

An Dr. R. B. Manning RSM
sieur honore
Dant et B. Richer
de Forges

Affinités entre les Hymenosomatidae MacLeay, 1838 et les Inachoididae Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda, Brachyura)

Danièle GUINOT

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Bertrand RICHER DE FORGES

ORSTOM, B.P. A5, Nouméa (Nouvelle-Calédonie)

RÉSUMÉ

Les auteurs font l'hypothèse que des relations de parenté unissent les Hymenosomatidae MacLeay, 1838, et les Inachoididae Dana, 1851, ce qui redonne vigueur à l'idée ancienne que les « *false spider crabs* » sont plus proches des Majoidea que de tout autre groupe. La famille des Hymenosomatidae (qui compose à elle seule la superfamille des Hymenosomatoidea et dont la position systématique demeure controversée) renferme plus de quatre-vingt-dix espèces réparties en seize genres. Certaines structures sont plus spécialement étudiées, notamment l'abdomen, jamais composé de plus de cinq segments, suite à la formation d'un pléotelson. Les plaques intercalaires de l'abdomen mâle, parfois mobiles, sont homologuées à des uropodes vestigiaux. Il est déduit que les fossettes de l'appareil bouton-pression brachyourien pourraient être les rudiments des uropodes. Avec leur orifice génital mâle coxo-sternal, les Hymenosomatidae seraient des Heterotremata très avancés, et non des Thoracotremata. La famille des Inachoididae Dana, exclusivement américaine, présente de nombreuses apomorphies, notamment l'existence de connexions morphologiques intéressantes certaines parties fondamentales du squelette, avec insertion de la carapace dans une gouttière de sertissage et formation de deux piliers verticaux qui marquent la soudure du squelette avec la carapace. Certains points de la classification proposée par Guinot (1977, 1978) sont modifiés. Sont admises dans les Heterotremata, les familles suivantes, à orifice sexuel mâle coxal ou coxo-sternal : Inachoididae, Hymenosomatidae, Goneplacidae, Hexapodidae, Pinnotheridae, Cryptochiridae. Seules quatre familles restent incorporées aux Thoracotremata : Grapsidae, Ocypodidae, Mictyridae et Gecarcinidae

MOTS CLÉS

Hymenosomatoidea,
Hymenosomatidae,
Majoidea,
Inachoididae,
Heterotremata,
pléotelson,
uropodes,
accrochage de l'abdomen,
bouton-pression,
orifice génital mâle coxo-sternal,
squelette,
pleurites,
phylogénie.

ABSTRACT

The first part of the present paper concerns the family Hymenosomatidae MacLeay, 1838, the only group of the superfamily Hymenosomatoidea MacLeay, 1838, which includes more than ninety species in sixteen genera. The systematic position of this group has varied considerably according to different authors and remains controversial. The crabs in question are strongly differentiated and present a unique combination of characters within the Brachyura. Their ecological preferences are extremely varied: they are found in both the open sea and brackish zones, as well as in freshwater, where their success is due to surprising modifications, such as strict oviparity in certain species.

After an historical summary, the analysis of the numerous particularities of the Hymenosomatidae attests to the extreme morphological diversity encountered in structures as fundamental as those of the male and female pleopods, the rostrum and proepistome, and the closure of the buccal frame. Certain structures are studied in detail: the abdomen, which is never composed of more than five segments (plus the telson), following the constant fusion of the telson with segment 6 (at least), and the formation of a pleotelson; the thoracic sternum, which is considerably enlarged at the level of sternites 4-8 and whose sutures 4/5-7/8 (all completely divided) are confined laterally; and the pterygostomial apertures. The intercalary plates of the male abdomen, which are sometimes mobile in the primitive genera of Hymenosomatidae, are homologous with vestigial uropods. It is deduced that the fossae of the press-button mechanism, involved in the fastening of the abdomen and always belonging to pleomere 6, are themselves the rudiments of uropods. The character states of the male genital orifice are studied, this structure being regarded as coxo-sternal. The Hymenosomatidae are therefore interpreted as highly advanced Heterotremata and not Thoracotremata. Comparisons are made with other known groups in this context: Ethusinae (Dorippidae), certain Leucosiidae and Goneplacidae.

The constant presence of a furrow encircling the dorsal surface of the carapace, here termed the hymenosomian groove, is considered to be an autapomorphy and leads to questions regarding the limits of the carapace and its relations with the skeleton, notably with the pleurites. If the very unusual characters of the endophragmal skeleton of Hymenosomatidae, particularly dealt with in the case of *Odiomaris*, are present in all genera (as we believe), the monophyly of the group would rest equally on this concordance. The dorso-ventral bipartition of the skeletal system into two equal parts, above and below the junction plate, and the parallel arrangement of the phragmata in the antero-posterior plane from one end of the thorax to the other, ending in a regular, symmetrical partition, are rarely encountered in other Brachyura (autapomorphy). The absence of skeletal phragmata in the median part of the thoracic sternum (except for the sella turcica) allows the sternal wall to be strongly excavated in the female and even to reach the level of the carapacial wall. This explains the formation of an incubation pocket within the cephalothorax of certain species, in which the eggs develop directly into the first stages.

The different states of certain homologous characters (localization of the urinary opening; position of the male genital orifice; reduction in the number of segments of the abdomen in males and females) have been resolved into transformation series. Some preliminary remarks are made on the phylogene-

tic relationships of various genera of Hymenosomatidae. The larval development of the Hymenosomatidae is discussed, being always abbreviated (no more than three zoeal stages) or direct (freshwater forms), with the absence of a true megalopa stage. This places them apart from all other Brachyura.

The second part briefly deals with the morphological characteristics of a family of Majoidea, the Inachoididae Dana, 1851 (type genus *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842), with emphasis on the apomorphies. The Inachoididae are primarily characterized by the existence of morphological connections concerning certain fundamental parts of the skeleton, notably: pleurites almost horizontal; latero-external parts of pleurites extending beyond each side of carapace; insertion of the carapace into the setting gutter, marking the separation between the covered, internal part of the pleurites and their uncovered latero-external part, which is calcified and ornamented in the same way as the dorsal face of the carapace; integration of the first segment of the abdomen with the cephalothorax; absence of a true branchiostegite; endophragmal skeleton with both a dorso-ventral partition and a lateral compartment as in the Hymenosomatidae, but with the additional formation of vertical pillars in the anterior region, which mark the fusion of the skeleton (*i.e.* pleurites) with the internal surface of the carapace, that is an exceptional disposition in Brachyura.

The Hymenosomatidae and Inachoididae are hypothesized to be closely related, giving renewed force to the old idea that the "false spider crabs" are closer to the Majoidea than to any other group. The Hymenosomatidae may represent a derived, highly specialized group relative to the Inachoididae. The differences with the Inachidae emend. (type genus *Inachus* Weber, 1795) are discussed.

In conclusion, certain points of the classification proposed by Guinot (1977, 1978) are modified concerning the various members of the Heterotremata-Thoracotremata assemblage. In addition to the Hymenosomatidae, several families must be transferred to the Heterotremata, namely: Inachoididae, Goneplacidae, Hexapodidae, Pinnotheridae and Cryptochiridae, all having a coxo-sternal male sexual orifice. The only four families remaining within the Thoracotremata are the Grapsidae, Ocypodidae, Mictyridae and Gecarcinidae.

KEY WORDS

Hymenosomatoidea,
Hymenosomatidae,
Majoidea,
Inachoididae,
Heterotremata,
pleotelson,
uropods,
locking mechanism
of the abdomen,
coxo-sternal male genital orifice,
skeleton,
pleurites,
phylogeny.

INTRODUCTION

La famille des Hymenosomatidae MacLeay, 1838 est une famille de crabes hautement différenciés, dénommés « crown crabs » ou « false spider crabs », et qui présentent un certain nombre de caractères uniques chez les Brachyours. Sa position systématique, qui a considérablement varié selon les auteurs, est toujours controversée. La plupart des espèces, cryptiques, sont très petites, certaines, comme par exemple *Halicarcinus keijibabai* (Takeda *et* Miyake, 1971), mesurant moins de 2 mm de largeur céphalothoracique. Avec les Cryptochiridae, ils sont parmi les plus petits des Brachyours (pas

plus de 26 mm pour les espèces les plus grandes), la maturité sexuelle pouvant être atteinte vers 1,7 mm, par exemple chez *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie, 1982) ou chez le mâle adulte d'*Halicarcinus orientalis* Sakai, 1932 (Chuang & Ng 1994). À noter, en outre, que la fécondation peut avoir lieu très précocement, avant la mue de puberté, chez la femelle comme chez le mâle (Lucas 1980 : 211), phénomène rare chez les Brachyours, et que les femelles sont très fréquemment ovigères (*ibid.* : 216).

La famille est représentée par plus de quatre-vingt-dix espèces (liste, *cf.* Ng & Chuang 1996 : 6-7, tabl. 1), et de nombreuses autres restent à décrire. Les espèces sont réparties en seize genres,

nombreuses particularités des Hymenosomatidae. Nous montrons que leur orifice génital mâle, en fait coxo-sternal, conduit à les exclure des Thoracotremata et à les considérer comme des Heterotremata très avancées. Dans la deuxième partie, nous présentons brièvement les caractéristiques morphologiques de la famille américaine de Majoidea peu reconnue des Inachoididae, en soulignant leurs apomorphies. Puis, après avoir mis en évidence les synapomorphies des deux familles, Hymenosomatidae et Inachoididae, nous tentons d'évaluer leur degré de similitude, afin de déceler les liens de parenté qui les unissent. Nous émettons l'hypothèse que les Hymenosomatidae pourraient représenter, par rapport aux Inachoididae, une branche dérivée et très spécialisée. Les différences par rapport aux Inachidae emend. (genre-type : *Inachus* Weber, 1795) sont ensuite évoquées. Nous sommes enfin amenés à modifier certains points de la classification proposée par Guinot (1977, 1978) en ce qui concerne les divers membres de l'assemblage Heterotremata-Thoracotremata.

Comme il ne s'agit pas d'une révision systématique, nous nous sommes fondés non seulement sur la collection de référence du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), mais aussi, lorsque les taxons n'y étaient pas représentés, sur les données de la littérature.

Les abréviations P1-P5 sont utilisées pour désigner les péréiopodes 1 à 5, P1 pour les chélipèdes, P2-P5 pour les pattes ambulatoires, Mxp1-Mxp3 pour les trois paires de maxillipèdes, Pl pour les pléopodes : Pl1 et Pl2 pour les deux premiers pléopodes sexuels mâles, Pl 6 pour le pléopode 6 de la mégalope.

Famille HYMENOSOMATIDAE MacLeay, 1838

HISTORIQUE

Les Hymenosomatidae MacLeay, 1838 ont été primitivement rangés parmi les Catométopes, c'est-à-dire parmi les Brachyoures à orifices mâles sternaux, et considérés comme de vrais sternitères. Mais ils ont aussi été fréquemment placés au voisinage des Majidae (plus précisément des Inachinae), en raison de l'apparence de « spider

crabs » que leur confèrent une carapace souvent triangulaire, des pattes allongées et grêles, parfois un rostre, et encore d'autres traits qui seront passés plus loin en revue. C'est pourquoi Hymenosomatidae et Majidae ont longtemps composé, avec les Parthenopidae, le vaste groupe des Oxyrhyncha MacLeay, 1838. En réalité, peu de familles de Brachyoures ont connu de tels changements d'attribution et suscité autant d'interrogations sur leurs affinités. La raison en est que les auteurs n'ont cessé de pencher pour l'une ou l'autre hypothèse, selon qu'ils accordaient plus d'importance à la localisation manifestement sternale des orifices mâles (les Hymenosomatidae sont alors des Catométopes, par exemple proches des Pinnotheridae) qu'aux autres caractères (les Hymenosomatidae sont alors des Cyclométopes, proches des Majidae). La réponse à la question : quelle est exactement la disposition des orifices mâles ? devrait permettre de résoudre ce dilemme.

En décrivant le genre *Hymenosoma*, Desmarest (1825 : 163) le range dans une section où l'abdomen est composé de cinq segments chez le mâle et de quatre articles chez la femelle, section qu'il rattache aux Triangulaires Latreille, 1803. H. Milne Edwards (1837 : 28, 29, 33, 35) place le genre *Hymenosoma* Desmarest dans les Catométopes au sein de la tribu des Pinnothériens, en raison de l'emplacement des orifices génitaux mâles sur le sternum, « au lieu d'être situés comme d'ordinaire sur l'article basilaire des pattes postérieures ». Mais, en établissant le genre *Elamena*, dont il n'a pu vérifier la disposition mâle, ce même auteur fait remarquer ses ressemblances avec les « Inachoidiens ». MacLeay (1838 : 68) ne maintient pas *Hymenosoma* dans les « triangular crabs » de Latreille (1803) (qui, pour une part, deviennent les *Inachina* MacLeay) et crée la famille des Hymenosomidae qu'il attribue aux Pinnotherina, mais il remarque (*ibid.* : 55) « from the *Pinnotherina* we return to the *Inachina* by means of *Elamene* ».

De Haan (1839 : 75) attribue l'espèce *Ocypode* (*Elamene*) *unguiformis* aux Majacea. Lors de la création du genre *Haliscarcinus*, White (1846 : 178) le situe dans les Mictyridae. En établissant le genre *Hymenicus*, Dana (1851b : 253 ; 1852 :

chiffre peu élevé étant donné la diversité morphologique rencontrée en ce qui concerne des structures aussi fondamentales que les pléopodes sexuels mâles, l'abdomen mâle et femelle, la présence ou non de rostre et de proépistome, ou la fermeture du cadre buccal. Bon nombre d'espèces ne sont connues que de leur localité-type, et d'autres ne le sont que par quelques signalements. Une révision remarquable des Hymenosomatidae d'Australie, avec une synthèse des connaissances sur la famille, a été faite par Lucas (1980), auteur qui nous servira de référence constante au cours de cette note, tout comme la révision des Hymenosomatidae du Sud-Est Asiatique par Ng & Chuang (1996) qui apporte de multiples nouvelles informations.

Les Hymenosomatidae sont, pour la plupart, des habitants des régions tropicales, subtropicales et tempérées, depuis la mer Rouge jusqu'à l'Afrique du Sud et la Nouvelle-Zélande (Lucas 1980 : 228). Le genre *Halicarcinus* White, 1846 s'étend jusque dans les îles subantarctiques et la région subantarctique du continent américain (Richer de Forges 1977). L'espèce *Neorhynchoplax kemp* (Chopra et Das, 1930) a été introduite dans le canal de Panama (Abele 1972). La famille comporte des représentants aussi bien marins qu'euryhalins, franchement limniques et même complètement adaptés à la vie cavernicole. On rencontre *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775) en pleine mer jusqu'à 500 m de profondeur en Terre de Feu, *H. tongi* Melrose, 1975, à 494 m en Nouvelle-Zélande, *Elamena truncata* (Stimpson, 1858) sur le récif, *Neorhynchoplax aspinifera* (Lucas, 1980) dans la mangrove, de nombreuses espèces dans les eaux saumâtres à des taux de salinité divers, comme *Neorhynchoplax kemp* à la confluence du Tigre et de l'Euphrate. D'autres espèces sont installées dans les eaux douces permanentes, comme *Amarinus lacustris* (Chilton, 1882) dans les lacs de Nouvelle-Zélande et les torrents d'Australie méridionale, ou *Amarinus angelicus* (Holthuis, 1968) dans des marécages de Papouasie-Nouvelle-Guinée à 1600 m d'altitude. *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, 1991 est un troglobie aveugle, confiné dans les grottes d'un réseau souterrain en Indonésie. Certaines espèces supportent de brusques et

importantes variations de salinité, telle *Hymenosoma orbiculare* Desmarest, 1825, espèce euryhaline trouvée en mer à 80 m de profondeur, mais aussi dans les estuaires et dans les lacs d'eau douce (ce qui laisse toutefois supposer que plusieurs formes pourraient être mélangées sous le même nom). Cette vaste tolérance, liée à une extrême adaptabilité, est l'une des premières originalités des Hymenosomatidae. Peu d'exemples d'une telle plasticité existent chez d'autres groupes de Crustacés, et, à notre connaissance, peu de familles de Brachyours offrent une diversité écologique aussi grande. Certes, la famille essentiellement marine des Grapsidae, avec des représentants dulçaquicoles, terrestres, épigés (voire montagnards), hypogés, et même une espèce phytohelme (Guinot 1994), a ses membres non marins qui conservent un faciès général similaire à celui des formes marines et qui sont donc bien identifiables (à l'inverse des Crabes complètement adaptés aux eaux douces, Potamidae et autres, qui n'ont dans la mer ni représentants actuels ni parents reconnaissables). À notre connaissance, la famille des Hymenosomatidae n'a jamais été fractionnée, alors que, sur des critères non pas écologiques mais morphologiques, les Grapsidae sont subdivisés en quatre sous-familles (ou Grapsoidea divisés en quatre familles).

Parmi les Majidae, le taxon Inachoidinae Dana, 1851 (genre-type : *Inachoides* H. Milne Edwards et Lucas, 1842) n'a pratiquement jamais été adopté par les carcinologistes. Drach & Guinot (1983 ; cf. aussi Guinot 1984) ont réhabilité ce groupement, en l'élevant au rang de famille Inachoididae, et y ont inclus divers genres américains (nord- et sud-américains) de Majoidea classiquement attribués aux Inachinae (pour la plupart) ou aux Pisinæ (*Leurocyclus* Rathbun, 1897). Seul Melo (1996) reconnaît un groupement Inachoidinae aux côtés des cinq autres sous-familles de Majidae généralement reconnues. Selon nous, deux sous-familles autrefois distinguées, Salaciinae Dana, 1851 et Collodinae Stimpson, 1871, et qui n'ont pas non plus été admises par les auteurs, sont synonymes du taxon Inachoidinae.

Dans la présente note, nous passons en revue les

379, 384) crée pour celui-ci, ainsi que pour *Hymenosoma* et *Halicarcinus*, le vocable Hymenicinae, sous-famille des Pinnotheridae. Ce nom et ce placement seront repris par Targioni Tozzetti (1877 : 169). H. Milne Edwards (1852 : 103, 187) préfère isoler une tribu spéciale, les Hymenosominae, « qui établit, à certains égards, le passage entre les Ocyподiens ordinaires et les Homoliens », mais il en rappelle les ressemblances avec les Inachides. Pour Stimpson (1858 : 109), les Hymenosomidae forment une famille, incluse dans les Ocyподoidea, au voisinage des Pinnotheridae. Haswell (1882 : 114) range les Hymenicinae dans les Pinnotheridae. De même, Miers (1886 : 275) rattache la sous-famille des Hymenosominae aux Catometopa (ou Ocyподiidea) et, plus précisément, à la famille des Pinnotheridae. Cette démarche sera adoptée par Hodgson (1902), Hutton (1904) et Baker (1906), qui n'attribuent pas un statut familial ou sous-familial aux Hymenosomatidae et incluent tout simplement les genres étudiés dans les Pinnothériens.

Pour Ortmann (1893 : 30), la localisation sternale des orifice mâles, rencontrée par ailleurs chez les Leucosiidae, n'est pas essentielle, et il attribue ses Hymenosomidae non aux Catométopes de H. Milne Edwards mais aux *Majoidea typica* (à leur sommet, « *an die Spitze der Majoidea typica* »), en les opposant aux Inachidae. Ortmann (1896 : 416, 441, 442) assigne sept familles aux *Majoidea*, avec la mention que les Hymenosomatidae y représentent peut-être un « groupe aberrant ». Alcock (1900 : 280, 285, 291, 385) sépare sa famille des Hymenosomidae des Pinnotheridae mais, suivant H. Milne Edwards, il la laisse dans les Catometopa.

C'est Stebbing (1905) qui corrige l'appellation Hymenosomidae en Hymenosomatidae (voir aussi Code International de Nomenclature Zoologique 1964 : 129).

Faisant bien remarquer que l'emplacement sternal des ouvertures mâles est contrebalancée par une série de caractères d'Oxyrhyncha, plus spécialement de Majidae, Tesch (1918 : 3) ne tranche pas. Gordon (1940 : 60) et, plus tard, Stevcic (1974 : 247) soulignent le profond désaccord des carcinologistes face à l'énigme que posent les Hymenosomatidae.

Généralement, depuis le début du siècle, la plupart des auteurs pencheront pour le rapprochement des Hymenosomatidae avec les Majidae, dans les Oxyrhyncha : Borradaile (1903 : 682, 684 ; 1907 : 480), Calman (1909 : 316), Rathbun (1925 : 9, 561), Hale (1927 : 115), Sakai (1938 : 193, 194 ; 1976 : 145), Stephensen (1945 : 96, 217), Barnard (1950 : 11, 67), Monod (1956 : 466, 467), Balss (1957 : 1618, 1632), Garth (1958 : 29, 30), Balss & Gruner (1961 : 1815, 1819), Kim (1973 : 506), Manning & Holthuis (1981 : 251), Abele & Felgenhauer (1982 : 321), Abele (1983 : xxiii), Dai & Yang (1991 : 114), Tirmizi & Kazmi (1991 : 110).

L'attribution des Hymenosomatidae aux Majidae typiques a été remise en question par Richer de Forges (1977 : 72) en raison de la position apparemment sternale des orifices génitaux mâles. Pour la même raison ils sont rattachés aux Thoracotremata par Guinot (1977 : 1050 ; 1978 : 284 ; 1979a), mais élevés au rang de superfamille, Hymenosomatoidea, en raison de leurs très nombreuses apomorphies. Stevcic & Gore (1981 : 11) rejettent les Oxyrhyncha comme groupe naturel et éloignent les Hymenosomatoidea des Majidae pour les rapprocher des Crabes catométopes. McLay (1988), qui donne des informations détaillées sur les nombreuses formes de Nouvelle-Zélande, les attribue aux Thoracotremata, tout comme Schram (1986 : 308) qui, dans sa classification des Crustacés, conserve aux Hymenosomatidae le rang de famille. En revanche, Bowman & Abele (1982 : 84) retiennent la superfamille Hymenosomatoidea au sein de la section Oxyrhyncha.

Ni Melrose (1975) dans sa revue détaillée des Hymenosomatidae de Nouvelle-Zélande, ni Lucas (1980 : 152) dans sa révision des Hymenosomatidae d'Australie ne formulent d'hypothèses quant à la phylogénie de la famille. Pas davantage Lucas & Davie (1982), Ng (1988 ; 1991), Chuang & Ng (1991), Ng & Chuang (1996), Ng & Richer de Forges (1996), Davie & Richer de Forges (1996).

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

Revue non exhaustive des principales caractéristiques morphologiques des Hymenosomatidae.

Sur les flancs de la carapace, extérieurement à la « rainure hyménosomienne » prend place une zone plus ou moins large, variant de rectiligne à renflée, soit inerme, soit munie d'une ou de plusieurs dents (*Neorhynchoplax dentata* Ng, 1995), soit surmontée d'une forte crête se projetant dorsalement [*Neorhynchoplax introversa* (Kemp, 1917) ; cf. Lucas 1980 : 161]. Dans les cas où le corps est épaissi latéralement au-delà de la rainure, par exemple chez *Halicarcinus whitei* (Miers 1876), Melrose (1975 : 73) parle de « true rim » et de « false rim ».

À la dissection, nous avons observé, par exemple chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Fig. 1B), que la partie dorsale de la carapace limitée intérieurement par la « rainure hyménosomienne » se sépare très facilement et d'un seul bloc, comme un couvercle. Après suppression de cette partie dorsale, la « rainure hyménosomienne » est encore longée du côté interne par un petit rebord membraneux ; extérieurement demeure en place un reste de squelette externe, à cuticule ornementée, qui parvient jusqu'aux coxae des péréiopodes. Après leur mise à nu, les pleurites apparaissent globalement horizontaux : vers l'avant, ils sont seulement un peu en contrebas et vers l'arrière ils remontent doucement, de sorte que les pleurites correspondant à P4 et surtout à P5 affleurent au niveau de la rainure (Fig. 2C, E).

Les Hymenosomatidae sont immédiatement reconnaissables aux sillons particuliers (Fig. 1A) qui subdivisent la face dorsale de la carapace (Lucas 1980 : 154) et qui n'ont pas d'équivalent chez les autres Brachyoures. Mais ces sillons sont variables par leur nombre, leur disposition, leur implantation plus ou moins profonde. Ils peuvent être très développés, circonscrivant des aires multiples sur la face dorsale (*Odiomaris* spp., *Hymenicoides* spp., *Elaménopsis* spp.), ou réduits et incomplets (*Elamena sundaica* Ng et Chuang, 1996 ; *Halicarcinus* spp.), voire absents (*E. mendosa* Chuang et Ng, 1991 ; *Elamena magna* Ng et Chuang, 1996).

En général, la diagnose des Hymenosomatidae indique l'absence de soies en crochet analogues à celles qui caractérisent nombre de Majidae (Lucas 1980 : 151). Mais de telles soies incurvées et plumeuses pourraient exister chez de rares

espèces (Melrose 1975 : 7). Ng & Chuang (1996 : 17) signalent par exemple leur existence dans le genre *Crustaenia* Ng et Chuang, 1996, chez *C. palawanensis* (Serène, 1971). Bien que, selon les auteurs, les Hymenosomatidae ne se décorent pas eux-mêmes, des particules de sable, des algues ou divers petits organismes peuvent être retenus sur la carapace et servir de camouflage. Melrose (1975 : 7) indique que des algues peuvent être portées par les pattes postérieures, à la manière du comportement des Dromies.

Rostre

Le rostre est soit absent (*Hymenicoides* Kemp, 1917 ; *Cancrocaeca* Ng, 1991), soit formé d'une seule avancée, tronquée, arrondie ou triangulaire, soit divisé en trois lobes ou épines qui, selon les espèces, sont de longueur variable et peuvent être ou non soudées par leur base (Fig. 3A-E).

Épistome

L'épistome (Fig. 3A-E) est généralement très développé, en largeur et parfois aussi en hauteur (*Trigonoplax*, cf. Gordon 1940, fig. 1e), mais il peut être aussi très réduit, voire absent (Lucas 1980 : 168, tabl. 1). Dans le genre *Hymenosoma* Desmarest, 1825 l'épistome est très réduit chez *H. depressa* Jacquinet, absent chez *H. orbiculare* Desmarest (Fig. 3B) et *H. hodgkini* Lucas.

Orbites et yeux

Les orbites sont absentes ou très incomplètes. Les yeux sont exposés, libres sous le front, faiblement rétractiles. L'œil, c'est-à-dire tout le pédoncule oculaire, et même l'orbite en tant que telle ont complètement disparu dans le genre cavernicole *Cancrocaeca* Ng.

Antennules

Les fossettes antennulaires sont peu délimitées, peu profondes. Les antennules sont complètement ou plus ou moins exposées en vue dorsale (Fig. 3A-E).

Antennes

Il n'y a pas de fossettes antennaires et les antennes sont étendues vers l'avant. Le segment basal est soudé à l'épistome, de sorte que l'article urinaire est souvent noyé au sein de celui-ci

Corps

Le corps est de très petite taille, très peu épais, souvent aplati dorso-ventralement, parfois presque lamelleux, la forme variant de circulaire-subrectangulaire-polygonale à triangulaire. La cuticule est généralement très mince, faiblement calcifiée, d'où un crabe extrêmement léger, parfois transparent, seules les mandibules paraissent fortement chitinisées. Le branchiostégite, parfois vertical (Lucas & Davie 1982 : 414), est en général très diminué, ce qui réduit la capacité de la chambre branchiale et le nombre des branchies.

Carapace

La face dorsale est plate, parfois en creux, par exemple chez *Micas falcipes* Ng et Richer de Forges, 1996. La surface est généralement

lisse, non tuberculée, sauf exceptionnellement comme par exemple chez *Neorhynchoplax tuberculata* (Chopra et Das, 1930).

Une caractéristique essentielle (autapomorphie) des Hymenosomatidae est la présence d'un sillon très net qui encercle toute la face dorsale de la carapace, sauf parfois au niveau du rostre. Nous donnerons à ce sillon le nom de « rainure hyménosomienne » (Fig. 1A).

Les Hymenosomatidae se départagent en deux grandes catégories selon que ce sillon est entier sur son pourtour ou interrompu au niveau du front. Soit la face dorsale est séparée du rostre par le sillon (très nombreux cas), soit il y a continuité entre le rostre et la face dorsale de la carapace (par exemple chez le genre *Trigonoplax* H. Milne Edwards, 1853 ; *Elamena* spp.).

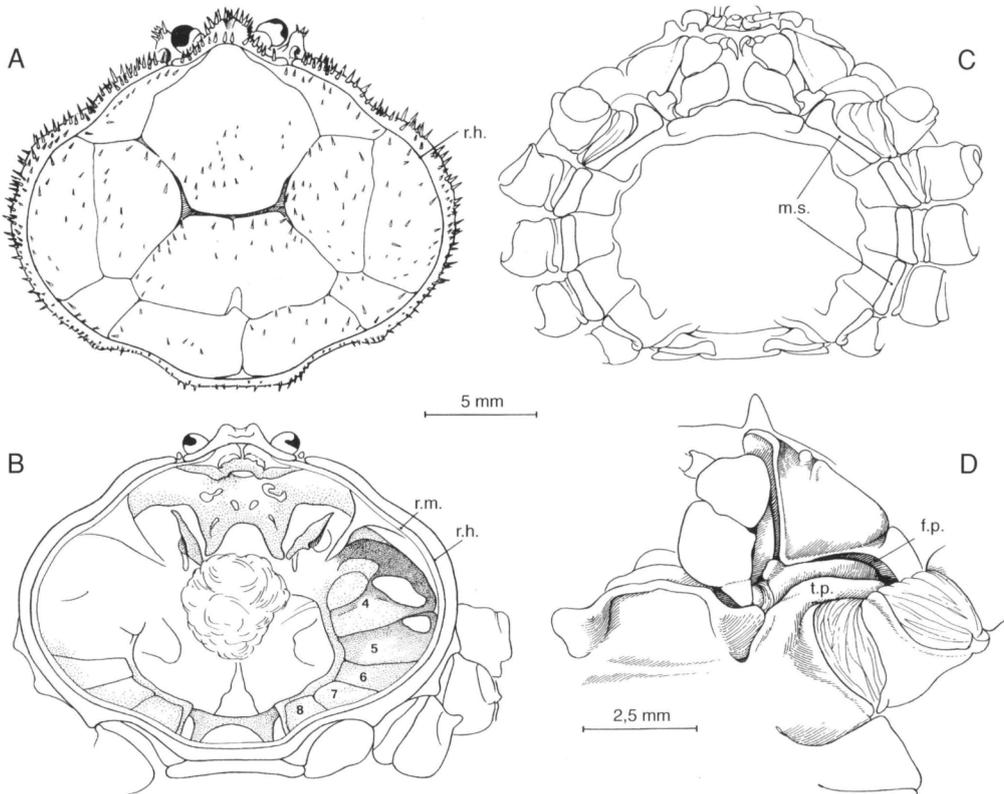


FIG. 1. — Hymenosomatidae. **A-C**, *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards) : **A**, carapace, face dorsale ; **B**, *idem*, après enlèvement (à droite) de la partie délimitée intérieurement par la rainure hyménosomienne ; **C**, ♀, face ventrale, sans l'abdomen. **D**, *Amarinus* sp., région ptérygostomienne et Mxp3 (pilosité non représentée). **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **m.s.**, muraille sternale ; **r.h.**, rainure hyménosomienne ; **r.m.**, rebord membraneux de la carapace ; **t.p.**, trabécule sterno-ptérygostomienne ; **4-8**, pleurites 4 à 8.

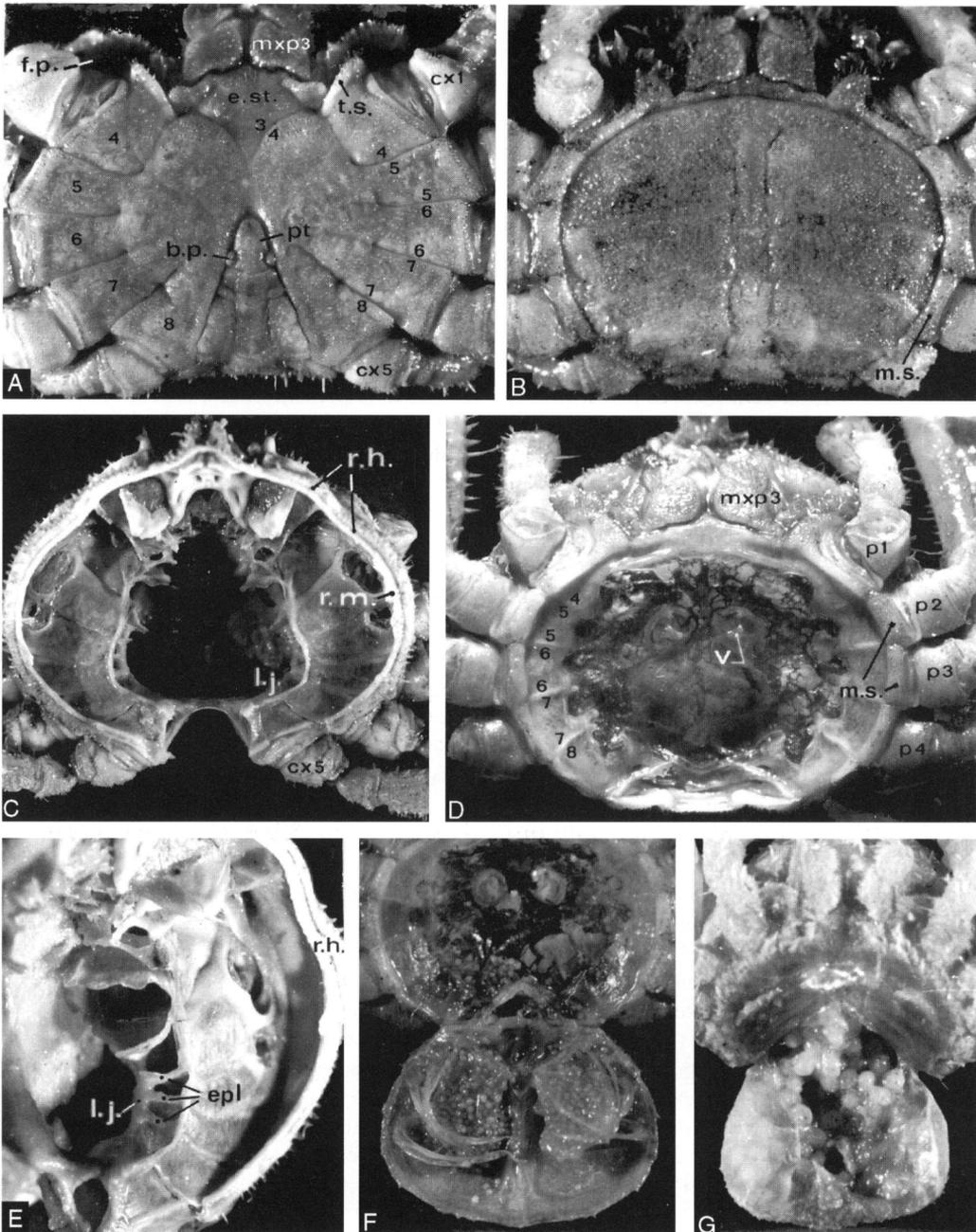


FIG. 2. — Hymenosomatidae. **A-F**, *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards) : **A**, ♂, face ventrale ; **B**, ♀, face ventrale ; **C**, région pleurale, après enlèvement de la face dorsale de la carapace ; **D**, ♀, face ventrale sans l'abdomen ; **E**, région pleurale à un plus fort grossissement et en vue oblique ; **F**, ♀ ovigère avec ses très gros œufs enveloppés dans un repli membraneux ; **G**, *Neorhynchoplax* sp., ♀ ovigère avec ses très gros œufs. **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx1**, **cx5**, coxa de P1, de P5 ; **epl**, endopleurites ; **e.st.**, écusson sternal (sternites 1-3) ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **l.j.**, lame de jonction ; **mxp3**, maxillipèdes externes ; **m.s.**, muraille sternale ; **p1-p4**, périopodes P1-P4 ; **pt**, pléotelson (segment 6 + telson) ; **r.h.**, rainure hyménosomienne ; **r.m.**, rebord membraneux de la carapace ; **t.s.**, trabécule sterno-ptérygostomienne ; **v.**, vulves ; **4-8**, sternites thoraciques 4-8 ; **3/4-7/8**, sutures sternales thoraciques 3/4 à 7/8.

(Fig. 3C-E), devenant parfois difficile à discerner chez les formes à épistome allongé comme *Trigonoplax* (Gordon 1940, fig. 1e). Font exception les espèces à épistome réduit ou absent, chez lesquelles l'orifice urinaire est situé à la base du segment basal antennaire (Lucas 1980 : 168), telles que *Hymenosoma depressa* Jacquinet, 1853 (épistome très réduit) (Fig. 3B) ou *Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 3A).

Cadre buccal

Il est délimité ou non par une crête (Fig. 3A-E). Une crête forte existe chez *Hymenicoides* Kemp, 1917, où, cependant, les Mxp3 sont pédiformes.

Ptérygostome

Le ptérygostome est réuni au sternum thoracique : en avant de la coxa des chélicèdes, le dernier sternite 4 s'allonge latéralement en une avancée (trabécule sterno-ptérygostomienne) qui vient se réunir au rebord ptérygostomien (Figs 1D, 2A). L'orifice de Milne Edwards (cf. *infra*) est, de ce fait, isolé de la cavité arthrodiale du chélicède.

Orifices de Milne Edwards ou orifices afférents (H. Milne Edwards 1834 : 252)

Puisque le bord ptérygostomien est réuni au sternum thoracique, les orifices de Milne Edwards occupent, non pas la base des chélicèdes, mais une fente ovalaire du ptérygostome (Figs 1D, 2A, 3A-E). Les fentes ptérygostomiennes sont incurvées et très vastes, s'avancent en avant de la coxa des chélicèdes ; elles sont frangées de longues soies qui serviront de filtre. La fente, remplie par la coxa et par l'épipodite très développé des Mxp3, est généralement largement ouverte. Cependant, dans le genre *Trigonoplax* (non examiné), l'orifice de Milne Edwards serait en partie fermé par suite de la fusion latéro-distale des bords de la fente (Lucas 1980 : 154, fig. 5F).

Mxp3

Comme d'autres structures du corps chez les Hymenosomatidae, les maxillipèdes externes (Fig. 3A-E) montrent une grande variété de formes. Ils varient d'allongés-étroits-couvrant une faible partie du cadre buccal (Mxp3 pédiformes à subpédiformes) à courts-larges-couvrant

plus ou moins complètement le cadre buccal (Mxp3 operculiformes). L'ischion et le mérus ont donc des proportions différentes selon les genres ; le palpe peut être développé, parfois avec un très long dactyle comme dans le genre *Hymenicoides* (Fig. 1A), ou au contraire se réduire. L'exopodite porte un flagelle plus ou moins développé, orienté de façon variable, parfois complètement dirigé vers l'avant (*Hymenosoma*, Fig. 1B).

Plastron sternal

Au niveau des sternites 1-3 (la suture sternale 3/4 est souvent présente), le plastron sternal forme un écusson, qui s'avance plus ou moins profondément entre les Mxp3. Chez les genres primitifs, par exemple *Cancrocaeca* et *Hymenicoides*, il est très étroit et avancé ; chez *Odiomaris* (Figs 1D, 2A) il est encore prononcé ; ailleurs il se réduit. Chez tous les Hymenosomatidae, le sternum thoracique est considérablement élargi au niveau des sternites 4-8. Souvent très courtes, les sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8 sont séparées par un large espace, donc complètement interrompues (Fig. 2A). Le confinement des sutures aux parties latérales du plastron, lequel apparaît indivis dans la partie médiane, correspond à l'absence de phragmes squelettiques dans toute la région centrale du sternum thoracique (Figs 2C, E, 6F). Antérieurement aux chélicèdes, il y a jonction du plastron sternal au bord ptérygostomien (trabécule sterno-ptérygostomienne) et donc clôture (sauf rares exceptions) de l'orifice de Milne Edwards (Figs 1D, 2A).

Chez le mâle, le plastron est entaillé par une cavité sterno-abdominale généralement très réduite en longueur, parfois peu excavée (*Cancrocaeca*), plus souvent étroite et profonde (Figs 2A, 6A). Au contraire, chez la femelle (Figs 1C, 2B, D, F, G), c'est la plus grande partie du sternum qui se creuse pour former une cavité incubatrice, parfois avec des dispositifs particuliers (cf. *infra*).

Chez les Hymenosomatidae, les crochets de l'appareil bouton-pression se situent dans une partie indivise du sternum thoracique. Lorsque la cavité sterno-abdominale est très courte, comme chez *Odiomaris pilosus* (Fig. 6A), il sont placés postérieurement, ce qui n'indique pas leur appar-

tenance au sternite 5. Selon leur emplacement sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, parfois sur une paroi très inclinée, leur intégration

au métamère 5 est plus ou moins évidente (Guinot 1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8, pl. 23, fig. 6).

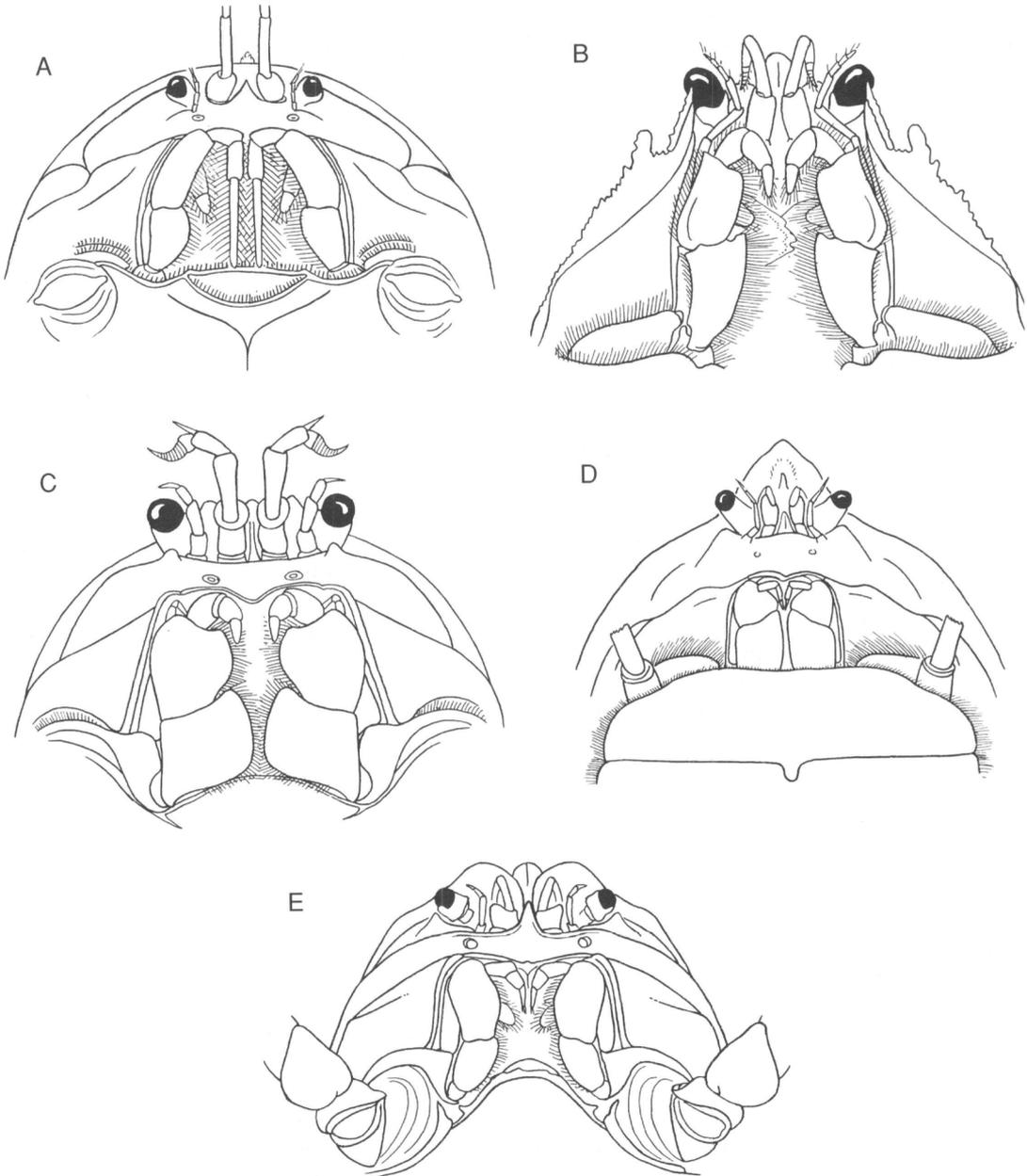


FIG. 3. — Mxp3 et fente ptérygostomienne chez les Hymenosomatidae. **A**, *Hymenicoides carteri* Kemp ; **B**, *Hymenosoma orbiculare* Desmarest ; **C**, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) ; **D**, *Elamena xavieri* Kemp ; **E**, *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp). (D'après Kemp 1917, respectivement figs 16, 1, 2, 25, 7).

Abdomen mâle

Chez tous les représentants connus de la famille des Hymenosomatidae, l'abdomen mâle (Fig. 2A), comme l'abdomen femelle (Fig. 2B), possède un nombre d'éléments qui n'est pas supérieur à six. Les carcinologistes ont diversement interprété le plan de base de l'abdomen :

1. Six segments originaux et telson « normal », avec une fusion segmentaire affectant les pléomères précédents.
2. Six segments au total, le telson étant plus ou moins implicitement assimilé au segment 6.
3. Par suite d'une constante soudure terminale (segment 6 soudé au telson), abdomen composé de six éléments maximum, avec, souvent en plus, des fusions affectant divers autres pléomères.

C'est pourquoi, dans la littérature, la numérotation des segments n'est pas uniforme pour une même espèce, avec non-homologie entre les segments dits fusionnés. L'interprétation formulée ici, qui correspond à la troisième hypothèse, se fonde en partie sur nos propres observations, mais aussi sur les données des auteurs ayant eu à leur disposition de nombreuses espèces. Nous avons reproduit les dessins de divers carcinologistes, notamment Lucas (1980) et Ng & Chuang (1996), avec la réserve qu'il est parfois difficile d'identifier les pléomères fusionnés, surtout chez des formes de très petite taille et peu calcifiées, et que toute interprétation est sujette à caution.

Guinot (1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8) a déjà tenté d'apporter des preuves à l'appui de l'hypothèse (déjà envisagée par Targioni Tozzetti 1877 : 181 ; Lucas 1980) selon laquelle le segment abdominal 6 est réuni au telson chez les Hymenosomatidae. Ce dernier élément du corps est ici assimilé à un pléotelson (segment 6 + telson). Même si l'emplacement d'une telle fusion est inhabituel chez les Crabes, la soudure du segment abdominal 6 avec le telson nous apparaît aujourd'hui avec une pleine évidence. Réalisée chez tous les représentants de la famille, à la morphologie par ailleurs très diverse et aux préférences écologiques extrêmement différentes, la fusion constante des deux derniers éléments de l'abdomen aboutissant à la formation d'un pléotelson apparaît comme une

synapomorphie majeure dans la famille des Hymenosomatidae. Une nouvelle nomenclature des parties de l'abdomen permettra d'éviter toute confusion pour leur désignation.

La formation d'un pléotelson est un processus rencontré parfois chez les Crustacés. Rappelons que le segment originel 7 a disparu chez presque tous les Malacostracés et que le telson n'a pas valeur de métamère. Chez certains Malacostracés (par exemple *Astacus* Pallas 1772, où l'on distingue en effet deux zones dans l'élément terminal), Gruner (1993) dénomme pléotelson « simple » le résultat de la fusion du pléomère 7 et du telson, les uropodes formant avec le pléotelson un éventail caudal. On peut se demander si le telson très allongé, qui constitue l'état plésiomorphe chez les Crabes (Homolodromiidae par exemple), ne correspondrait pas au segment originel 7 soudé au telson et disparu partout ailleurs (Guinot 1995). Néanmoins, aucune trace discernable de deux éléments ou de suture n'existe, contrairement à *Astacus*.

À ce pléotelson peuvent se rattacher d'autres pléomères, jusqu'à aboutir finalement à la fusion de tous les pléomères abdominaux en un pléotelson unique (Isopodes, Tanaïdacs).

Chez les Brachyoures, l'abdomen mâle est dans la plupart des cas nettement segmenté, mais le segment originel 7 a toujours complètement disparu, d'où un abdomen typiquement composé de 6 segments + le telson. Quand il y a des fusions, elles intéressent le plus souvent les pléomères 3-4, parfois 3-5. Même dans les rares groupes de Crabes où l'on peut constater la réunion du segment 6 et du telson, il n'est jamais fait mention de pléotelson. Pourtant, un pléotelson « simple » (ici, chez les Crabes, il s'agit de la réunion du segment 6 et du telson) caractérise presque tous les Majoidea de la famille des Inachidae et tous les Inachoididae (cf. *infra*).

Un pléotelson avancé existe, parmi les Podotremata, chez certains Cyclodorippoidea ainsi que, parmi les Heterotremata, chez divers genres et espèces de Pinnotheridae (cf. *infra*).

La tendance à la réduction du nombre de segments abdominaux se manifeste dans les deux sexes chez divers Cyclodorippoidea. On observe, en plus des cas de pléotelson « simple » (telson soudé au seul segment 6), des cas de pléotelson

auquel se fusionne le segment 5, par exemple chez le mâle de *Ketamia handoki* Tavares, 1993 (cf. Fig. 5J), ou de *Lonchodactylus messingi* Tavares et Lemaitre, 1996. Chez la femelle cyclo-dorippoïdienne, le pléotelson peut être long (*Xeinostoma eucheir* Stebbing) ou former une large calotte semi-elliptique (*Cyclodorippe antennaria* A. Milne Edwards, 1880, cf. Tavares 1992, fig. 2C, E).

Chez les Pinnotheridae, l'abdomen mâle comprend, en arrière du telson, soit les six segments de base, soit un nombre plus réduit. Dans la révision du genre *Fabia* Dana, 1851, Campos (1996 : 1160, 1165, 1173) note que le genre se caractérise chez le mâle par « two or more fused abdominal somites ». Chez *F. subquadrata* Dana, 1851, seuls les segments 2-4 sont fusionnés et il n'y a pas de pléotelson. En revanche, chez *F. emiliai* (Melo, 1971) et *F. carvachoi* Campos, 1996 (Fig. 5K), la soudure du segment 6 au telson aboutit à la formation d'un pléotelson simple. Un pléotelson plus avancé, par soudure des segments 5-6 au telson mais avec sutures de démarcation encore décelables, est présenté par *F. tellinae* Cobb, 1973 (Fig. 5L).

Parmi les Brachyours, c'est dans la famille des Hymenosomatidae que se rencontrent les cas les plus extrêmes de réduction segmentaire de l'abdomen.

Chez les Hymenosomatidae, les arguments en faveur de l'hypothèse « segment 6 soudé au telson » sont les suivants :

1. Trace de la fusion du segment abdominal 6 et du telson. Une trace de suture entre ces deux éléments originels a été très rarement mentionnée dans la littérature, mais cependant quelques espèces présentent cette condition plésiomorphe. Une légère trace de la fusion se rencontre chez *Haliscarcinus whitei* (Miers, 1876), figurée par Melrose (1975 : 74, fig. 33D) qui signale « a remnant of the suture cutting off the seventh segment » (Fig. 4A). Entre le segment 6 et le telson, une faible trace se distingue sur l'abdomen d'un individu mâle immature d'*Halimena aotearoa* Melrose (1975, fig. 54I). Ces cas semblent exceptionnels et l'on peut dire que, chez l'ensemble des Hymenosomatidae, toute trace de la liaison

segmentaire entre le dernier segment et le telson a disparu.

Il existe des cas de pléotelson composé de plus d'un pléomère, par exemple quand le pléomère 5 se fusionne au segment 6 et s'intègre au pléotelson. Chez *Elamena globosa* Chuang et Ng, 1991 (cf. Ng & Chuang 1996, fig. 8D), une trace de suture serait encore visible entre le segment 5 et le pléotelson, indication d'une fusion des trois éléments terminaux de l'abdomen (Fig. 5A) (Ng comm. pers.). L'abdomen mâle d'*E. mendosa* Chuang et Ng, 1991, peut s'interpréter avec le pléomère 5 complètement soudé au pléotelson, sans liaison segmentaire visible (cf. *infra* et Fig. 5B).

Une fusion peut intéresser un nombre plus élevé de pléomères, le pléotelson se fusionnant par exemple avec l'unité composée des segments 3-5. La suture délimitant le pléotelson peut être encore distincte, par exemple chez *Neorhynchoplax minima* (Lucas et Davie, 1982) (Fig. 5H) et chez *N. thorsbornei* (Lucas et Davie, 1982 : 406) [corrigé en *thorsborneorum*, cf. Ng & Chuang 1996 : 19]. Dans leur nouveau genre *Crustaenia*, chez *C. palawanensis* (Serène, 1971), Ng & Chuang (1996 : 17, fig. 6H) signalent le cas similaire d'un abdomen mâle composé de trois éléments seulement, avec les pléomères 3-5 soudés au telson, ou plutôt (selon notre interprétation) au pléotelson : les traces de fusion sont à peine discernables (Fig. 5I) (à noter que chez la femelle de *Crustaenia*, ce sont les pléomères 2-5 qui sont fusionnés en une large calotte discoïde, Fig. 7D, cf. *infra*).

2. L'emplacement des pléopodes chez la femelle. Chez la plupart des Brachyours, le segment abdominal 1 est dépourvu de pléopodes tandis que les segments suivants 2-5 portent chacun une paire de pléopodes biramée, le segment 6 étant normalement dépourvu de pléopodes (pas d'uropodes). Chez les genres d'Hymenosomatidae à segments abdominaux non fusionnés, par exemple *Elamena vesca* Ng et Richer de Forges, 1996 (Fig. 7A), nous observons que la quatrième paire de pléopodes s'articule tout juste en arrière de l'élément terminal. Ce dernier doit donc être interprété comme résultant de la fusion du segment 6 avec le telson, et il y a bien un

pléotelson qui fait suite au segment 5.

Chez les genres d'Hymenosomatidae où, en plus du pléotelson, une coalescence intéresse d'autres segments abdominaux, la paire 5 de pléopodes ovifères vient s'articuler sur une large calotte indivise de l'abdomen, toujours en arrière du pléotelson, par exemple chez la femelle de *Micas minutus* Ng et Richer de Forges, 1996 et de *M. falcipes* Ng et Richer de Forges, 1996 (Fig. 7C).

3. L'emplacement des fossettes de l'appareil bouton-pression pour l'accrochage de l'abdomen. Guinot (1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8, pl. 23, fig. 6) a montré que, chez les Brachyours avec bouton-pression de type classique, la fossette appartient toujours au pléomère 6. Or, chez tous les Hymenosomatidae, la fossette abdominale qui correspond à la saillie sternale se trouve sur le tout dernier élément du pléon, dans sa partie basale (Figs 2A, 6B-D). Cette position atypique des fossettes ne peut s'expliquer que par la fusion du segment 6 et du telson. Un argument supplémentaire est fourni par la présence, chez le mâle, de plaques intercalaires en grande partie mobiles, par exemple dans le genre *Odiomaris* Ng et Richer de Forges, 1996, chez *O. pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Fig. 6B-E), ou chez *Amarinus angelicus* (Holthuis) (Fig. 4B). À la face interne, la plaque intercalaire porte une profonde fossette, bordée extérieurement par un fort bourrelet et rattachée au pléotelson par une membrane (Bouchard 1996). Ces plaques mobiles sont ici homologuées à la dernière paire de pléopodes, celle du pléomère 6, c'est-à-dire à des uropodes vestigiaux. Rappelons que, chez de nombreux Dromiidae, les uropodes sont impliqués dans le maintien de l'abdomen (McLay 1993).

On peut interpréter les diverses dispositions montrées par les Hymenosomatidae comme un modèle de la modification graduelle des plaques intercalaires mobiles en simples fossettes d'accrochage. L'emplacement est identique, la fonction similaire (cf. *infra*, plaques intercalaires ou uropodes). Dans la condition plésiomorphe, les uropodes sont représentées par des pièces encore mobiles (*Amarinus* spp., *Odiomaris* spp.) ou par des différenciations qui, sur la face dorsale de

l'abdomen mâle, se devinent à des expansions (pléotelson trilobé du genre *Hymenicoides* Kemp, cf. Fig. 4E) ou à des saillies parfois très marquées (Fig. 4C-D). Dans la condition apomorphe, les plaques intercalaires disparaissent en tant que telles et il ne reste que les fossettes visibles ventralement, toujours localisées à la base du pléotelson.

4. Un autre argument peut être tiré de la disposition larvaire. Lucas (1971) et Williamson (1982 : 57, 64) indiquent bien que le dernier somite abdominal et le telson des Hymenosomatidae (et aussi de certains Inachinae) sont soudés durant tous les stades larvaires, comme chez l'adulte, c'est-à-dire que le segment 6 n'est jamais différencié. Les grandes dimensions de ce « telson » à l'état larvaire de nombreux Hymenosomatidae laissent bien supposer qu'il s'agit d'un pléotelson. Ce dernier peut être extrêmement long et presque rectangulaire, par exemple chez *Halicarcinus* et *Hymenosoma* (Fig. 10A : *H. depressa* Jacquinet, 1853), ou plus court et avec deux avancées latérales, par exemple chez *Neohymenicus* et *Elamena* (Fig. 10B, *E. producta* Kirk, 1979) (Wear & Fielder 1985 : 38, 82, 83). Les ontogénéticiens insistent tous sur la réduction de la furca caudale chez les Hymenosomatidae, sur l'absence de pléopodes (même à l'état de « buds ») à tous les stades ou, au moins, aux stades zoés II et III, ainsi que sur la totale disparition à la fois des pléopodes et des uropodes dès les premiers stades jeunes crabes (cf. *infra*).

Chez les Hymenosomatidae, le nombre de segments abdominaux, qui varie beaucoup selon les genres, se réduit non seulement du fait de la réunion du segment 6 au telson mais aussi du fait de la fusion de divers autres pléomères. Voici, selon les genres, des exemples (liste non exhaustive) des modalités rencontrées pour l'abdomen mâle (le nombre total de segments abdominaux n'a pas toujours été représenté sur les figures).

Abdomen de six segments + telson. *Halicarcinus* White, 1846, *pro parte* : Fig. 4A, *H. whitei* (Miers, 1876), avec un vestige de la suture entre le segment 6 et le telson. *Halimena* Melrose, 1975 : chez un individu mâle

immature d'*H. aotearoa* Melrose (1975, fig. 54I), une trace de suture entre le segment 6 et le telson est visible.

Pléotelson + cinq segments. Cas de pléotelson « simple », *Amarinus* Lucas, 1980 : Fig. 4D, *A. lacustris* (Chilton, 1882) ; Fig. 4B, *A. angelicus*

(Holthuis, 1968) ; Fig. 4C, *A. lutarius* Lucas et Davie, 1982. Présence de plaques intercalaires.

Odiomaris Ng et Richer de Forges, 1996 : Fig. 6C, *O. pilosus* (A. Milne Edwards). Présence de plaques intercalaires.

Trigonoplax H. Milne Edwards, 1853 : Fig. 4F, *T. longirostris* McCulloch, 1908.

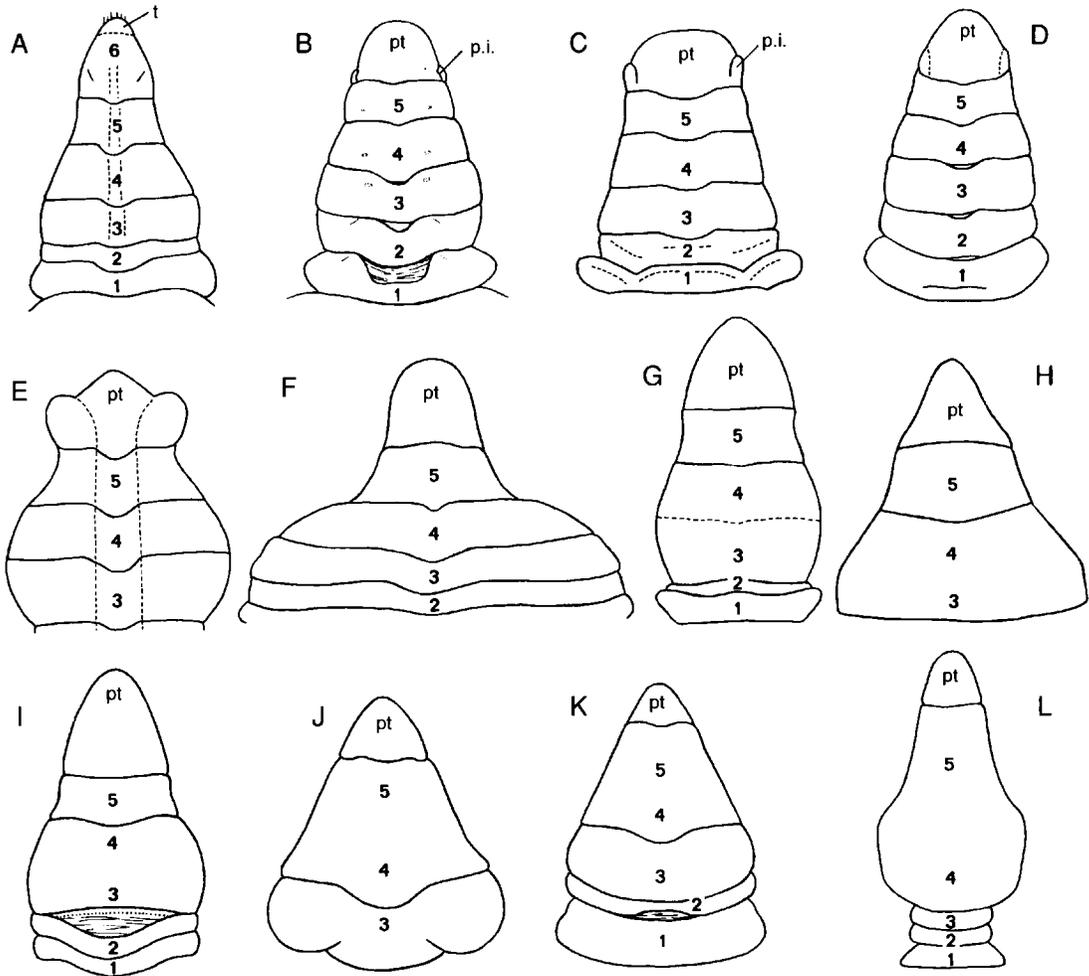


FIG. 4. — ♂, abdomen chez les Hymenosomatidae. A, six segments + telson (t), avec suture vestigiale (en pointillés) indiquant la fusion du segment 6 et du telson : *Halicarcinus whitei* (Miers) (d'après Melrose 1975 : 74, fig. 33D). B-D, cinq segments (1-5) + pléotelson (pt) muni de plaques intercalaires (p.i.), soit différenciées, soit seulement délimitées par une ligne de suture (en pointillés) : B, *Amarinus angelicus* (Holthuis) (d'après Holthuis 1968, fig. 1d) ; C, *A. lutarius* Lucas et Davie (d'après Lucas & Davie 1982, fig. 9e) ; D, *A. lacustris* (Chilton) (d'après Lucas 1980, fig. 7B) ; E, cinq segments (1-5) + pléotelson trilobé : *Hymenicooides carteri* Kemp (d'après Kemp 1917, fig. 21) ; F, cinq segments (1-5) + pléotelson : *T. longirostris* McCulloch (d'après Lucas 1980, fig. 8A). G-I, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 3-4 : G, *Halicarcinides nuytsi* (Hale) (d'après Lucas 1980, fig. 8C), avec suture encore visible (en pointillés) ; H, *Elamena vesca* Ng et Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 8E) ; I, *Micas falcipes* Ng et Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 4L). J-L, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 4-5 : *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards (J, d'après Ng & Chuang 1996, fig. 16C ; K, d'après Lucas 1980, fig. 8E) (pour l'interprétation, voir le texte) ; L, *Neorhynchoplax dentata* Ng (d'après Ng 1995, fig. 11).

Hymenicoides Kemp, 1917 : Fig. 4E, *H. carteri* Kemp, 1917. Pléotelson trilobé, sauf chez *H. naiyanetri* (Chuang et Ng, 1991), à l'origine placé dans un genre à part, *Limnopilos*, puis mis en synonymie avec *Hymenicoides* (Ng 1995).

Neohymenicus Lucas, 1980.

Cancrocaeca Ng, 1991.

Halicarcinus White, 1846, *pro parte*. Exception de *H. whitei*, cf. *supra*, et de *H. hondai* (Takeda et Miyake, 1971) où les segments 3-4 semblent fusionnés (cf. Lucas 1980 : 184).

Hymenosoma Desmarest, 1825 (sutures difficiles à distinguer et présence de plaques intercalaires chez *H. hodgkini* Lucas, 1980, cf. Lucas 1980 : 170, fig. 7I).

Elamena H. Milne Edwards, 1837, *pro parte* : *E. producta* Kirk, 1879, *E. momona* Melrose, 1975, *E. magna* Ng et Chuang, 1996.

Pléotelson + quatre segments distincts. Par fusion :

– des segments 3-4 : *Halicarcinides* Lucas, 1980 : Fig. 4G, *H. nuytsi* (Hale, 1927), la suture étant douteuse (cf. Lucas 1980 : 206, 207).

Elamena *pro parte* : Fig. 4H, *E. vesca* Ng et Richer de Forges, 1996 ; *E. cristatipes* Gravelly, 1927 (cf. Ng & Chuang 1996, fig. 7H) ; *E. sundaica* Ng et Chuang, 1996.

Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 5C, *N. mangalis* (Ng, 1988) (cf. Ng 1988 : 277, fig. 1E ; 1995 : 14 ; Ng & Chuang 1996, figs 24E, 25E), la suture entre les segments 4 et 5 pouvant devenir indiscernable chez les individus âgés, lesquels ont alors les segments 3-5 fusionnés (cf. *infra*).

Micas Ng et Richer de Forges, 1996 : Fig. 4I, *M. falcipes* Ng et Richer de Forges, 1996 ; *M. minutus* (A. Milne Edwards, 1873) (cf. Ng & Richer de Forges 1996, fig. 3D).

– des segments 4-5, sans suture marquée : *Elamenopsis* A. Milne Edwards, 1873 : Fig. 4J-K, *E. lineata* A. Milne Edwards, 1873 (cf. Lucas 1980, fig. 8E ; Ng & Chuang 1996, figs 15H, 16C), *E. comosa* Ng et Chuang, 1996.

Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 4L, *N. dentata* Ng, 1995 (cf. Ng 1995, fig. 1I ; Ng & Chuang 1996, fig. 22I).

– du segment 5 avec le pléotelson :

Fig. 5A, *Elamena globosa* Chuang et Ng, 1991, avec la suture qui peut être encore visible (Ng comm. pers.) ; Fig. 5B, *E. mendosa* Chuang et Ng, 1991, envisagé par Ng & Chuang (1996 : 29, 31, fig. 10H) comme ayant peut-être les segments 3 et 4 fusionnés, mais interprété ici comme ayant le segment 5 soudé au pléotelson sans suture visible (comme chez la femelle) ; à noter que chez les mâles les plus grands d'*E. mendosa*, une fusion peut, en plus, intéresser les somites 2 et 3.

Pléotelson + trois segments distincts. Par fusion des segments 3-5 : *Neorhynchoplax* Sakai, 1938, *pro parte* (nombreuses espèces) : Fig. 5D, *N. demeloi* (Kemp, 1917) ; Fig. 5F, *N. aspinifera* (Lucas, 1980) ; Fig. 5E, *N. introversa* (Kemp, 1917) ; Fig. 5G, *N. nasalalis* (Kemp, 1917) ; Fig. 5C, individus âgés de *N. mangalis* (Ng, 1988), où a disparu entre les segments 4 et 5 la suture visible chez les individus plus jeunes (cf. *supra*).

Abdomen composé de trois éléments au total.

Par fusion du pléotelson avec l'ensemble composé des segments 3-5, la suture entre le segment 5 et le pléotelson étant plus ou moins discernable (cas le plus avancé de pléotelson).

Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 5H, *N. minima* (Lucas et Davie, 1982), la suture entre les segments 3-5 soudés et le telson étant encore apparente ; *N. thorsborneorum* (Lucas et Davie, 1982 : 406).

Crustaenia Ng et Chuang (1996 : 17, fig. 6H) : Fig. 5I, *C. palawanensis* (Serène, 1971), l'abdomen mâle ayant les segments 3-5 soudés au pléotelson, avec des traces à peine visibles de l'ancienne suture.

Une trace de suture encore visible chez un immature peut disparaître chez l'adulte ou une trace de suture présente chez l'adulte peut disparaître chez un individu âgé. C'est avec précaution que l'on utilisera le nombre de segments abdominaux comme un caractère générique, compte tenu des divers degrés d'ankylose observés. À noter que, dans la reconstruction phylogénétique d'une quinzaine de genres de Majoidea à l'aide de caractères larvaires, Marques & Pohle (1996 : 10) font remarquer que la réduction de la segmenta-

tion ne s'est pas révélée comme constituant un caractère dérivé.

Il n'en demeure pas moins que les différentes dispositions de l'abdomen mâle rencontrées chez les

Hymenosomatidae permettent l'hypothèse d'un morphocline, avec les diverses étapes évolutives. L'état plésiomorphe est : aucun segment fusionné, à l'exception du segment 6 et du telson, donc

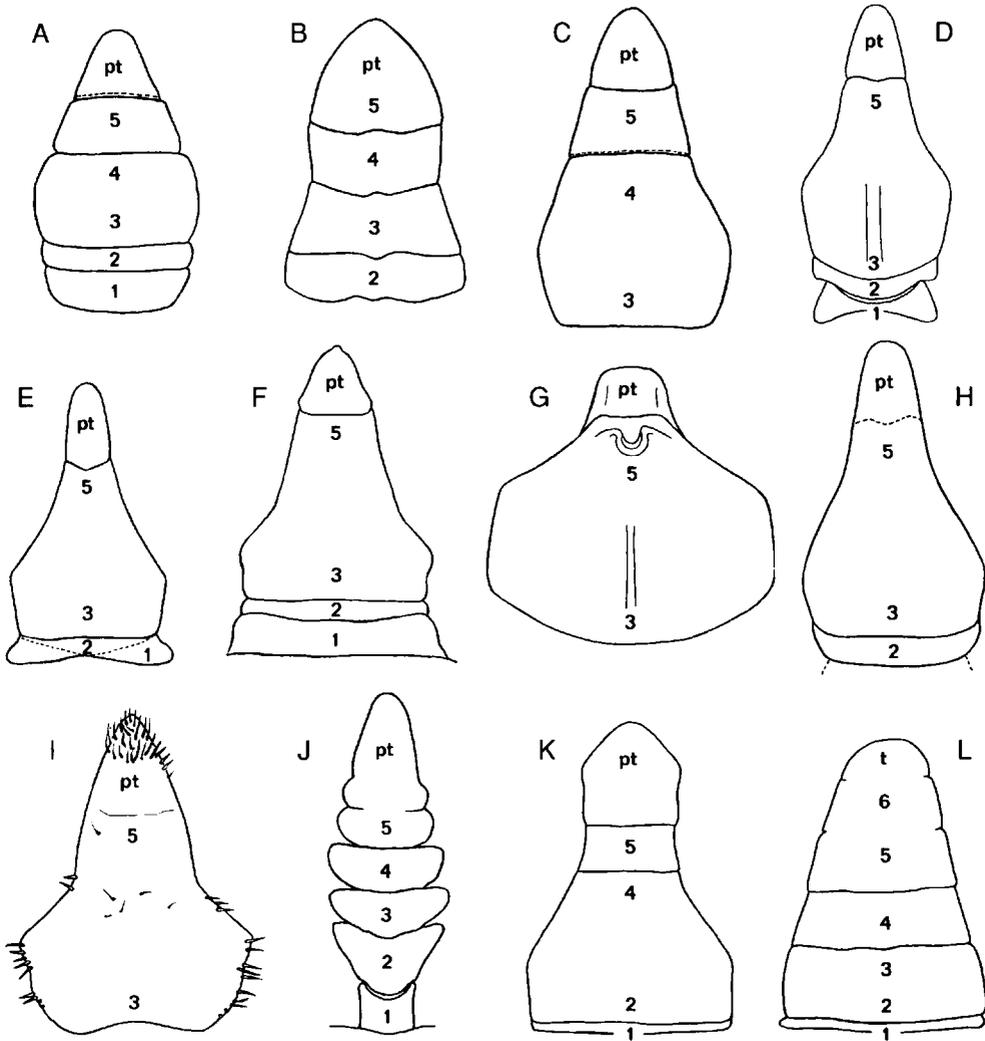


FIG. 5. — A-I : ♂, abdomen chez les Hymenosomatidae. A, B, quatre segments + pléotelson (pt), avec fusion du segment 5 avec le pléotelson : A, *Elamena globosa* Chuang et Ng, avec la suture encore visible (en pointillés) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 8D) ; B, *Elamena mendosa* Chuang et Ng (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 10H) (pour l'interprétation, voir le texte) ; C, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 3-4 : *Neorhynchoplax mangalis* (Ng), la suture entre les segments 4-5 pouvant disparaître chez les individus âgés (d'après Ng 1988, fig. 1E) ; D-G, trois segments distincts + pléotelson, avec fusion des segments 3-5 : D, *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 9) ; E, *N. introversus* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 11c) ; F, *N. aspinifera* (Lucas) (d'après Lucas 1980, fig. 8D) ; G, *N. nasalis* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 15) ; H-I, trois éléments au total, avec fusion du pléotelson avec les segments 3-5 : H, *Neorhynchoplax minima* (Lucas et Davie), avec la suture encore apparente (en pointillés) entre les segments 3-5 et le telson (modifié d'après Lucas & Davie 1982, fig. 2b) ; I, *Crustaenia palawanensis* (Serène) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 6H). J-L, par comparaison, pléotelson (pt) chez un Podotremata Cyclodorippoidea et chez deux Heterotremata de la famille des Pinnotheridae ; J, *Ketamia handokoi* Tavares (d'après Tavares 1993, fig. 17b) ; K, L, genre *Fabia* Dana : K, *F. carvachoi* Campos ; L, *F. tellinae* Cobb, avec l'indication des segments 5 et 6 et du telson (t) (d'après Campos 1996, respectivement figs 3D et 9D).

cinq segments + pléotelson. L'état apomorphe correspond à l'abdomen mâle composé de quatre éléments (trois éléments + pléotelson), voire de trois éléments seulement au total. Pour la soudure des segments abdominaux de l'abdomen chez la femelle, cf. *infra*.

Outre le nombre de ses composants, l'abdomen mâle varie également par sa forme générale. Chez de nombreux Hymenosomatidae, l'abdomen mâle forme une languette très courte, soit régulièrement ovulaire soit plus triangulaire, avec un rétrécissement marqué dans la moitié distale. Mais la largeur des segments peut s'amplifier fortement, aboutissant à des dispositions inhabituelles pour un abdomen mâle : par exemple, un abdomen dilaté chez *Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et très élargi chez *Trigonoplax longirostris* McCulloch, 1908 (Fig. 4F). Chez *Neorhynchoplax nasalis* (Kemp, 1917) (Fig. 5G), l'abdomen mâle offre une très vaste pièce composée des segments 3-5 fusionnés, qui ressemble à la cavité incubatrice d'une femelle.

Plaques intercalaires, uropodes et dispositif d'accrochage de l'abdomen

Il est important de noter la présence d'une paire de plaques intercalaires, situées à la base du pléotelson, sur l'abdomen mâle de quelques genres (*Odiomaris* Ng et Richer de Forges, 1996 ; *Amarinus* Lucas, 1980 ; *Halicarcinus* pro parte ; *Hymenosoma* Desmarest, 1825, *pro parte*). Ces pièces peuvent même être mobiles, par exemple chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Figs 2A, 6B-E) et chez *Amarinus angelicus* (Holthuis, 1968 : 115, où est signalé « a small movable segment attached to the base of the telson and the postero-lateral angle of the sixth somite ») (Fig. 4B). Il faudra vérifier si, chez ces espèces, de telles formations existent sur l'abdomen de la femelle immature.

C'est chez les genres primitifs, à abdomen toujours composé de segments non fusionnés (sauf le pléotelson), que l'on observe fréquemment à la base du pléotelson la présence de ces plaques intercalaires. Celles-ci sont, soit complètement séparées et en grande partie mobiles, soit différenciées mais immobiles, tantôt délimitées par une suture plus ou moins distincte (Lucas 1980, fig. 7) (Fig. 4C, D). Ou bien, comme chez

Hymenicoides Kemp, 1917, la forme trilobée du telson suggère l'emplacement des plaques intercalaires fusionnées au telson (Fig. 4E).

À propos d'*Amarinus angelicus*, Holthuis (1968 : 115-116) signale qu'il n'a jamais observé de telles formations chez les Brachyours à l'exception des Dromiidae (allusion aux uropodes), et il souhaite que l'on puisse vérifier si ce caractère est d'ordre générique. Chez *Hymenosoma hodgkini* Lucas, 1980, de « petites pièces intercalaires » sont apparentes (Lucas 1980 : 170, fig. 7I), alors que de telles structures ne se rencontrent pas chez les autres *Hymenosoma* (*H. orbiculare* Desmarest, 1825 et *H. depressa* Jacquinet, 1853), ce qui laisse un doute quant à la monophylie du genre *Hymenosoma*.

L'état plésiomorphe de l'abdomen encore composé de tous les segments distincts (sauf le 6 soudé au telson) s'accompagne ou non de la présence de plaques intercalaires. La transformation des plaques intercalaires mobiles en éléments immobiles puis indistincts illustre le passage vers l'apomorphie (pièces complètement disparues). Le telson trilobé d'*Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et d'*H. microrhynchus* Ng, 1995, aux segments abdominaux non fusionnés, représenterait un état intermédiaire. Pour Lucas (1980 : 197) « the trilobate telson results from contouring of its lateral region to provide cavities to receive the apices of the first pleopods ». Ng & Chuang (1996 : 50) suggèrent bien que le telson trilobé d'*Hymenicoides* n'est pas sans rapport avec les plaques intercalaires d'*Amarinus*, « this might suggest a common ancestral line ». Le genre cavernicole d'Indonésie *Cancrocaeca* Ng, 1991 (p. 61), selon Ng étroitement apparenté à *Amarinus* et, à notre avis, très primitif (cf. *infra*), possède des segments abdominaux tous articulés dans les deux sexes mais ne montre pas de pièces intercalaires visibles. Chez le seul petit mâle que nous avons observé, la cavité sterno-abdominale courte et large est remplie par les pléopodes sexuels 1 forts, torsadés (Fig. 9A). Les fossettes et les boutons d'accrochage correspondants sont difficiles à discerner, mais il semble bien que le dispositif bouton-pression fasse intervenir la base du pléotelson.

Lorsque les plaques intercalaires ont disparu en tant que telles, le même emplacement à la face