niveaux transversaux du thorax.

Le raccourcissement de l'axe céphalothoracique entraîne une condensation antéro-postérieure. Par d'autres traits, les Homoloidea semblent annoncer les Brachyours « vrais », notamment par la présence d'une selle turcique, de « lame médiane et zones de raccord antéro-latéral avec la région de jonction des lames apodémiennes postérieures » (DRACH, 1971, p. 290).

Nous avons examiné le système endophragmal dans les genres *Homola* Leach et *Paromola* Wood-Mason, chez lesquels le plan est uniforme. Le genre *Latreillia* Roux, qui est choisi par certains carcinologistes comme type d'une sous-famille spéciale à l'intérieur des Homolidae, les Latreilliinae, possède un squelette au niveau II d'évolution, c'est-à-dire avec un mode de liaison par engrenage. En raison de la forme très différente du corps, notamment de son étroitesse, chez les *Latreillia* et formes affines sans que, toutefois, le sternum thoracique soit réduit, des caractéristiques particulières sont à prévoir chez ces derniers ; seule, une étude approfondie permettra de les définir.

GORDON (1950, p. 232-244, fig. 15, pl. 1, fig. C) a décrit et figuré le squelette chez *Paromola alcocki* (Stebbing), pour montrer les modifications de l'endosternite 7/8, lieu de formation, chez la femelle, d'une spermatèque.

RANINOIDEA (= GYMNOPLEURA)

Le système endophragmal des Raninoidea nous paraît, en première analyse, différent de celui des autres Brachyours. Nous renvoyons à BOURNE (1922, notamment pl. 4, fig. 9, pl. 5, fig. 14 : *Ranina* ; pl. 5, fig. 16, 17 : *Notopus*) et à GORDON (1963, fig. 13B : *Notopoides* ♀ ; 1966, fig. 2B : *Notopoides* ♂, fig. 3B : *Notopoides* ♀) pour un aperçu des caractéristiques du squelette des Raninoidea. Bien auparavant, H. MILNE EDWARDS (Règne Animal de Cuvier, pl. 40, fig. 1k, 1i ; 1851, p. 61) avait noté que, chez les Ranines, « tout le système endophragmal est très développé, et tient à la fois des caractères du thorax des Brachyours ordinaires et des Macroures » ; la présence d'une selle turcique avait été observée.

AUTRES BRACHYOURES PÉDITRÈMES

HOMOLODROMIIDAE

Le système endophragmal de ce petit groupe n'a été ni décrit ni figuré. Il semble que, là encore, le squelette soit d'un type particulier : il existe notamment un pont médian, tout à fait caractéristique, qui raccorde les endophragmes de droite et de gauche. La pauvreté du matériel que nous avons en notre possession nous empêche de préparer complètement le squelette chez l'un des rares représentants disponibles de cette famille.

TYMOLIDAE

Le système endophragmal des Tymolidae n'est pas connu. C'est surtout GORDON (1963) qui a formulé des remarques sur le sternum thoracique des représentants de cette famille (cf. 1963, p. 50-53, fig. 10A, B : sternum thoracique chez *Tymolus japonicus* Stimpson et *Cymonomus granulatus* Norman), mais l'anatomie du squelette n'a pas été étudiée. Le matériel insuffisant dont nous disposons ne nous permet pas d'observer l'agencement du système endophragmal dans cette famille.

2. BRACHYOURES À ORIFICES FEMELLES STERNAUX (BRACHYOURES STERNITRÈMES OU CRABES « VRAIS »)

Le système endophragmal des Brachyours « vrais » est très mal connu, à l'exception d'un petit nombre de genres (*Maja*, *Cancer*, *Callinectes*, etc. : cf. *supra*).

Bien que nos recherches aient porté seulement sur quelques représentants des diverses familles, elles permettent de confirmer l'opinion de DRACH (1971, p. 289) selon laquelle le système endophragmal des Brachyours *sensu stricto* montre une grande uniformité de plan : modes de liaison, lame de jonction, raccord des endosternites et des endopleurites, etc.

Sur ce plan très général, que nous avons évoqué dans les premières pages de ce chapitre, c'est-à-dire un *squelette continu au niveau d'évolution III de Drach (1971)*, se superposent au moins quatre stades évolutifs, propres aux Brachyours sternitrèmes. Nous envisagerons tout d'abord ces divers stades, désignés par les lettres A, B, C, D, et cela en nous rapportant aux différents types de sternums thoraciques que nous avons décrits dans le chapitre III. Nous étudierons ensuite les rares cas de charpentes thoraciques non conformes au plan général, que nous avons rencontrés chez les Brachyours sternitrèmes.

Nos remarques concernent presque exclusivement les lames endosternales et la plaque médiane, c'est-à-dire les formations qui, invaginations issues de la surface sternale, sont représentées extérieurement par des lignes de sutures ou des sillons. Nous étudions ici seulement le squelette thoracique. Par ailleurs, nous laissons de côté tout ce qui concerne les apodèmes qui, bien sûr, varient certainement beaucoup (ne serait-ce que par leurs proportions) en fonction du système appendiculaire des formes considérées.

NIVEAU III A. Squelette avec les lames endosternales complètes, parallèles, équidistantes.

Chez les Crabes dont le sternum est étroit, allongé, avec une région antérieure développée en forme d'écusson largement implanté entre les maxillipèdes externes, et dont la surface sternale est

parcourue par des lignes de suture ininterrompues, complètes, le système endophragmal thoracique est réduit en largeur, étendu en longueur et consiste en lames endosternales complètes, parallèles, à disposition uniforme, régulière. La réduction du squelette au niveau des trois premiers somites thoraciques est moins accentuée qu'on ne l'a décrit, par exemple dans le genre *Maja* Lamarck ; à l'écusson sternal correspond une charpente peu développée, certes, mais néanmoins présente. Les endosternites ¹ 4/5, 5/6, 6/7 et 7/8 sont continus au travers de la cavité thoracique, avec seulement la plaque médiane (ou mieux le septum médian) qui s'intercale entre les parties droite et gauche. Les lames endosternales sont à peu près équidistantes, comme les sutures correspondantes visibles sur le plastron qui représente l'endroit précis des invaginations. On a donc un squelette régulièrement métamérisé, un peu comme chez les Astacoures, pratiquement sans convergence des endosternites, tout au moins dans leur partie basale. Les lames s'élèvent perpendiculairement au plancher sternal et c'est seulement à une certaine distance qu'elles forment des replis qui, eux, ne sont pas forcément réguliers. Cette non-convergence des endosternites reflète la non-confluence des lignes de suture qui sillonnent transversalement le plastron sternal.

Ce type de squelette endosternal thoracique correspond à notre première catégorie de plastrons, celle où les quatre sutures transversales postérieures (4/5 à 7/8) sont ininterrompues (cf. p. 81-86 et tableau 1). Le maintien de la métamérie initiale, la succession métamérique simple et l'absence de confluence des invaginations sont, pour nous, l'indication d'une disposition plésiomorphe. Nous la désignons comme *stade A du niveau III* ou *niveau III A*. Cette disposition peut se rencontrer chez des Brachyours phylétiquement éloignés. Les genres que nous avons regroupés dans le tableau 1 (p. 86) appartiennent au niveau III A. Pour les genres mentionnés ci-dessous, tous au niveau III A, nous donnons une description du système squelettique endosternal, presque toujours accompagnée d'une figure.

Le genre *Corystes* Latreille (pl. 9, fig. 2 : ♂ ; pl. 9, fig. 3 : ♀) offre des lames endosternales continues, parallèles, équidistantes, ce qui est le fidèle reflet de la régularité des sutures sternales thoraciques (cf. pl. 9, fig. 1) ; une plaque médiane épaisse s'avance jusqu'à la hauteur du sternite 4 ; l'ensemble du système endophragmal est régulièrement métamérisé, sans convergence ni condensation ; la cavité thoracique est étroite et allongée. L'endosternite 4/5 forme une sorte de nappe qui s'élève verticalement : vaste et soudée médialement chez le mâle, plus étroite et interrompue chez la femelle, cette nappe divise la cavité thoracique en deux chambres, antérieure et postérieure, à savoir celle du somite 4 dont dépendent les chélipèdes, très puissants chez le mâle, et celle des somites postérieurs. Par ailleurs, chez *Corystes*, l'apophyse 3/4, très développée, se présente sous forme de deux branches confluentes chez le mâle, non jointives chez la femelle (cf. *infra*, dimorphisme sexuel). Nous interprétons comme signe de plésiomorphie le fait que, dans les somites antérieurs, le squelette soit plus développé que chez d'autres Crabes.

GORDON (1966, p. 350-353, fig. 5-6) a comparé le système endophragmal du genre *Corystes* à celui des Raninidae. Ces Crustacés ont en commun d'être fouisseurs. Pour GORDON, les Raninidae sont caractérisés par de « deep infoldings of the sternal apodemes of the posterior thoracic somites », qui se retrouvent dans le genre *Corystes* où l'on observe de « deep median infoldings of the sterna apodemes, which become progressively higher from the fifth to the eighth thoracic somites » (GORDON, 1966, p. 350). Cette conformation serait le résultat de l'adaptation à la vie fouisseuse.

Le genre *Thia* Leach (pl. 9, fig. 9) possède un squelette endophragmal très étroit, d'une simplicité métamérique remarquable, avec des lames endosternales jointives médialement à l'emplacement de l'invagination de la plaque médiane, parallèles et divisant la cavité thoracique en compartiments segmentaires bien séparés. Pour le raccord avec les endopleurites, par l'intermédiaire de la lame de jonction, il n'y a qu'une faible convergence. Les somites sont tout à fait individualisés et l'organisation est régulière.

La disposition est sensiblement la même dans le genre *Atelecyclus* Leach, chez lequel nous avons

1. Voir les généralités sur le sternum thoracique (chapitre III) et, notamment pour la numérotation des endosternites, se reporter à la page 71.

observé des lames endosternales continues, se rejoignant sur une puissante lame médiane qui se prolonge au niveau du sternite 4 par une forte crête.

Les endosternites du genre *Pilumnoides* Lucas (pl. 12, fig. 3) sont également complets, les lames symétriques de l'endosternite 4/5 s'abaissant un peu vers les lames de l'endosternite 5/6. Les endosternites sont peu visibles sur la photographie que nous publions car ils sont cachés par le repli médian, très large et s'étendant obliquement, que forme l'endosternite 4/5. La plaque médiane est élevée.

Dans le genre *Carpilius* Leach (pl. 10, fig. 3), les lames endosternales 4/5 à 7/8 sont continues (une large barre sépare les lames symétriques 4/5 et, à un moindre degré, les lames 5/6), parallèles, hautes et épaisses, implantées sur le septum médian fort saillant ; elles se continuent par des replis dirigés obliquement, chaque repli formant une sorte de toit pour le suivant.

Dans le genre *Cancer* Linné (pl. 9, fig. 8), le système endophragmal thoracique se trouve au stade A, mais il y a une convergence accusée des lames 4/5 vers les lames 5/6, ce qui se traduit nettement sur le plastron par un creux au milieu de la suture 4/5.

Dans sa monographie sur *Cancer pagurus* Linné, PEARSON (1908, p. 31-40, fig. 5-6, pl. 3, fig. 18) a décrit le système endophragmal thoracique de cette espèce. DRACH (1939, p. 371-373, pl. 6, fig. 27-30, pl. 7, fig. 31-33) fait observer que, « en raison de la forme ovale allongée du plastron sternal, les bords ventraux des endosternites sont à peu près parallèles ; mais leurs parties dorsales sont, du côté interne, ramenées vers la zone de convergence des endopleurites par l'effet d'une courbure vers l'arrière de chaque endosternite » (DRACH, 1939, p. 371).

Le genre *Daira* de Haan (pl. 17, fig. 6) a un système endophragmal qui se situe au niveau III A mais il y a une légère discontinuité médiane des endosternites 4/5 et 5/6.

Dans le genre *Kraussia* Dana (pl. 11, fig. 7), la cavité thoracique est longue et étroite, les endosternites sont tous continus, avec des replis développés sur les lames 4/5 et 5/6 ; l'apophyse 3/4 est largement étalée. C'est également au niveau III A que nous attribuons le genre *Paraxanthus* Lucas, dont le plastron sternal (fig. 22B) est analogue à celui de *Kraussia* (fig. 22A) (*cf. infra*).

Comme on le voit sur le tableau 1 (p. 86), les genres que nous situons au niveau III A de système endophragmal appartiennent à des familles différentes, à des groupes sans liens phylétiques étroits. Le caractère plésiomorphe du squelette au stade A ne peut être utilisé comme preuve de l'origine commune des Crabes qui le possèdent ; il peut servir seulement à déterminer leur ancienneté phylogénétique relative, c'est-à-dire par rapport aux genres appartenant à la même lignée.

NIVEAU III B. Squelette avec les lames endosternales 4/5, 5/6, 6/7 incomplètes et avec la lame endosternale 7/8 complète ; endosternites plus ou moins convergents ; formes initiales de condensation du squelette.

Corrélativement à l'élargissement et au tassement du plastron, c'est-à-dire au processus de carcinisation, la fusion segmentaire, déjà réalisée dans les somites antérieurs du thorax, gagne les somites postérieurs, à savoir les somites locomoteurs. Les phragmes endosternaux invaginés à la limite de deux métamères s'interrompent médialement. Le raccourcissement de l'axe céphalothoracique se traduit par une condensation du squelette, par une convergence accusée des lames. La segmentation primitive disparaît dans la zone médiane, qui devient plus ou moins largement indivise. Dans une première étape, c'est la suture 4/5 qui s'interrompt médialement, puis c'est le tour de la suture 5/6, enfin celui de la suture 6/7. Il est évident que nous sommes en présence de plusieurs paliers évolutifs, mais une certaine unité du plan justifie néanmoins de les grouper dans un seul stade, que nous désignons comme *stade B du niveau III* ou *niveau III B*.

Lorsque les lames d'un même endosternite s'interrompent médialement, elles peuvent s'appuyer, dans certains cas, sur la saillie plus ou moins élevée que forme intérieurement la cavité sterno-abdominale. Le fond de cette cavité se présente souvent comme une sorte de barre, localement surmontée par le septum médian qui occupe un nombre variable de somites selon les Crabes considérés.

Nous avons reconnu le premier palier du niveau III B dans le genre *Actumnus* Dana *pro parte* (Xanthidae) et dans le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 6) (Calappidae), genres chez lesquels, seul, l'endosternite 4/5 est incomplet.

Parmi les genres que nous classons au niveau III B, les plus nombreux sont ceux dont les endosternites 4/5 et 5/6 sont interrompus. C'est le cas du genre *Perimela* Leach (Cancridae) et des genres *Nautilocorystes* H. Milne Edwards et *Pseudocorystes* H. Milne Edwards (Corystidae). Le squelette du genre *Peltarion* Jacquinot (pl. 11, fig. 1, 2) (Atelecyclidae) nous montre les parties droite et gauche des lames endosternales 4/5 et 5/6 s'appuyant sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale.

Chez tous les Xanthidae que nous avons examinés (sauf certains *Actumnus*), les endosternites 4/5 et 5/6 sont incomplets et plus ou moins fortement confluentes. Ainsi se présentent : les Menippinae (pl. 12, fig. 2 : *Menippe mercenaria* ; pl. 12, fig. 6 : *Eriphia spinifrons*) ; les Pilumninae ; les Xanthinae (pl. 11, fig. 8 : *Cycloxanthops sexdecimdentatus* ; pl. 11, fig. 9 : *Xantho incisus incisus*) ; les Platyxanthinae (pl. 12, fig. 9 : *Platyxanthus* A. Milne Edwards) ; les Actaeinae ; les Polydectinae ; les Trichiinae ; les Trapeziinae (pl. 12, fig. 8 : *Trapezia* Latreille).

Parmi les Oxystomata (*sensu* BALSS, 1957), les Calappidae Calappinae (pl. 14, fig. 3 : *Calappa granulata*) possèdent également des lames endosternales 4/5 et 5/6 interrompues, 6/7 et 7/8 complètes, seulement séparées par la plaque médiane.

Ce type de disposition caractérise aussi les Parthenopidae *pro parte* (notamment le genre *Daldorfia* Rathbun et ses alliés, y compris le genre *Dairoides* Stebbing : pl. 17, fig. 11), les Parthenoxystomata et les Bellioidea *pro parte* (pl. 27, fig. 1 : *Corystoides* Lucas ; pl. 27, fig. 3 : *Acanthocyclus* Lucas).

Le genre *Geryon* Krøyer (pl. 19, fig. 3) (Geryonidae) est au stade le plus avancé du niveau III B : l'endosternite 6/7 s'interrompt à son tour et il n'y a plus que l'endosternite 7/8 qui soit continu.

Le niveau III B caractérise les genres et familles que nous avons regroupés dans le tableau 2 (p. 99).

NIVEAU III C. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et plus ou moins confluentes ; condensation accusée.

Lorsque, dans le thorax, la fusion touche tous les somites, tous les endosternites deviennent incomplets. C'est ainsi que la lame endosternale 7/8 s'interrompt, de façon analogue aux lames précédentes. Cette disposition correspond à un élargissement du corps, plus précisément du sternum thoracique, et à une condensation accusée des diverses structures.

La majorité des Crabes « vrais » possèdent un squelette que nous classons au niveau III C. Ils sont énumérés dans le tableau 3 (p. 118).

Parmi les Bellioidea, les genres *Bellia* H. Milne Edwards (pl. 27, fig. 2) et *Heterozius* A. Milne Edwards (pl. 27, fig. 4) ont un système endophragmal thoracique avec tous les endosternites interrompus médialement. Il y a fusion de tous les somites locomoteurs, 4 à 8. L'examen comparatif du squelette chez les quatre genres de Bellioidea (pl. 27, fig. 1-4) fait découvrir une différence dans le niveau évolutif : *Corystoides* et *Acanthocyclus* sont moins avancés (stade B) que *Bellia* et *Heterozius* (stade C). Les particularités endophragmiales de ces quatre genres confirment la filiation que nous avons établie, en nous fondant sur d'autres caractères et en montrant que certains traits communs à *Bellia* et à *Corystoides* résultent de leur vie fouisseuse.

Tous les Portunidae appartiennent au stade C.

Chez *Carcinus* Leach (pl. 13, fig. 3), les lames endosternales symétriques 4/5 et 5/6 prennent appui sur l'épaississement médian correspondant au fond de la cavité sterno-abdominale. Les lames invaginées à l'emplacement de la suture 6/7 sont un peu plus rapprochées médialement et confluent légèrement vers l'avant. Les lames endosternales 7/8 se rejoignent au bas de la plaque médiane, qui est élevée, et convergent vers l'avant.

Chez la plupart des Crabes nageurs, le système endophragmal subit des transformations liées à une augmentation de la musculature (surface d'insertion des muscles plus vaste ; disposition particulière, surtout en raison de la conformation des p5). Par ailleurs, on observe chez de nombreux

Portunidae une caractéristique : après que les lames endosternales postérieures se soient interrompues, elles se prolongent par des crêtes basses, visibles extérieurement par des sillons.

Dans le genre *Scylla* de Haan (pl. 13, fig. 6), les lames droite et gauche des endosternites 4/5 et 5/6 s'appuient sur l'épaississement médian formé par le fond de 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 continuent par une crête. Les deux lames de l'endosternite 7/8 sont encore plus éloignées l'une de l'autre, mais elles se prolongent jusqu'à la plaque médiane par une crête. La selle turcique est très étroite.

Dans le genre *Callinectes* Stimpson (pl. 13, fig. 9), la disposition est à peu près similaire : lames endosternales 4/5 et 5/6 hautes et s'appuyant sur la barre formée par le fond de la cavité sterno-abdominale ; lames endosternales paires 6/7 plus basses et se prolongeant, après leur interruption, par une crête qui remonte nettement vers l'avant ; lames endosternales 7/8 écartées et ne se prolongeant par aucune crête. Pour plus de détails concernant le squelette du genre *Callinectes*, nous renvoyons à l'étude de COCHRAN (1935, p. 49-52, fig. 17-18) : la complexité du système endophragmal thoracique est mise en rapport avec le développement de la cinquième paire de péréiopodes en de puissantes pattes natatoires et, par conséquent, avec l'augmentation des attaches musculaires ainsi qu'avec leur insertion particulière.

Parmi les Oxystomata (*sensu* BALSS, sauf Raninidae et Tymolinae), les Dorippidae et le genre *Orithyia* ont un squelette au niveau III C. En revanche, les Leucosiidae offrent un système endophragmal complexe qui diffère de celui des autres Brachyours (*cf. infra*).

Dans le genre *Dorippe* Weber (pl. 19, fig. 10), tous les somites se sont fusionnés et toutes les lames endosternales sont interrompues : l'interruption est plus poussée au niveau des endosternites 4/5 et 5/6 qu'au niveau des endosternites les plus postérieurs.

Le genre *Orithyia* Fabricius possède un système endophragmal particulier : toutes les lames sont discontinues ; en outre, l'invagination endosternale 5/6 se termine par une poche, ce qui indique un écartement des lames à leur terminaison ; de même, l'invagination 6/7 se compose de deux lames se terminant par une poche en doigt de gant, très allongée, presque aussi proéminente que la lame médiane qui s'élève juste en arrière.

Tous les Majidae possèdent un système endosternal au niveau III C. Toutes les lames endosternales sont interrompues et convergentes dans le genre *Maja* Lamarck (*cf.* DRACH, 1939, pl. 6, fig. 25, 26 ; GORDON, 1963, fig. 14B ; présent travail, pl. 16, fig. 3), comme dans le genre *Eurynolambrus* H. Milne Edwards et Lucas (pl. 16, fig. 9).

La disposition est similaire chez les Parthenopidae.

Envisageons maintenant le cas des Brachyours à orifice génital mâle sternal, à savoir des formes dont le sternite 8 est très élargi.

Chez les Ocypodidae, plus précisément dans le genre *Ocypode* Weber (pl. 18, fig. 8), l'endosternite 4/5 se compose de deux lames relativement peu écartées ; les endosternites postérieurs ont leurs extrémités internes plus éloignées.

Dans les quatre sous-familles qui composent la famille des Grapsidae, le système endophragmal est caractérisé par des endosternites interrompus médialement. Chez *Grapsus* (pl. 20, fig. 3), les extrémités des lames 4/5 et 5/6 s'appuient sur la barre formée par le fond de la cavité abdominale ; celles de l'endosternite 6/7 sont plus rapprochées avec, juste en arrière, une haute lame médiane qui s'étend sur les somites 7 et 8. Chez *Sesarma* Say *s.l.* (pl. 20, fig. 7), la disposition est analogue mais une singularité réside dans la plaque médiane qui est formée non pas d'une seule lame mais de deux lames successives : une plaque médiane antérieure sur la partie postérieure du somite 5 et tout au long du somite 6 ; une plaque médiane postérieure à la hauteur des somites 7 et 8. Chez *Varuna* H. Milne Edwards (pl. 20, fig. 6), les deux lames symétriques de l'endosternite 5/6 s'incurvent beaucoup vers le haut en confluant par une crête cornée vers la lame endosternale 4/5 du même côté ; les deux lames endosternales symétriques 6/7 sont éloignées de la plaque médiane mais se prolongent par une crête sclérifiée jusque sur les flancs de cette dernière ; les lames endosternales 7/8 s'interrompent assez loin de la plaque médiane. Dans le genre *Varuna*, la plaque médiane est double, mais les deux lames successives sont jointives, au lieu d'être séparées comme dans le genre *Sesarma*.

Chez les Gecarcinidae, l'architecture squelettique se présente sous forme de lames très épaisses,

le tout constituant une charpente extrêmement solide, en rapport avec la locomotion marcheuse et la vie terrestre qu'ont adoptées ces Brachyours. Certes, la grande taille qu'atteignent la plupart des « Crabes de terre » a joué un rôle dans la formation d'un tel squelette.

Chez *Gecarcinus* Leach (pl. 19, fig. 12), la disposition des endosternites est comme suit : endosternite 4/5 incomplet ; endosternite 5/6 formé de deux lames interrompues, se continuant médialement par une petite crête sclérifiée ; endosternite 6/7 également incomplet et se prolongeant par une crête, convergeant vers celle qui lui est symétrique ; endosternite 7/8 plus court, très postérieur.

Les Pinnoteridae, dont les représentants possèdent un sternum thoracique plus ou moins large, montrent, corrélativement, une configuration variable des lames endosternales : elles sont plus ou moins écartées et plus ou moins confluentes. Chez *Pinnixa* White, la confluence des endosternites 4/5 et 5/6 est très nette de part et d'autre dans la cavité thoracique ; l'interruption est plus accusée entre les lames 6/7 et, surtout, 7/8.

Le cycle biologique de certains Pinnoteridae comporte un « stade dur » (« hard stage »), caractérisé par des modifications adaptatives en vue de la nage, notamment un tégument solide et une pilosité spéciale sur les pattes : le Crabe nage alors librement et cherche un hôte (« invasive stage »). CHRISTENSEN et McDERMOTT (1958, p. 152) indiquent que ce stade particulier est doté, chez *Pinnoteres ostreum* Say, de « two cylindrical rods connecting the dorsal and ventral sides of the body. Thus the rods account for a considerable part of the endophragmal skeleton. The rods are firmly embedded in the sternum but disconnect rather easily from the carapace ». HARTNOLL (1971, p. 41) précise que ces « stout cylindrical endophragmal rods connect the carapace and sternum to act as additional attachments for the swimming muscles ». Une telle disposition existe aussi chez *Fabia subquadrata* Dana (cf. PEARCE, 1966, p. 7 ; HARTNOLL, 1972a, p. 475).

Les Retroplumidae, caractérisés par un sternite 8 réduit et sur lequel s'articule un péréiopode 5 atrophié (cf. p. 114, fig. 30C-F), possèdent sans doute un système endophragmal au niveau III C. Faute d'avoir pu examiner par dissection l'organisation interne des Crabes de cette famille, nous arrivons à cette hypothèse en interprétant le tracé des sutures sternales thoraciques. Il est sûr que les endosternites 4/5 à 7/8 sont incomplets, avec leurs extrémités internes séparées par un espace relativement large ; néanmoins, ils doivent s'étendre jusque dans la partie correspondant intérieurement au fond de la cavité sterno-abdominale. L'absence de ligne médiane sur le plastron sternal est l'indication de l'absence de plaque médiane. Enfin, la disposition particulière du sternite 8 doit, bien probablement, entraîner intérieurement une conformation spéciale de la zone où, chez les autres Crabes, se trouve la selle turcique ; il est fort probable que les Retroplumidae n'ont pas de selle turcique.

Les Hexapodidae sont des Brachyours hexapodes puisque la dernière paire de péréiopodes a disparu ; mais le nombre de métamères thoraciques est « normal », le sternite 8 étant présent et ayant seulement glissé en grande partie sous la carapace (cf. p. 114-118, fig. 32, 33E-F). Sans doute, le système endophragmal est-il au niveau III C ; tous les endophragmes sont largement interrompus dans la zone médiane. Nous n'avons pu observer aucun squelette d'Hexapodidae. Mais il est évident que la disposition tout à fait inhabituelle du sternite 8 correspond à une structure interne particulière. Il sera très intéressant de connaître l'anatomie squelettique dans cette famille.

NIVEAU III D. Squelette avec toutes les lames endosternales incomplètes et confinées latéralement, d'où l'existence d'une très large zone médiane indivise.

Deux familles, au moins, entrent dans cette catégorie, les Palicidae et les Hymenosomatidae.

Les Palicidae ont plusieurs particularités, notamment la dernière paire de péréiopodes réduite et en position dorsale. Leur sternum thoracique est extrêmement élargi en arrière des chélipèdes (cf. p. 111-113, fig. 30G, 31 ; pl. 24, fig. 9). Le système endophragmal thoracique (pl. 19, fig. 5) présente des lames endosternales (surtout 5/6 et 6/7) localisées seulement sur les bords de la cavité thoracique ; au milieu, l'espace est totalement indivis, dénué de formations squelettiques, à l'exception d'une plaque médiane élevée qui s'étend du somite 4 au somite 8. Il n'y a pas de selle turcique, toute la région postérieure étant modifiée par suite de l'atrophie des p5 et de la conformation spéciale du dernier segment thoracique.

Chez les femelles postpubérales de *Palicidae*, nous avons observé à la partie postérieure de la surface sternale externe deux orifices, analogues à ceux découverts par DRACH (1955) chez les *Leucosiidae* et qui relient la cavité incubatrice à la cavité branchiale. « Un transit d'eau est réalisé entre la partie postérieure de la cavité branchiale et la cavité abdomino-sternale grâce : 1° à un canal de communication entre ces deux cavités ; 2° à un organe fonctionnant comme pompe foulante, situé dans la cavité branchiale » (DRACH, 1955, p. 2000). Ce mécanisme de renouvellement d'eau et d'oxygène autour de la ponte n'est donc pas l'apanage des seuls *Leucosiidae*, chez lesquels la cavité incubatrice est presque toujours pratiquement close (cf. p. 145-147, 161, pl. 25, fig. 10-13). Il y a mise en place d'un organe similaire chez d'autres Crabes à abdomen très élargi, certes, mais ni complètement accolé à la surface sternale, ni parfaitement emboîté dans la muraille épisternale. Il faudra disséquer la région du sternite 8 pour comparer soigneusement le dispositif des *Palicidae* à celui des *Leucosiidae*. Il est probable que la même fonction, véritable innovation physiologique, intervient chez d'autres familles de Brachyours à cavité incubatrice très développée.

Les *Hymenosomatidae* sont des Crabes aplatis, au test mince et peu calcifié (d'où leur nom dérivé du grec : *hymen* = *membrane*). Ils possèdent un système endophragmal thoracique au niveau III D. Nous avons précédemment indiqué (p. 110) que, sur le sternum thoracique extrêmement élargi et au sternite 8 développé (fig. 30A : *Halicarcinus* ; pl. 20, fig. 8 : *Elamena*), les sutures, toutes incomplètes, étaient confinées sur les bords du plastron et disposées obliquement. Intérieurement, la disposition est la même : tous les endosternites sont réduits à leur portion latéro-externe ; la région centrale de la cavité thoracique est indivise, dénuée de septum médian (le bombement médian correspond à la voûte de la cavité sterno-abdominale). La métamérisation primitive n'est donc que partiellement préservée. Les chambres latérales cloisonnées par les endophragmes apparaissent vraiment comme un prolongement des appendices : cela est très net sur la figure 8 de la planche 22. Il n'y a pas de différence dans la morphologie du système endophragmal chez *Halicarcinus* (pl. 20, fig. 11) et chez *Elamena* (pl. 20, fig. 9, 10). Dans ce dernier genre, l'endosternite 4/5 est surmonté par un vaste repli foliacé ; l'apophyse 3/4 est également très étalée. Ce squelette faiblement développé correspond, du point de vue fonctionnel, au corps flexible et léger des *Hymenosomatidae*.

III. CONFORMATION PARTICULIÈRE DU SQUELETTE CHEZ LES MICTYRIDAE (BRACHYOURES STERNITRÈMES)

Les *Mictyridae*, Brachyours profondément modifiés par leurs habitudes fouisseuses, locomotrices et, surtout, alimentaires, possèdent un corps ovalaire et bombé, ainsi que de vastes maxillipèdes, fortement convexes (cf. p. 107-109). Pendant la marche qui se fait non pas latéralement mais vers l'avant, les « Crabes soldats » tiennent leur céphalothorax presque vertical et surélevé par rapport au sol, en s'appuyant sur la pointe du dactyle des quatre paires de pattes ambulatoires (CAMERON, 1966, fig. 1). Ils habitent les plages sableuses où ils creusent des terriers élaborés. Leur comportement (nombreuses phases grégaires et rituels complexes) dénote un haut niveau d'évolution.

Le plastron sternal thoracique (cf. fig. 29A-B : *Mictyris longicarpus* Latreille) présente deux parties distinctes, séparées par une forte dénivellation : en avant de p1, de part et d'autre de l'écusson terminal qui se rabat vers l'arrière, se trouvent deux zones excavées sur lesquelles reposent les maxillipèdes externes (fig. 29B) ; la partie postérieure aux chélipèdes, moins modifiée, est parcourue de sutures toutes interrompues médialement et disposées obliquement, de telle façon qu'elles convergent vers le milieu du plastron (fig. 29A).

Le système endophragmal thoracique (pl. 19, fig. 6) est compliqué, d'un type spécial que nous n'avons rencontré chez aucun autre Brachyours. On peut cependant le considérer comme analogue à un squelette du niveau III C, les endosternites étant tous incomplets et disposés radialement. Une proéminence marquée correspond intérieurement à la dénivellation antérieure mentionnée ci-dessus. Le retournement de la pointe antérieure du plastron modifie l'avant de la cavité thoracique. Le record des endosternites et des endopleurites se réalise de façon particulière, avec la constitution d'une sorte de muraille continue, parcourant latéralement et postérieurement la cavité thoracique. Il semble

que le phragme s'élevant longitudinalement au milieu du somite thoracique 4 correspond à un rudiment de plaque médiane. La région postérieure est conformée d'une façon inhabituelle, sans une selle turcique comparable à celle des autres Brachyours.

IV. CONFORMATION PARTICULIÈRE DU SQUELETTE CHEZ LES LEUCOSIIDAE (BRACHYOURS STERNITRÈMES)

Les Leucosiidae examinés possèdent un système endophragmal thoracique qui, tout en ayant une conformation brachyourienne, ne peut être assimilé à celui d'aucun autre groupe de Crabes. Tous les endosternites étant médialement interrompus, cette disposition correspondrait, dans la phylogenèse, à celle d'un squelette au niveau III C, avec zone médiane indivise occupée par le fond bombé de la cavité sterno-abdominale, sans septum médian ni selle turcique de type habituel (pl. 15, fig. 4 : *Leucosia*). Chez la *Leucosia* figurée ici, on notera le fort éperon qui s'élève à l'extrémité interne de chacune des deux lames endosternales 4/5.

V. EXEMPLE D'UNE MORPHOCLINE ILLUSTRANT L'ÉVOLUTION DU SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE

En utilisant les caractéristiques du système endophragmal thoracique, il nous est possible de construire une morphocline orientée, ce qui permet de déterminer le sens de l'évolution dans une lignée de Xanthidae.

Du côté plésiomorphe se situe le genre *Kraussia* Dana (pl. 11, fig. 7), au système squelettique allongé et étroit, régulièrement métamérisé, aux endosternites 4/5 à 7/8 ininterrompus. Comme nous l'avons déjà montré précédemment, il appartient au niveau III A. Des replis médians foliacés surmontent les endosternites 4/5 et 5/6 ; une apophyse se développe en avant (apophyse 3/4) sous forme de deux vastes lames.

A proximité du genre *Kraussia* se place le genre *Paraxanthus* Lucas, qui possède sensiblement le même système endophragmal thoracique. Nous avons déjà noté (p. 86) que le plastron sternal était similaire dans ces deux genres, celui de *Paraxanthus* (fig. 22B) étant seulement un peu plus élargi en avant que celui de *Kraussia* (fig. 22A). Le squelette de *Paraxanthus* est donc au niveau III A, avec des endosternites tous continus, régulièrement disposés, parallèles, sans confluence.

Le genre *Cycloxanthops* Rathbun (pl. 11, fig. 8) présente une conformation squelettique un peu plus avancée, correspondant au stade B du niveau III. Le squelette, encore étroit, est formé d'endosternites équidistants et subparallèles, dont les deux premiers sont interrompus, quoique faiblement, entre les lames symétriques et forment (surtout 4/5) de vastes replis médians. L'apophyse 3/4 est composée de deux lames étendues, presque jointives médialement.

C'est également au niveau III B que se situe le genre *Xantho* Leach (pl. 11, fig. 9) : les endosternites 4/5 et 5/6 sont incomplets et, en plus, confluent. L'ensemble du squelette est nettement élargi et plus « ramassé » que chez les genres précédents. La selle turcique est également plus large et plus courte. C'est surtout au-dessus de l'endosternite 4/5 que s'élève un large repli médian. Les deux lames de l'apophyse 3/4 sont plus étroites et plus écartées.

Ces quatre genres, dont les liens de parenté peuvent être démontrés par l'établissement de morphoclines fondées sur divers autres caractères, doivent être considérés comme les membres d'un groupe naturel.

Qu'il soit rangé dans les Corystoidea pour composer, avec le genre *Thia* Leach, la famille des Thiidae (cf. BOUVIER, 1942, p. 48), ou qu'il soit attribué aux Atelecyclidae et également rapproché du genre *Thia* pour former la sous-famille des Thiinae (cf. BALSS, 1957, p. 1635), le genre *Kraussia* occupe une place à part dans les classifications des carcinologistes. Or, n'ayant décelé aucun rapport étroit entre *Thia* et *Kraussia*, nous proposons de dissocier ces deux genres.

Pour montrer leur dissemblance profonde, il suffit de mentionner ici, à titre d'exemple, les différences concernant les pléopodes sexuels mâles. Dans le genre *Thia*, le pl1 (fig. 65A, A1), muni d'une ouverture apicale, offre une ornementation consistant en tubercules ; le pl2 (fig. 65B) est faiblement incurvé, grêle et un peu allongé, avec un stylet bifide, la pointe la plus longue étant subdroite. Dans le genre *Kraussia*, le pl1 (fig. 65C, C1, C2) est très allongé et étroit, avec une ouverture latérale, ornée de soies courtes et recourbées, suivies plus bas de soies beaucoup plus longues ; le pl2 (fig. 65D) est fortement incurvé, court et se prolonge, après une suture nette, par un stylet simple, large à la base, s'amincissant progressivement jusqu'à l'extrémité.

Les caractéristiques des pléopodes indiquent, à notre avis, d'une part que *Thia* est un Crabe tout à fait distinct de *Kraussia* et se rapproche peut-être de certains Corystoidea (comme l'avait déjà interprété BOUVIER en 1942) ; d'autre part, que *Kraussia* appartient aux Xanthidae, groupe dans lequel il s'apparente étroitement au genre *Paraxanthus*.

Le genre *Paraxanthus* est considéré comme un Xanthinae (cf. BALSS, 1957, p. 1649). Sans que ce soit complètement explicité dans la littérature carcinologique, *Paraxanthus* est associé à deux autres genres, *Platyxanthus* A. Milne Edwards et *Homalaspis* A. Milne Edwards (cf. RATHBUN, 1930, p. 234 dans la clef, et p. 279-289). Nous avons déjà fait ressortir que, seul, un habitus analogue était à l'origine du rapprochement de ces genres (cf. GUINOT, 1968a, p. 695-699). *Platyxanthus*, *Homalaspis*, ainsi qu'un troisième genre peu connu, *Pelaeus* Eydoux et Souleyet, doivent être isolés dans un groupement spécial, les Platyxanthinae Guinot, 1977. En revanche, *Paraxanthus* nous paraît directement apparenté à de vrais Xanthinae s. str. tels que *Cycloxanthops* et *Xantho*. Si l'on reprend comme précédemment l'exemple des pléopodes sexuels, on s'aperçoit immédiatement des similitudes dans l'armature génitale ; le pl1 est pareillement conformé, avec des soies recourbées en crosse au voisinage de l'ouverture (GUINOT, loc. cit., fig. 45 a-c : *Paraxanthus* ; fig. 13 a-b, 14 a-c, 15 a-b : *Cycloxanthops* ; fig. 26 : *Xantho*) ; le pl2 de ces trois genres est homomorphe (GUINOT, loc. cit., fig. 46 : *Paraxanthus*). Très différents sont les pléopodes 1 et 2 des Platyxanthinae (cf. p. 241). En bref, selon nous, *Paraxanthus* relie *Kraussia* aux genres tels que *Cycloxanthops*, *Xantho* et autres genres voisins.

Pour conclure, l'analyse morphologique du système endophragmal thoracique confirme le regroupement des quatre genres en question, fondé sur l'examen d'autres caractères, et, de surcroît, permet d'établir la direction anagénétique : *Kraussia* → *Paraxanthus* → *Cycloxanthops* → *Xantho*. Cela nous paraît fondamental pour la reconnaissance taxonomique d'une lignée particulière de Xanthidae, les Xanthinae s. str. Ces quatre genres sont les maillons d'une chaîne qu'il est facile de compléter en y adjoignant les nombreux genres plus ou moins traditionnellement reliés à *Xantho* (cf. GUINOT, 1968a).

VI. INFLUENCE DU MODE DE VIE, DIMORPHISME SEXUEL, CAS PARTICULIERS ET CONCLUSIONS SUR LE SYSTÈME ENDOPHRAGMAL THORACIQUE

Le système squelettique est l'axe autour duquel se construit l'animal ; les transformations périphériques ne peuvent l'atteindre que dans une mesure limitée. Profondément ancré dans le patrimoine génétique, le plan général de la charpente endophragmale évolue dans une direction déterminée à l'intérieur de chaque lignée et, chose fort intéressante pour le taxonomiste, il semble relativement peu affecté par les particularités du mode de vie de chaque espèce. Une restructuration complète ne paraît pas être possible par la seule influence des phénomènes adaptatifs. Cependant, des modifications morphologiques mineures peuvent intervenir, et on les constate effectivement lorsque l'on passe en revue les divers types de Brachyours.

Le but des recherches dont les résultats, en quelque sorte préliminaires, sont consignés dans ce chapitre, consiste à mettre en valeur l'importance taxonomique du sternum thoracique. N'ayant porté que sur des spécimens épars, non nécessairement les plus représentatifs de toutes les familles, et n'ayant pas toujours

été assortie des dissections indispensables, notre étude n'ambitionne pas la solution des divers problèmes soulevés mais se présente comme un point de départ. C'est un survol, qui voudrait ouvrir quelques horizons nouveaux.

Les modifications les plus importantes que l'on peut attribuer à un mode de vie spécial se trouvent chez les Mictyridae (cf. p. 107-109), l'une des rarissimes familles brachyouriennes n'ayant pas un système endophragmal conforme au plan habituel. Par certaines autres caractéristiques apomorphes, ce groupe paraît être l'aboutissement d'une lignée à part.

Voyons dans quelle mesure le système endophragmal est adapté, par des modifications mineures, aux habitudes fouisseuses, marcheuses, nageuses.

Pour des raisons évidentes, nous ne nous attardons pas sur les différences concernant les apodèmes : ces palettes flexibles, portant les insertions mobiles des appendices locomoteurs (cf. p. 251), sont directement impliquées dans toute activité musculaire ; leur morphologie est donc fortement influencée par le mode de vie. La spécialisation des appendices entraîne nécessairement une différenciation des apodèmes.

Moins plastiques sont les endophragmes, rigides, qui servent d'insertion fixe aux muscles moteurs des articles proximaux des péréiopodes.

Après BOURNE (1922), GORDON (1966, p. 350) a mis en rapport certaines particularités du squelette des Raninidae avec leurs mœurs fouisseuses. Allant plus loin, cet auteur voit quelques similitudes dans les formations squelettiques des Raninidae et celles du genre *Corystes*, Crabes phylogénétiquement très éloignés mais adaptés à une vie également fouisseuse : les replis médians foliacés, très développés, qui surmontent les endosternites proviendraient d'une telle adaptation. Sans vouloir réfuter l'hypothèse de GORDON, nous ferons remarquer que des replis foliacés, certes plus ou moins étalés et plus ou moins étendus médialement, existent chez de nombreux Crabes non fouisseurs. Seule, une étude détaillée permettra de déterminer les liens entre le développement de replis foliacés et le mode de vie. Pour notre part, nous avons étudié surtout la disposition des endosternites dans leur partie basale, c'est-à-dire à l'endroit des invaginations de l'exosquelette sternal. Cette structure nous a paru la moins affectée par le mode de vie.

Deux parties anatomiques, la plaque médiane et la selle turcique, ont été insuffisamment étudiées dans la partie systématique de ce chapitre et, vu leur importance pour les questions évoquées, nous en ferons un examen rapide.

Plaque médiane.

On ne connaît pas bien le rôle exact de la plaque médiane, invagination longitudinale de l'exosquelette. D'après COCHRAN (1935, p. 52), ce septum servirait exclusivement « as a place of origin for branches of the four basal muscles of the telopodite of the fifth pereopod. Some part of each of these muscles originates upon the median plate, although none of the muscles originates entirely upon it ». Pour cet auteur, le squelette est modifié chez *Callinectes* en raison de la transformation des p5 en pattes nageuses et, corrélativement, du développement de muscles plus puissants et différemment conformés.

D'après nos observations, lorsque les endosternites sont complets, c'est-à-dire traversent la cavité thoracique, généralement un septum médian s'intercale perpendiculairement à eux, au milieu de la cavité. Lorsque les endosternites s'interrompent médialement, le septum médian « recule », ne se trouve plus qu'à la hauteur des somites non encore fusionnés ; c'est de part et d'autre de la saillie ou du méplat formé par le fond de la cavité sterno-abdominale que s'appuient les endosternites correspondant aux somites fusionnés. Il semble que le septum médian disparaisse au fur et à mesure que les endosternites 4/5 à 7/8 s'interrompent et qu'une zone indivise prend place : finalement, le milieu de la cavité thoracique ne possède plus aucune formation squelettique (Retroplumidae, Hymenosomatidae). Mais les lames endosternales peuvent être écartées tout en étant accompagnées d'un septum médian très élevé (Palicidae). On ne peut donc pas, dans tous les cas, mettre en rapport le vaste espacement entre les lames endosternales et l'absence de plaque médiane. On constate que la plaque médiane est le plus souvent présente, et développée, à l'endroit où les endosternites sont ininterrompus : elle semble constituer dans ce cas une zone de renforcement. Elle évolue donc, au moins partiellement, de manière

parallèle aux endosternites, c'est-à-dire qu'elle disparaît d'avant en arrière au cours du processus de fusion des somites successifs. Mais il faut se garder de généraliser puisque — on l'a vu — les Palicidae, à somites tous fusionnés, présentent un septum médian très élevé.

Il faudra étudier ce qui se passe lorsque la plaque médiane s'interrompt à un endroit pour se continuer ensuite.

Citons d'abord le cas du genre *Pseudocorystes* H. Milne Edwards, dont le plastron sternal (fig. 20B), très étroit et allongé, n'offre pas une véritable cavité sterno-abdominale : il y a seulement un creux prononcé le long de l'axe longitudinal. Les sutures sternales 4/5 et 5/6 sont interrompues mais leurs extrémités internes demeurent très faiblement séparées et s'enfoncent profondément dans la zone médiane. Au sillon présent sur la moitié postérieure du sternite 4 et sur le sternite 5 correspond un septum élevé ; ce septum s'interrompt brusquement dès sa pénétration dans le somite 6, justement là où, sur le plastron, le sillon s'interrompt. La moitié postérieure du somite 6 et la plus grande partie du somite 7 sont parcourues à nouveau par une plaque médiane, ainsi que le sternite 8 sur toute sa hauteur.

Il n'est pas rare, par ailleurs, d'observer un septum qui est très élevé le long de certains somites et qui s'interrompt pour « réapparaître » sous forme d'un véritable phragme ou d'une simple crête à la hauteur du sternite 4. Cela correspond à ce que nous avons décrit à propos du sternum thoracique : la ligne médiane est plus ou moins longue mais, souvent, un sillon « réapparaît » médialement sur une partie du somite 4. Ce que nous avons appelé improprement « réapparition » n'est probablement rien d'autre que le vestige d'une plaque médiane et d'une ligne médiane incomplètes.

Signalons une particularité de la plaque médiane, que nous avons rencontrée chez une *Sesarma* et dans le genre *Varuna*, et qui est probablement plus répandue. Chez *Sesarma huzardi* (Desmarest) (pl. 20, fig. 7), aux endosternites tous incomplets médialement, la plaque médiane est discontinue ou, plus exactement, se compose de deux septums successifs : l'un, élevé, à la hauteur des somites thoraciques 8 et 7 (plaque médiane postérieure) ; l'autre, plus bas, à la hauteur du somite 6 et dans la partie postérieure du somite 5 (plaque médiane antérieure). Chez *Varuna litterata* (Fabricius) (pl. 20, fig. 6), la plaque médiane se décompose en deux septums distincts, se succédant dans le plan sagittal médian ; mais, au lieu d'être séparés comme chez *Sesarma* (où il y a une véritable discontinuité), ils se touchent chez *Varuna* : sur notre figure on distingue bien les deux septums jointifs.

Selle turcique.

La selle turcique est de largeur, de longueur et d'épaisseur variables selon les Brachyours considérés. Elle est, naturellement, étroite chez les formes à sternum thoracique étroit postérieurement (*Corystes* : pl. 9, fig. 2-3 ; *Thia* : pl. 9, fig. 9). Elle s'élargit lorsque le sternum thoracique s'élargit, notamment vers l'arrière (*Cancer* : pl. 9, fig. 7). Les « ailes » de la selle turcique peuvent être très étalées par suite d'un raccord puissant avec la lame de jonction ; elles représentent alors une zone de convergence : une cohésion plus forte est ainsi assurée à l'ensemble du squelette. Les *Sesarma* (pl. 20, fig. 7) et les *Ocypode* (pl. 18, fig. 8) présentent une selle turcique aux ailes très vastes.

Il est possible que des études ultérieures montrent que la selle turcique est plus développée chez les formes nageuses, donc à p5 modifiées en appendices natatoires, que chez les autres Crabes. Le genre *Orithyia* Fabricius (pl. 14, fig. 8), dont les p5 sont adaptées à la nage, possède une puissante selle turcique. En revanche, le genre *Matuta* Weber (pl. 14, fig. 6), qui est à la fois fouisseur et nageur, est muni d'une selle turcique très allongée mais très étroite. Si nous nous reportons aux quelques Crabes nageurs, dont nous figurons le système endophragmal thoracique, il apparaît que la selle turcique est très large chez *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky (pl. 13, fig. 3) et, par comparaison, moyennement large chez *Callinectes sapidus* Rathbun (pl. 13, fig. 9), plus étroite chez *Scylla serrata* (Forsskål) (pl. 13, fig. 6). Les exemples évoqués ne permettent donc pas d'étayer de façon décisive les hypothèses sur les liens entre cette structure et un mode de vie particulier.

La selle turcique disparaît lorsque la fusion a touché les derniers somites thoraciques : les lames endosternales et endopleurales étant confinées latéralement, elles ne se raccordent plus médialement dans la région postérieure que par une selle réduite, d'une conformation spéciale, ou encore inexistante.

On peut rappeler le cas des Palicidae (pl. 19, fig. 5), dénués de formations squelettiques transversales, puisqu'il y a fusion de tous les somites 4 à 8, et dépourvus de selle turcique mais, en revanche, munis d'un septum médian très saillant.

Dimorphisme sexuel.

Alors que le sexe de l'animal ne modifie que très peu le tracé des sutures thoraciques du plastron sternal (cf. p. 74), un dimorphisme sexuel très net, quoique limité, se reconnaît dans le système endophragmal.

Évidemment, il faut tenir compte de l'importante différence qui sépare péditrèmes et sternitrèmes. Chez les premiers, tout l'endosternite 7/8 est profondément modifié pour la formation de la spermathèque : la suture 7/8 et l'invagination à cet emplacement sont donc conformées différemment si on les compare aux autres sutures ou aux autres endosternites. GORDON (1950 ; 1963 ; 1966) a bien étudié ces formations chez les Dromiacea, les Tymolidae et les Raninidae ; elle a notamment signalé la zone de renforcement que constitue l'endophragme le plus postérieur de la femelle. Chez les sternitrèmes, le vagin « lies freely in the space between endosternite 5/6 et 6/7 » (GORDON, 1966, p. 350).

Nous avons, par ailleurs (p. 159-163), montré les modifications que subit le plastron sternala près la mue de puberté chez les femelles. Il faudrait étudier dans quelle mesure le système endophragmal se transforme au cours du cycle d'intermue des femelles.

Pour illustrer le dimorphisme sexuel des adultes de taille comparable, nous donnerons deux exemples. Tout d'abord, celui du genre *Corystes* Latreille, dont nous figurons le système endophragmal thoracique chez un mâle (pl. 9, fig. 2) et chez une femelle (pl. 9, fig. 3) : le squelette est au niveau III A et, dans l'un et l'autre sexe, les endosternites traversent de part en part l'étroite cavité thoracique. Ce sont les replis médians, surtout 4/5, qui varient : chez le mâle, les deux replis médians 4/5 sont étalés et coalescents médialement, alors que chez la femelle ils ne sont pas jointifs : de même, l'apophyse 3/4 forme une seule pièce chez le mâle, se compose de deux lames distinctes chez la femelle. On peut attribuer ce dimorphisme au fait que chez le mâle les chélipèdes sont beaucoup plus développés et nécessitent une plus grande surface d'insertion. Le cloisonnement antérieur et postérieur du somite 4 chez le mâle s'explique, sans doute au moins partiellement, de cette façon.

Dans le genre *Peltarion* Jacquinet, chez le mâle (pl. 11, fig. 1), les replis médians 4/5 et 5/6 sont étalés, foliacés et disposés comme une sorte de toit qui recouvre partiellement les endophragmes suivants ; chez la femelle (pl. 11, fig. 2), les replis sont plus étroits et ne dissimulent pas les autres formations squelettiques.

Malgré une prospection relativement restreinte, une chose nous paraît acquise : le dimorphisme sexuel n'affecte pas, ou que très peu, la morphologie des endosternites à l'endroit de leur invagination mais concerne surtout le développement des replis. Le tracé des sutures sur le sternum thoracique est similaire chez le mâle et chez la femelle, sauf à partir du stade où cette dernière transforme sa cavité sterno-abdominale en cavité incubatrice.

Dans cet ordre d'idée, il serait intéressant de regarder en détail le système endophragmal thoracique des rares cas où nous avons constaté une différence dans le trajet des sutures sternales chez le mâle et la femelle, à savoir chez *Daira perlata* (Herbst) (fig. 21C : mâle ; fig. 40C : femelle) et dans le genre *Menippe* de Haan (pl. 12, fig. 1, 2 : mâle ; fig. 40B : femelle). Ces différences sont — nous le répétons — certainement dues au fait que la femelle est postpubérale et possède donc un sternum thoracique modifié ; des vulves très élargies peuvent-elles, à un certain point, changer le trajet des sutures voisines ?

Réduction du somite 8.

Certains Brachyours dont la dernière paire de pattes ambulatoires est atrophiée et ramenée dorsalement, tels les Palicidae et les Retroplumidae, ont évidemment un système endophragmal modifié au niveau du dernier somite thoracique (somite 8) selon que le métamère correspondant est réduit (Retroplumidae) ou spécialement conformé (Palicidae). Chez les Hexapodidae, le métamère

thoracique 8 est toujours présent (il est seulement recouvert presque complètement par la carapace) mais l'un de ses mérômes, le cinquième péréiopode, a avorté dans sa totalité : à cet endroit, le squelette est sans aucun doute conformé de façon spéciale, ce que nous ne pouvons malheureusement pas confirmer, faute de matériel suffisant pour une dissection.

CONCLUSIONS

Le système endophragmal thoracique des Brachyours *s.l.* n'est pas un bon indice des parentés. Il est néanmoins d'une grande valeur pour le taxonomiste, parce qu'il révèle la position d'un groupe dans l'avance anagénétique de la lignée. Ce système présente, au moins, ces étapes :

- 1) Une anatomie de niveau II de DRACH chez les Homoloidea ;
- 2) une anatomie dromiacéenne (Dromiidae et Dynomenidae) de type intermédiaire ;
- 3) une anatomie de niveau III de DRACH, c'est-à-dire un plan typique et uniforme, chez les Brachyours sternitrèmes. Diverses étapes, qui sont liées au processus de carcinisation et de condensation des somites, peuvent y être reconnues. Nous les avons désignées comme stade A, B, C et D. Des Crabes extrêmement « carcinisés », donc à plastron sternal très développé et somites thoraciques tous largement fusionnés, ne possèdent plus de formations squelettiques dans la partie médiane de la cavité thoracique (sauf, parfois, le septum médian) ;
- 5) une anatomie spéciale, analogue toutefois au stade III C, chez les Leucosiidae et chez les Mictyridae.

BIBLIOGRAPHIE ¹

- ABELE, L. G., 1971. — Scanning electron photomicrographs of brachyuran gonopods. *Crustaceana*, vol. 21, pt 2, p. 218, 219, pl. 1.
- ABRAHAMCZIK-SCANZONI, H., 1942. — Beiträge zur Kenntniss der Musculatur und des Innenskeletts der Krabben. *Zool. Jb.*, vol. 67, p. 293-380, fig. 1-68.
- ALCOCK, A., 1895-1900. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 1. The Brachyura Oxyrhyncha. *J. Asiat. Soc. Beng.*, vol. 64, pt 2, p. 157-291, pl. 3-5; 1896. — *Id.* N° 2. The Brachyura Oxystomata. *Ibid.*, vol. 65, pt 2, p. 134-296, pl. 6-8; 1898. — *Id.* N° 3. The Brachyura Cyclometopa. Part I. The Family Xanthidae. *Ibid.*, vol. 67, pt 2, n° 1, p. 67-233; 1899. — *Id.* N° 4. The Brachyura Cyclometopa. Part II. The Families Portunidae, Cancridae and Corystidae. *Ibid.*, vol. 68, pt 2, n° 1, p. 1-104; 1900. — *Id.* N° 5. The Brachyura Primigenia or Dromiacea. *Ibid.*, vol. 68, pt 2, 1899 (1900), p. 123-169; 1900. — *Id.* N° 6. The Brachyura Catometopa of Grapsoidea. *Ibid.*, vol. 69, pt 2, n° 3, p. 279-456.
- ALTEVOGT, A., 1957. — Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Physiologie indischer Winkerkrabben. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 46, p. 1-110.
- , 1959. — Ökologische und ethologische Studien an Europas einziger Winkerkrabbe *Uca tangeri* Eydoux. *Ibid.*, vol. 48, p. 123-146.
- , 1969. — An Ethological Reproductive Isolation Mechanism in Sympatric Species of *Uca* (Ocypodidae) of the Eastern Pacific. *Forma et functio*, vol. 1, p. 238-249, fig. 1-4.
- ANDRÉ, M., 1931. — Crustacés Décapodes provenant de l'Institut Océanographique de Nha-Trang (Annam). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 3, n° 7, p. 638-650.
- ANDREWS, E. A., 1911. — Sperm transfer in certain Decapods. *Proc. U.S. natn. Mus.*, vol. 39, n° 1791, p. 419-434, fig. 1-15.
- ARAKAWA, K. Y., 1963. — On Mating Behaviour of Giant Japanese Crab, *Macrocheira kaempferi* de Haan. *Res. Crustacea*, Tokyo, n° 1, p. 41-46, fig. 1-4, pl. 1-4, tabl. 1-3. (En japonais avec un résumé en anglais).
- ATKINS, D., 1926. — The Moulting Stages of the Pea-Crab (*Pinnotheres pisum*). *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, (N.S.), vol. 14, n° 2, p. 475-484, fig. 1-4, pl. 1-5.
- , 1960. — The development of the pleopods in the young crab stages of *Pinnotheres* (Crustacea). *Proc. zool. Soc. Lond.*, vol. 133, n° 3, p. 435-451, 13 fig.
- AUDOUIN, V., 1824. — Recherches anatomiques sur le Thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. *Annls Sci. nat.*, 1^{re} sér., vol. 1, p. 97-135. Chapitre quatrième, p. 416-432.
- , et H. MILNE EDWARDS, 1827. — Recherches anatomiques et physiologiques sur la Circulation dans les Crustacés. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, vol. 11, p. 283-314 [18-49], p. 352-393 [49-94], pl. 24-32.
- AYERS, H., 1885. — On the carapax and sternum of Decapod Crustacea. *Bull. Essex Inst.*, vol. 17, n° 4-6, p. 49-59, pl. 2-3.
- BACHMAYER, F., 1950. — Neue Dekapoden aus dem österreichischen Tertiär. *Annln naturh. Mus. Wien*, vol. 57, p. 133-140, 1 pl.
- , 1953. — Die Dekapodenfauna des tortonischen Leithakalkes von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). *Mitt. geol. Ges. Wien*, vol. 44, 1951 (1953), p. 237-267, fig. 1-5.
- BALSS, H., 1932. — Über einige systematisch interessante Xanthidae (Crustacea Decapoda Brachyura) der Harmsschen Reisen nach dem Sundaarchipel. *Z. wiss. Zool.*, vol. 142, n° 4, p. 510-519, fig. 1-4.
- , 1933a. — Über zwei interessante Xanthidae (Crustacea Dekapoda) des Naturhistorischen Museums in Wien. *Annln naturh. Mus. Wien*, vol. 46, p. 297-301, fig. 1-3.
- , 1933b. — Über einige systematisch interessante indopacifische Dekapoden. *Mitt. zool. Mus. Berl.*, vol. 19, p. 84-97, fig. 1-9, pl. 2.

1. La plupart des références bibliographiques ayant trait à la phylogénie en général se trouvent dans notre article « Examen des théories actuelles de la classification zoologique », *J. Hist. Phil. Sci.*, sous presse.

- , 1933c. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Pilumnus* (Crustacea Dekapoda) und verwandter Gattungen. *Capita Zoologica*, vol. 4, n° 3, p. 1-47, 5 fig., pl. 1-7.
- , 1938a. — Die Dekapoda Brachyura von Dr. Sixten Bocks Pazifik-Expedition 1917-1918. *Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl.*, sér. B, vol. 5, n° 7, p. 1-85, fig. 1-18, pl. 1-2.
- , 1938b. — Ueber einige Xanthidae (Crustacea Dekapoda) von Singapore und Umgebung. *Bull. Raffles Mus.*, n° 14, p. 48-63, fig. 1-2, pl. 2-3.
- , 1940. — Decapoda. In : Dr. H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, 1. Abteilung, 7. Buch, 1. Lieferung, p. 1-160, fig. 1-205.
- , 1957. — Decapoda. In : Dr. H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band. 1. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief., p. 1505-1672, fig. 1131-1199.
- BARNARD, K. H., 1950. — Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea (Crabs and Shrimps). *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 38, p. 1-837, fig. 1-154.
- , 1955. — Additions to the fauna-list of South African Crustacea and Pycnogonida. *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 43, pt 1, p. 1-107, fig. 1-53.
- BARNES, R. S. K., 1967. — The Macrophthalminae of Australasia ; with a review of the evolution and morphological diversity of the type genus *Macrophthalmus* (Crustacea Brachyura). *Trans. zool. Soc. Lond.*, vol. 31, p. 199-261, fig. 1-16, pl. 1.4.
- BATE, S. C., 1855. — On the Homologies of the Carapace and on the Structure and Function of the Antennae in Crustacea. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 2, vol. 16, n° 91, p. 36-46, 2 pl.
- , 1888. — Report on the Crustacea Macrura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. In : Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger... Zoology. Vol. 24, pl. 1-942, 76 fig., 150 pl.
- BENEDICT, J. E., 1892. — Corystoid Crabs of the Genera *Telmessus* and *Erimacrus*. *Proc. U.S. natn. Mus.*, vol. 15, n° 900, p. 223-230, pl. 25-27.
- BENNETT, E. W., 1964. — The Marine Fauna of New Zealand : Crustacea Brachyura. *Bull. N.Z. Dep. scient. ind. Res.*, 153, Mem. n° 22, p. 1-120, fig. 1-141.
- BERRY, P. F., et R. G. HARTNOLL, 1970. — Mating in captivity of the spider crab *Pleistacantha moseleyi* (Miers) (Decapoda, Majidae). *Crustaceana*, vol. 19, pt 2, p. 214-215, pl. 1.
- BEURLEN, K., 1925. — Ueber Brachyuren — und Anomuren-Reste des Schwäbischen Jura. *Neues Jb. Miner. Geol. Paläont. Abh.*, vol. 52, pt B, p. 464-532, 2 fig.
- , 1930. — Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschr. Geol. Palaeont.*, vol. 8, n° 26, p. I-VIII, 317-586, fig. 1-82.
- , 1932. — Brachyurenreste aus dem Lias von Bornholm mit Beiträgen zur Phylogenie und Systematik der Brachyuren Dekapoden. *Paläont. Zeitschr.*, vol. 14, p. 52-66, fig. 1, 2.
- , et M. F. GLAESSNER, 1930. — Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. *Zool. Jb.*, vol. 60, n° 1, p. 49-84, fig. 1-22.
- BINFORD, R., 1913. — The germ-cells and the process of fertilization in the crab, *Menippe mercenaria*. *J. Morph.*, vol. 24, n° 2, p. 147-183, pl. 1-9.
- BITTNER, A. 1883. — Neue Beiträge zur Kenntniss der Brachyuren-Fauna des Alttertiärs von Vicenza und Verona. *Denkschr. Akad. Wiss., Wien*, vol. 46, p. 299-316, 1 pl.
- BLISS, D. E., 1968. — Transition from Water to Land in Decapod Crustaceans. *Am. Zool.*, vol. 8, p. 355-392, fig. 1-21.
- BOAS, J. E. V., 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. (Avec un résumé en français : Recherches sur les affinités des Crustacés décapodes, p. 163-207). *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, sér. 6, vol. 1, n° 3, p. 25-210, pl. 1-7.
- BOCQUET, C., 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel des Jaera marina (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Archs Zool. exp. gén.*, vol. 90, p. 187-450, fig. 1-56, pl. 1-3, tabl. 1-38.
- , 1957. — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez des Crustacés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, t. 244, p. 1966-1968.
- BOHN, G., 1901. — Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes. Essai de physiologie évolutive, éthologique et phylogénique. *Bull. scient. Fr. Belg.*, vol. 36, p. 1-374, fig. 1-209.

- BOOLOOTIAN, R. A., A. C. GIESE, A. FARMANFARMAIAN et J. TUCKER, 1959. — Reproductive cycles of five west coast crabs. *Physiol. Zool.*, vol. 32, n° 4, p. 213-220, fig. 1-3.
- BOONE, L., 1930a. — Notes on the West Indian Crabs of the Genus *Actaea*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. 61, art. 3, p. 117-127, fig. 1-8.
- , 1930b. — Crustacea : Stomatopoda and Brachyura. Scientific Results of the Cruises of the Yachts « Eagle » and « Ara », 1921-1928, William K. Vanderbilt, Commanding. *Bull. Vanderbilt mar. Mus.*, vol. 2, p. 5-228, pl. 1-74.
- BORRADAILE, L. A., 1901. — Land Crustaceans. In : J. St. GARDINER, The Fauna and Geography of the Maldivé and Laccadive Archipelagoes, vol. 1, part 1, p. 64-100, fig. 12-13, pl. 3.
- , 1902a. — Marine Crustaceans. I. On varieties. II. Portunidae. *Ibid.*, vol. 1, pt 2, p. 191-208, fig. 35-38.
- , 1902b. — *Id.* III. The Xanthidae and some others crabs. *Ibid.*, vol. 1, pt 3, p. 237-271, fig. 41-60.
- , 1903a. — *Id.* IV. Some remarks on the classification of the crabs. *Ibid.*, vol. 1, pt 4, p. 424-429, fig. 110.
- , 1903b. — *Id.* V. The crabs of the Catometope families. *Ibid.*, vol. 1, pt 4, p. 429-433, fig. 111-114.
- , 1903c. — *Id.* VI. The Sand crabs (Oxystomata). *Ibid.*, vol. 1, pt 4, p. 434-439, fig. 115-117, pl. 22.
- , 1903d. — *Id.* IX. The Sponge-Crabs (Dromiacea). *Ibid.*, vol. 2, pt 1, p. 574-578, pl. 33.
- , 1903e. — *Id.* X. The Spider-Crabs (Oxyrhyncha). *Ibid.*, vol. 2, pt 2, p. 681-690, fig. 122-124, pl. 47.
- , 1903f. — *Id.* XI. On the classification and genealogy of the reptant Decapods. *Ibid.*, vol. 2, pt 2, p. 690-698, fig. 125-126, pl. 48.
- , 1903g. — On the genera of the Dromiidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, vol. 11, p. 291-303.
- , 1907. — On the Classification of the Decapod Crustaceans. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, vol. 19, p. 457-486.
- , 1916. — Crustacea. Part II. — Porcellanopagurus : an instance of carcinization. In : British Antarctic (« Terra Nova ») Expedition, 1910. Natural History Report. Zoology, vol. 3, n° 3, p. 111-126, fig. 1-13.
- BOSCHI, E. E., 1964. — Los Crustáceos Decápodos Brachyura del Litoral Bonaerense (R. Argentina). *Bol. Inst. Biol. mar. Univ. nac. B. Aires*, n° 6, p. 3-100, fig. 1-3, pl. 1-22, tabl. 1-2.
- , M. A. SCELZO et B. GOLDSTEIN, 1969. — Desarrollo larval del cangrejo, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Crustacea, Decapoda, Hymenosomidae), en el laboratorio, con observaciones sobre la distribución de la especie. *Bull. mar. Sci.*, vol. 19, n° 1, p. 225-242, fig. 1-9, 1 tabl.
- BOTT, R., 1954. — Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 1. Winkerkrabben (*Uca*). Ergebnisse der Forschungsreise A. Zilch 1951 nach El Salvador. 15. *Senckenberg. biol.*, vol. 35, n° 3-4, p. 155-180, fig. 1-23, pl. 14-19.
- , 1955. — Die Süßwasser-Krabben von Afrika und ihre Stammesgeschichte. *Ann. Mus. Congo belge, Zool.*, sér. 3, vol. 3, 1, p. 209-352, 103 fig., 30 pl.
- , 1969. — Präadaption, Evolution und Besiedlungsgeschichte der Süßwasserkrabben der Erde. *Natur. Mus. Frankf.*, vol. 99, n° 6, p. 266-275, fig. 1-9.
- , 1970. — Die Süßwasserkrabben von Europa, Asien, Australien und ihre Stammesgeschichte. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, vol. 526, p. 1-338, 8 fig., 58 pl., 1 carte.
- , 1972. — Stammesgeschichte und geographische Verbreitung der Süßwasserkrabben. *Natur. Mus., Frankf.*, vol. 102, n° 2, p. 63-77, fig. 1-9.
- , 1973. — Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uca*-Arten (Decapoda : Ocypodidae). *Senckenberg. biol.*, vol. 54, n° 4/6, p. 315-325, fig. 1-31.
- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1960. — Les larves de Crustacés Décapodes. In : Le méroplancton du Golfe de Marseille. Thèse, Université de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, vol. 30, n° 18, 286 p., 77 fig., 27 tabl.
- BOURNE, G. C., 1922. — The Raninidae : a Study in Carcinology. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 35, n° 231, p. 25-79, pl. 4-7.
- BOUVIER, E.-L., 1896. — Sur l'origine homarienne des Crabes : étude comparative des Dromiacés vivants et fossiles. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 8^e sér., vol. 8, n° 2 (1895-1896), p. 34-110 [1-77], fig. 1-43.
- , 1897. — Sur la classification, les origines et la distribution des Crabes de la famille des Dorippidés. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 8^e sér., vol. 9 (1896-1897), p. 54-70.

- , 1898. — Sur les Xanthes des mers d'Europe. *Feuil. jeun. Nat.*, 3^e sér., vol. 28, n° 332, p. 133-137, fig. 1-9.
- , 1908. — Crustacés Décapodes (Pénéidés) provenant des Campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice (1886-1907). *In* : Rés. Camp. scient. Albert 1^{er} Monaco, fasc. 33, p. 1-22, pl. 1-16.
- , 1917. — Crustacés Décapodes (Macroures marcheurs) provenant des Campagnes des yachts « Hirondelle » et « Princesse-Alice » (1885-1915). *In* : Rés. Camp. scient. Prince de Monaco, vol. 50, p. 1-104, 11 pl.
- , 1921. — Crustacés. III. Decapoda. *In* : Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. Paris, Lhomme, p. 23-62, fig. 1-8, 1 photo.
- , 1922. — Observations complémentaires sur les Crustacés Décapodes (abstraction faite des Carides) provenant des campagnes de S.A.S. le Prince de Monaco. *In* : Rés. Camp. scient. Prince de Monaco, fasc. 62, 106 p., 6 pl.
- , 1940. — Décapodes marcheurs. *In* : Faune de France. 37. Paris, Lechevallier, p. 1-404, fig. 1-222, pl. 1-14.
- , 1941. — Sur les Crabes corystoïdes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, t. 212, p. 879-882.
- , 1942. — Les Crabes de la tribu des « Corystoïdea ». *Mém. Acad. Sci. Inst. Fr.*, t. 65, n° 4, 1941 (1942), p. 1-52, fig. 1-18.
- BOVBJERG, R. V., 1960a. — Behavioral ecology of the crab, *Pachygrapsus crassipes*. *Ecology*, vol. 41, n° 4, p. 668-672, fig. 1-4, tabl. 1.
- , 1960b. — Courtship Behavior of the Lined Shore Crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pacif. Sci.*, vol. 14, n° 4, p. 421-422.
- BOWMAN, T. E., 1971. — The case of nonubiquitous telson and the fraudulent furca. *Crustaceana*, vol. 21, pt 2, p. 165-175, fig. 1-9.
- BROCCHI, P., 1874. — Observations sur la verge des Crustacés brachyures. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 6^e sér., vol. 10, p. 42-43.
- , 1875. — Recherches sur les organes génitaux mâles des Crustacés Décapodes. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 6^e sér., vol. 2, p. 1-131, pl. 13-19.
- BROEKHUYSEN, G. J., 1936. — On development, growth and distribution of *Carcinides maenas* (L.). *Archs néerl. Zool.*, vol. 2, p. 257-399.
- , 1937. — Some notes on sex recognition in *Carcinides maenas* (L.). *Archs. néerl. Zool.*, vol. 3, p. 156-164.
- , 1941. — The life history of *Cyclograpsus punctatus* M. Edw. : breeding and growth. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, vol. 28, p. 331-366.
- , 1955. — The breeding and growth of *Hymenosoma orbiculare* Desm. (Crustacea, Brachyura). *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 41, pt 5, p. 313-343, fig. 1-13.
- BRUNDIN, L., 1972a. — Phylogenetic and Biogeography [a reply to Darlington's « practical criticism » of Hennig-Brundin]. *Syst. Zool.*, vol. 21, n° 1, p. 69-79, fig. 1-6.
- , 1972b. — Evolution, Causal Biology, and Classification. *Zool. Scripta*, vol. 1, n° 3-4, p. 107-120.
- BUITENDIJK, A. M., 1939. — Biological results of the Snellius Expedition. V. The Dromiacea, Oxystomata and Oxyrhyncha of the Snellius Expedition. *Temminckia*, vol. 4, p. 223-276, fig. 1-27, pl. 7-11.
- , 1941. — On some Xanthidae, chiefly of the genus *Platypodia* Bell. *In* : Biological Results of the Snellius Expedition. XIII. *Temminckia*, vol. 6, p. 295-312, fig. 1-3, pl. 4.
- , 1950. — On a small collection of Decapoda Brachyura, chiefly Dromiidae and Oxyrhyncha, from the neighbourhood of Singapore. *Bull. Raffles Mus.*, n° 21, p. 59-82.
- , 1960. — Brachyura of the families Atelecyclidae and Xanthidae. Part I. *In* : Biological Results of the Snellius Expedition. XXI. *Temminckia*, vol. 10, p. 252-338, fig. 1-9.
- BURKENROAD, M. D., 1947a. — Reproductive activities of Decapod Crustacea. *Am. Nat.*, vol. 81, n° 800, p. 392-398.
- , 1947b. — Production of sound by the fiddler crab, *Uca pugilator* Bosc, with remarks on its nocturnal and mating behaviour. *Ecology*, vol. 28, n° 4, p. 458-462.
- , 1963. — The evolution of the Eucarida, (Crustacea, Eumalacostraca) in relation to the fossil record. *Tulane Stud. Geol.*, vol. 2, n° 1, p. 1-17, fig. 1.
- BUTLER, T. H., 1960. — Maturity and breeding of the Pacific edible crab, *Cancer magister* Dana. *J. Fish. Res. Bd Canada*, vol. 17, p. 641-646.

- CALMAN, W. T., 1909. — Crustacea. In : E. Ray LANKESTER, A Treatise on Zoology, pt 7, fasc. 3. London, Black, p. i-vii, 1-346, fig. 1-194.
- , 1930. — The taxonomic outlook in Zoology. *Brit. Assoc. Adv. Sci., Bristol*, sect. D, Zool., p. (1-10).
- , 1935. — The meaning of biological classification. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, sess. 147, 1934-35 (1935), pt 4, p. 146-158, fig. 1-5.
- CALS, Ph., 1972. — Gnathiides de l'Atlantique Nord. I. Problèmes liés à l'anatomie et au dimorphisme sexuel des Gnathiides (Crustacea Isopoda). Description d'une forme bathyale : *Gnathia teissieri* n. sp. *Cah. Biol. mar.*, vol. 23, p. 511-540, fig. 1-12, tabl. 1-2.
- CAMERON, A. M., 1966. — Some Aspects of the Behavior of the Soldier Crab, *Mictyris longicarpus*. *Pacif. Sci.*, vol. 20, n° 2, p. 224-234, fig. 1-7.
- CAMPBELL, B. M., 1967. — The Australian Sesarminae (Crustacea : Brachyura) : five species of *Sesarma* (Chirromantes). *Mem. Qd Mus.*, vol. 15, pt 1, p. 1-19, fig. 1-2, pl. 1-5.
- , 1969. — The Genus *Eucrate* (Crustacea : Goneplacidae) in Eastern Australia and the Indo-West Pacific. *Mem. Qd Mus.*, vol. 15, pt 3, p. 117-140, fig. 1-7.
- , 1971. — New records and new species of Crabs (Crustacea : Brachyura) trawled off southern Queensland : Dromiacea, Homolidea, Gymnopleura, Corystoidea and Oxystomata. *Mem. Qd Mus.*, vol. 16, n° 1, p. 27-48, fig. 1-4, pl. 2-3.
- , et D. J. G. GRIFFIN, 1966. — The Australian Sesarminae (Crustacea : Brachyura) : Genera *Helice*, *Helograpsus* nov., *Cyclograpsus*, and *Paragrapsus*. *Mem. Qd Mus.*, vol. 14, pt 5, p. 127-174, fig. 1-10, pl. 20-23.
- , et W. STEPHENSON, 1970. — The sublittoral Brachyura (Crustacea : Decapoda) of Moreton Bay. *Mem. Qd Mus.*, vol. 15, pt 4, p. 235-301, fig. 1-49, tabl. 1, pl. 22.
- CANO, G., 1891. — Sviluppo postembrionale dei Dorippidei, Leucosiadi, Corystoidei e Grapsidi. *Mem. Soc. ital. Sci. nat.*, 3^e sér., vol. 8, n° 4, 14 p., 3 pl.
- , 1893. — Sviluppo dei Dromidei. *Atti Accad. Sci. fis. math. Napoli*, 2^e sér., vol. 6, n° 2, p. 1-23, 2 pl.
- CAUSTIER, E., 1895. — Sur le développement embryonnaire d'un Dromiacé du genre *Dicranodromia*. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 120, p. 573-575.
- CHACE, F. A., Jr., 1951. — The number of species of decapod and stomatopod Crustacea. *J. Wash. Acad. Sci.*, vol. 41, n° 11, p. 370-372.
- , et H. H. HOBBS, 1969. — The Freshwater and Terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with Special Reference to Dominica. In : BREDIN-ARCHBOLD-Smithsonian Biological Survey of Dominica. *Bull. U.S. natn. Mus.*, n° 292, p. 1-258, fig. 1-76, pl. 1-5.
- CHAUDONNET, J., 1957-1959. — Une unité structurale : le métamère. *Cah. Études biol.*, n° 13-14-15, p. 77-101, fig. 1-14.
- CHEN, P. S., 1933. — Zur Morphologie und Histologie der Respirationsorgane von *Grapsus grapsus* L., nebst einer Liste Krabben der Sammlung Plate von Ceylon und Südindien. *Jena. Z. Naturw.*, vol. 68, p. 31-116, fig. 1-55 [Zweiter Teil : p. 89-116, fig. 49-55].
- CHEUNG, T. S., 1966. — An observed act of copulation in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Crustaceana*, vol. 11, pt 1, p. 107-108.
- , 1968. — Trans-molt retention of sperm in the female stone crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Crustaceana*, vol. 15, pt 2, p. 117-120, fig. 1-2.
- CHHAPGAR, B. F., 1957. — On the marine crabs (Decapoda : Brachyura) of Bombay State, Part I. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, vol. 54, n° 2, p. 399-439, fig. 1-2, pl. 1-11, 1 pl. couleur.
- CHIDESTER, F. E., 1911. — The mating habits of four species of the Brachyura. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 21, p. 235-248.
- CHRISTENSEN, A. M., 1959. — On the life history and biology of *Pinnotheres pisum*. *Int. Congr. Zool.* (London 16-23 July 1958), vol. 15, Sect. 3, Marine Zoology, p. 267-270, fig. 1-2.
- , et J. J. McDERMOTT, 1958. — Life-history and biology of the oyster crab, *Pinnotheres ostreum* Say. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 114, n° 2, p. 146-179, fig. 1-5, tabl. 1-5.
- CHURCHILL, E. P., Jr., 1919. — Life history of the blue crab. *U.S. Bur Fish. Bull.*, vol. 36, p. 91-128, pl. 47-55.

- CLARAC, F., et M. COULMANCE, 1971. — La marche latérale du crabe (*Carcinus*). Coordination des mouvements articulaires et régulation proprioceptive. *Z. vergl. Physiol.*, vol. 73, p. 408-438, fig. 1-16.
- CLAUS, C., 1876. — Untersuchungen zur Erforschung der Genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems. Wien. 124 p., 25 fig., 19 pl.
- , 1885. — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, vol. 6, n° 1, p. 1-108, pl. 1-7.
- , 1889. — Éléments de Zoologie (Traduction française). Paris, Savy, 1283 p., 867 fig. (Crustacés, p. 563-657, fig. 445-470).
- COCHRAN, D. M., 1935. — The skeletal musculature of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Smithson. misc. Collns*, vol. 92, n° 9, p. 1-76, fig. 1-30.
- COTT, H. B., 1930. — Observations on the natural history of the racing crab *Ocypoda ceratophthalma* from Beira. In : The Zoological society's expedition to the Zambesi, 1927 : N° 3. *Proc. zool. Soc. Lond.*, vol. 4, 1929 (1930), pt 3 et 4, p. 755-765, 1 fig., 1 pl.
- COWLES, R. P., 1908. — Habitats, reactions and associations in *Ocypoda arenaria*. *Pap. Tortugas Lab.*, vol. 2, p. 3-41, fig. 1-10, pl. 1 coul.
- CRANE, J., 1937. — Brachygnathous Crabs from the Gulf of California and the West Coast of Lower California. The Templeton Crocker Expedition. III. *Zoologica N. Y.*, vol. 22, pt 1, n° 3, p. 47-78, pl. 1-8.
- , 1947. — Intertidal Brachygnathous Crabs from the West Coast of Tropical America with Special Reference to Ecology. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXXVIII. *Zoologica N. Y.*, vol. 32, pt 2, n° 9, p. 69-95, fig. 1-3.
- , 1975. — Fiddler Crabs of the world (*Ocypodidae* : Genus *Uca*). Princeton, New Jersey, Princeton University Press, xxiii + 736 p., 116 fig., 50 pl., 24 tabl., 21 cartes.
- CROSNIER, A., 1962. — Crustacés Décapodes Portunidae. In : Faune de Madagascar, 16, p. 1-154, fig. 1-256, pl. 1-13.
- , 1965. — Crustacés Décapodes Grapsidae et Ocypodidae. In : Faune de Madagascar, 18, O.R.S.T.O.M.-C.N.R.S., p. 1-153, fig. 1-260, pl. 1-11.
- , 1976. — Données sur les Crustacés Décapodes capturés par M. Paul Guézé à l'île de La Réunion lors d'essais de pêche en eau profonde. Travaux et Documents ORSTOM, n° 47, p. 225-256, fig. 1-9, pl. 1-2.
- CUÉNOT, L., 1925. — L'adaptation. Paris, G. Douin, ix + 420 p., 82 fig. [Le bouton-pressure, p. 271-276].
- , 1941. — Invention et finalité en biologie, Paris, Flammarion, 259 p., 56 fig. [Crabes, p. 211-214, fig. 43, 44].
- DANA, J. D., 1851a. — On the markings of the Carapax of Crabs. *Am. J. Sci. Arts*, 2^e sér., vol. 11, n° 31, p. 95-99.
- , 1851b. — On the classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha. *Am. J. Sci. Arts*, 2^e sér., vol. 11, p. 425-434.
- , 1851c. — On the Classification of the Cancroidea. *Am. J. Sci. Arts*, 2^e sér., vol. 12, n° 34, p. 121-131.
- , 1851d. — Additional note to the Remarks on the classification of the Maioida. *Am. J. Sci. Arts*, 2^e sér., vol. 12, p. 131.
- , 1851e. — On the Classification of the Crustacea Grapsoidea. *Am. J. Sci. Arts*, 2^e sér., vol. 12, p. 283-290.
- , 1852a. — On the Classification of the Corystoidea, Paguridea, etc. *Am. J. Sci. Arts*, 2^e sér., vol. 13, p. 119-124.
- , 1852b. — Conspectus Crustaceorum, etc. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. Wilkes, U.S.N., including the Crustacea Cancroidea Corystoidea. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, vol. 6, p. 73-86.
- , 1852c. — Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Vol. 13, Part 1, 1852, p. i-viii, 1-685.
- , 1853. — On the classification and geographical distribution of Crustacea. From the Report on Crustacea of the United States Exploring Expedition, under Captain Charles Wilkes, U.S.N., during the years 1838-42. Philadelphia, C. Sherman, p. 1395-1592, 1 carte.
- , 1855. — Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Vol. 14, Atlas, p. 1-27, pl. 1-96. Philadelphia.

- DARWIN, C., 1859. — On the Origin of Species. London, John Murray, ix + 502 p.
- DAY, J. H., 1935. — Heterogonic growth in the abdomen of *Carcinus maenas*. *Rep. Dove Mar. Lab.*, Third sér., n° 3, p. 49-59, fig. 1-3, tabl. 1-2.
- , 1936. — Growth gradients in the abdomen of the shore-crab. *Nature*, vol. 137, p. 670-673.
- DELMARE-DEBOUTTEVILLE, C., et L. BOTOSANÉANU, 1970. — Formes primitives vivantes. Paris, Hermann (Actualités scientifiques et industrielles 1323), 232 p., 130 fig.
- DELL, R. K., 1968a. — Notes on New Zealand crabs. *Rec. Dom. Mus., Wellington*, vol. 6, n° 3, p. 13-28, fig. 1-7, pl. 1-3.
- , 1968b. — A new crab of the genus *Trichopeltarion* from Australia. *Aust. Zool.*, vol. 14, pt 3, p. 275-276, fig. 1-5, pl. 16.
- , 1971. — Two new species of crabs of the genus *Cymonomus* from New Zealand (Crustacea : Brachyura). *Rec. Dom. Mus., Wellington*, vol. 7, n° 8, p. 55-64, fig. 1-11.
- , 1972. — A new Genus and Species of Atelecyclid Crab from New Zealand. *J. R. Soc. N. Z.*, vol. 2, n° 1, p. 55-59, fig. 1-11.
- , D. J. G. GRIFFIN et J. C. YALDWYN, 1970. — A New Swimming Crab from the New Zealand Subantarctic and a Review of the Genus *Nectocarcinus* A. Milne Edwards. *Trans. R. Soc. N. Z.*, vol. 12, n° 7, p. 49-68, 3 fig., 3 pl.
- DÉMEUSY, N., et G. VERNET-CORNUBERT, 1955. — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes de *Carcinus maenas* et *Pachygrapsus marmoratus*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 240, n° 3, p. 360-361.
- DESBONNE, I., 1867. — In : I. DESBONNE et A. SCHRAMM, Crustacés de la Guadeloupe d'après un manuscrit du Docteur Isis Desbonne comparé avec les échantillons de Crustacés de sa collection et les dernières publications de MM. Henri de Saussure et William Stimpson. 1^{re} partie. Brachyures. Basse-Terre, Imprimerie du Gouvernement. p. 1-II, 1-60, pl. 1-8.
- DESMAREST, A.-M., 1822. — Les Crustacés proprement dits. In : Histoire naturelle des Crustacés fossiles. Paris, 154 p., pl. 1-11 [Des Crustacés fossiles, p. 67-142].
- , 1823. — Malacostracés. In : Dictionnaire des Sciences naturelles, vol. 28, p. 138-425. Atlas, vol. 4, pl. 1-58.
- , 1825. — Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes ou dans les eaux douces de la France. Paris, Levrault, p. 1-xix, 1-446, pl. 1-56, 5 tabl.
- DOHRN, A., 1871. — Geschichte des Krebsstamme nach embryologischen, anatomischen und paläontologischen Quellen. *Jena Zsch. f. Med. u. Naturw.*, vol. 6, p. 96-156.
- DRACH, P., 1933. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours. Cas de *Portunus puber*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 197, n° 1, p. 93-95 [1-3].
- , 1934. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours. Discontinuité chez *Carcinus maenas* Penn. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 116, p. 138.
- , 1936. — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyours. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 203, n° 17, p. 820-823 [1-3], 1 fig.
- , 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, vol. 19, p. 103-391, fig. 1-13, pl. 2-7, tabl. 1-69.
- , 1948. — Rapport général sur l'endocrinologie des Crustacés. *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl. 33, p. 177-181.
- , 1950. — Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 231, n° 25, p. 1563-1565.
- , 1955. — Les Leucosiidés et la réalisation d'une fonction nouvelle chez les Crustacés Décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 241², n° 25, p. 1998-2001.
- , 1959. — Groupes de tendances évolutives chez les Brachyours. In : XVth Intern. Congress Zool., Sect. II, paper 34, p. 158-160 [1-3].
- , 1971. — Tendances évolutives et niveaux d'évolution chez les Crustacés Décapodes. In : R. ALVARADO, E. GADEA et A. DE HARO, Actas del I Simposio internacional de Zoofilogenia (Salamanca, 13-17 octobre 1969). *Acta Salmanticensia, Ciencias*, 36, p. 283-292.

- DUVERNOY, G. L., 1849. — Fragments sur les organes de la génération. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 29, n° 13, p. 321-329.
- , 1850. — Deuxième fragment sur les organes de génération de divers animaux. Des organes extérieurs de fécondation dans les Crustacés décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 31, p. 342-348.
- , 1853. — Des organes de génération de divers animaux. Deuxième fragment. Des organes extérieurs de fécondation dans les Crustacés décapodes. *Mém. Acad. Sci. Inst. Fr.*, vol. 23, p. 133-182, pl. 2-4.
- EDMONDSON, C. H., 1922. — Hawaiian Dromiidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 8, n° 2, p. 31-38, fig. 1, pl. 1, 2.
- , 1925. — Crustacea. In : Marine Zoology of Tropical Central Pacific. (Tanager Expedition Publ. I). *Bull. Bishop Mus.*, n° 27, p. 3-62, fig. 1-8, pl. 1-4.
- , 1954. — Hawaiian Portunidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 21, n° 12, p. 217-274, fig. 1-44.
- , 1959. — Hawaiian Grapsidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 22, n° 10, p. 153-202, fig. 1-27.
- , 1962a. — Xanthidae of Hawaii. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 22, n° 13, p. 215-309, fig. 1-34.
- , 1962b. — Hawaiian Crustacea : Goneplacidae, Pinnotheridae, Cymopoliidae, Ocypodidae, and Gecarcinidae. *Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, vol. 23, n° 1, p. 1-27, fig. 1-10.
- EDWARDS, E., 1966. — Mating behaviour in the european edible crab (*Cancer pagurus* L.). *Crustaceana*, vol. 10, pt 1, p. 23-30, fig. 1-2, pl. 1-3.
- FAGETTI GUAITA, E., 1960. — Primer estadio larval de cuatro Crustaceos Braquiuros de la Bahía de Valparaíso. *Rev. Biol. mar.*, vol. 10, n° 1-3, p. 143-154, pl. 1-4.
- FAGETTI, E., et I. CAMPODÓNICO, 1970. — Desarrollo larval en el laboratorio de *Acanthocyclops gayi* Milne-Edwards et Lucas (Crustacea Brachyura ; Ateacyclidae, Acanthocyclidae). *Revta Biol. mar.*, vol. 14, n° 2, p. 63-78, fig. 1-8.
- FASTEN, N., 1915. — The male reproductive organs of some common crabs of Puget Sound. *Publs Puget Sound mar. biol. Stn*, vol. 1, n° 7, p. 35-41, pl. 4-6.
- , 1917. — Male Reproductive organs of Decapoda, with Special Reference to Puget Sound Forms. *Publs Puget Sound mar. biol. Stn*, vol. 1, n° 26, p. 285-307, pl. 68-72.
- , 1918. — Spermatogenesis in the Pacific Coast edible crab, *Cancer magister* Dana. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 34, n° 5, p. 277-306, pl. 1-4.
- , 1926. — Spermatogenesis of the black-clawed crab, *Lophopanopeus bellus* (Stimpson) Rathbun. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 50, n° 4, p. 277-287, pl. 1-3.
- FILHOL, H., 1885a. — Considérations relatives à la Faune des Crustacés de la Nouvelle-Zélande. *Biblque Éc. ht. Étud., Paris Sect. Sci. nat.*, vol. 30, n° 2, p. 1-60.
- , 1885b. — Catalogue des Crustacés de la Nouvelle-Zélande, des îles Auckland et Campbell. In : Mission de l'île Campbell, Recueil de mémoires, rapports et documents relatifs à l'observation du passage de Vénus sur le Soleil. Zool. 3, pt 2. Paris, Gauthiers-Villars, p. 349-510. Atlas, vol. 3, pt 4, Crustacés, pl. 38-55.
- FLIPSE, H. J., 1930. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. VI. Oxyrhyncha : Parthenopidae. *Siboga-Exped.*, monogr. 39c², n° 112, 104 p., 44 fig. [Également thèse Univ. Amsterdam, 1930].
- FOREST, J., 1974. — Les Dromies de l'Atlantique oriental. Description de *Sternodromia* gen. nov. et de deux espèces nouvelles du genre *Dromia* Weber (Crustacea Decapoda Dromiidae). *Annls Inst. océanogr., Monaco*, vol. 50, n° 1, p. 71-123, fig. 1-7, pl. 1-8.
- , et D. GUINOT, 1961. — Crustacés Décapodes Brachyours de Tahiti et des Tuamotu. In : Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie. Volume préliminaire. Paris, Éditions de la Fondation Singer-Polignac, p. ix-xi, 1-195, fig. 1-178, pl. 1-18, tabl. 1-3, 7 cartes.
- , et D. GUINOT, 1966. — Campagne de la « Calypso » dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956). 16. Crustacés : Brachyours. In : Rés. scient. Camp. « Calypso », fasc. 7. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, vol. 44, p. 23-124, fig. 1-19.
- GARTH, J. S., 1939a. — The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. In : Reports of the Lund University Chile Expedition, 1948-49. N° 29. *Acta Univ. lund.*, N.S., Adv. 2, vol. 53, n° 7, p. 1-128, fig. 1-111, pl. 1-4.
- , 1939b. — New Brachyuran Crabs from the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 5, n° 2, p. 9-48, pl. 1-10.

- , 1946a. — Littoral brachyuran fauna of the Galapagos Archipelago. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 5, n° 10, p. i-iv, 341-600, 1 fig., pl. 49-87.
- , 1946b. — Distribution studies of Galapagos Brachyura. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 5, n° 11, p. 603-638, cartes 1-10.
- , 1948. — The Brachyura of the « Askoy » Expedition with remarks on carcinological collecting in the Panama Bight. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. 92, art. 1, p. 1-66, fig. 1-5, pl. 1-8.
- , 1957. — The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. In : Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 29. *Acta Univ. lund.*, n.f., 2^e sér., vol. 53, n° 7, p. 1-128, fig. 1-11, pl. 1-4.
- , 1958. — Brachyura of the Pacific Coast of America, Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, vol. 21, pt 1, p. i-xxii, 1-499, fig. 1-9 ; pt 2, p. 501-854, pl. A-Z₄, 1-55.
- , 1965. — The Brachyuran Decapod Crustaceans of Clipperton Island. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4^e sér., vol. 33, n° 1, p. 1-46, fig. 1-26, 1 tabl.
- , 1971. — *Demanina toxica*, a New Species of Poisonous Crab from the Philippines. *Micronesica*, vol. 7, n° 1-2, p. 179-183, pl. 1.
- , 1976. — *Demanina macneilli*, a new species of xanthid crab from Northern Queensland (Crustacea : Decapoda). *Rec. Aust. Mus.*, vol. 30, n° 5, p. 113-117, fig. 1.
- , et W. STEPHENSON, 1966. — Brachyura of the Pacific coast of America. Brachyrhyncha : Portunidae. *Allan Hancock Monographs mar. Biol.*, n° 1, p. 1-154, fig. 1-2, pl. 1-12, tabl. 1-12.
- GIFFORD, C. A., 1962. — Biology of the land crab, *Cardisoma guanhumi* in south Florida. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 123, p. 207-223.
- GLAESSNER, M. F., 1929. — Crustacea Decapoda : Fossilium Catalogus, I : Animalia, Pars 41. In : J. F. POMPECKJ (édit.). Berlin, W. Junk, 464 p.
- , 1930. — Beiträge zur Stammesgeschichte der Dekapoden. *Paläont. Z.*, vol. 12, p. 25-42, fig. 1-4.
- , 1933. — Die Krabben der Juraformation. *Zbl. Miner. Geol. Paläont.*, pt B, n° 3, p. 178-191.
- , 1957. — Evolutionary trends in Crustacea (Malacostraca). *Evolution Lancaster Pa.*, vol. 11, n° 2, p. 178-184.
- , 1960. — The Fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. *Paleont. Bull. N. Z.*, vol. 31, 63 p., 24 fig., 7 pl.
- , 1969. — Decapoda, p. R399-R533, R626-R628, fig. 217-340. In : Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4. Vol. 2. Univ. of Kansas and Geol. Soc. America.
- GLASSELL, S. A., 1934a. — Some Corrections needed in recent carcinological Literature. *Trans. S. Diego Soc. nat. Hist.*, vol. 7, p. 453-454.
- , 1934b. — Affinities of the Brachyuran fauna of the Gulf of California. *J. Wash. Acad. Sci.*, vol. 24, n° 7, p. 296-302.
- GORDON, I., 1937. — Notes on several Indo-Pacific species of *Sesarma* (Crustacea Brachyura). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, sess. 149, pt 3, p. 150-156, fig. 1-5.
- , 1949. — The presence of a special type of spermatheca in the Dromiacea. In : XIII^e Congr. Intern. Zool., Paris, 21-27 juillet 1948. Paris, 1949 [1 p.].
- , 1950. — Crustacea Dromiacea. Part I. Systematic account of the Dromiacea collected by the « John Murray » Expedition 1933-34. Part II. The morphology of the spermatheca in certain Dromiacea. *Scient. Rep. John Murray Exped.*, vol. 9, p. 201-253, fig. 1-26, pl. 1.
- , 1962. — Conference on the evolution of Crustacea. *Crustaceana*, vol. 4, pt 2, p. 163-166.
- , 1963. — On the Relationship of Dromiacea, Tymolinae and Raninidae to the Brachyura. In : H. B. WHITTINGTON and W. D. I. ROLFE, Phylogeny and evolution of Crustacea. Spec. Publ., Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass., p. 51-57, fig. 10-14.
- , 1966. — On the spermatheca in the Raninidae (Crustacea : Decapoda). In : H. BARNES [Ed.], Some Contemporary Studies in Marine Science. London, Allen and Unwin, p. 343-354, fig. 1-6.
- , 1971. — On the thoracic sternum in the subfamily Hexapodinae (Brachyura, Goneplacidae). *Crustaceana*, vol. 21, pt 1, p. 106-110, fig. 1-3.
- GRIFFIN, D. J. G., 1965. — A new species of *Paromola* (Crustacea, Decapoda, Thelxipidae) from New Zealand. *Trans. Roy. Soc. N.Z. (Zool.)*, vol. 7, n° 4, p. 85-91, fig. 1-8, pl. 1-2.

- , 1966. — The Marine Fauna of New Zealand : Spider Crabs, Family Majidae (Crustacea, Brachyura). *Bull. N. Z. Dep. scient. ind. Res.*, 172, n° 35, p. 1-112, fig. 1-23, pl. 1-4, 1 photo.
- , 1968. — Social and maintenance behaviour in two Australian ocypodid crabs (Crustacea : Brachyura). *J. Zool., Lond.*, vol. 156, p. 291-305, fig. 1-3.
- , 1969a. — Notes on the taxonomy and zoogeography of the Tasmanian grapsid and ocypodid crabs (Crustacea, Brachyura). *Rec. Aust. Mus.*, vol. 27, n° 18, p. 323-347, fig. 1-10.
- , 1969b. — Breeding and moulting cycles of two Tasmanian grapsid crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 16, pt 2, p. 88-94, fig. 1-2, tabl. 1-2.
- , 1970a. — A Revision of the Recent Indo-west Pacific Species of the Genus *Lyreidus* De Haan (Crustacea, Decapoda, Raninidae). *Trans. R. Soc. N. Z., Biol. Sci.*, vol. 12, n° 10, p. 89-112, fig. 1-8, pl. 1-2.
- , 1970b. — The Australian majid spider crabs of the genus *Achaeus* (Crustacea Brachyura). *L. Proc. R. Soc. West. Aust.*, vol. 53, pt 4, p. 97-119, fig. 1-15.
- , 1973. — A revision of the spider crabs of the genus *Phalangipus* (Crustacea, Brachyura, Majidae). *Jnl nat. Hist.*, vol. 7, p. 165-207, fig. 1-9.
- , 1974. — Spider Crabs (Crustacea : Brachyura : Majidae) from the International Indian Ocean Expedition, 1963-1964. *Smithson. Contrib. Zool.*, n° 182, p. vi + 35, 8 fig., 6 tabl.
- , et B. M. CAMPBELL, 1969. — The sub-littoral Goneplacidae and Pinnotheridae (Crustacea : Brachyura) of Moreton Bay. *Mem. Qd. Mus.*, vol. 15, pt 3, p. 141-164, fig. 1-8.
- , et J. C. YALDWYN, 1971. — Brachyura (Crustacea, Decapoda). Port Philipp Bay Survey 2, 1957-1963. 5. *Mem. natn. Mus. Vict.*, vol. 32, p. 43-64, fig. 1-4, tabl. 1-2, 2 cartes.
- GROBBEN, K., 1878. — Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden, nebst vergleichenden Bemerkungen über die übrigen Thorakostraken. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, vol. 1, p. 57-150, pl. 1-6.
- , 1906. — Zur Kenntnis der Dekapodenspermien. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, vol. 16, n° 3, p. 1-8, 1 pl.
- GRUNER, H.-E. (En collaboration avec W. CROME), 1969. — Crustacea. In : *Urania Tierreich, Wirbellose Tiere 2* (Annelida bis Chaetognatha). Leipzig, Jena, Berlin, Urania-Verlag.
- GUILLAUME, M. C., J.-M. THIBAUD et G. TEISSIER, 1963. — Dimorphisme des mâles et gradients de croissance chez *Macropodia rostrata* L. *Cah. Biol. mar.*, vol. 4, p. 321-352, graph. 1-9, tabl. 1-19.
- GUINOT, D., 1960a. — Les espèces indo-pacifiques du genre *Globopilumnus* (Crustacea Brachyura Xanthidae). *Mém. Inst. scient. Madagascar*, sér. F, vol. 3, 1959 (1960), p. 97-119, fig. 1-14.
- , 1960b. — Révision des genres *Euxanthus* Dana et *Hypocolpus* Rathbun (Crust. Decap. Brach.). Remarques sur les cavités sous-hépatiques et les coaptations des *Hypocolpus*. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, N.S., A, Zool., vol. 20, fasc. 2, p. 153-218, fig. 1-5, pl. 1-12.
- 1964. — Crustacés Décapodes Brachyours (Xanthidae) des campagnes de la Calypso en Mer Rouge (1952), dans le Golfe Persique et à l'île Aldabra (1954). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zool., vol. 32, fasc. 1, p. 1-108, I-III, fig. 1-57, pl. 1-12.
- , 1966-1967. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. I. Les affinités des genres *Aethra*, *Osachila*, *Hepatus*, *Hepatella* et *Actaeomorpha*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 38, n° 5, p. 744-762, fig. 1-24. *Ibid.*, n° 6, 1966 (1967), p. 828-845, fig. 25-41.
- , 1967a. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. II. Les anciens genres *Micropanope* Stimpson et *Medaeus* Dana. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 39, n° 2, p. 345-374, fig. 1-42.
- , 1967b. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. III. A propos des affinités des genres *Dairoides* Stebbing et *Daira* de Haan. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 39, n° 3, p. 540-563, fig. 1-36.
- , 1968a. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. IV. Observations sur quelques genres de Xanthidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 39, n° 4. 1967 (1968), p. 695-727, fig. 1-60.
- , 1968b. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. V. Établissement d'un caractère évolutif : l'articulation ischio-mérale des chélipèdes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 40, n° 1, p. 149-166, fig. 1-19, pl. 1.
- , 1968c. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours.

- VI. Les Carpilinae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 40, n° 2, p. 320-334, fig. 1-16, pl. 1-2.
- , 1969a. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. VII. Les Goneplacidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 41, n° 1, p. 241-265, fig. 1-32, pl. 1 ; n° 2, p. 507-528, fig. 33-82, pl. 2 ; n° 3, p. 688-724, fig. 83-146, pl. 3-5.
- , 1969b. — Sur divers Xanthidae, notamment sur Actaea de Haan et Paractaea gen. nov. (Crustacea Decapoda Brachyura). *Cah. Pacif.*, n° 13, p. 222-267, fig. 1-36.
- , 1971a. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. VIII. Synthèse et bibliographie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 42, n° 5, 1970 (1971), p. 1063-1090.
- , 1971b. — Sur l'existence d'une deuxième espèce de Liagore de Haan, *L. erythematica* sp. nov. (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., vol. 42, n° 5, (1970) 1971, p. 1091-1098, fig. 1-5.
- , 1976. — Constitution de quelques groupes naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. I. La superfamille des Bellioidea et trois sous-familles de Xanthoidea Xanthidae (Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, vol. 97, p. 1-308, fig. 1-47, pl. 1-19.
- , 1977a. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyours. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences soutenue le 21 juin 1977 à l'Université Pierre-et-Marie-Curie. 2 vol. in fol., p. i-xv, 1-486, xvi-xxiv, 56 feuilles n. n., 78 fig., 31 pl., 2 fig. n. n., 14 tabl. (Ronéotypé).
- , 1977b. — Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. *C. r. hebdomadaire. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, vol. 285, p. 1049-1052.
- , 1978a. — Examen des théories actuelles de la classification zoologique. *J. Hist. Phil. Sci.* (sous presse).
- , 1978b. — Analyse morphogénétique d'une lignée de Crabes : la lignée « parthénostomienne » et position systématique du genre *Drachiella* Guinot (Crustacea, Decapoda, Brachyura). In : Volume jubilaire du Prof. Pierre Drach. *Archs Zool. exp. gén.*, vol. 119, fasc. 1, p. 7-20, fig. 1-3, pl. 1-4.
- 1978c. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. biol. Fr. Belg.*, n.s., vol. 112, n° 3, p. 211-292, fig. 1-3, 1 tabl.
- GURNEY, R., 1924. — Crustacea. Part IX. Decapod larvae. *Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. Terra Nova Exped.* (Zool.), vol. 8, n° 2, p. 37-202.
- , 1942. — Larvae of Decapod Crustacea. London, Ray Society, viii + 306 p., 122 fig.
- HAAN, W. DE, 1833-1850. — Crustacea. In : P. F. VON SIEBOLD, Fauna Japonica, sive Descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus e adumbrationibus illustravit. Lugduni Batavorum, fasc. 1-8, p. i-xxi, vii-xvii, ix-xvi, 1-243, pl. 1-55, A-Q, circ. pl. 2.
- HAECKEL, E., 1866. — Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, G. Reiner, 2 vol.
- HAGEN, H. O. VON, 1962. — Freilandstudien zur Sexual und Fortpflanzungsbiologie von *Uca tangeri* in Andalusien. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 51, p. 611-725.
- , 1968. — Studien an peruanischen Winkerkabben (*Uca*). *Zool. Jb., Syst.*, vol. 95, p. 395-468, fig. 1-23.
- HANSEN, H. J., 1921. — Studies on Arthropoda. I. Copenhagen, p. 1-80, pl. 1-4.
- , 1925. — Studies on Arthropoda. II. Crustacea. Copenhagen, Gyldendalske Boghandel, p. 7-176, pl. 1-8.
- HARADA, E., et H. KAWANABE, 1955. — The Behaviour of the sand-crab, *Scopimera globosa* de Haan, with special reference to the problem of coaction between individuals. *Jap. J. Ecol.*, vol. 4, n° 4, p. 162-165. (En japonais, avec un résumé en anglais).
- HARTNOLL, R. G., 1963. — The biology of Manx spider crabs. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, vol. 141, pt 3, p. 423-496, fig. 1-30, tabl. 1-27.
- , 1964. — The freshwater Grapsid crabs of Jamaica. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, vol. 175, n° 2, p. 145-169, fig. 1-14, tabl. 1-2.
- , 1964a. — Reduction of the gill number in spider crabs. *Crustaceana*, vol. 7, pt 2, p. 145-148.
- , 1965. — Notes on the marine grapsid crabs of Jamaica. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, vol. 176, n° 2, p. 113-147, fig. 1-16.

- , 1968a. — Morphology of the genital ducts in female crabs. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 47, n° 312, p. 279-300, fig. 1-14.
- , 1968b. — Reproduction in the burrowing crab, *Corystes cassivelaunus* (Pennant, 1777) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 15, pt 2, p. 165-170, pl. 1-2.
- , 1969. — Mating in the Brachyura. *Crustaceana*, vol. 16, pt 2, p. 161-181.
- , 1972. — The biology of the burrowing crab, *Corystes cassivelaunus*. *Bijdr. Dierk.*, vol. 42, n° 2, p. 139-155, fig. 1-9, tabl. 1-9.
- , 1972a. — Swimming in the hard stage on the pea crab, *Pinnotheres pisum* (L.). *Jnl nat. Hist.*, vol. 6, p. 475-480, fig. 1-3.
- , 1974. — Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, vol. 27, pt 2, p. 131-136, fig. 1, tabl. 1-2.
- , 1975a. — Copulatory structure and function in the Dromiacea, and their bearing in the evolution of the Brachyura. In : VIII European Marine Biology Symposium Sorrento (Naples) 1973. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, vol. 39 (Suppl.), p. 657-676, fig. 1-8.
- , 1975b. — The Grapsidae and Ocypodidae (Decapoda : Brachyura) of Tanzania. [Appendix : A key to the females of *Uca* in East Africa]. *J. Zool., Lond.*, vol. 177, p. 305-328, fig. 1-8, tabl. 1-3.
- HAZLETT, B. A., 1971. — Interspecific fighting in three species of brachyuran Crabs from Hawaii. *Crustaceana*, vol. 20, pt 3, p. 308-314, fig. 1-4, pl. 1.
- HAY, W. P., 1905. — The life history of the blue crab (*Callinectes sapidus*). *Rep. U.S. Bur. Fish.*, p. 397-413.
- HEMMING, F., 1954. — Proposed use of the plenary powers to validate the family group name Xanthinae Dana, 1851. *Bull. zool. Nom.*, 9, p. 329-331.
- , 1955. — Proposed validation, under the plenary powers, of the generic name Homalaspis Milne Edwards (A.), 1863, (Class Crustacea, Order Decapoda) (Proposed validation of an error in Opinion 85). *Bull. zool. Nom.*, 11, p. 83-85.
- , 1958. — Official list of generic names in Zoology. First instalment : Names 1-1274. International Trust for Zoological Nomenclature, London, p. i-xxxvi, 1-200.
- HENDERSON, T. R., 1888. — Report on the Anomura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Rep. Voy. Challenger*, vol. 27, n° 1, p. 1-221, 21 pl.
- HENNIG, W., 1950. — Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- , 1966. — Phylogenetic Systematics. Univ. of Illinois Press, Urbana. Chicago, London, 263 p., 68 fig.
- HERBST, J. F. W., 1782-1804. — Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse. Berlin und Stralsund, 3 vol., 274 + 226 (216) p., 72 pl. [Pour les dates complètes, cf. MONOD, 1956, p. 638].
- HIATT, R. W., 1948. — The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pacif. Sci.*, vol. 2, p. 135-213, fig. 1-18, pl. 1-2.
- HILGENDORF, F., 1879. — Die von Hrn. W. Peters in Moçambique gesammelten Crustaceen. *Mber. dt. Akad. Wiss. Berl.*, 1878 (1879), p. 782-852, pl. 1-4.
- HINSCH, G. W., 1868. — Reproductive behavior in the spider crab *Libinia emarginata*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 135, p. 273-278.
- HOESTLANDT, H., 1940. — L'Eriochir sinensis H. M.-Edw. dans le nord de la France (1937-1939). *Bull. fr. Pisciculture*, n° 121, p. 1-27, fig. 1-9.
- , 1946. — Le Crabe Chinois. *Bull. Soc. cent. Aquic. Pêche*, vol. 53, p. 1-8.
- , 1948. — Recherches sur la biologie de l'Eriochir sinensis en France (Crustacé Brachyoure). *Annls Inst. océan., Monaco*, vol. 24, n° 1, p. 1-116, fig. 1-54.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur : quelques enseignements tirés de l'histoire des Mammifères, p. 1-23. XVII^e Congr. intern. Zoologie, Monte-Carlo, 25-30 septembre 1972. Thème n° 2 : les caractères des Taxa les plus élevés, leur origine et leur signification biologique. (Ronéotypé).
- HOLTHUIS, L. B., 1956. — Proposed suppression under the plenary powers (a) of certain names given by C. S. Rafinesque to genera and species of the orders Decapoda and Stomatopoda (Class Crustacea) and (b) of certain specific names currently regarded as senior subjective synonyms of the names of the type

- species of the genera « Homola » and « Lissa », both of Leach, 1815, belonging to the foregoing class. Z.N. (S) 374. *Bull. zool. Nom.*, vol. 12, pt 9, p. 227-239.
- , 1962a. — Euryala Weber, 1795, and Corystes Latreille, [1802-1803] (Class Crustacea, Order Decapoda) ; proposed action under the plenary powers Z.N. (S.) 1486. *Bull. zool. Nom.*, vol. 19, pt 1, p. 61-62.
- , 1952b. — Forty-seven genera of Decapoda (Crustacea) ; proposed addition to the official list. Z.N. (S.) 1499. *Bull. zool. Nom.*, vol. 19, pt 4, p. 232-252.
- HUGHES, D. A., 1966. — Behavioural and ecological investigations of the crab *Ocypode ceratophthalmus* (Crustacea : Ocypodidae). *J. Zool., Lond.*, vol. 150, pt 1, p. 129-143, pl. 1.
- , 1973. — On mating and the « copulation burrows » of crabs in the genus *Ocypode* (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 24, pt 1, p. 72-76, pl. 1.
- HULT, J., 1938. — Crustacea Decapoda from the Galapagos Islands collected by Mr. Rolf-Blomberg. *Ark. Zool.*, vol. 30, n° 5, p. 1-18, fig. 1-4, 1 pl.
- HUXLEY, J. S., 1932. — Problems of Relative Growth. London, Methuen, 276 p.
- , 1936. — Growth gradients in the abdominal limbs of the shore-crab. *Nature*, vol. 137, p. 668-670.
- , 1950. — Relative growth and form transformation. *Proc. R. Soc., sér. B*, n° 137, p. 465-470.
- , 1959. — Clades and grades. *Publs Syst. Assoc.*, vol. 3, p. 21-22.
- , et G. TEISSIER, 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 121, p. 934.
- HUXLEY, Th.-H., 1877. — A manual of the anatomy of Invertebrated. London, J. et A. Churchill, vi-698 p., 158 fig.
- , On the Classification and the Distribution of the Crayfishes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, p. 752-788, 7 fig.
- , 1881. — Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig.
- IHLE, J. E. W., 1913. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. I. Dromiacea. In : Siboga-Expedition, Monogr. XXXIXb, livr. 71, p. 1-96, fig. 1-38, pl. 1-4.
- , 1915. — Ueber einige neue, von der Siboga-Expedition gesammelte *Cryptocnemus*-Arten, nebst Bemerkungen über die Systematik der Leucosiidae. *Tijdschr. ned. dierk. Vereen.*, 2^e sér., vol. 14, n° 1, p. 59-67.
- , 1916. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. II. Oxystomata, Dorippidae. In : Siboga-Expedition, Monogr. XXXIXb¹, livr. 78, p. 97-158, fig. 39-77.
- , 1918. — Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. III. Oxystomata : Calappidae, Leucosiidae, Raninidae. In : Siboga-Expedition, Monogr. XXXIX b², livr. 85, p. 159-322, fig. 78-148.
- INGLE, R. W., et C. H. FERNANDO. — On some fresh and brackish water Crustaceans from Ceylon. *Crustaceana*, vol. 6, pt 2, p. 101-109, fig. 1-4.
- JUNGE, G. C. A., Jr., 1934. — Das Skelett und die Kiemen von *Hyas araneus* Leach. Diss. Amsterdam, p. i-iv, 1-47, pl. 1-4.
- KAESTNER, A., 1970. — Invertebrate Zoology. Crustacea Vol. 3. (Traduit et adapté de la 2^e édition allemande par H. W. LEVI et L. R. LEVI). New York, London, etc. Interscience Publishers, vii + 523 p. (Decapoda, p. 274-366, fig. 13-6 à 13-36).
- KEMP, S., 1919. — Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. XII. Scopimerinae. *Rec. Indian Mus.*, vol. 16, pt V, n° 22, p. 305-348, fig. 1-21, pl. 12-13.
- KENSLEY, B. F., 1969. — Decapod Crustacea from the south-west Indian Ocean. *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 52, p. 149-181, 16 fig.
- KIM, H. S., 1966. — Unrecorded Species of Brachyuran decapods from Korea. *Sung Kyun Kwan Univ. J.*, vol. 11, p. 399-412, fig. 1-7, pl. 1-3. (En coréen, avec un résumé en anglais).
- , 1973. — Anomura. Brachyura. In : Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea, vol. 14. Samhwa Publishing Company, p. 1-694, fig. 1-265, pl. 1-112, tabl. 1-2, 1 carte. (En coréen, avec un catalogue en anglais, p. 589-670).
- KINNE, O., 1963. — Adaptation, A Primary Mechanism of Evolution. In : H. B. WHITTINGTON and W. D. I. ROZFE, Phylogeny and evolution of Crustacea. Spec. Publ. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass., p. 27-50, fig. 3-9.
- , 1967. — Non-genetic adaptation in Crustacea. In : Proceedings of the Symposium on Crustacea, Erna-

- kulam, Jan. 12-15, 1965. Part III. Mandapam Camp, Marine Biological Association of India, p. 999-1007.
- KLUNZINGER, C. B., 1913. — Die Rundkrabben (Cyclometopa) des Roten Meeres. *Nova Acta Leop. Carol.*, vol. 99, n° 2 (Abhandl. K. Leop.-Carol. Deutschen Akad. Naturforsch., 99, n° 2), p. 97-402 [1-306], 14 fig., pl. 5-11 [1-7].
- KNIGHT, M. D., 1968. — The larval development of *Raninoides benedicti* Rathbun (Brachyura Raninidae), with notes on the pacific records of *Raninoides laevis* (Latreille). *Crustaceana*, Suppl. 2 (Studies on Decapod larval development), p. 145-169, fig. 1-65, pl. 4, tabl. 1-3.
- KNUDSEN, J. W., 1959a. — Life cycle studies of the Brachyura of Western North America, II. The life cycle of *Lophopanopeus bellus diegensis* Rathbun. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 58, pt 2, p. 57-64, pl. 17-19.
- , 1959b. — Life cycle studies of the Brachyura of Western North America, III. The life cycle of *Paraxanthias taylori* (Stimpson). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 58, pt 3, p. 138-145, pl. 40-42.
- , 1960a. — Life cycle studies of the Brachyura of Western North America, IV. The life cycle of *Cycloxanthops novemdentatus* (Stimpson). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 59, pt 1, p. 1-7, pl. 1-3.
- , 1960b. — Reproduction, Life History, and Larval Ecology of the California Xanthidae, the Pebble Crabs. *Pacif. Sci.*, vol. 14, n° 1, p. 3-17, fig. 1-4.
- , 1964a. — Observations of the mating process of the spider crab *Pugettia producta* (Majidae, Crustacea). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, vol. 63, pt 1, p. 38-41.
- , 1964b. — Observations of the Reproductive cycles and Ecology of the Common Brachyura and Crablike Anomura of Puget Sound, Washington. *Pacif. Sci.*, vol. 18, n° 1, p. 3-33, fig. 1-7.
- KOEPCKE, H. W., et M. KOEPCKE, 1953. — Contribucion al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas (Decapoda, Crust.). *Publnes Mus. Hist. nat., Lima*, ser. A, Zool., n° 13, p. 1-46, fig. 1-14.
- KOLLMANN, M., 1937. — Coaptation et formes correspondantes chez les Crustacés Décapodes. *Annls Fac. Sci. Marseille*, 2^e sér., vol. 10, fasc. 3, p. 117-210 [1-94], fig. 1-81, pl. 1-2.
- KRAMER, P., 1967. — Beobachtungen zur Biologie und zum Verhalten der Klippenkrabbe *Grapsus grapsus* L. (Brachyura Grapsidae) auf Galapagos und am ekuadoraisnischen Festland. *Z. Tierpsychol.*, vol. 24, p. 385-402, fig. 1-3.
- KRAUSS, O., 1966. — Phylogenie, Chorologie und Systematik der Odontopygoideen (Diplopoda, Spirotreptomorpha). *Abh. Senckenb. naturforsch. Ges.*, Frankfurt a.M., vol. 512, 143 p.
- , 1968. — Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. *Zool. Anz.*, vol. 181, n° 1-2, p. 22-38, fig. 1-9.
- KREFFT, S., 1952. — The Early Post-larval Stages and Systematic Position of *Eurynolambrus australis* M. E. and L. (Brachyura). *Trans. R. Soc. N.Z.*, vol. 79, pt 3-4, p. 574-578, pl. 126.
- KRETZ, J., et W. BÜCHERL, 1940. — Contribuição ao estudo da anatomia e fisiologia do genero *Callinectes* (Crustacea Decapoda, fam. Portunidae). *Archos Zool. Est. S Paulo*, vol. 1, p. 153-217, fig. 1-22, 1 pl. n. num. *Idem. Revta Mus. paul.*, São Paulo, vol. 24.
- KUBO, I., 1936. — A new Homoloid Crab from Japan. *J. imp. Fish. Inst., Tokyo*, vol. 31, n° 2, p. 63-68, pl. 17, tabl. 1.
- LAMARCK, J.-B. P. A. DE, 1801. — Système des animaux sans vertèbres, p. i-viii, 1-432. Paris.
- , 1818. — Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent ; précédée d'une Introduction offrant la Détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, vol. 5, p. 1-612.
- LANKESTER, E. R., 1904. — The Structure and Classification of the Arthropoda. *Q. Jl microsc. Sci.*, vol. 47, p. 523-576, pl. 42.
- LATREILLE, P. A., 1803. — Histoire Naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite aux Œuvres de Leclerc de Buffon, et partie du Cours complet d'Histoire naturelle rédigé par C. S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes. Paris, Dufart, vol. 5, p. 1-407, pl. 38-43.
- LAURIE, R. D., 1906. — Report on the Brachyura collected by Prof. Herdman, at Ceylon, in 1902. *In* :

- W. A. HERDMAN, Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar. Part V. Suppl. Rep. n° 40, p. 349-432, fig. 1-12, 2 pl.
- LEACH, W. E., 1818. — Crustacés. S.l., Impr. Le Normant, p. 1-7.
- LEBOUR, M. V., 1934. — The Life-history of *Dromia vulgaris*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, p. 241-249, pl. 1-5.
- LEENE, J., 1938. — Brachygnatha : Portunidae. The Decapoda Brachyura of the Siboga-Expedition. VII. *Siboga-Exped.*, monogr. 39C³, p. 1-156, fig. 1-87.
- LIGHTER, F. J., 1974. — A note on a behavioral spacing mechanism of the ghost crab *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Decapoda, family Ocypodidae). *Crustaceana*, vol. 27, pt 3, p. 312-314.
- LINNAEUS, C., 1758. — Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I. Editio Decima, Reformata. Stockholm, Salvius, III-823 p.
- LINSENMAIR, K. E., 1965. — Optische Signalisierung der Kopulationshöhle bei der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda Brachyura Ocypodidae). *Naturwissenschaften*, vol. 52, p. 256-257, 2 fig.
- , 1967. — Konstruktion und Signalfunktion der Sandpyramide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda Brachyura Ocypodidae). *Z. Tierpsychol.*, vol. 24, p. 403-456, fig. 1-28, tabl. 1-15.
- LOCHHEAD, J. H., 1949. — *Callinectes sapidus*, p. 447-462. In : F. A. BROWN, Jr., Selected Invertebrate Types. J. Wiley and Sons.
- LÖRENTHEY, E., et K. BEURLEN, 1929. — Die fossilen Decapoden der Länder der Ungarischen Krone. *Geol. hung.* (palaeont.), n° 3, p. 1-420, 49 fig., pl. 1-16, 19 tabl.
- LORKOVIC, Z., 1947. — [Modes artificiels d'accouplement des papillons]. *Glasnik (Period. Biol.)*, sér. II/B, t. 1, p. 86-98, pl. 4 [En serbo-croate, avec un long résumé en français].
- , 1953. — L'accouplement artificiel chez les Lépidoptères et son application dans les recherches sur la fonction de l'appareil génital des Insectes. *Physiologia comp. Oecol.*, vol. 3, n° 2-3, p. 313-320, fig. 1-3, tabl. 1.
- , 1956. — [Variability of the organs of the genital armature in insects due to their functional value]. *Glasnik (Period. Biol.)*, vol. 7, p. 234-235, fig. 1 [En serbo-croate, avec un résumé en anglais].
- LUCAS, J. S., 1968. — The biology of the Australian Species of the genus *Halicarcinus* White. Ph. D. Thesis, University of Western Australia.
- , 1970. — Breeding experiments to distinguish two sibling species of *Halicarcinus* (Crustacea, Brachyura). *J. Zool.*, vol. 160, pt 2, p. 267-278, fig. 1-4, 1 carte, 2 tabl.
- , et E. P. HODGKIN, 1970a. — Growth and reproduction of *Halicarcinus australis* (Haswell) (Crustacea, Brachyura) in the Swan estuary, Western Australia. I. Crab instars. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 21, n° 2, p. 149-162, 8 fig., 1 carte, 2 tabl.
- , et E. P. HODGKIN 1970b. — Growth and reproduction of *Halicarcinus australis* (Haswell) (Crustacea, Brachyura) in the Swan estuary, Western Australia. II. Larval stages. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 21, n° 2, p. 163-173, fig. 1-5, 1 tabl.
- MACNAE, W., 1968. — A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forest in the Indo-West-Pacific regions. *Adv. mar. Biol.*, vol. 6, p. 73-270. (Crustacés, principalement p. 168-181, 200-217, 224, 225, 229-233, 240).
- , et M. KALK, 1958. — A natural history of Inhaca island, Moçambique. Johannesburg, Witwatersrand University Press, 163 p., 30 fig., 11 pl. [The Crustacea of Inhaca shores, p. 64-83].
- MACNEILL, F. A., 1926. — Studies in Australian Carcinology. N° 2. *Aust. Mus.*, vol. 15, n° 1, p. 100-131, fig. 1-4, pl. 9-10.
- MACQUART, M., 1936. — Étude de quelques coaptations chez les Crustacés. *Trav. Stn biol. Roscoff*, n° 14, p. 1-14, fig. 1-23, pl. 1.
- MAN, J. G. DE, 1887-1888. — Report on the Podophthalmous Crustacea of the Mergui Archipelago, collected for the Trustees of the Indian Museum, Calcutta, by Dr. John Anderson, F. R. S., Superintendent of the Museum. Parts I-V. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 22, 1887, n° 136-137, p. 1-128 ; vol. 22, 1888, n° 138-140, p. 129-312, pl. 1-19.
- , 1888. — Bericht über die im indischen Archipel von Dr. J. Brock gesammelten Decapoden und Stomatopoden. *Arch. Naturgesch.*, vol. 53, 1887 (1888), p. 215-600, pl. 1-16, 16^a.
- , 1890. — Carcinological studies in Leyden Museum. N° 4. *Notes Leyden Mus.*, vol. 12, p. 49-126, pl. 3-6.

- , 1892. — Carcinological studies in the Leyden Museum. N° 6. *Notes Leyden Mus.*, vol. 14, p. 225-264, pl. 7-10.
- , 1929. — On a small collection of Decapoda, one of which, a Crangon, caught by the Danish Pacific Expedition at the Jolo Islands, is new to science. *In* : Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. *L. Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. Kbh.*, vol. 87, p. 105-134, fig. 1-9.
- MANNING, R. B., 1961. — Some growth changes in the stone crab, *Menippe mercenaria* (Say). *Q. Jl Fla Acad. Sci.*, vol. 23, n° 4, 1960 (1961), p. 273-277, fig. 1, tabl. 1.
- MATTHEWS, L. H., 1930. — Notes on the Fiddler-crab, *Uca leptodactyla*, Rathbun. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10^e sér., p. 659-663.
- MAYR, E., 1942. — Systematics and the origin of species from the view point of a zoologist. New York, Columbia University Press, 334 p.
- , 1965. — Classification and phylogeny. *Am. Zool.*, vol. 5, p. 165-174.
- , 1966. — The Proper Spelling of Taxonomy. *Syst. Zool.*, vol. 15, n° 1, p. 88.
- , 1969. — Principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill Book Co.
- , 1974a. — Populations, espèces et évolution. Paris, Hermann, xxii-496 p.
- , 1974b. — Cladistic analysis or cladistic classification ? *Z. zool. Syst. Evolut.-Forschung.*, vol. 12, p. 94-128, fig. 1-8.
- , E. G. LINSLEY et R. L. USINGER, 1953. — Methods and principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill Book Co.
- MELIN, G., 1939. — Paguriden und Galatheiden von Prof. Dr. Sixten Bocks Expedition nach den Bonin-Inseln 1914. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, sér. 3, vol. 18, n° 2, p. 1-119, fig. 1-71.
- MELROSE, M. J., 1975. — The Marine Fauna of New Zealand : Family Hymenosomatidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Mem. N.Z. oceanogr. Inst.*, vol. 34, p. 1-123, fig. 1-58, pl. 1-2, tabl. 1-4.
- MENZIES, R. J., 1948. — A revision of the brachyuran genus *Lophopanopeus*. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn*, n° 4, p. 1-44, graph. 1-3, pl. 1-6.
- MIERS, E. J., 1876a. — Descriptions of some new Species of Crustacea, chiefly from New Zealand. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 4^e sér., vol. 17, p. 218-229.
- , 1876b. — Catalogue of the stalk- and sessile-eyed Crustacea of New Zealand. London, E. W. Janson, p. I-XII, 1-136, pl. 1-3.
- , 1879a. — Description of new or little-known Species of Maioid Crustacea (Oxyrhyncha) in the Collection of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 5^e sér., vol. 4, p. 1-28, pl. 4-5.
- , 1879b. — On a Collection of Crustacea made by Capt. H. C. St. John, R.N., in the Korean and Japanese Seas. Part I. Podophthalmia. With an Appendix by Capt. H. C. St. John. *Proc. zool. Soc. Lond.*, p. 18-61, pl. 1-3.
- , 1879c. — Crustacea. The Collections from Rodriguez. *In* : An account of the Petrological, Botanical and Zoological Collections made in Kerguelen's Land and Rodriguez during the transit of Venus Expeditions, carried out by order of Her Majesty's Government in the Years 1874-75. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, vol. 168, p. 485-496, (pl. 1).
- , 1879d. — On the Classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha, with a Synopsis of the Families, Subfamilies, and Genera. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 14, p. 634-673, pl. 12-13.
- , 1886. — Report on the Brachyura collected by H.M.S. « Challenger » during the years 1873-76. *In* : Report Scient. Res. Voyage H.M.S. « Challenger », Zoology, Part 49, vol. 17. London, Edinburgh and Dublin, I + 362 p., 29 pl.
- MILLER, D. C., 1961. — The Feeding Mechanism of Fiddler Crabs, with Ecological Considerations of Feeding Adaptations. *Zoologica, N.Y.*, vol. 46, p. 89-100, fig. 1, pl. 1.
- MILNE, L. J., et M. J. MILNE, 1946. — Notes on the behavior of the Ghost Crab. *Am. Nat.*, vol. 80, n° 792, p. 362-380, fig. 1-5.
- MILNE EDWARDS, A., 1860. — Histoire des Crustacés Podophthalmaires fossiles. Tome 1. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 4^e sér., vol. 14, p. 129-293 [1-162], pl. 1-10.
- , 1861. — Histoire des Crustacés Podophthalmaires fossiles. Paris, Victor Masson et fils, tome 1, v-162 p., pl. 1-10.

- , 1862. — Faune carcinologique de l'île de la Réunion. *In* : L. MAILLARD, Notes sur l'île de la Réunion, Annexe F, p. 1-16, pl. 17-19.
- , 1862-1865. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 4^e sér., vol. 18, 1862, p. 31-85, pl. 1-10. — 4^e sér., vol. 20, 1863, p. 273-324, pl. 5-12. — 5^e sér., vol. 1, 1864, p. 31-88, pl. 3-9. — 5^e sér., vol. 3, 1865, p. 297-351, pl. 5-13.
- , 1865a. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 5^e sér., vol. 3, p. 297-351, pl. 5-13.
- , 1865b. — Études zoologiques sur les Crustacés récents de la famille des Cancériens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, 1^{re} sér., vol. 1, p. 177-308, pl. 11-19.
- , 1867. — Descriptions de quelques espèces nouvelles de Crustacés Brachyures. *Annls Soc. ent. Fr.*, 4^e sér. vol. 7, p. 263-288.
- , 1968a. — Observations sur la faune carcinologique des îles du Cap-Vert. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, vol. 4, p. 49-68, pl. 16-18.
- , 1868b. — Description de quelques Crustacés nouveaux provenant des voyages de M. Alfred Grandidier à Zanzibar et à Madagascar. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, vol. 4, p. 69-92, pl. 19-21.
- , 1969a. — Description d'un Nouveau genre de Crustacé Cancérien. *Annls Soc. ent. Fr.*, 4^e sér., vol. 9, p. 167-169, pl. 8.
- , 1969b. — Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés provenant du voyage de M. A. Bouvier aux îles du Cap Vert. *Rev. Mag. Zool.*, 2^e sér., vol. 21, p. 350-355, 374-378, 409-412 [1-13].
- , 1873. — Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie. Deuxième Partie. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat., Paris*, vol. 9, p. 155-332, pl. 4-18.
- , 1873-1881. — Études sur les Xiphosures et les Crustacés de la région mexicaine. *In* : Miss. scient. au Mexique et dans l'Amér. Centr., Rech. Zool. Faune Amér. Centr. et Mexique, part 5, vol. 1. Paris, Imprimerie Nationale, p. 1-368, pl. 1-61. [Pour les dates de publication, cf. Th. MONOD, 1956, p. 642].
- , 1878a. — Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés provenant du voyage aux îles du Cap-Vert de MM. Bouvier et de Cessac. *Bull. Soc. philomath. Paris*, 7^e sér., vol. 2, p. 225-232 [6-13].
- , 1878b. — Mémoire sur les Crustacés Décapodes du genre Dynamène. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 6^e sér., vol. 8, art. 3, p. 1-11, pl. 12-14.
- , et E.-L. BOUVIER, 1902. — Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), in the Caribbean Sea (1878-79), and along the Atlantic Coast of the United States (1880), by the U.S. Coast Survey Steamer « Blake ». XXXIX. Les Dromiacés et Oxytomes. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, vol. 27, n° 1, p. 1-127, pl. 1-25.
- MILNE EDWARDS, H., 1834-1837. — Histoire naturelle des Crustacés, Paris. I, 1834, xxxv + 468 p. — II, 1837, 532 p. Atlas.
- , 1844. — Article : Crustacés. *In* : Ch. D'ORBIGNY, Dictionnaire universel d'Histoire naturelle, vol. 4, p. 380 et suivantes.
- , 1851. — Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes, et sur la morphologie de ces animaux. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, 3^e sér., vol. 16, p. 221-291 [1-71], pl. 8-11.
- , et H. LUCAS, 1842-1844. — *In* : A. D'ORBIGNY, Voyage dans l'Amérique méridionale dans le cours des années 1826-1833. Vol. 6, pt 1, p. 1-39 ; Atlas, vol. 9, pl. 1-17. Paris. [Pour les dates de publication des diverses parties voir SHERBORN et GRIFFIN, 1934, *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, vol. 13, n° 73, p. 132].
- MIYAKE, S., 1939. — Notes on Crustacea Brachyura collected by Professor Teiso Esaki's Micronesia Expeditions 1937-1938. Part I. Part II : A Check List of Micronesian Brachyura. Part III. Table showing the distribution of Micronesian Brachyura. *Rec. oceanogr. Wks Jap.*, vol. 10, n° 2, p. 168-197, fig. 1-13 ; p. 198-247, pl. 12-17 [1-6], 1 tabl.
- MONOD, Th., 1928. — Les Calappa de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, vol. 8, n° 4-6, p. 109-127, 13 fig.
- , 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mém. IFAN*, n° 45, p. 1-674, fig. 1-884, tabl. 1-10.
- , et Ph. CALS, 1971. — Glossaire carcinologique. Document n° 1. Première liste de termes. 68 p. (ronéo-typé).
- , et Ph. CALS, sous presse. — Glossaire carcinologique. Document n° 2. Définitions des termes généraux et varia.

- MORITA, T., 1974. — On mating behavior of *Eriocheir japonica* de Haan. *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 6, p. 31-47, fig. 1-5, pl. 4-5. (En japonais avec un résumé en anglais).
- MOUCHET, S., 1931. — Spermatophores des Crustacés Décapodes Anomoures et Brachyours et castration parasitaire chez quelques Pagures. Paris, thèse, 203 p., 152 fig., 6 pl.
- MURAOKA, K., 1963. — On the Secondary Sexual Characters of the Post-larval Stages of a Shore Crab, *Plagusia dentipes* de Haan. *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 1, p. 54-65, fig. 1-2, pl. 6-10. (En japonais).
- , 1965. — On the Post-larval Stage of *Plagusia depressa tuberculata* Lamarck (Grapsidae). *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 2, p. 83-90, fig. 1, pl. 10-11. (En japonais avec un résumé en anglais).
- , 1967. — On the post-larval stages of *Percnon planissimum* (Herbst), Grapsidae. *Researches on Crustacea, Tokyo*, n° 3, p. 61-67, fig. 1-2, pl. 7, tabl. 1. (En japonais avec un résumé en anglais).
- , 1971. — On the Post-Larval Stage of Three Species of the Shore Crab, Grapsidae. *Bull. Kanagawa Prefect. Mus.*, vol. 1, n° 4, p. 8-17, fig. 1-3, pl. 7-9, tabl. 1.
- NAIDU, R. B., 1954. — A note on the courtship in the sand crab (*Philyra scabriuscula* (Fabricius)). *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, vol. 52, p. 640-641.
- NAUCK, E., 1880. Das Kaugerüst der Brachyuren (mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten, Z.T. von C. Semper). *Z. wiss. Zool.*, vol. 34, p. 1-69, fig. 1-2, pl. 1.
- NEEDHAM, A. E., 1950. — The form transformation of the abdomen of the female pea-crab *Pinnotheres pisum* Leach. *Proc. R. Soc.*, sér. B, n° 886, vol. 137, p. 115-136.
- NELSON, G. J., 1974. — Darwin-Hennig Classification : A Reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.*, vol. 23, n° 3, p. 452-458.
- NIHAYAMA, H., 1959. — A comparative study of the chromosomes in Decapods, Isopods and Amphipods, with some remarks on cytotaxonomy and sex-determination in the Crustacea. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, vol. 7, n° 1-2, p. 1-60, 14 pl.
- NISHIMURA, S., 1967. — Male first pleopods of the majid brachyurans *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) and *C. japonicus* Rathbun from the Japan Sea. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, vol. 15, n° 3, p. 165-171, fig. 1-10, tabl. 1-2.
- , et R. MIZUSAWA, 1969. — On the possible natural interbreeding between *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) and *C. japonicus* Rathbun (Crustacea : Decapoda), a preliminary report. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, vol. 17, n° 3, p. 193-208, fig. 1-8, pl. 7-8.
- NISHIOKA, R. S., 1959. — A comparative histology of the male reproductive system of three portunid crabs. Ms. Thesis, Univ. Hawaii, 70 p. (Non consulté).
- NOBILI, G., 1907. — Ricerche sui Crostacei della Polinesia. Decapodi, Stomatopodi, Anisopodi e Isopodi. *Memorie R. Accad. Sci. Torino*, 2^e sér., vol. 57, p. 351-430, pl. 1-3.
- ODHNER, T., 1925. — Monographierte Gattungen der Krabbenfamilie Xanthidae. I. *Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterhSamh. Handl.*, 4^e sér., vol. 29, n° 1 (Meddel. från Göteborgs Mus. Zool., Avd. 37), p. 1-92, fig. 1-7, pl. 1-5.
- ORTMANN, A., 1892. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums... V.Theil. Die Abtheilungen Hippidea, Dromiidea und Oxystomata. *Zool. Jb.*, vol. 6, p. 532-588, pl. 26.
- , 1893a. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VI.Theil. Abtheilung : Brachyura (*Brachyura genuina* Boas). I. Unterabtheilung : Majoidea und Cancroidea, 1. Section Portuninea. *Zool. Jb.*, vol. 7, p. 23-88, pl. 3.
- , 1893b. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VII.Theil. Abtheilung : Brachyura (*Brachyura genuina* Boas) II. Unterabtheilung : Cancroidea, 2. Section : Cancrinea, 1. Gruppe : Cyclometopa. *Zool. Jb.*, vol. 7, p. 441-495, pl. 17.
- , 1894a. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. VIII.Theil. Abtheilung : Brachyura (*Brachyura genuina* Boas) III. Unterabtheilung : Cancroidea, 2. Section : Cancrinea, 2. Gruppe : Catometopa. *Zool. Jb.*, vol. 8, p. 683-772, pl. 23.
- , 1894b. — Decapoden. In : R. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. *Denskschr. med.-naturw. Ges. Jena*, vol. 8, p. 1-80, pl. 1-3.
- , 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zool. Jb.*, vol. 9, p. 409-453.
- , 1901. — Crustacea. In : A. GERSTAECKER et A. E. ORTMANN, Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden, vol. 5, pt 2 : Malacostraca. Leipzig, p. I-VIII, 1-1319, pl. 1-128.

- OSHIMA, S., 1938. — Biological and fishery research in Japanese blue crab (*Portunus trituberculatus*) (Miers). *J. imp. Fish. exp. Stn, Tokyo*, vol. 9, p. 208-212.
- PARENZAN, P., 1931. — Osservazioni biologiche sull' *Ocypoda ceratophthalma* Fabr. *Atti Ist. veneto Sci.*, vol. 90, n° 9/10, 1930 (1931), p. 1001-1008, pl. 14-16.
- PEARCE, J. B., 1964. — On reproduction in *Pinnotheres maculatus* (Decapoda : Pinnotheridae). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, vol. 127, n° 2, p. 384.
- PEARSON, J., 1908. — Cancer. *L.M.B.C. Mem. typ. Br. mar. Pl. anim.*, n° 16, p. 1-209, fig. 1-13, pl. 1-13.
- PÉREZ, C., 1928a. — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax chez les Décapodes Brachyures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 186, p. 461-463.
- , 1928b. — Évolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 186, p. 648-650.
- , 1929a. — Caractères sexuels chez un crabe *Oxyrhynque* (*Macropodia rostrata* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 188, p. 91-93 [1-3].
- , 1929b. — Différences sexuelles dans l'ornementation et dans le système pigmentaire chez un Crabe *Oxyrhynque* (*Macropodia rostrata* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, vol. 188, p. 271-272.
- , 1929c. — Sur quelques caractères sexuels des Crustacés Décapodes. *X^e Congr. intern. Zool.*, vol. 10 (1927, Budapest), 2^e partie, p. 1142-1146.
- , 1933a. — Caractères différentiels des sexes chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 113, p. 866-868, fig. n. num.
- , 1933b. — Action de la Sacculine sur les caractères sexuels extérieurs de *Pachygrapsus marmoratus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 113, p. 1027-1029, fig. n. num.
- , 1936. — Sur la terminologie de la croissance relative. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, vol. 123, p. 1058-1059.
- PETERS, D. S., et W. F. GUTMANN, 1971. — Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions — Reihen. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, vol. 9, p. 237-263.
- , A. PANNING et N. SCHNACHENBER, 1933. — Die chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards) in Deutschland. *Zool. Anz.*, vol. 104, Suppl., VIII + 180 p.
- PICHOD-VIALE, D., 1966. — L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes. *Vie et Milieu*, sér. A : *Biol. mar.*, vol. 17, n° 3A, p. 1235-1271, fig. 1-11, photos 1-4.
- PIKE, R. B., et D. I. WILLIAMSON, 1960. — Larvae of Decapod Crustacea of the families Dromiidae and Homolidae from the Bay of Naples. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, vol. 31, n° 3, p. 553-563, fig. 1-2.
- PRETZMANN, G., 1962. — Die mediterranen und vorderasiatischen Süßwasserkrabben (Potamoniden). *Annln naturh. Mus. Wien*, vol. 65, p. 205-240, 3 fig., pl. 1-6, 1 carte.
- , 1972. — Die Pseudothelphusidae (Crustacea Brachyura). *Zoologica, N.Y.*, n° 120, 182 p., 31 fig., 732 fig. h.t.
- , 1973. — Grundlagen und Ergebnisse der Systematik der Pseudothelphusidae. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, vol. 11, n° 3, p. 196-218, fig. 1-31.
- , 1974. — Zur Systematik der Pseudothelphusidae (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, vol. 27, pt 3, p. 294-302.
- PYLE, E., et E. CRONIN, 1950. — The general anatomy of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Chesapeake Biol. Lab. Solomon Isl., Md.*, publ. n° 87, p. 1-38, fig. 1-19.
- RATHBUN, M. J., 1906. — The Brachyura and Macrura of the Hawaiian Islands. *Bull. U.S. Fish Commn*, vol. 23, 1903 (1906), pt 3, p. 827-930, I-VIII, fig. 1-79, pl. 3-24.
- , 1910. — Brachyura. V. In : The Danish Exped. to Siam 1899-1900. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, sér. 7, vol. 5, n° 4, p. 301-367, 44 fig., pl. 1-2, 1 carte.
- , 1918. — The Grapsoid Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, n° 97, p. I-XXII, 1-461, fig. 1-172, pl. 1-161.
- , 1925. — The Spider Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, n° 129, p. xx-613, fig. 1-153, pl. 1-283.
- , 1929. — A new crab from the Eocene of Florida. *Proc. U. S. natn. Mus.*, vol. 75, n° 2786, art. 15, p. 1-4, pl. 1-3.
- , 1930. — The Cancroid Crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, n° 152, xvi + 609 p., 85 fig., 230 pl.
- , 1932. — Preliminary descriptions of new species of Japanese crabs. *Proc. biol. Soc. Wash.*, vol. 45, p. 29-38.