

FIG. 6. — *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards). **A-E**, ♂, appareil d'accrochage de l'abdomen : **A**, cavité sterno-abdominale sans l'abdomen ; **B**, abdomen, face ventrale ; **C**, *idem*, face dorsale, avec les plaques intercalaires mobiles qui portent les fossettes ; **D-E**, détail du pléotelson en microscopie électronique, à divers grossissements (photos J.-M. Bouchard) : **D**, vue d'ensemble du pléotelson ; **E**, gros plan de la plaque intercalaire mobile. **F**, squelette endophragmal en coupe sagittale (préparation S. Secretan, photographie D. Serrette). **b**, crochet de l'appareil bouton-pression ; **c**, carapace ; **f**, fossette de l'appareil bouton-pression ; **l.j.**, lame de jonction ; **m**, membrane d'articulation ; **o.m.**, orifice sexuel mâle ; **pl**, pleurites ; **pt**, pléotelson ; **s.t.**, selle turcique ; **7, 8**, sternites thoraciques 7 et 8 ; **7/8**, suture sternale thoracique 7/8.

ventrale de l'abdomen est occupé par les seules fossettes de l'appareil bouton-pression, qui viennent coiffer les deux saillies sur la paroi oblique de la cavité sterno-abdominale (Fig. 6A, B), ce qui a pour effet de maintenir l'abdomen appliqué contre la face ventrale.

Nous formulons deux hypothèses :

1. Les plaques intercalaires sont les vestiges des uropodes du segment 6, au même titre que les uropodes des Dromioidea (Guinot 1995).

2. Les fossettes abdominales représentent les vestiges des plaques intercalaires, donc des uropodes.

Ces hypothèses sont rendues plausibles par le fait que les plaques intercalaires sont mobiles ou différenciées seulement chez des Hymenosomatidae à segments abdominaux non fusionnés, c'est-à-dire chez les formes parmi les plus primitives de la famille (Figs 2A, 4B, 6 B-D). Dans l'appareil bouton-pression des Crabes, si le crochet sternal apparaît comme une néoformation, l'origine uropodiale de la fossette se voit confirmée par ce que nous observons chez les Hymenosomatidae.

Pérez (1928) a tracé l'histoire de l'appareil de l'accrochage chez les Brachyours. Dans sa pensée, le début du chemin évolutif est jalonné par les Dromies qui utilisent leurs uropodes par un mécanisme analogue à celui des Pagures arc-boutés au fond de leur coquille par les crampons de leurs uropodes. Ensuite, le type Brachyoure s'est mis en place, avec une fossette qui « boutonne » l'abdomen au plastron thoracique, le rebord de la fossette correspondant au « dernier vestige de l'uropode évanoui ». Hartnoll (1975) partage l'idée que la fossette pourrait bien représenter l'homologue de l'uropode.

Chez les Hymenosomatidae, la place des fossettes sur le dernier élément abdominal, à la base du pléotelson, au lieu d'un sixième pléomère bien défini, est inhabituelle chez les Brachyours. Nous retrouvons cette même disposition chez certains Majoidea (cf. *infra*).

Abdomen femelle

Chez la femelle, où il existe aussi un pléotelson (mais parfois très petit et comme enchâssé dans le segment précédent, Fig. 7D), le nombre de segments abdominaux ne dépasse jamais cinq,

comme chez le mâle, et tend à se réduire. L'état plésiomorphe se présente avec cinq segments distincts, et l'état apomorphe avec le pléotelson « simple » soudé à une large pièce composée des segments 2-5 soudés.

Chez certains genres, la non-fusion (sauf le pléotelson) des segments est similaire dans les deux sexes (*Amarinus* Lucas, *Odiomaris* Ng et Richer de Forges, *Halicarcinus* White, *Neohymenicus* Lucas), ou bien une réduction affecte les mêmes pléomères. Chez d'autres genres et espèces, par exemple *Elamena vesca* Ng et Richer de Forges (1996, fig. 8E, F), la femelle (Fig. 7A) peut présenter un nombre moins réduit de pléomères que le mâle (Fig. 4H). Mais ce peut être l'inverse, avec un nombre plus réduit de pléomères chez la femelle que chez le mâle : comparer les figures 7C et 4I, *Micas falcipes* Ng et Richer de Forges, 1996. Chez *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards, 1873 (cf. Ng & Chuang 1996), d'interprétation difficile (l'élément terminal relativement petit est-il seulement le telson ou correspond-il à un pléotelson ?), la femelle (Fig. 7B) a les pléomères 3-5 fusionnés (parfois avec des traces latérales de sutures qui semblent indiquer la présence d'un segment 6), et le mâle (Fig. 4J, K) a les seuls segments 4-5 fusionnés.

Il y a fusion du pléotelson avec l'ensemble composé des segments 3-5 chez la femelle d'espèces du genre *Neorhynchoplax* : *N. octagonalis* (Kemp 1917) « *telson of female abdomen small, difficult to distinguish from segment 5 and possibly fused to it* » (Lucas 1980 : 194) ; *N. thorsborneorum* (Lucas & Davie 1982 : 406) « *segments 3-5 fused, telson also possibly fused, not clearly indicated* » ; *N. frontalis* (Lucas & Davie 1982 : 411) « *fused article consisting of segments 3-5 and also telson which is not differentiated from abdomen* » ; *N. minima* (Lucas & Davie 1982 : 409) « *telson apparently fused with segments 3-5 with suture evident* ».

Une réduction extrême et comparable du nombre de segments abdominaux s'observe chez *Crustaenia palawanensis* (Serène, 1971) où, dans les deux sexes, l'abdomen ne compte que trois éléments au total. Le mâle (Fig. 5I) a les segments 1 et 2 distincts, puis l'ensemble composé des segments 3-5 soudés au pléotelson, ce dernier étant délimité par une légère suture subterminale ; la femelle (Fig. 7D) a le seul segment 1 dis-

tinct, auquel fait suite la large calotte semi-circulaire composée des segments 2-5, enfin le pléotelson.

Plusieurs caractéristiques remarquables sont à relever chez la femelle des Hymenosomatidae.

1. Développement et modifications de l'abdomen. Son développement est souvent très impor-

tant, avec un fort dépassement sur les côtés et en arrière du céphalothorax, de sorte que, largement visible en vue dorsale, l'abdomen devient plus vaste que le corps (Fig. 8F), à la manière de ce qui existe chez deux autres familles, les Cryptochiridae et les Pinnotheridae, qui comptent aussi les formes parmi les plus petites de Brachyours. Cet élargissement, qui augmente la capacité de la cavité incubatrice, apparaît comme

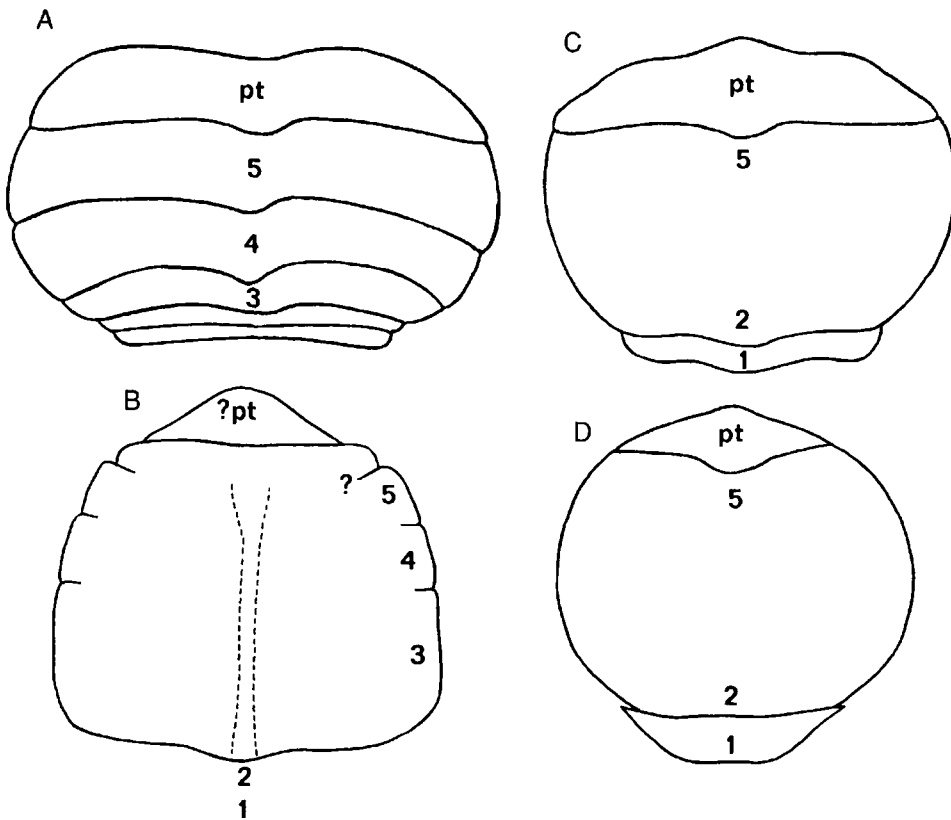


FIG. 7. — Abdomen ♀ chez les Hymenosomatidae. **A**, *Elamena vesca* Ng et Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 8F) ; **B**, *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 15K) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **C**, *Micas falcipes* Ng et Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 4F) ; **D**, *Crustaenia palawanensis* (Serène) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 61). pt, pléotelson.

une compensation pour accroître la fécondité. Chez la femelle mature, par exemple d'*Halicarcinus keijibabai* (Takeda et Miyake, 1971), les dimensions de l'abdomen s'accroissent notablement et les pléopodes débordent latéralement. Chez *Hymenosoma depressa* Jacquinot, 1853, la portion centrale des premiers segments

abdominaux forme une saillie chitineuse, alors que le reste de la paroi abdominale est une lamelle fine et membraneuse, presque transparente, laissant voir toute la ponte (Melrose 1955 : 115), et que l'exopode des pléopodes 4-5 se développe en une expansion foliacée concourant à fermer les bords de la cavité incubatrice (Fig. 8F). Chez

Odiomaris pilosus aussi (Fig. 2B) on distingue bien au milieu de l'abdomen une bande médiane longitudinale aux bords ventralement épaissis.

2. Insertion des pléopodes. Il faut noter que, chez certains Hymenosomatidae (par exemple *Elamena truncata* A. Milne Edwards, 1873), les pléopodes femelles sont insérés à l'extrémité latéro-externe des somites abdominaux, de sorte que la cavité est davantage protégée sur les côtés. D'ordinaire, chez les Brachyours, les pléopodes femelles s'articulent sur la face ventrale des somites dans une position plus interne. Des dispositifs de protection de la ponte par articulation latérale des pléopodes ont été décrits par Tavares (1993) chez des Cyclodorippoidea, groupe de Podotremata où les pléopodes de la paire 5 peuvent manquer.

3. Réduction du nombre de pléopodes ou disparition totale des pléopodes. Chez des espèces attribuées à *Neorhynchoplax* Sakai, 1938 et à *Elamenopsis* A. Milne Edwards, 1873, ainsi que dans le genre *Crustaenia* Ng et Chuang, 1996, la morphologie sterno-abdominale de la femelle mature se modifie radicalement et acquiert des caractéristiques uniques chez les Brachyours. Les pléopodes se réduisent en nombre ; ils disparaîtraient même complètement dans certains cas, d'après Lucas (1980 : 191).

Ng & Chuang (1996 : 56, 60) donnent des précisions sur la disposition femelle. Sur la pièce unique provenant de la fusion des segments abdominaux 3-5, il y a trois paires de pléopodes très réduits chez *Neorhynchoplax mangalis* (Ng, 1988) et chez *Elamenopsis lineata* (Fig. 7B), et seulement deux paires de pléopodes chez *Crustaenia palawanensis* (Serène, 1971) (Fig. 7D). Les pléopodes demeurent biramés et sétifères, mais les trois paires sont à peine visibles chez *N. mangalis*. Chez *E. lineata*, le pléopode du segment 3 est bien apparent, celui du segment 4 plus réduit et celui du segment 5, minuscule (Ng *in litt.* 11 septembre 1996). Les œufs ne sont plus portés par les pléopodes.

Chez les Hymenosomatidae, une cavité incubatrice se met en place grâce à diverses modifications. Les bords latéraux de plusieurs segments abdominaux se rabattent et se fusionnent entre eux par un prolongement membraneux qui se

replie et forme une sorte de sac, en partie fermé (Fig. 2F, G). Le canal branchio-sternal qui, chez les Hymenosomatidae (Lucas 1980), met en relation la cavité incubatrice avec la chambre branchiale et permet l'irrigation et l'aération de la ponte, est analogue par son rôle à celui découvert par Drach (1955) chez les Leucosiidae.

4. Autres modifications : sur le sternum thoracique, la paroi, déjà mince, se creuse fortement et forme tout autour un rebord épais, dénommé ici muraille sternale, contre laquelle vient buter l'abdomen (Figs 1C, 2B, D : *Odiomaris pilosus*). Chez *Elamenopsis lineata*, nous observons sur le pourtour de la cavité sterno-abdominale une forte crête qui se coapte avec une gouttière de la face interne de l'abdomen, d'où un sertissage rigoureux de l'abdomen dans la paroi sternale, seul le telson étant laissé libre.

Du fait de la conformation particulière du squelette endophragmal, complètement dégagé dans sa partie médiane, un large espace est ménagé, ce qui permet le rapprochement des parois ventrale (sternale) et dorsale du corps : une place est laissée pour la formation d'une poche incubatrice. Lucas (1980 : 192, fig. 8H) avait déjà attiré l'attention sur le phénomène unique rencontré chez les Hymenosomatidae, à savoir comment une partie de la ponte se trouve complètement enfermée puisqu'elle prend place dans l'espace situé sous la paroi même de la partie postérieure du céphalothorax (Fig. 8E). Ng & Chuang (1996 : 56, 60) apportent de nombreuses précisions et illustrations chez la remarquable espèce de mangrove *Neorhynchoplax mangalis* (Ng, 1988). Les œufs se développent dans la cavité constituée par tout l'espace entre la paroi abdominale et la paroi céphalothoracique (Fig. 8A-D) et ce sont des larves qui sont expulsées, non par les vulves, trop petites, mais par des « pseudovulves », grâce à la rupture de la cuticule thoracique sternale. Pour Ng (*in litt.* 11 septembre 1996), il s'agirait ici d'une véritable ovoviviparité car l'éclosion des œufs en larves a lieu à l'intérieur du corps. Dans le cas de *N. mangalis*, où un canal branchio-sternal est effectivement présent, Ng (*in litt.* 11 septembre 1996) se demande s'il peut suffire, puisque l'oxygène doit parvenir jusqu'aux œufs situés à l'intérieur du corps, dans un espace hermétique.

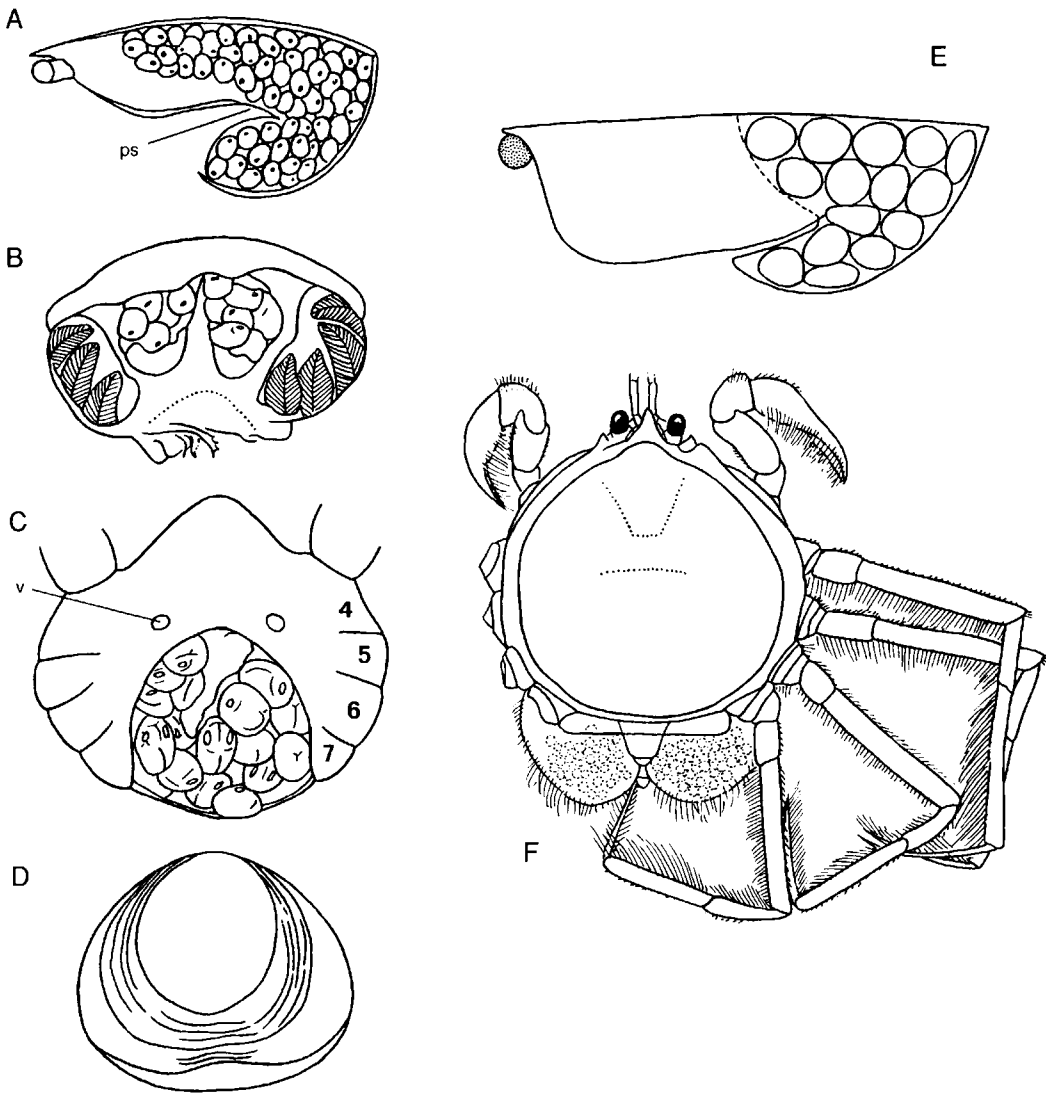


FIG. 8. — ♀ ovigère, modifications des Hymenosomatidae. **A-D**, *Neorhynchoplax mangalis* (Ng) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 26A-C, F) : **A**, carapace en section latérale ; **B**, *idem*, section transversale au niveau du cadre buccal ; **C**, sternum thoracique, sans l'abdomen, avec les œufs à l'intérieur du corps ; **D**, face interne de l'abdomen, après la libération des larves. **E**, interprétation de la cavité incubatrice entre le céphalothorax et l'abdomen (d'après Lucas 1980, fig. 8H : genre *Elamenopsis*). **F**, *Hymenosoma depressa* Jacquinet, vue d'ensemble (d'après Melrose 1975, fig. 55B). **ps**, pseudovulves ; **v**, vulves ; **4-7**, sternites thoraciques 4 à 7.

Il faut souligner que, souvent, chez les Hymenosomatidae, les œufs sont relativement gros, peu nombreux. Lucas (1980 : 215) a bien relevé toutes les autres adaptations dans les stratégies de reproduction (mue de puberté correspondant souvent à la dernière mue, cycle ovarien

continu, avec les femelles matures très fréquemment ovigères) et de développement (abrégé ou direct, donc dispersion réduite). Rappelons que des juvéniles ont été observés sur l'abdomen d'une femelle de *Neorhynchoplax bovis* (Barnard, 1947 ; 1950 : 72).

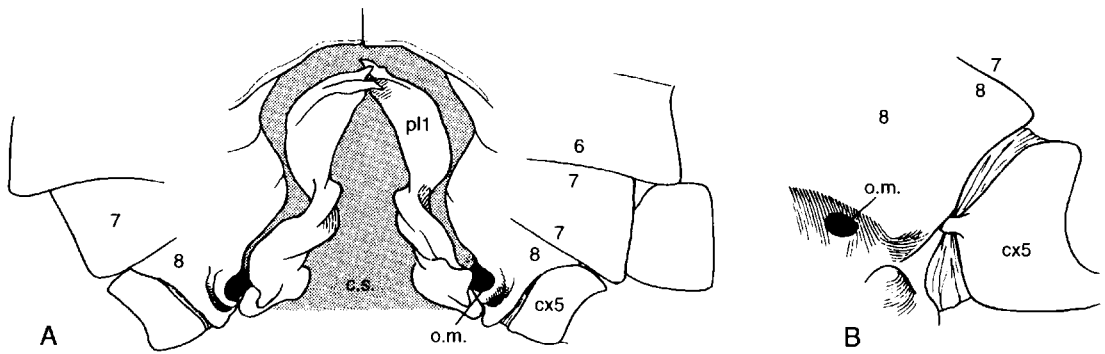


FIG. 9. — ♂, disposition coxo-sternale de l'orifice sexuel. **A**, état plésiomorphe, chez *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, paratype ; **B**, état apomorphe, chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards). **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **cx5**, coxa de P5 ; **o.m.**, orifice sexuel mâle ; **pl1**, premier pléopode mâle ; **7, 8**, sternites thoraciques 7 et 8 ; **6/7, 7/8**, sutures sternales thoraciques 6/7 et 7/8.

Chélicèdes

De grandes variations affectent les chélicèdes, qui vont de faibles/dotés d'une main plutôt fine et grêle à très robustes/avec main élargie. Les doigts peuvent être béants ou jointifs.

Pattes ambulatoires

Les pattes ambulatoires varient de courtes et robustes à allongées et fines, parfois aplaties en forme de ruban. Sur son bord inférieur, le dactyle, qui est plus ou moins recourbé, peut être inerme et seulement garni de soies (*Elamena aspinifera*) ou porter une seule dent subterminale, ou deux ou plusieurs, ou bien être muni d'une rangée d'épines qui couvrent parfois toute sa longueur, mais rarement de plusieurs rangées d'épines.

Orifices génitaux femelles (vulves)

La localisation antérieure des vulves (Fig. 2D, F), dans une position qui ne traduit pas leur appartenance au somite 6 (Richer de Forges 1976), n'est pas aberrante. Les vulves ont été refoulées en avant dans la partie indivise du plastron (fusion médiane des somites du sternum thoracique), sans cesser pour autant de dépendre de ce pléomère (Guinot 1979a : 186, pl. 24, fig. 10).

Orifices génitaux mâles

Chez les Hymenosomatidae, tous avec un sternum thoracique très élargi mais néanmoins rétréci au niveau des P5 (de ce fait moins espacés que

les périopodes précédents), l'orifice mâle s'ouvre sur le sternite 8, ce qui a pu laisser supposer une disposition thoracotrème (Guinot 1979a, fig. 30A). Cependant, chez l'espèce cavernicole *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, où Ng (1991 : 63) signale un « gonopore sternal, adjacent (but not in contact) to the last ambulatory coxa », nous observons chez un paratype (Fig. 9A) l'orifice mâle à proximité de la coxa de P5, à la base du sternite 8, et à l'écart de la suture 7/8, en position pariétale le long du bord d'une courte et large cavité sterno-abdominale. L'orifice est très gros et, sur lui, vient s'appliquer le foramen proximal externe du premier pléopode sexuel, au niveau d'une forte courbure de sa base épaissie. Dans le genre *Hymenicoides* la disposition est similaire, avec une ouverture qui peut être qualifiée d'énorme ; chez *H. microrhynchus*, nous observons le court pénis qui pénètre à l'intérieur du P11. C'est la condition plésiomorphe. Chez diverses autres espèces examinées, par exemple chez *Odiomaris* (Figs 6A, 9B), l'orifice est davantage éloigné de la coxa de P5 et s'ouvre en position plus sternale sur les flancs obliques de la profonde cavité sterno-abdominale. C'est la condition apomorphe.

Mais chez les Hymenosomatidae, contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Thoracotremata, l'ouverture mâle est toujours localisée dans une position très postérieure sur le sternite 8 et ne se trouve pas connectée à la suture sternale 7/8 (Guinot 1979a, figs 52, 53).

Reconsidérant la famille des Hymenosomatidae, nous l'assignons aujourd'hui aux Heterotremata, avec disposition coxo-sternale (cf. *infra*).

Pléopodes sexuels mâles

Chez les Hymenosomatidae, les pléopodes sexuels mâles de la première paire présentent une telle variété de conformation (cf. Lucas 1980, figs 9, 10 ; Ng & Chuang 1996) que, à notre avis, l'attribution générique de diverses espèces semble devoir être contrôlée. Cela dénote, selon nous, une diversité des taxa encore plus importante que supposée jusqu'à présent.

Les pléopodes sexuels mâles de la deuxième paire sont courts, avec une base élargie (Melrose 1970, fig. 2D, E).

Squelette endophragmal

Le squelette endophragmal est aplati, avec un cloisonnement et un compartimentage extrêmement réguliers (niveau IID de Guinot 1979a : 262, pl. 20, figs 9-11). Les pleurites sont presque horizontaux, seulement un peu abaissés vers l'avant. La lame de jonction, horizontale, sépare nettement le squelette en deux parties dorsale et ventrale, équivalentes et régulières. Il n'y pas de jonction médiane des moitiés droite et gauche de l'endophragme ; les endopleurites et les interosternites se raccourcissent et se rejoignent, en se soudant, sur la lame de jonction, de part et d'autre du corps. Du fait que les interosternites ne se prolongent pas médialement vers l'axe du corps, ce dernier se trouve dénué de toute partie squelettique, à l'exception de la selle turcique (Figs 2C, E, 6F). La lame de jonction est tout à fait latérale et elle-même très régulière (Secretan, comm. pers. et sous presse). Les interosternites ne se continuent pas, non plus, au-dessous de la lame de jonction. Confinés latéralement, les phragmes apparaissent parallèles, régulièrement cloisonnés. Une autre bipartition, cette fois-ci antéro-postérieure, se surajoute à la bipartition dorso-ventrale, d'où un système squelettique particulier (autapomorphie). Généralement, chez les autres Brachyours, il y a convergence des phragmes vers le milieu du corps.

Ultrastructure du sperme

Dans une note plus spécialement consacrée à

l'ultrastructure du sperme, Richer de Forges *et al.* (sous presse) ont montré que, s'ils sont typiquement brachyouriens, les spermatozoïdes du genre étudié *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (= *Amarinus* Lucas, 1980, *pro parte*) diffèrent de façon significative, et par neuf caractères au moins, de ceux de tous les autres Crabes étudiés à ce jour. Malgré l'état encore fragmentaire des connaissances, il aurait été tentant – sur le plan strictement spermatologique – de créer pour les Hymenosomatoidea un groupe particulier, différant des trois grandes sections de Brachyours Podotremata, Heterotremata et Thoracotremata (Guinot 1977, 1978). Il convient maintenant de reconsidérer ces données spermatologiques en les confrontant à celles des Heterotremata très avancés comme les Inachoididae (cf. *infra*), et moins avancés comme des Inachidae tels que *Macropodia* Leach ou *Inachus* Weber.

ATTRIBUTION DES HYMENOSOMATIDAE AUX HETEROTREMATA À ORIFICE COXO-STERNAL

Chez tous les Hymenosomatidae l'orifice sexuel mâle s'ouvre, non pas sur la coxa du périopode P5 mais sur le sternite correspondant (sternite 8), sans relation avec la suture sternale 7/8 (Figs 2A, 6A, 9A, B). À première vue, on suppose une condition thoracotrème. Nous suggérons qu'il s'agit en fait d'un état dérivé de la disposition hétérotrème, avec ouverture coxo-sternale. Le très fort élargissement du sternum thoracique (quoique relativement moins marqué au niveau des P5), l'interruption similaire de toutes les sutures, avec leurs extrémités séparées par un très large espace, la soudure fréquente de nombreux pléomères, avec la présence constante d'un pléotelson, dénotent aussi un état avancé.

Cependant, il faut mettre en balance la juxtaposition, chez certains genres, de caractères primitifs, tels que l'absence de fusion segmentaire de l'abdomen (sauf pléotelson) et la présence de plaques intercalaires mobiles, homologuées ici à des uropodes vestigiaux.

La famille des Hymenosomatidae est à exclure des Thoracotremata, et nous la transférons parmi les Heterotremata à orifice mâle coxo-sternal.

Parmi les Heterotremata, trois exemples de disposition coxo-sternale ont déjà été signalés.

1. La famille des Dorippidae contient la sous-famille des Dorippinae, où l'orifice mâle varie selon les genres de coxal à coxo-sternal (Guinot, étude en cours), et la sous-famille des Ethusinae où, chez tous les représentants, l'orifice mâle est coxo-sternal (cf. Guinot 1979b, figs 2, 3).

2. La famille des Leucosiidae contient de très nombreux genres avec une ouverture « normale », sur la coxa de P5 (plésiomorphie). Mais certains représentants, comme par exemple le genre *Leucosia* Weber, 1795, montrent la condition dérivée, avec une ouverture apparemment sternale (Guinot 1979a : 195, 196, 218, figs 45A-C, 55B-D). Des cas réels (et non hypothétiques) à position intermédiaire (par exemple genres *Ilia* Leach, 1817 et *Lithadia* Bell, 1855) illustrent le processus de « migration » de l'état coxal à l'état coxo-sternal.

3. La famille des Goneplacidae contient des genres avec orifice strictement coxal, mais aussi des cas où le pénis débouche sur le sternum, parfois très loin de la coxa de P5. De nombreux états intermédiaires indiquent le passage vers un état coxo-sternal, soit que le pénis manifestement issu de la coxa demeure encore visible (à des degrés divers), sa partie à découvert pouvant être sclérifiée, soit qu'il devienne complètement recouvert par suite de la jonction des sternites 7 et 8 (Guinot 1969a-c : 242, 250, 508, 697, figs 1-8, 33-39, 87, 96, 97, 104, 105, 109, 137-144, 146). Un cas très avancé est montré par le genre *Australocarcinus* Davie, 1988 où le pénis est logé dans une invagination du sternite 8 et sort très loin de la coxa de P5 (Davie & Guinot 1996 : 278, 285, figs 3G, 7).

Contrairement aux interprétations inexactes et inappropriées de De Saint Laurent (1980), malheureusement reproduites par Rice (1981a : 288), c'est dès 1979 que Guinot (1979a, 1979b) a montré, dessins à l'appui, que la disposition coxo-sternale était une variante de Crabes fondamentalement hétérotrèmes. Il était bien souligné dès cette époque que l'orifice coxo-sternal dérivait d'un orifice primitivement coxal (d'où, du reste, cette appellation d'orifice coxo-sternal alors créée). Des exemples concrets démontraient que, chez les formes les plus évoluées d'un taxon

(Leucosiidae et Goneplacidae), l'élargissement du sternum nécessitait une ouverture péniale au voisinage des pléopodes mâles (Guinot 1979a : 189, 195, 196, 216-218, figs 45, 55). Dans le cas d'une disposition « intermédiaire », il s'agissait chaque fois d'un passage vers un état dérivé mais toujours au sein des Heterotremata. C'est pourquoi ont été conservées, parmi les Heterotremata, toutes les formes à orifice coxo-sternal (Ethusinae, *Leucosia*), comme des représentants les plus avancés dans chaque groupement où se manifeste la tendance à une disposition coxo-sternale. Pour la même raison, nous proposons aujourd'hui de rattacher les Pinnotheridae et les Cryptochiridae aux Heterotremata.

REMARQUES TAXONOMIQUES ET PHYLOGÉNÉTIQUES

Les synapomorphies des Hymenosomatidae sont nombreuses : rainure hyménosomienne (autapomorphie) ; sternum thoracique très élargi au niveau des sternites 4-8 ; toutes les sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8 complètement interrompues, séparées par un très large espace et donc latérales ; absence de phragmes squelettiques dans la partie médiane du plastron ; face interne du sternum thoracique complètement dégageé dans sa partie médiane, ce qui permet le creusement d'une profonde cavité chez la femelle et même la mise en place d'une poche incubatrice remontant jusqu'au niveau de la paroi céphalothoracique ; squelette endophragmal extrêmement aplati, très régulièrement compartimenté, séparé en deux parties réunies par une lame de jonction elle-même très régulière ; localisation très antérieure des vulves dans la partie indivise du plastron ; abdomen mâle jamais composé de plus de six éléments : au maximum cinq segments + telson, ce dernier étant fusionné au segment 6 (pléotelson) ; en conséquence, fossettes abdominales de l'appareil bouton-pression ayant une place inusitée car apparaissant sur le dernier élément de l'abdomen (à la base du pléotelson) au lieu du segment 6 ; crochets de l'appareil bouton-pression situés dans la partie indivise du plastron, avec une position (postérieure) ne paraissant pas correspondre au sternite 5 (qui les porte habituellement chez les Brachyoures) ; ori-

fice génital mâle coxo-sternal et non pas coxal.

Pour certains caractères (dont l'homologie ne fait pas de doute), les différents états peuvent être résolus en séries de transformations. Des grades évolutifs différents sont bien représentés pour les caractères suivants :

1. Localisation de l'orifice urinaire, situé à la base du segment basal antennaire ou bien noyé au milieu d'un large épistome.
2. Position de l'orifice génital mâle, proche de la coxa de P5 ou plus sternal.
3. Réduction du nombre des segments de l'abdomen mâle et femelle.
4. Morphologie des Mxp3, de pédiformes à operculiformes.

Le recours à l'orifice sexuel mâle, déplacé en position plus ou moins sternale, devra être envisagé de façon systématique chez tous les Hymenosomatidae.

Il est aisé de se baser sur l'état du caractère de l'abdomen. Le stade initial avec six segments plus le telson ne semble présent que très exceptionnellement et seulement chez l'immature. Le plan de base chez les Hymenosomatidae comporte toujours un pléotelson par soudure du telson avec le segment 6. La condition plésiomorphe correspond donc, dans les deux sexes, à cinq pléomères distincts + pléotelson, souvent avec, chez le mâle, la présence de plaques intercalaires représentant les uropodes vestigiaux. La condition apomorphe compte seulement trois pléomères, le dernier pouvant inclure le pléotelson (mâle de *Crustaenia*). Faisant remarquer combien de dispositions diverses existent chez les Hymenosomatidae, Ng (1988 : 277) préfère, dans un premier temps, ne pas accorder trop d'importance à la morphologie de l'abdomen mais suspecte sa valeur en tant que critère phylogénétique.

La connaissance des caractères sujets à changement, et celle de la direction de ce dernier, permettent de rendre compte de la combinaison des caractères plésiomorphes et plus ou moins fortement apomorphes. Par exemple, nous constatons qu'un Mxp3 operculiforme peut se rencontrer chez une espèce ayant un abdomen avec peu de fusions segmentaires et qu'un Mxp3 encore relativement étroit se retrouve chez des formes où de nombreux pléomères abdominaux sont soudés.

Des maxillipèdes externes complètement pédiformes, de type appendiculaire, caractérisent les genres *Hymenicoides* (Fig. 3A) et *Cancrocaeca*, genres parmi les plus primitifs. Des maxillipèdes externes encore relativement étroits se trouvent chez *Hymenosoma orbiculare* Desmarest, 1825 (Fig. 3B), tandis qu'un large espace les sépare chez *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp, 1917) (Fig. 3E) et que des Mxp3 largement ou complètement operculiformes caractérisent respectivement *Haliscarcinus planatus* (Fabricius) (Fig. 3C) et *Elamena xavieri* Kemp, 1917 (Fig. 3D).

La morphologie des pléopodes 1, toujours d'une grande valeur phylogénétique chez les Brachyours – et chez les Arthropodes en général – est aussi extrêmement diverse chez les Hymenosomatidae, mais le morphocline basé sur ce caractère demeure pour l'instant difficile à polariser.

Chez tous les Hymenosomatidae, le sternum thoracique est élargi, avec les sutures 4/5 et 7/8 assez largement interrompues et latérales (apomorphie). Mais les importantes différences constatées entre les genres pour d'autres caractères, parfois même entre les espèces d'un même genre, laissent supposer une dimension non entrevue du groupe. Cependant, nous ne mettons pas en doute la monophylie de la famille, à l'intérieur de laquelle aucun découpage sous-familial n'a été tenté à ce jour.

Des relations phylogénétiques peuvent être déduites de la répartition des états de caractères parmi la centaine d'espèces connues. Quelques remarques préliminaires peuvent être formulées.

Le genre *Cancrocaeca* montre la disposition la moins avancée de tous les Hymenosomatidae (localisation de l'orifice mâle encore à proximité de la coxa de P5 : Fig. 9A), à l'exception du fait que des plaques intercalaires ne sont pas différenciées sur le court et large abdomen mâle. *C. xenomorpha* est un crabe cavernicole, troglobie, d'Indonésie (Sulawesi, Maros), sans doute isolé depuis très longtemps dans le domaine souterrain. De nombreuses structures archaïques de la famille sont conservées ; mais il s'y surajoute tous les traits adaptatifs à la vie strictement hypogée, résultat d'une longue évolution. Dépigmenté, doté de périopodes thoraciques très

longs et grêles, cet Hymenosomatidae, le premier représentant de la famille à avoir été signalé dans les grottes, constitue chez les Brachyours le cas le plus marqué de dégénérescence oculaire, puisqu'il n'y a plus ni yeux (même pas trace d'un reliquat du pédoncule ophtalmique), ni orbite.

Le genre *Hymenicoides* se place aussi parmi les genres primitifs, ainsi que l'indique son pléotelson trilobé chez *H. carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et chez *H. microrhynchus* Ng, 1995. Comme chez *Cancrocaeca*, les Mxp3 sont complètement pédiformes (Fig. 3A), l'orifice mâle est encore proche de la coxa de P5, le rostre est absent ou vestigial, la rainure hyménosomienne de la face dorsale est complète vers l'avant, le P11 est court, très épais et fortement incurvé, avec un apex lobé complexe (cf. Ng & Chuang 1996, fig. 20H-I : *H. microrhynchus*). La ressemblance des P11 chez *Cancrocaeca* et *Hymenicoides* est frappante. *H. naiyanetri* (Chuang et Ng, 1991), aux Mxp3 pédiformes mais aux P11 un peu différents et au telson moins distinctement trilobé (Ng 1995), devrait-il être réintégré dans son genre d'origine particulier, *Limnopilos* Chuang et Ng, 1991 ? En tout état de cause, *Cancrocaeca* et *Hymenicoides* (? et *Limnopilos*) sont étroitement apparentés.

La proximité de deux autres genres est indiscutable : *Amarinus* et *Odiomaris*, tous deux à abdomen mâle et femelle 5-segmenté et avec, chez le mâle, des plaques intercalaires, mobiles ou différenciées à des degrés divers. Ces deux genres possèdent un rostre simple (Lucas 1980 : 200) et séparé de la face dorsale par la rainure hyménosomienne (complète en avant), ainsi qu'un P11 court (mais moins incurvé que dans les deux genres précédents) et à apex complexe. Est-ce à dire que la disposition où la face dorsale de la carapace est en continuité avec le rostre, par exemple dans les genres *Elamena* A. Milne Edwards, *Trigonoplax* de Haan et *Crustaenia* Ng et Chuang, représente l'état apomorphe ? On notera les similitudes du P11 mâle chez *Trigonoplax* (*T. longiformis*, cf. Lucas 1980, fig. 9I, J) et chez l'espèce-type du genre *Elamena*, *E. mathaei* (Desmarest, 1825). Quant au P11 (cf. Gordon 1940 ; Lucas 1980), le genre *Elamena* ne paraît pas homogène, et le statut des espèces non conformes à l'espèce-type devra être revu.

Dans le genre *Amarinus*, une espèce telle qu'*A. laevis* (Targioni Tozzetti, 1877) paraît primitive, bien que les sutures délimitant les plaques intercalaires de l'abdomen mâle soient devenues à peine discernables.

Le genre *Hymenosoma* se place également parmi les Hymenosomatidae primitifs si l'on considère la localisation de l'orifice urinaire à la base du segment basal antennaire chez *H. depressa* Jacquinet, 1853, ce qui est en relation avec la présence d'un épistome très réduit (Fig. 3B). Chez *H. hodgkini* Lucas, 1980, Lucas (1980 : 170, fig. 7I) signale sur l'abdomen mâle de « petites pièces intercalaires » apparentes qui sont – semble-t-il – absentes chez les autres *Hymenosoma*. Le P11 mâle distingue manifestement *H. hodgkini* (cf. Lucas 1980, fig. 10C) à la fois d'*H. orbiculare* (cf. Barnard 1950, fig. 15a, b) et d'*H. depressa* (cf. Melrose 1975, fig. 58F-H). Les traits de l'espèce-type *H. orbiculare* (cf. Lucas 1980 : 166), de l'océan Indien, n'étant – semble-t-il – pas retrouvés chez *H. depressa*, endémique de Nouvelle-Zélande, peut-être l'appellation *Cyclohombromia* créée par Melrose 1975 (109, 110) pour cette espèce se justifie-t-elle. Déjà bien discuté par Lucas (1980, tabl. 1), le statut d'*Hymenosoma hodgkini*, d'Australie, reste à préciser.

Le statut des nombreuses espèces attribuées au genre *Halicarcinus* White nous semble également mériter une révision, seules devant être conservées dans le genre les formes dont le P11 mâle est similaire à celui de l'espèce-type *H. planatus* (Fabricius) (cf. Garth 1958, fig. 1A, B).

Les genres les plus avancés d'Hymenosomatidae sont *Neorhynchoplax* et, surtout, *Crustaenia*, monospécifique. Le genre *Neorhynchoplax* [espèce-type : *N. introversa* (Kemp, 1917), *vide* Holthuis 1968 – et non *N. alcocki* (Kemp, 1917) *vide* Sakai 1976], englobé dans *Elamenopsis* par Lucas (1980 : 190), a heureusement été ressuscité par Ng & Chuang (1996 : 55), qui signalent des divergences entre les espèces, notamment dans la forme du rostre, l'ornementation des bords de la carapace et du dactyle des pattes ambulatoires. En effet, *Neorhynchoplax* demeure encore hétérogène. L'*Elamenopsis thorsborneorum* Lucas et Davie, 1982, rapportée au genre *Neorhynchoplax* par Ng (1995 : 14), se rapproche beaucoup du

genre *Crustaenia*, ainsi que l'ont fait remarquer Ng & Chuang (1996 : 19). Comme chez d'autres espèces du genre *Neorhynchoplax* (telle que *N. mangalis*), la femelle de *N. thorsborneorum* a des pléopodes très réduits, non fonctionnels, et elle incube ses œufs dans une cavité entre le céphalothorax et l'abdomen (cf. *supra*, Fig. 8E).

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Chez les Hymenosomatidae, le développement larvaire est abrégé (pas plus de trois stades zoés) ou direct (formes d'eau douce), avec des cas extraordinaires d'ovoviviparité stricte chez certaines espèces (Lucas 1980 ; Ng & Chuang 1996). La réduction ou l'absence de stades larvaires conduit à une restriction de la dispersion, ce qui permet d'augmenter la survie et d'accroître la fécondité. Il n'y a pas non plus de stade mégaloïde (Broekhuysen 1955 : 314, fig. 2). Boschi *et al.* (1969) ont décrit une mégaloïde chez *Halicarcinus planatus*, mais l'absence de vrai stade mégaloïde et son remplacement par une « post-larve » ont été discutés par Richer de Forges (1977 : 109). Ce premier stade crabe (Fig. 10E) est caractérisé par l'abdomen complètement rabattu sous le céphalothorax et par l'absence d'appendices abdominaux pour la locomotion. De même, Wear & Fielder (1985 : 37) considèrent qu'il n'y a de vraie mégaloïde chez aucune espèce d'Hymenosomatidae : les juvéniles, qualifiés de « *spidery* » et qui utilisent leurs très longues pattes ambulatoires pour nager, sont néanmoins récoltés dans le plancton (de Nouvelle-Zélande). L'absence, même à l'état de bourgeons, de pléopodes, au moins chez les zoés II et III, et, aussi, l'absence d'uropodes sont confirmées (*ibid.* : 38). Wear & Fielder (*ibid.* : 83) incluent les Hymenosomatidae dans leur clef d'identification des mégaloïdes de Brachyours, compte tenu qu'il s'agit là, non d'une vraie mégaloïde mais d'une post-larve. La mégaloïde des Brachyours se caractérise par des pléopodes, la post-larve des Hymenosomatidae est décrite avec des « *setose natatory pleopods absent on abdominal segments* ». Il conviendrait donc de comparer la post-larve des Hymenosomatidae et le premier stade crabe des autres Brachyours. Chez tous les Hymenosomatidae, l'abdomen des zoés et des stades succes-

sifs ne comporte que cinq segments + pléotelson. La plupart des Brachyours possèdent un développement avec zoés et mégaloïde. Cependant, certains ont une mégaloïde mais pas de zoés, et d'autres ni zoés ni mégaloïde. Les Hymenosomatidae constitueraient la seule famille de Crabes où le développement comporte des zoés mais pas de mégaloïde.

De leurs études sur les larves hyménosomiennes, Aikawa (1929) et Gurney (1942 : 279) ont conclu à des affinités avec les larves pinnothériennes, mais aussi à des ressemblances avec les larves leucosiennes. Lucas (1980 : 152) a résumé les principaux caractères des zoés, notamment le telson généralement très allongé et la furca caudale courte et rectiligne, avec trois paires d'épines rapprochées (Fig. 10A, B).

D'après Rice (1980 : 314), la combinaison des caractères larvaires rencontrée chez les Hymenosomatidae les distingue non seulement des larves des Majidae (où le développement ne comporte que deux stades zoés) mais aussi de tous les Brachyours, à l'exception de certains Leucosiidae et Dorippidae. Rice (1980 : 315) pense que la tendance très nette des Hymenosomatidae à une réduction de l'armature de la carapace et de l'abdomen ainsi que la simplification des appendices céphalothoraciques sont des caractères larvaires très avancés et suggèrent un niveau comparable à celui des Pinnotheridae et des Leucosiidae. À ce propos, Rice (*ibid.*) qualifie ces deux dernières familles de « *the most advanced catometopous families* ». Nous avons rappelé plus haut que tous les membres des Leucosiidae, même les plus avancés, doivent être rattachés aux Heterotremata (Guinot 1978, 1979a, b). De même, nous proposons ici d'exclure tous les Pinnotheridae des Thoracotremata pour les incorporer aux Heterotremata. Parmi les traits partagés par les zoés d'Hymenosomatidae et de Pinnotheridae, Rice (1981a : 294) cite l'exopodite de l'antenne réduit, la sétation réduite de la maxillule et de la maxille ; en revanche, le nombre de segments de l'abdomen est de cinq chez la zoé de tous les Hymenosomatidae, chez une partie seulement des Pinnotheridae. D'autres caractères des zoés s'avèrent moins avancés chez les Hymenosomatidae : l'article proximal de l'endopodite de la maxillule avec une soie, au lieu

d'inerte chez les Pinnotheridae, l'endopodite de la maxillule avec cinq soies, au lieu de trois seulement chez les Pinnotheridae, l'endopodite de Mxp2 avec trois articles, au lieu de deux seulement chez les Pinnotheridae, l'article basal de l'endopodite de Mxp1 avec trois soies, au lieu de deux chez les Pinnotheridae.

Par ailleurs, d'autres caractères révèlent l'extrême spécialisation des Hymenosomatidae, par

exemple la réduction de l'endite coxal de la maxille, l'absence de pléopodes à tous les stades, et la suppression du stade mégalope. La conclusion de Rice (1981a, b, 1983) selon laquelle les Hymenosomatidae apparaissent, parmi les Thoracotremata, comme une lignée évolutive s'étant séparée à un stade très précoce et n'ayant pu être à l'origine d'aucun thoracotreme existant, se rectifie d'elle-même si l'on admet les

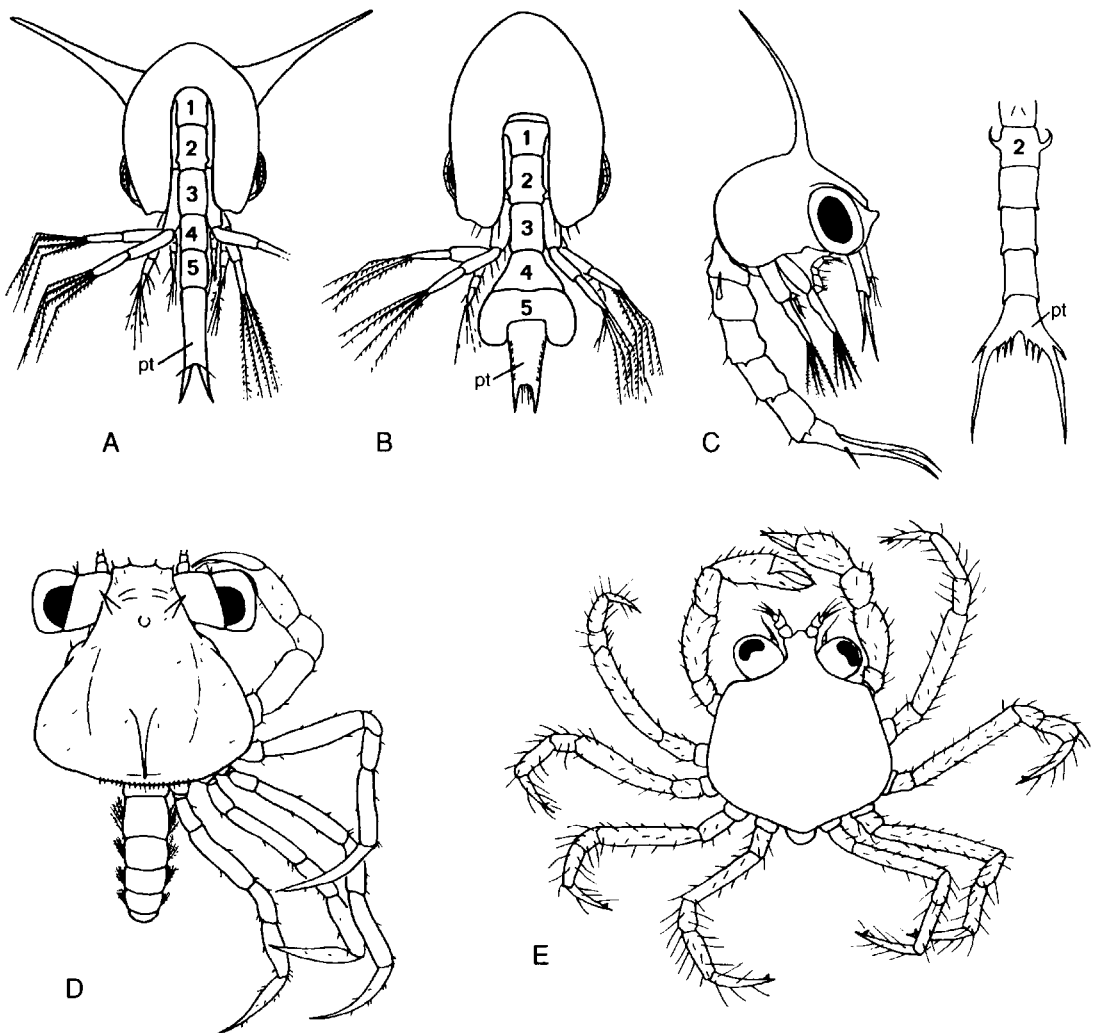


FIG. 10. — A-C, zoeé I chez les Hymenosomatidae *Hymenosoma depressa* Jacquinot (A) et *Elamena producta* Kirk (B), et chez l'Inachoididae *Anasimus latus* Rathbun (C, avec l'abdomen en détail) (A et B d'après Wear & Fielder 1985, respectivement figs 110 et 121, et C d'après Sandifer & Van Engel 1972, fig. 1A) ; D, mégalope d'*Anasimus latus* Rathbun (d'après Sandifer & Van Engel 1972, fig. 3A) ; E, premier stade crabe chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (d'après Boschi *et al.* 1969, fig. 7). pt, pléotelson ; 1-5, segments abdominaux 1-5.

Hymenosomatidae non plus comme des thoracotèmes mais comme des hétérotèmes avancés.

D'autres travaux consacrés au développement larvaire des Hymenosomatidae (Muraoka 1977 ; Terada 1977 ; Tirmizi & Kazmi 1991) confirment l'originalité des zoés hyménosomiennes. Dans une note de Fukuda (1981) sur le développement de *Trigonoplax unguiformis* (de Haan), on peut suivre la croissance de l'abdomen dans les deux sexes et la migration de la paire de branchies du somite 4 (du chélipède), qui passe du type arthrobranchial (à la jonction de l'appendice et du corps) au type pleurobranchial. En outre, chez les trois stades zoés d'*Elamena cimex* Kemp, 1915, la carapace est formée de trois plaques séparées et localement munies de soies sur les bords, particularité unique chez les Brachyours et chez les Décapodes (Krishnan & Kannupandi 1988). Wear & Fielder (1985 : 38, 82, 83) font ressortir que deux types de zoés existent chez les Hymenosomatidae. Les unes, souvent inermes, possèdent un telson très long et presque rectangulaire. Ce type de zoés à long telson existe chez *Halicarcinus* et *Hymenosoma* (Fig. 10A, *H. depressa* Jacquinet, zoés avec des épines). Les autres zoés, à l'inverse souvent pourvues d'épines, montrent un élément terminal (que nous homologuons à un pléotelson) plus court, tandis que le segment abdominal précédent est élargi et s'avance de chaque côté sous forme de deux proéminences qui viennent coiffer le dernier élément. Ce type de zoés existe chez *Neohymenicus* et *Elamena* (Fig. 10B, *E. producta* Kirk, 1979, zoés inermes).

Williamson & Rice (1996 : 279, 280, 284, 285) ont attribué les « anomalies larvaires » de certains groupes au transfert larvaire. Cette hypothèse fournit, selon ces auteurs, la meilleure explication à la disparité morphologique constatée entre adulte et stade larvaire. Williamson & Rice (*ibid.*) suggèrent que l'ancêtre des Hymenosomatidae aurait d'abord eu un développement direct, sans zoés ni mégalope, puis acquis une phase zoé à la suite d'une hybridation avec une autre famille de Brachyours.

En tout état de cause, la place très avancée attribuée dans le présent article aux Hymenosomatidae parmi les Heterotremata (tableau 1) et la mise en évidence de leurs relations avec les

Inachoididae (Majoidea) (cf. *infra*) seront de nouveaux éléments à prendre en compte pour expliquer leurs caractéristiques larvaires.

FOSSILES

À notre connaissance, aucune forme fossile n'a pu être rapportée aux Hymenosomatidae (Beurlen 1929 ; Balss & Gruner 1961 : 1815), et Glaessner (1969) ne cite pas la famille dans son traité. Le test très faiblement calcifié, l'aplatissement de la carapace ainsi que la petite taille des animaux expliquent cette absence.

Famille INACHOIDIDAE Dana, 1851

HISTORIQUE

Le groupement des Oxyrhynques, établi par Latreille (1803) pour contenir le genre *Maja* Lamarck, 1801 et, en outre, d'autres crabes bien différents ainsi que des Anomoures, a été bien circonscrit par H. Milne Edwards (1834 : 263, 266). Le vaste groupe des Oxyrhyncha Samouelle, 1819, divisé en Majidae Samouelle, 1819, Parthenopidae MacLeay, 1838 et Hymenosomatidae MacLeay, 1838, restera longtemps considéré comme un groupe naturel, et comme l'une des grandes composantes des Brachyours (Rathbun 1925 ; Balss 1957 ; Garth 1958 ; Griffin 1966 ; Glaessner 1969). Guinot (1978) propose le rejet d'Oxyrhyncha et utilise le niveau de superfamille pour les anciens Majidae, séparant des Majoidea les Parthenopoidea, d'une part, et les Hymenosomatoidea, d'autre part. Mais le groupement Oxyrhyncha continue à être maintenu, par exemple par Barnes & Harrison (1991 : 5).

À l'intérieur des Majidae Samouelle, 1819, le nombre de subdivisions reconnues atteint la cinquantaine (pour leur liste, cf. Manning & Holthuis 1981 : 253). Mais Griffin & Tranter (1986) ne reconnaissent que sept sous-familles indo-pacifiques, autant que Garth (1958) pour les représentants de la côte pacifique américaine. Pour ces auteurs, cinq sous-familles reçoivent le même nom : Oregoniinae, Inachinae, Pisinae, Majinae, Mithracinae, tandis que deux sont nommées différemment, Tychinae (*in* Griffin & Tranter = Ophthalmiinae *in* Garth) et Epialtinae (*in*

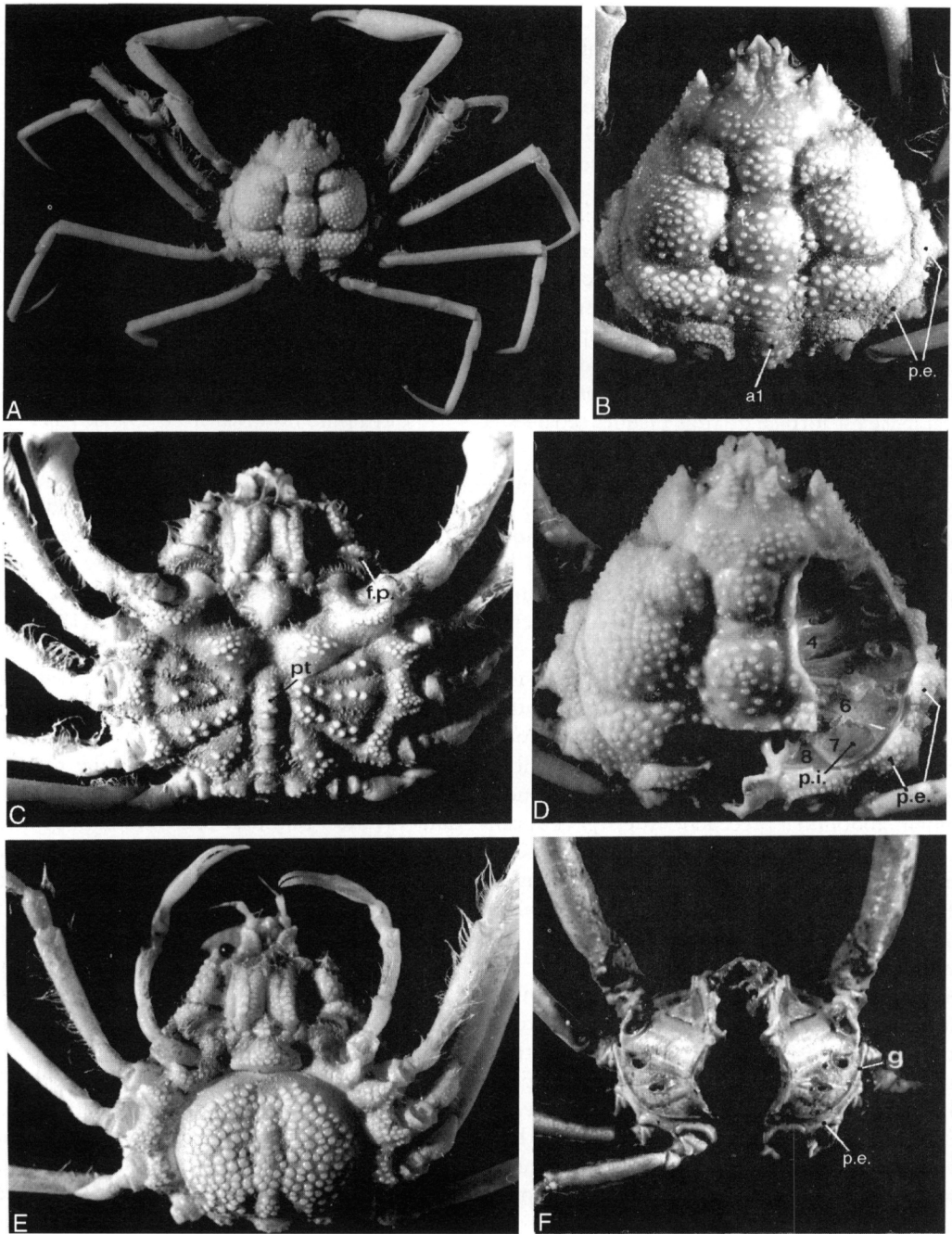


FIG. 11. — Inachoididae. **A-E**, *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro) : **A**, vue d'ensemble ; **B**, vue dorsale, avec la partie latéro-externe des pleurites et le segment abdominal 1 ornementés comme la carapace ; **C**, ♂, face ventrale ; **D**, carapace en gros plan, découpée à droite découvrant un ensemble des pleurites, avec leur partie interne normalement recouverte et, en continuité, leur partie externe exposée et ornementée ; **E**, ♀, face ventrale. **F**, *Inachoides microrhynchus* H. Milne Edwards et Lucas, après enlèvement de la carapace, ensemble des pleurites et gouttière de sertissage de la carapace. **a1**, segment abdominal 1 ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **pt**, pléotelson ; **p.e.**, partie latéro-externe des pleurites ; **p.i.**, partie interne des pleurites ; **4-8**, pleurites 4-8.

Griffin & Tranter = Acanthonychinae in Garth). D'après la morphologie larvaire, Ingle (1976) considère six sous-familles de Majidae : Oregoniinae, Acanthonychinae, Inachinae, Pisinae, Majinae, Ophthalmiinae, et il sépare les Inachinae en deux groupes. Pour Rice (1988 : 32), la morphologie des mégaloques supporte les conclusions fondées sur les zoés et sur les adultes et indique la monophylie du groupe où, par exemple, les Inachiens combinent traits primitifs et traits avancés. Se fondant sur la morphologie des zoés, Clark & Webber (1991 : 1275, tabl. 5) ne distinguent plus que quatre grandes familles à l'intérieur des Majoidea : Oregoniidae, Macrocheiridae, Majidae, Inachidae, sans indication des sous-familles incluses.

Lorsque les Hymenosomatidae sont exclus des Majoidea, ces derniers deviennent homogènes en ce qui concerne le gonopore mâle, qui est toujours coxal, et ils sont sans conteste des Heterotremata.

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

Nous proposons d'ajouter (au moins) une famille supplémentaire aux Majoidea, celle des Inachoididae Dana. Drach & Guinot (1982 : 715-720 ; 1983 : 37-42 ; cf. aussi Guinot 1984 : 378-381) ont découvert chez le genre *Paradasygius* Garth, 1958 (espèce-type : *Microrhynchus depressus* Bell, 1835) des caractères très particuliers (Figs 11A-E, 13, 14), qui constituent autant d'apomorphies. La mise en évidence de traits similaires chez divers autres genres américains, pour la plupart jusqu'alors attribués aux Inachinae, a conduit à envisager le regroupement de tous ces Crabes dans un taxon unique. C'est pourquoi l'ancienne appellation d'Inachoidinae Dana, 1851 a été réhabilitée et élevée au rang de famille, soit Inachoididae. À notre connaissance, Melo (1996 : 167, 191) est l'un des seuls carcinologistes récents à distinguer la sous-famille des Inachoidinae. Se fondant sur le caractère des orbites (presque complètes, mais mal délimitées) et de l'article basal antennaire (étroit) dans la faune sud-américaine, il attribue à ce taxon les mêmes genres que ceux retenus par Drach & Guinot (1983) sur d'autres critères.

Nous avons caractérisé les Inachoididae en tout

premier lieu par leurs pleurites presque horizontaux et par l'existence de connexions morphologiques concernant certaines parties fondamentales du squelette :

1. Dépassement de la portion latéro-externe des pleurites de chaque côté de la carapace, avec un relief cuticulaire semblable à celui de cette dernière ; de ce fait, région latéro-externe des pleurites visible extérieurement sous forme de plaques pleurales (Figs 11B, 12A, B) ;

2. Insertion, avec sertissage, de la carapace dans une gouttière séparant les deux portions des pleurites, ceux qui sont recouverts « normalement » et ceux à découvert, visibles dorsalement, calcifiés et ornements comme la carapace (Fig. 11D, F) ;

3. Entre les péréiopodes, développement de trabécules pleuro-sternales, qui réunissent le bord latéro-externe des pleurites au bord externe des sternites (Fig. 13C) ;

4. Intégration du premier segment de l'abdomen au céphalothorax, dans le même plan que la face dorsale de la carapace et avec une ornementation similaire, la ligne de séparation paraissant faiblement ankylosée (par exemple chez *Paradasygius*, Fig. 11B) ;

5. Connexions particulières carapace-squelette, notamment présence de piliers verticaux qui soutiennent le système squelettique à la face interne de la carapace (Fig. 11D, F). Une telle soudure, qui ne semble pas exister chez d'autres Crabes, constituerait un état dérivé (Secretan comm. pers.).

La carapace ne recouvre pas la zone d'insertion des péréiopodes et ne montre aucun repli latéro-ventral, d'où l'absence d'un vrai branchiostégite. La face dorsale de la carapace offre un contour apparent trompeur car ses bords peu perceptibles se confondent, à première vue, avec la zone exposée des pleurites et avec le pléomère 1 qui arborent les mêmes différenciations cuticulaires que la face dorsale elle-même. Dans leur partie latéro-externe calcifiée ornementée, les pleurites sont si semblables au reste du corps et la gouttière de sertissage de la carapace est parfois si peu apparente que le dessin par Melo (1996 : 205) d'*Euprognatha gracilipes* (A. Milne Edwards, 1878) montre une face dorsale indivise. Seul un examen attentif (Fig. 15F) permet de déceler