

FIG. 12. — Inachoididae. **A**, *Collodes robustus* Smith, face dorsale de la carapace. **B**, *Leurocyclus tuberculatus* (H. Milne Edwards et Lucas), face dorsale de la carapace et chélicépes. **C**, *Euprognatha bifida* Rathbun, ♂, face ventrale avec l'emplacement des fossettes de l'appareil bouton-pression. **D**, *Anasimus latus* Rathbun, ♂, face ventrale. **E**, *idem*, ♀, face ventrale avec sa cavité incubatrice. **F**, *Euprognatha rastellifera* A. Milne Edwards, cavité incubatrice entrouverte pour montrer les œufs, gros et en petit nombre. **a1**, segment abdominal 1 ; **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **m.s.**, muraille sternale ; **pt**, pléotelson ; **p.e.**, partie latéro-externe des pleurites.

l'emplacement de la gouttière et de distinguer chaque pleurite externe bien individualisé. Les figures par Melo (1996) d'autres Inachoididae, par exemple des genres *Anasimus*, *Collodes* ou *Arachnopsis*, montrent bien le sillon qui sépare la carapace *stricto sensu* de la partie latéro-externe califiée des pleurites, au-dessus des coxae des P2-P5.

Le cas de pleurites apparents est très rare chez les Brachyours. Font exception les Raninoidea, les anciens *Gymnopleura* Bourne, 1922 où la condition « pleurites découverts » est une synapomorphie du groupe. Garth (1958 : 80) est le seul à avoir mentionné la présence de « plaques épimérales » chez *Paradasygius*.

Nous n'insistons pas ici sur l'interprétation selon

laquelle la partie exposée des pleurites pourrait correspondre à une précoxa. On considère parfois ce tout premier article de l'appendice comme n'ayant pas disparu et comme s'étant incorporé aux pleurites thoraciques chez certains Décapodes (Hansen 1893, 1925) ou comme une partie sclérifiée de la paroi du corps, et non comme un véritable article appendiculaire (Gruner 1993).

En plus des cinq points mentionnés plus haut, les Inachoididae montrent de nombreuses particularités des synapomorphies, pour la plupart :
6. Très fort aplatissement du corps correspondant à un squelette endophragmal très peu épais et localement soudé avec la carapace (Fig. 11D, F) ;

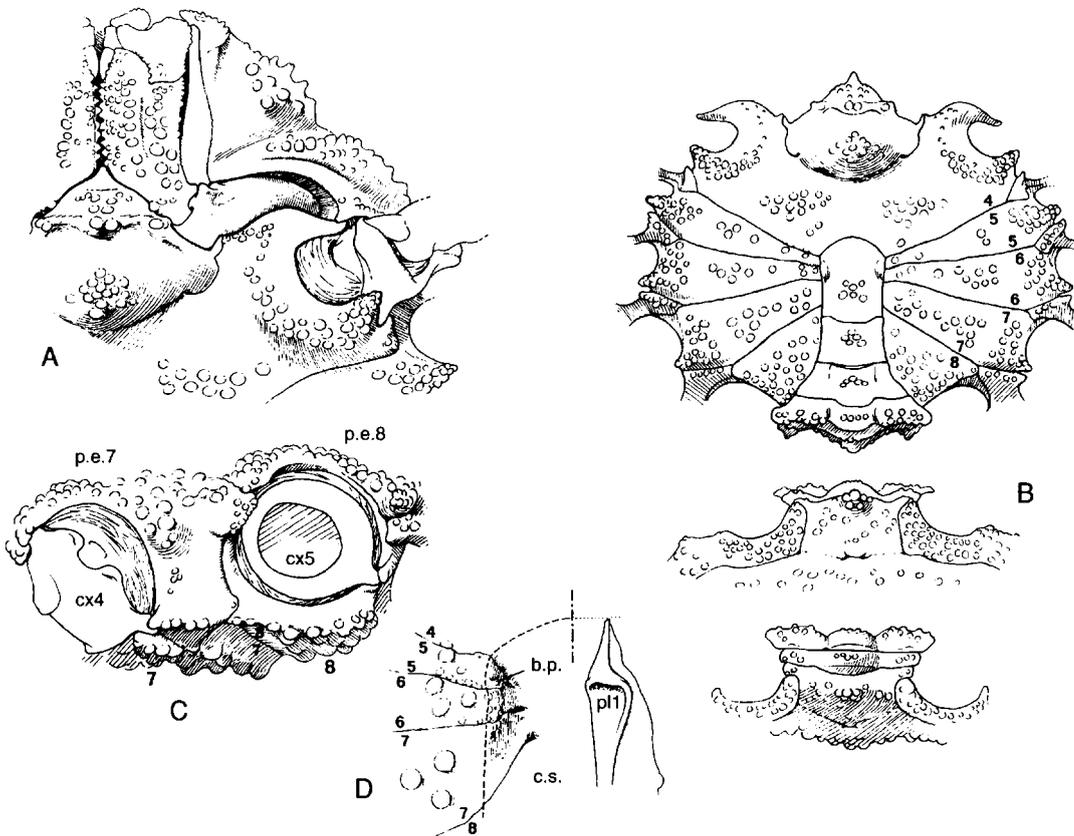


Fig. 13. — Inachoididae. *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro), ♂, Guyane française (MNHN-B 19509). **A**, Mxp3 et fente ptérygotomienne ; **B**, sternum thoracique et abdomen dessiné en trois parties ; **C**, trabécules pleuro-sternales ; **D**, emplacement des crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen. **b.p.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx4**, **cx5**, coxa de P4, de P5 ; **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **pl1**, premier pléopode mâle ; **p.e.7**, **p.e.8**, partie latéro-externe des pleurites 7 et 8 ; **4/5-7/8**, sutures sternales thoraciques 4/5-7/8.

7. Face dorsale de la carapace (Figs 11B, 12A, B, 15F) profondément sillonnée et dénuée de soies en crochet, typiques de nombreux Majidae ;
8. Sternum thoracique étroit au niveau de l'écusson antérieur qui pénètre entre les Mxp3, au contraire très élargi au niveau des segments 4-7 (Figs 11C, E, 12C, D, 13B, 14B) ; sternum se réunissant au ptérygostome par une avancée allongée et se prolongeant par des trabécules (pleuro-sternales) qui entourent les coxae des pattes ambulatoires (Fig. 13C) ;
9. Sutures sternales thoraciques toutes interrompues (Figs 11C, 12C, D, 13B, 14B) ;
10. Fente ptérygostomiennne vaste, frangée de soies, fermée en avant du chélipède par l'avancée qui relie le plastron sternal thoracique au rebord ptérygostomien (Figs 11C, 12C, D, 13A, 14A), la ventilation respiratoire ne pouvant utiliser les voies habituelles en raison de l'insertion de la carapace sur les pleurites ;
11. Mxp3 avec une coxa et un épipodite très développés ;
12. Abdomen mâle composé au maximum de six éléments, le segment 6 étant soudé au telson, d'où formation d'un pléotelson, lequel est souvent très allongé (Figs 11C, 12D, 13B, 14B) ;
13. Crochets de l'appareil bouton-pression développés (Figs 12C, D, 13D, 14C), correspondant à des fossettes profondes situées sur le pléotelson, à des niveaux variables (Figs 12C, D) ;
14. Abdomen femelle jamais composé de plus de cinq segments, avec les segments 5-6 soudés et fusionnés au telson (formation d'un pléotelson) ;
15. Formation d'une large cavité incubatrice, par suite de l'élargissement du pléotelson en une large calotte discoïde (Figs 11E, 12E) ;
16. Modification du plastron sternal chez la femelle, le sternum se soulevant en une muraille (muraille sternale, Fig. 12F) sur laquelle s'emboîte cette calotte (tout au moins chez les genres dont nous avons examiné des femelles mûres) ;
17. Très gros œufs, peu nombreux (Fig. 12F) ;
18. Squelette endophragmal séparé en deux parties dorso-ventrales par la lame de jonction et formé également de deux parties exclusivement latérales (sauf au niveau de la selle turcique, peu individualisée), symétriques, régulièrement cloisonnées dans le plan longitudinal (Secretan sous presse).

Une synapomorphie majeure semble être la présence des deux piliers verticaux qui soudent le système endophragmal à la carapace : à partir de la face interne de la carapace, au niveau de la région métagastrique, ils traversent le squelette et rejoignent la face interne du sternum thoracique à la base de l'écusson sternal, c'est-à-dire au niveau du sternite 3.

Néanmoins, certains caractères se présentent à divers degrés, comme par exemple l'avancée du sternum vers le ptérygostome, laquelle est plus ou moins prononcée. Chez *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro) (Figs 11C, 13A), une avancée sternale complète isole la cavité arthrodiiale du chélipède ; de même, chez *Batrachonotus nicolsi* Rathbun, 1894, *B. fragosus* Stimpson, 1871, *Arachnopsis filipes* Stimpson, 1871, *Euprognatha rastellifera* Stimpson, 1871, *E. bifida* Rathbun, 1893 (Fig. 12C), *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Fig. 12D), la jonction est totale, avec une fente ptérygostomiennne complètement séparée de la cavité arthrodiiale du chélipède. Chez *Paradasygius depressus* (Bell, 1835) (Fig. 14A), *Collodes leptocheles* Rathbun, 1894, *Pyromaia tuberculata* (Lockington, 1876), et dans le genre *Leurocyclus* Rathbun, 1897, se développe une languette sternale, qui n'atteint cependant pas le rebord ptérygostomien. Une étude détaillée de cette disposition s'avère nécessaire, à la fois chez les Inachoididae et chez les Inachidae.

Les trabécules (pleuro-sternales) qui entourent les coxae des pattes ambulatoires (Fig. 13C) ferment les cavités arthrodiiales de celles-ci. Le passage de l'eau respiratoire ne peut se faire que par la très large fente ptérygostomiennne. L'aplatissement du corps et la réduction extrême du branchiostégite aboutissent à une diminution de la capacité de la chambre branchiale et des branchies, particularités qui existent également chez les Hymenosomatidae.

SYNONYMIE DES INACHOIDIDAE Dana, 1851

Inachoidinae Dana, 1851a : 432.

Inachoididae – Dana 1851b : 83. – Neumann 1878 : 13. – Drach & Guinot 1983 : 37-42. – Guinot 1984 : 377. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Salacinae Dana, 1851a : 430 ; 1852 : 81. – Brito

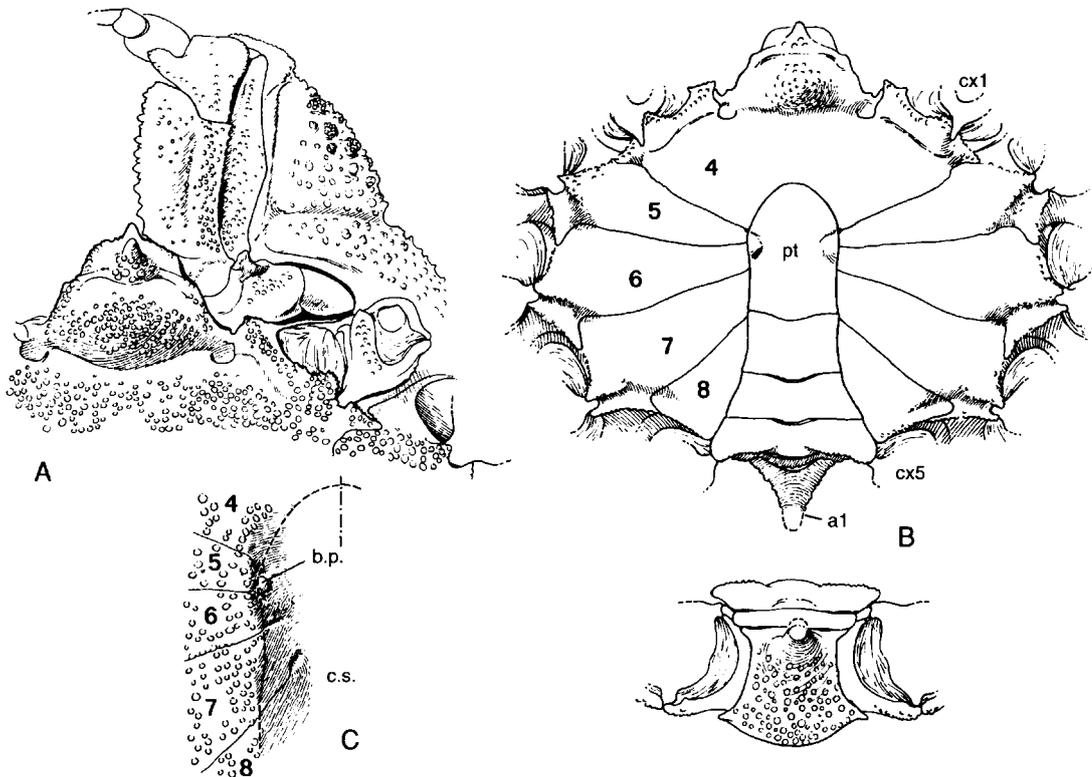


FIG. 14. — Inachoididae. *Paradasygius depressus* (Bell), ♂ (MNHN-B 20818). **A**, Mxp3 et fente ptérygostomienne ; **B**, sternum thoracique et abdomen dessiné en deux parties ; **C**, emplacement des crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen. **b.p.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx1**, **cx5**, coxa de P1, de P5 ; **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **pt**, pléotelson ; 4-8, sternites thoraciques 4-8.

Capello 1871 : 264. — Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Salaciinae — Guinot 1984 : 381.

Collodinae Stimpson, 1871 : 119. — Neumann 1878 : 12. — Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Inachoidinae — Melo 1996 : 167, 191.

GENRES INCLUS. — *Aepinus* Rathbun, 1925 (non examiné), *Anasimus* H. Milne Edwards, 1880, *Arachnopsis* Stimpson, 1871, *Batrachonotus* Stimpson, 1871, *Collodes* Stimpson, 1861, *Euprognatha* Stimpson, 1871, *Inachoides* H. Milne Edwards et Lucas, 1842 (genre-type), *Leurocyclus* Rathbun, 1897, *Paradasygius* Garth, 1958, *Pyromaia* Stimpson, 1871.

REMARQUES

Tous les genres en question étaient classiquement attribués aux Inachinae (sauf *Leurocyclus*). Par exemple, tous les Inachinae de la côte nord-

américaine étudiés par Williams (1984 : 292), à l'exception des genres *Anomalothir* Miers, 1879, *Podochela* Stimpson, 1860, *Stenorhynchus* Lamarck, 1818, sont à soustraire des Inachidae. Les Inachoididae habitent tous les mers des côtes nord- et sud-américaines, compte tenu que *P. tuberculata* (Lockington, 1877) a été introduite en Asie de l'Est, en Nouvelle-Zélande (Furota 1996a, b) et en Australie (Morgan 1990).

Le cas du genre *Capartiella* Manning et Holthuis, 1981, d'Afrique occidentale, monospécifique avec *C. longipes* (Capart, 1951) (Monod 1956 : 537, sous le nom de *Physachaeus* ; Manning & Holthuis 1981 : 277), pose problème. Comme chez les Inachoididae, les bords de la face dorsale de la carapace (Fig. 15E), en arrière de P1, sont prolongés par une portion externe des pleurites. L'abdomen mâle offre un pléotelson par suite de

la soudure du segment 6 avec le telson. Les crochets de l'appareil bouton-pression sont extrêmement pointus (Fig. 15D). Les profondes fossettes correspondantes sont curieusement situées sur deux languettes détachées : émanant du dernier élément abdominal, elles paraissent presque mobiles (à vérifier sur d'autres individus) (Fig. 15G). L'abdomen femelle est composé de 5 segments (segment 6 soudé au telson). Mais tous ces caractères (sauf le débordement des parties latéro-pleurales) peuvent aussi bien indiquer un Inachidae (Fig. 15A-C). Chez *Capartiella* il faut citer des traits non inachoidiens, comme par exemple l'absence de large fente prérygostomienne délimitée par une avancée du sternum, le P11 mâle (Forest & Guinot 1966, fig. 14) avec l'apex dilaté et l'ouverture située à l'extrémité d'un lobe développé. L'appartenance du genre *Capartiella* aux Inachoididae est douteuse. Le caractère « dépassement de la portion latéro-externe des pleurites de chaque côté de la carapace » ne serait donc pas exclusif des Inachoididae et pourrait se rencontrer chez certains Inachidae.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

À notre connaissance, les stades de développement ont été étudiés chez deux espèces d'Inachoididae, *Anasimus latus* Rathbun (Sandifer & Van Engel 1972) et *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Webber & Wear 1981). Ces derniers auteurs (*ibid.* : 381) relèvent combien les larves de ces deux espèces sont proches et différent de celles de tous les autres Brachyours.

Sandifer & Van Engel (1972 : 148) sont les premiers à avoir attiré l'attention sur les traits exceptionnels des stades zoés (Fig. 10C, zoé I) d'*A. latus*, avec une combinaison unique de caractères, notamment : (1) l'absence d'épines rostrales et latérales ; (2) la présence d'une paire d'épines oculaires ; (3) la présence de « hook-like expansions » sur le pléomère 2 ; (4) l'abdomen composé de cinq somites chez la zoé I, donc avec le pléomère 6 fusionné avec le telson (de six chez la zoé II) ; (5) la présence de simples « pleopodal buds » chez la zoé II.

La mégaloïpe (Fig. 10D) d'*Anasimus latus* Rathbun (Sandifer & Van Engel 1972) se distingue également de toutes les mégaloïpes connues de Brachyours des Amériques par

l'armature réduite de la carapace ; l'article basal antennaire avec une longue avancée ; les quatre épines terminales du telson. À signaler encore la présence de six pléomères (+ telson) et de pléopodes 2-6 courts (exopodite 2-articulé) et terminés par des soies plumeuses longues (plus réduites sur le P16, semble-t-il). La discussion de Sandifer & Van Engel (1972) fait bien ressortir les différences par rapport aux zoés et à la mégaloïpe des Inachidae.

Webber & Wear (1981 : 370, 380) décrivent la zoé I de *Pyromaia tuberculata* et ne font pas mention de mégaloïpe. La combinaison de caractères rencontrés est unique. D'une discussion bien argumentée il ressort que *Pyromaia tuberculata* et *Anasimus latus* se distinguent de tous les Inachidae de la conception traditionnelle. Webber & Wear (*ibid.* : 381) concluent que « *P. tuberculata* and *A. latus* fall quite neatly between the *Stenorhynchus* species and *Inachus*, *Achaeus*, and *Macropodia*, and thus support Rice's statement by helping fill the gap in what is a very considerable range of zoal characters for a single subfamily » (d'après les caractères larvaires, les Inachinae *sensu* Rice 1980, se départagent en ces deux groupes, au moins).

Wear & Fielder (1985 : 28) font connaître, sans beaucoup de détails, la zoé II de *Pyromaia tuberculata* mais, sous la rubrique « mégaloïpe », ils indiquent « no knowledge ».

Paula & Cartaxana (1991) montrent qu'*Anasimus latus* et *Pyromaia tuberculata* présentent les caractères larvaires des Inachinae les plus avancés tel que *Stenorhynchus* Lamarck et qu'ils partagent, par ailleurs, avec *Macropodia* Leach et *Achaeus* Leach un certain nombre d'autres traits.

La combinaison particulière des caractères larvaires justifie la séparation du taxon Inachoididae, même si actuellement seules deux espèces, *Pyromaia tuberculata* et *Anasimus latus*, ont leurs larves connues.

FOSSILES

Parmi les Majoïdeia fossiles cités par Glaessner (1969 : R504) et attribués aux Inachinae, nous supposons que des formes américaines pourraient être rapportées aux Inachoididae. Contrairement au cas des Hymenosomatidae, la fossilisation d'Inachoididae est très vraisemblable étant donné

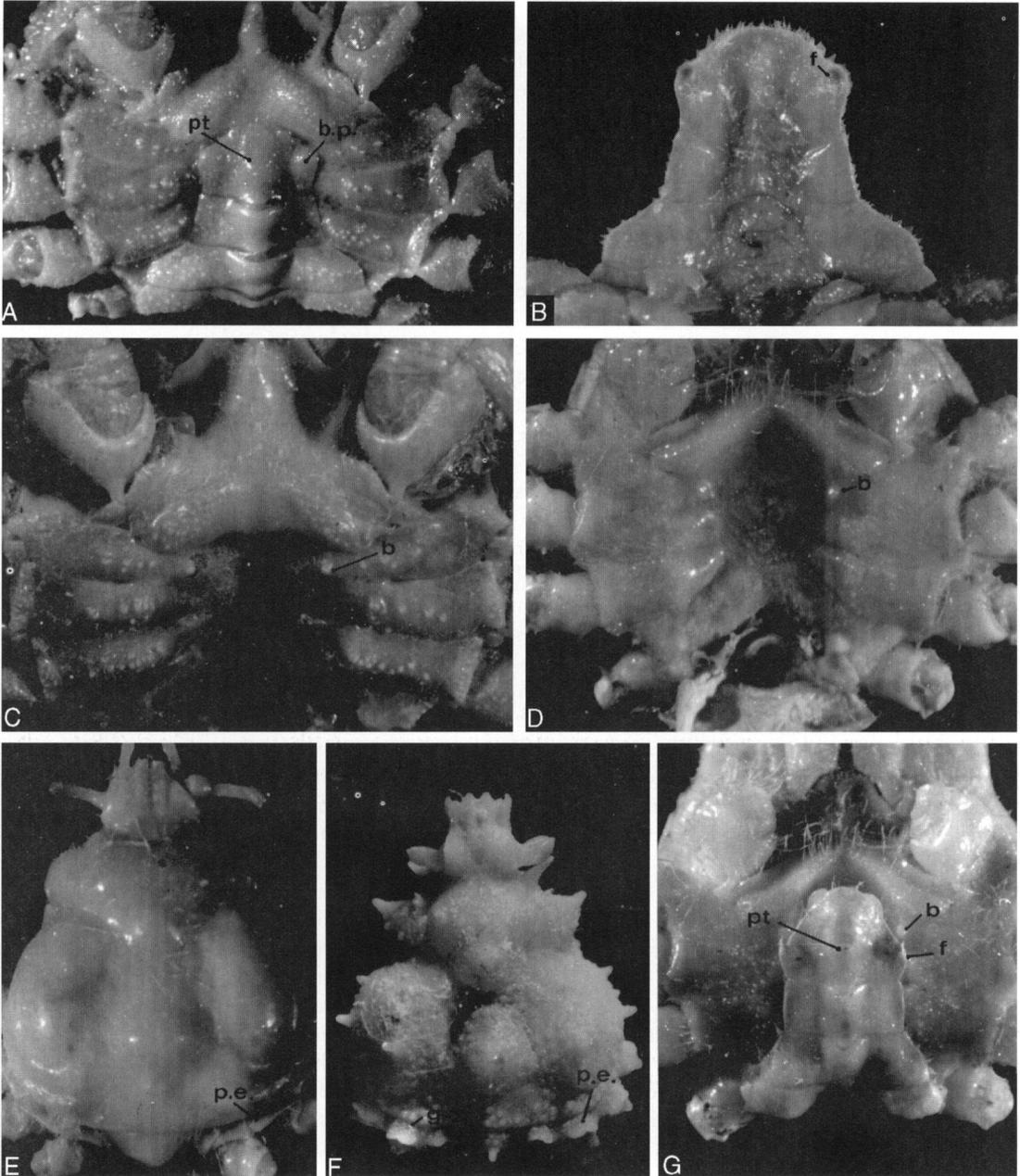


FIG. 15. — **A-C**, *Inachus dorsettensis* (Pennant) (Inachidae), ♂ : **A**, sternum thoracique ; **B**, face ventrale de l'abdomen ; **C**, sternum thoracique, sans l'abdomen. **D, E, G**, *Capartiella longipes* (Capart), ♂ : **D**, sternum thoracique, sans l'abdomen ; **E**, carapace et extrémité latéro-externe des pleurites, apparente ; **G**, sternum thoracique, avec l'abdomen (un peu détaché). **F**, *Euprognatha gracilipes* A. Milne Edwards (Inachoididae) : carapace et extrémité latéro-externe des pleurites apparente. **b.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **f.**, fossettes de l'appareil bouton-pression ; **g.**, gouttière de sertissage de la carapace ; **pt.**, pléotelson ; **p.e.**, partie externe des pleurites.

la calcification de leur tégument. Il est évident que l'examen des représentants fossiles permettrait de vérifier assez facilement si des pleurites sont apparents sur les côtés de la carapace et quels sont les rapports entre le pléomère 1 et le céphalothorax.

Le genre *Eoinachoides* Van Straelen, 1933 (p. 5) est représenté par deux espèces. *E. senni* Van Straelen, 1933, de l'Éocène supérieur du Venezuela, indiqué comme ayant des affinités « apparentes » avec le genre *Inachoides* H. Milne Edwards et Lucas, est illustré par une carapace profondément sillonnée où l'on ne peut distinguer la présence de pleurites. Une deuxième espèce, *E. latispinosa* Carriol, de Muizon & Secretan, 1987 (p. 7, fig. 3, pl. 2, fig. 1), du Miocène supérieur du Pérou, offre une carapace où la partie postérieure manque, ce qui ne permet pas d'observer un éventuel dépassement des pleurites.

Une espèce non nommée, du Miocène supérieur de Floride, a été rapportée au genre actuel *Euprogna* Stimpson, 1871 mais elle n'est représentée que par des dactyles de chélipèdes (Rathbun 1926 : 112, pl. 24, figs 16-19).

Dans le genre *Pyromaia* Stimpson (cf. Glaessner 1929 : 359 ; 1969 : R504), l'espèce actuelle *P. tuberculata* (Lockington, 1877) a été signalée du Pléistocène de Californie par Rathbun (1926 : 22, pl. 1, fig. 1), qui figure un abdomen femelle formant une large cavité incubatrice.

DISCUSSION SUR LES AFFINITÉS ENTRE HYMENOSOMATIDAE ET INACHOIDIDAE

Comme les rappels historiques l'ont montré plus haut, en ce qui concerne la famille des Hymenosomatidae, les carcinologistes se sont heurtés à une difficulté majeure car une localisation sternale, apparemment thoracotème, des orifices génitaux mâles s'y combine avec certains caractères de Majidae. En revanche, le groupement majien (y compris les Inachoididae) ne pose pas le même problème puisque, à cet égard, tous ses représentants offrent une localisation coxale des orifices mâles (Griffin & Tranter 1986), c'est-à-dire la même condition primitive. Dès lors que les

Hymenosomatidae en sont exclus, la superfamille Majoidea (ou la famille Majidae des auteurs) prend naturellement place dans les Heterotremata sans qu'y soit constatée la tendance à l'acquisition d'une disposition dérivée, avec orifices coxo-sternaux. C'est pourquoi Guinot (1978 : 279) pouvait évoquer, quant à ce caractère, un « quantum évolutif réduit » chez les Majoidea (par rapport aux Leucosioidea par exemple), rappelant toutefois que Bouvier (1940 : 307) signalait un système nerveux condensé dans la famille des Majidae. Il ne faisait pas de doute qu'un groupement aussi vaste que les Majoidea, le plus riche en taxons parmi les Brachyours, avec près de 900 espèces assignées à plus de 150 genres, devait comprendre des formes très évoluées, à côté de formes très primitives comme les Oregoniidae. La découverte d'une combinaison unique de caractères très avancés chez les Inachoididae (Drach & Guinot 1982, 1983) a montré, si besoin était, la complexité des Majoidea. L'ancienne thèse d'une proximité Majidae-Hymenosomatidae, reprise dans la présente note, redonne toute son ampleur au groupement Majidae des auteurs.

L'hypothèse d'une relation phylogénétique entre Hymenosomatidae et Inachoididae permet d'expliquer les similarités observées, identifiées comme héritées d'un ancêtre commun. Le critère de parcimonie peut être appliqué, minimisant le recours aux hypothèses d'homoplasie. Il est évident que l'apparition de caractères analogues (comme par exemple les modifications de l'abdomen femelle pour la formation d'une cavité incubatrice) peut être imputée à la convergence, dans le cadre d'une stratégie de reproduction.

Nous considérons comme étant des synapomorphies des Hymenosomatidae et des Inachoididae les caractères suivants : très fort aplatissement du corps ; squelette endophragmal peu épais, aplati (pleurites presque horizontaux chez les Inachoididae, un peu abaissés vers l'avant chez les Hymenosomatidae), avec une double bipartition (dorso-ventrale et antéro-postérieure), avec une lame de jonction horizontale, le tout étant très régulièrement compartimenté ; sternum thoracique rétréci au niveau de l'écusson antérieur entre les Mxp3 et élargi au niveau des somites 4-7 ; sutures sternales thoraciques toutes

interrompues ; jonction sternum-ptérygostome ; fente ptérygostomienne extrêmement vaste ; Mxp3 avec coxa et épipodite très développés ; orifice génital mâle coxo-sternal et sans connexion avec la suture 7/8 ; abdomen mâle composé au maximum de six éléments, avec formation d'un pléotelson par soudure du telson avec le segment 6 au moins (éventuellement fusion d'autres segments encore) ; crochets de l'appareil bouton-pression développés ; fossettes correspondantes profondes, situées sur la face ventrale du pléotelson, à des niveaux variables ; abdomen femelle composé au maximum de six éléments, c'est-à-dire de cinq segments + pléotelson, avec soudure du telson avec le segment 6 au moins ; face dorsale de la carapace profondément sillonnée et (généralement) dénuée de soies en crochet, typiques de nombreux Majidae ; article urinaire (généralement) éloigné de la base du segment basal antennaire et noyé au sein de l'épistome ; formation d'une cavité incubatrice par élargissement des éléments terminaux de l'abdomen en une calotte discoïde ; chez la femelle mûre, modifications du sternum thoracique, très forte excavation de ce dernier en son milieu et, au minimum, sur ses bords formation d'une muraille (muraille sternale) sur laquelle s'emboîte la calotte ; œufs relativement peu nombreux et plutôt de grande taille.

Certains des caractères cités ci-dessus ont pu apparaître indépendamment. Il existe chez d'autres groupes de Brachyours des exemples similaires, chez la femelle mûre, de formation d'une cavité incubatrice (par élargissement des éléments terminaux de l'abdomen en une calotte discoïde), de modifications du sternum thoracique, avec formation d'une muraille sternale sur laquelle s'emboîte la calotte, et d'œufs peu nombreux et de grande taille. La prise en compte d'un maximum de caractères structuraux, fonctionnels, ontogénétiques et biogéographiques permettra, par une analyse cladistique, de proposer un arbre phylogénétique.

Les états de caractères sont identifiés pour certaines structures.

PLÉOTELSON

La formation d'un pléotelson est une constante

chez les Hymenosomatidae comme chez les Inachoididae. De rares exemples de ligne de suture encore visible entre le segment 6 et le telson existent chez les Hymenosomatidae, au stade juvénile. Chez les Inachoididae, la ligne de suture disparaît aussi mais on devine la trace de celle-ci, par exemple chez *Euprognatha bifida* (Fig. 11C) et chez *Anasimus latus* (Fig. 11D) où le pléotelson est remarquablement allongé. Les deux parties restent si manifestes que, chez le mâle d'*Inachoides*, Rathbun (1925 : 59) compte six segments tandis que Garth (1958 : 95) en dénombre sept (chez *I. microrhynchus*). L'abdomen mâle de plusieurs genres américains rapportés ici aux Inachoididae a été décrit comme possédant les deux derniers « segments » fusionnés par Garth (1958 : 60, *Euprognatha* ; 67, *Collodes* ; 80, *Paradasygius* ; 85, *Pyromaia*). La réunion des deux derniers éléments abdominaux entraîne un emplacement particulier des fossettes d'accrochage sur le tout dernier élément abdominal, ce qui est inusuel chez les Brachyours.

Chez les Majoidea, l'abdomen mâle est généralement composé de six segments + telson (indiqué comme sept segments chez Griffin & Tranter 1986). C'est seulement chez certains genres d'Inachidae qu'interviennent une coalescence terminale et un emplacement « atypique » des fossettes sur le dernier élément abdominal (Fig. 15B) avec, très rarement, une coalescence intéressante, en plus, d'autres pléomères. Les genres suivants (liste non exhaustive) d'Inachinae présentent un abdomen analogue à celui des Inachoididae : *Ereleptus* Rathbun (Garth 1958 : 91), *Podochela* Stimpson (Garth 1958 : 103), *Stenorhynchus* Lamarck (Garth 1958 : 129), *Achaeus* Leach (Griffin & Tranter 1986 : 4), *Achaeopsis* Stimpson (Griffin & Tranter 1986 : 20), *Inachus* Weber (Christiansen 1969 : 100) (Fig. 15A, B), *Dorhynchus* Thomson (Christiansen 1969 : 106 ; Manning & Holthuis 1981 : 280). Pour *Inachus*, genre-type des Inachidae emend., nous figurons le plastron sternal, aux sutures toutes interrompues, la cavité sterno-abdominale avec les crochets de l'appareil bouton-pression et les fossettes correspondantes, l'abdomen avec son pléotelson (Fig. 15A-C).

Chez la femelle des Inachoididae et chez les Hymenosomatidae, le nombre de pléomères ne

dépasse jamais le nombre de cinq, les deux derniers éléments (6 + telson) étant toujours soudés en un pléotelson, comme chez le mâle. Chez les Inachoididae, l'abdomen femelle se réduit à quatre segments + pléotelson, avec une calotte discoïde résultant de la coalescence des segments 5 et 6 avec le telson. Chez les Hymenosomatidae, la disposition est plus diversifiée : de cinq segments distincts (état plésiomorphe) à une large pièce composée des segments 2-5 soudés + pléotelson (état apomorphe).

Carapace

Chez tous les Inachoididae, la partie latéro-externe des pleurites 4-8 (c'est-à-dire ceux correspondant aux péréiopodes thoraciques) débordent de la carapace et apparaît à découvert : le repérage des parties exposées de chaque pleurite, 4-8, est aisé. C'est seulement en arrière des chélicères que les pleurites dépassent de la carapace proprement dite ; en avant, la disposition est « normale ». La dissection permet de bien distinguer la gouttière de sertissage de la carapace, creusée dans la portion latéro-externe des parois pleurales. Le premier segment abdominal, disposé dorsalement dans le prolongement de la face dorsale de la carapace et qui exhibe la même ornementation que cette dernière, s'intègre complètement au céphalothorax, avec une séparation parfois peu distincte.

Chez les Hymenosomatidae, la disposition est difficile à interpréter. On pourrait homologuer la rainure hyménosomienne à une gouttière de sertissage de la carapace (seul le couvercle dorsal serait alors la carapace *stricto sensu*) et considérer la partie située tout autour et au-delà de la rainure comme une région pleurale, par suite de la fusion de la partie latéro-externe des pleurites en un ensemble indivis. En effet, dans la partie postérieure du céphalothorax, les pleurites, presque horizontaux, ont leur bord externe qui est très proche du bord de la carapace.

Il serait possible de concevoir : (1) une condition plus primitive chez les Inachidae *stricto sensu*, où les pleurites, moins horizontaux, ne sont pas du tout découverts et où la carapace se continue jusqu'aux cavités arthroïdiales de P1-P5 ; (2) une condition dérivée chez les Inachoididae, avec les

pleurites encore complètement individualisés sur toute leur étendue ; et (3) une condition plus avancée chez les Hymenosomatidae, où aurait eu lieu une fusion des parties distales des pleurites 4-8 (synapomorphie). Mais nous n'avons aucune preuve de ce processus. En plus, une difficulté majeure surgit dans le point 3 de l'hypothèse : vers l'avant, là où les pleurites sont un peu moins horizontaux et s'abaissent par rapport aux cavités arthroïdiales des péréiopodes, à quoi peut-on homologuer la partie ventrale de la carapace située extérieurement à la rainure hyménosomienne ? L'impossibilité de définir complètement la zone d'insertion de l'épimère ne permet pas de conclure (Secretan comm. pers.). En l'absence, chez les Hymenosomatidae, de ligne latérale continue, la rainure hyménosomienne ne serait-elle pas une ligne de déhiscence lors de la mue ? Les observations sur la mue des Hymenosomatidae ne précisent pas clairement les modalités de l'exuviation (Broekhuysen 1955).

Dans les deux familles les aires délimitées sur la face dorsale de la carapace sont similaires, les sillons souvent très profonds des Inachoididae étant remplacés le plus fréquemment chez les Hymenosomatidae par des sillons qui ressemblent davantage à des « *lineae* ».

Squelette endophragmal

Chez les Hymenosomatidae, il est très peu épais, composé de deux parties latérales régulièrement cloisonnées, elles-mêmes séparées par une lame de jonction, horizontale (Fig. 6F). En plus, chez les Inachoididae, il y a soudure des faces internes de la carapace et du sternum thoracique par l'intermédiaire de deux piliers. Situés de chaque côté de la région métagastrique, ces piliers s'attachent à la face interne de la carapace, traversent de part en part le système squelettique et, enfin, rejoignent le plastron ventral à la base de l'écusson sternal, c'est-à-dire au niveau du sternite 3.

Péréiopodes thoraciques

Nous ne discuterons pas sur la ressemblance des chélicères et des pattes ambulatoires entre Hymenosomatidae et Inachoididae. Là encore, les formes sont plus variées chez les Hymenosomatidae (Melrose 1975) avec, assez

fréquemment, des péréiopodes allongés et grêles, P2-P3 étant de longueur analogue et dirigés vers l'avant, ce qui rappelle beaucoup les Inachoididae et aussi les Inachidae. Une étude des soies serait nécessaire.

Pléopodes

Chez les Inachoididae, le premier pléopode sexuel mâle est connu surtout par les figures données par Garth (1958, pl. B, figs 8, 9, pl. E, figs 1-7, 9) et par Williams (1984, fig. 241b, c, e-g, i, m, n). Le P11 offre une morphologie très homogène : il est plutôt rectiligne, épais, avec l'apex plus ou moins effilé et l'ouverture latérale surmontée ou non par un lobe, de toute façon peu proéminent. La proximité avec le premier pléopode des Inachidae *stricto sensu* est assez flagrante.

Chez les Hymenosomatidae, la morphologie du P11, connue principalement par les figures données par Lucas (1980, figs 9A-K, 10A-J) et par Ng & Chuang (1996), est au contraire très diversifiée : la forme varie de très fortement incurvée à rectiligne, de mince à très épaisse, de simple à torsadée ; ornementation varie de faible à fournie (spinules, soies courtes ou longues, éventuellement barbulées) ; l'apex est soit effilé soit très complexe. Une étude très précise du P11 mâle chez tous les Hymenosomatidae devrait permettre de définir le plan de base de cet appendice et d'analyser ses modifications au sein de la famille. Cette diversification n'est pas étonnante, rejoignant celle de la plupart des autres structures (abdomen, Mxp3, rostre). Une comparaison s'impose entre le P11 mâle, simple, des Inachoididae (? condition primitive) et celui, apparemment plus complexe, de certains Hymenosomatidae.

Des explications devront être apportées au problème de la spécialisation des Hymenosomatidae, représentants très avancés d'une lignée et dont le succès évolutif est démontré par le grand nombre d'espèces existantes, colonisant les milieux les plus variés et adaptées à des conditions extrêmes.

SIMILITUDES DANS LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

En ce qui concerne le développement larvaire, les particularités des Hymenosomatidae et celles des

deux seules espèces d'Inachoididae où les larves sont connues, *Anasimus latus* et *Pyromaia tuberculata*, les distinguent, les uns et les autres, de tous les autres Brachyours (cf. *supra* et Fig. 10). Par exemple, la réduction ou l'absence des épines principales de la carapace ainsi que l'absence de toutes épines additionnelles ne laissent à leur voisinage que certains Majidae Inachinae et, un peu plus à l'écart, *Pinnotheres* et *Ebalia* (Wear & Fielder 1985 : 82, clef pour les larves de Brachyours de Nouvelle-Zélande).

La mégaloïpe d'*Anasimus latus* (Fig. 10A), à la carapace courte et très élargie postérieurement, ne ressemble pas à celle des autres Brachyours ni à celle des Majoïde. Il sera intéressant de la comparer au premier stade post-larvaire (Fig. 10E) des Hymenosomatidae, famille où il n'y a pas de mégaloïpe. Les derniers stades de développement de *Pyromaia tuberculata* n'étant pas ou incomplètement connus, il conviendra de vérifier si la zoé II a cinq ou six pléomères [Wear & Fielder (1985 : 28) ne donnent que peu d'informations sur la zoé II et ne la figurent pas] et si la mégaloïpe (inconnue à ce jour) possède, ou non, des uropodes fonctionnels (Paula & Cartaxana 1991 : 120).

Aucune confrontation précise entre les larves hyménosomiennes et celles des deux espèces d'Inachoididae n'a été tentée dans les revues synthétiques des ontogénétiens. Le cadre de ce travail ne permet pas une telle analyse, mais il est probable que de telles comparaisons permettraient de mettre en valeur les apomorphies des deux familles, Hymenosomatidae et Inachoididae, et de vérifier leurs relations avec les Inachinae emend. et les autres Majoïde. En tout cas, les caractères ontogénétiens semblent bien confirmer l'appartenance des Hymenosomatidae aux Heterotremata et leurs affinités avec les Majoïde.

BIOGÉOGRAPHIE

Si l'on admet que les Hymenosomatidae représentent une branche dérivée des Inachoididae, eux-mêmes dérivés des Inachinae, l'analyse de leur répartition biogéographique apporte des éléments intéressants.

Les Hymenosomatidae sont, pour une part, des habitants des régions côtières de l'Indo-

Ouest-Pacifique tropical et sub-tropical, essentiellement à faible profondeur jusqu'à 20 m, avec des signalements rares à plus grande profondeur (ca. 500 m), ainsi que dans les eaux continentales adjacentes. S'il n'y a pas eu dispersion vers les îles du Pacifique Central (pas de représentant ni aux Hawaii ni en Polynésie) et si les espèces marines montrent généralement une aire de répartition relativement restreinte, en revanche une espèce d'eau douce comme *Amarinus lacustris* est présente à la fois en Australie et en Nouvelle-Zélande. Pour une autre part, un certain nombre d'espèces d'Hymenosomatidae vivent dans les régions tempérées et tempérées-froides méridionales (Nouvelle-Zélande), une espèce (*Haliscarcinus planatus*) montrant une distribution circumpolaire dans l'Atlantique Sud (Lucas 1980). À part cette dernière espèce, la famille est absente des côtes du continent américain (si l'on excepte *Neorhynchoplax kempfi*, introduite dans le canal de Panama). Sur les côtes atlantique et pacifique d'Amérique, on pourrait dire que les Hymenosomatidae sont remplacés par les Inachoididae. En effet, tous les Inachoididae sont exclusivement américains (si l'on excepte *Pyromaia tuberculata*, introduite au Japon, en Australie et en Nouvelle-Zélande) et marins, dans des eaux peu profondes jusqu'à près de 700 m. Leur succès évolutif n'est pas comparable à celui des Hymenosomatidae, aucun représentant n'étant connu des eaux saumâtres ou douces. L'existence de formes ouest-africaines (cf. sous *Capartiella*) est à vérifier.

Le groupe des Inachidae **emend.**, qui se restreint maintenant aux seuls genres apparentés à *Inachus*, doit être révisé. Il conviendra, après l'exclusion des Inachoididae, de confronter les genres américains restant dans les Inachidae **emend.** aux représentants atlantiques et indo-pacifiques, et de préciser la distribution de la famille.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Certaines modifications et des compléments sont apportés ici (tableau 1) à la classification préliminaire de Guinot (1977, 1978, tabl. p. 214).

1. La famille des Hymenosomatidae (ou superfamille des Hymenosomatoidea) est rapportée aux Heterotremata à orifice coxo-sternal, condition dérivée. Le groupe le plus proche serait, parmi les Majoidea, la famille des Inachoididae (plusieurs genres américains exclus des Inachidae ; genre *Leurocyclus* exclu des Pisidae).

2. Parmi les Majoidea, les représentants qui ont un abdomen mâle de six éléments + telson appartiennent soit aux Inachoididae (liste plus haut) soit aux Inachidae. Il conviendra de réviser le statut des genres restants d'Inachidae *sensu* Garth (1958) ou *sensu* Griffin & Tranter (1986), lesquels offrent sept segments abdominaux (chez le mâle comme chez la femelle), tels *Anomalthir* Miers (Garth 1958 : 48), *Eucinetops* Stimpson (Garth 1958 : 51), *Cyrtomaia* Miers, *Platymaia* Miers, *Pleistacantha* Miers. Le genre *Camposcia* Latreille, laissé dans les Inachinae par Griffin & Tranter (1986 : 4, 22), serait à séparer. Le genre *Macrocheira* de Haan, également laissé dans les Inachinae par Griffin & Tranter (1986 : 3), doit être distingué, et la famille des Macrocheiridae Dana, 1851, réhabilitée (Clark & Webber 1991).

3. Dans une hypothèse préliminaire, la famille des Pinnotheridae (ou superfamille des Pinnotheroidea) est ici rapportée aux Heterotremata. L'appartenance des Pinnotheridae aux Catométopes ou aux Thoracotremata n'est donc pas retenue. En effet, les Pinnotheridae montrent une localisation très variable de l'orifice génital mâle sur le sternite thoracique 8, sans rapport étroit avec la suture 7/8 (Guinot 1979a : 212, fig. 53G) ; il s'agirait d'une condition coxo-sternale. Les ressemblances constatées entre les larves d'Hymenosomatidae et celles de Pinnotheridae sont donc plus explicables, et le rapprochement de ces deux familles, souvent envisagé par les carcinologistes du passé, se trouve justifié.

4. Les Cryptochiridae (ou Cryptochirioidea) sont des Heterotremata à orifice coxo-sternal, condition dérivée.

5. Avec le transfert des Hexapodidae dans les Heterotremata (Guinot & Bouchard sous presse), la section des Thora-cotremata se trouve réduite, pour ses grandes lignes, aux Gecarcinoidea, Grapsoidea, Ocypto-doidea et Mictyroidea, c'est-à-dire aux Crabes généralement littoraux, amphibies et terrestres, avec des représentants adaptés aux eaux douces.

Néanmoins, il sera nécessaire de vérifier si, dans ces dernières superfamilles, tous les représentants sont bien sternitères au sens strict. À ce stade d'avancement des recherches, la possibilité de la présence d'un orifice coxo-sternal chez certains Thoracotremata ne peut être exclue.

TABLEAU 1. — Familles étant ici rapportées à l'assemblage Heterotremata-Thoracotremata (sans envisager le niveau de superfamille) par rapport à Guinot (1978 : 214). Six familles (indiquées par un *) sont ajoutées aux Heterotremata ; quatre familles restent dans les Thoracotremata.

HETEROTREMATA (liste non exhaustive)

MAJIDAE
INACHIDAE
INACHOIDIDAE*
HYMENOSOMATIDAE*
GONEPLACIDAE*
HEXAPODIDAE*
PINNOTHERIDAE*
CRYPTOCHIRIDAE*

THORACOTREMATA

GRAPSIDAE
OCYPODIDAE
MICTYRIDAE
GECARCINIDAE

Remerciements

Nous remercions vivement Peter K. L. Ng (National University of Singapore), qui a mis à notre disposition les épreuves de l'important article (Ng & Chuang 1996) sur les Hymenosomatidae de l'Asie du Sud-Est et qui nous a fait don d'un riche et précieux matériel. Les nombreuses discussions avec Marcos Tavares (Universidade Santa Ursula, Rio de Janeiro), en vue de l'élaboration d'une matrice de caractères dans le cadre d'une recherche sur la monophylie des Brachyours, nous ont beaucoup éclairés lors de la préparation du présent travail. Sylvie Secretan (Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS, Laboratoire de Paléontologie) a mis à notre disposition diverses préparations du squelette endophragmal thoracique, accompagnées de ses dessins et photographies, en nous fournissant des informations précises pour l'interprétation de ce dernier, et nous a communiqué la photogra-

phie représentant la coupe sagittale d'*Odiomaris pilosus*, publiée ici (Fig. 6F) : nous lui devons d'avoir pu accéder à la compréhension, parfois difficile, du système squelettique. Elle nous a également aidés pour la bibliographie paléontologique. Jean-Marie Bouchard (Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie, Arthropodes) nous a permis d'utiliser ses photographies en microscopie électronique de l'abdomen mâle d'*Odiomaris pilosus* (Fig. 6D, E).

Nous sommes très reconnaissants à Marcos Tavares et à Peter K. L. Ng, qui ont patiemment relu le manuscrit et ont permis de l'améliorer grâce à leurs judicieux commentaires.

Nous assurons de notre sincère gratitude Michèle Bertoncini qui est l'auteur des dessins originaux et a mis en place l'iconographie, ainsi que Jacques Rebière qui a réalisé toutes les photographies et les a préparées pour la publication.

RÉFÉRENCES

- Abele L. G. 1972. — Introduction of two freshwater decapod crustaceans (Hymenosomatidae and Atyiidae) into Central and North America. *Crustaceana* 23 (3): 209-218.
- 1983. — Classification of the Decapoda, 8: XXI-XXIII, in Bliss D. C. (ed.), *The Biology of Crustacea*, vol 8, Vernberg F. G. & Vernberg W. B. (eds.), *Environmental Adaptations*. Academic Press, New York.
- Abele L. G. & Felgenhauer B. E. 1982. — Crustacea: Malacostraca: Decapoda: 296-326, in Parker S. P. (ed.), *Synopsis and classification of Living Organisms*. McGraw-Hill Book Company.
- Aikawa H. 1929. — On larval forms of some Brachyura. *Records of oceanographic Works in Japan* 2: 17-55.
- Alcock A. 1895. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 1. The Brachyura Oxyrhyncha. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* (1) 64 (2): 157-291.
- 1900. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 6. The Brachyura Catometopa or Grapsoidea. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 69 (Part II. Natural Science. N° III. 1900): 279-456.
- Baker W. H. 1906. — Notes on South Australian Decapod Crustacea. Part 1. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 28: 146-161.
- Balss H. 1957. — Decapoda. VIII. Systematik: 1505-1672, in Bronns H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief, Leipzig.

- Balss H. & Gruner H. E. 1961. — Decapoda: 1771-1978, in Bronns H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 14. Lief, Leipzig.
- Barnard K. H. 1950. — Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea. *Annals of the South African Museum* 38: 1-837.
- Barnes R. D. & Harrison F. W. 1991. — Introduction to the Decapoda: 1-6, in Harrison F. W. (ed.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol. 10. Decapod Crustacea, Harrison F. W. & Humes A. G. (eds). Wiley-Liss, New York.
- Beurlen K. 1929. — Zur Organisation mesozoischer Decapoden. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie* B (5): 171-179.
- Borradaile L. A. 1903. — Marine Crustaceans. Parts X. The spider-crabs, in Gardiner J. S. (ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes* 2 (2): 681-690.
- 1907. — On the Classification of the decapod Crustaceans. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 19: 457-486.
- Boschi E. E., Scelzo M. A. & Goldstein B. 1969. — Desarrollo larval del Cangrejo, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Crustacea, Decapoda, Hymenosomatidae) en el laboratorio, con observaciones sobre la distribución de la especie. *Bulletin of Marine Science* 19 (1): 225-242.
- Bouchard J.-M. 1996. — *Dispositifs de rétention et d'accrochage de l'abdomen chez les Crustacés Décapodes Brachyours (Crabes) : coaptations morpho-fonctionnelles et évolutives*. Mémoire de DEA (Systématique animale et végétale). Muséum national d'Histoire naturelle (miméographié).
- Bourne G. C. 1922. — The Raninidae: a Study in Carcinology. *Journal of the Linnean Society of London* 35 (231): 25-79.
- Bouvier E.-L. 1940. — Décapodes marcheurs, in *Faune de France*. 37. Lechevalier, Paris, 404 p.
- Bowman T. E. & Abele A. G. 1982. — Classification of the Recent Crustacea: 1-27, in Abele L. G. (ed.), *The Biology of Crustacea*, Vol. 1. *Systematics, the fossil records, and biogeography*. Academic Press, New York.
- Brito Capello F. de 1871. — Descrição de algumas especies novas de crustaceos. *Jornal de Sciencias mathematicas, physicas e naturaes*, Lisboa (12): 262-265.
- Broekhuysen G. J. 1955. — The breeding and growth of *Hymenosoma orbiculare* Desm. (Crustacea, Brachyura). *Annals of the South African Museum* 41 (5): 313-343.
- Calman W. T. 1909. — Crustacea: i-viii, 1-346, in Lankester R. (ed.), *A Treatise on Zoology*, pt 7, fasc. 3. A. & Ch. Black, London.
- Campos E. 1996. — Partial revision of the genus *Fabia* Dana, 1851 (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Journal of Natural History* 30: 1157-1178.
- Carriol R. P., Muizon C. de & Secretan S. 1987. — Les Crustacés (Cirripedia et Decapoda) du Néogène de la côte péruvienne. *Annales de Paléontologie* 73 (3): 137-164.
- Chopra B. & Das K. N. 1930. — Further Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. III. On two new species of hymenosomatid crabs, with notes on some other species. *Records of Indian Museum* 32: 413-429.
- Christiansen M. E. 1969. — Crustacea Decapoda Brachyura, in *Marine Invertebrates of Scandinavia* (2): 1-143. Universitetsforlaget, Oslo.
- Chuang T. N. & Ng P. K. L. 1991. — Preliminary descriptions of one new genus and three new species of hymenosomatid crabs from Southeast Asia (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Raffles Bulletin of Zoology* 39 (2): 363-368.
- 1994. — The ecology and biology of Southeast Asian false spider crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Hymenosomatidae). *Hydrobiologia* 285: 85-92.
- Clark P. F. & Webber W. R. 1991. — A redescription of *Macrocheira kaempferi* (Temminck, 1836) zoeas with a discussion of the classification of the Majoidea Samouelle, 1819 (Crustacea: Brachyura). *Journal of Natural History* 25: 1259-1279.
- Code International de Nomenclature Zoologique 1985. — *Troisième édition. International Trust for Zoological Nomenclature in association with British Museum (Natural History) London*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
- Dai A. Y. & Yang S. L. 1991. — *Crabs of the China sea*. China Ocean Press, Beijing and Springer-Verlag, Berlin: xxi + 682 p.
- Dana J. D. 1851a. — On the classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha. *American Journal of Science and Arts* (2) 11: 425-434.
- 1851b. — Conspectus Crustaceorum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae foederatae Duce, Lexit et descripsit. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5: 247-254.
- 1852. — Crustacea. Vol. 13, Part 1, viii + 685 p. *United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U. S. N.* Philadelphia, Sherman.
- Davie P. J. F. & Guinot D. 1996. — Two new freshwater crabs in *Australocarcinus* Davie, with remarks on Trogloplacinae Guinot and Goneplacidae MacLay (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 277-287.
- Davie P. J. F. & Richer de Forges B. 1996. — Two new species of false spider crabs (Crustacea: Brachyura: Hymenosomatidae) from New Caledonia. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 257-262.
- Desmarest A.-G. 1825. — *Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou*

- dans les eaux douces de la France. F. G. Levrault, Paris, xix + 446 p.
- Drach P. 1955. — Les Leucosiidae et la réalisation d'une fonction nouvelle chez les Crustacés Décapodes. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 241 (25) : 1998-2001.
- Drach P. & Guinot D. 1982. — Connexions morphologiques et fonctionnelles d'un type nouveau dans le squelette des Brachyours du genre *Paradasygius* Garth (carapace, pleurites, sternites et pléon). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (3) 295 : 715-720.
- 1983. — Les Inachoididae Dana, famille de Majoidea caractérisée par des connexions morphologiques d'un type nouveau entre carapace, pleurites, sternites, pléon. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (3) 297 : 37-42.
- Forest J. & Guinot D. 1966. — Crustacés Décapodes : Brachyours. Campagne de la *Calypso* dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, Sao Tomé et Annobon (1956). 16. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 44 : 23-124.
- Fukuda Y. 1981. — Larval development of *Trigonoplax unguiformis* (de Haan) (Crustacea Brachyura) reared in the Laboratory. *Zoological Magazine*, Tokyo 90 (2) : 164-173.
- Furota T. 1996a. — Life-cycle studies on the introduced spider crab *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Brachyura: Majidae). I. Egg and larval stages. *Journal of Crustacean Biology* 16 (1) : 71-76.
- 1996b. — Life-cycle studies on the introduced spider crab *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Brachyura: Majidae). II. Crab stage and reproduction. *Journal of Crustacean Biology* 16 (1) : 77-91.
- Garth J. S. 1958. — Brachyura of the Pacific coast of America, Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 21 (1) : i-xxii, 1-499 ; (2) : 501-854.
- Glaessner M. F. 1929. — Crustacea Decapoda. *Fossilium Catalogus* pars 41. Berlin, 464 p.
- 1969. — Decapoda: R399-R533, R626-R628, in Moore R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda* 4 (2). Univ. of Kansas Press and Geol. Soc. America.
- Gordon I. 1940. — On some species of the genus *Elamena* (s. s.) (Crustacea, Decapoda). *Proceedings of the Linnean Society of London* 152 (1) : 60-78.
- Griffin D. J. G. 1966. — A review of the Australian Majid Spider Crabs (Crustacea, Brachyura). *Australian Zoologist* 13 (3) : 259-298.
- Griffin D. J. G. & Tranter H. A. 1986. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. Part VIII. Majidae. *Siboga-Expedition*, monogr. 39, C4 (= Livraison 148) : 1-335.
- Gruner H. E. 1993. — Crustacea: 448-1030, in *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Band 1 : Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insekta). 4^e édit. Jena, Stuttgart, G. Fischer, New York, 1279 p.
- Guinot D. 1969a-c. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. VII. 1969a. Les Goneplacidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (2) 41 (1) : 241-265. 1969b. Les Goneplacidae (suite). *Ibid.* 41 (2) : 507-528. 1969c. Les Goneplacidae (suite et fin). *Ibid.* 41 (3) : 688-724.
- 1977. — Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (D) 285 : 1049-1052.
- 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique* n. s. 112 (3) : 211-292.
- 1979a. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyours. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 112 : 1-354.
- 1979b. — Problème pratique [*sic* pour Problèmes pratiques] d'une classification cladistique des Crustacés Décapodes Brachyours, in Compte rendu de la VI^e Réunion des Carcinologistes de langue française, Nabeul, Tunisie, 4-9 septembre 1979. *Bulletin de l'Office national des Pêches de Tunisie* 3 (1) : 33-46.
- 1984. — Le genre *Leurocyclus* Rathbun, 1897 (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (4) 6 (2) : 377-395.
- 1994. — Decapoda Brachyura : 165-179, in Juberthie C. & Decou V. (eds), *Encyclopaedia Biospeologica*. Tome I. Société de Biospéologie, Moulis (CNRS) & Bucarest (Académie Roumaine).
- 1995. — Crustacea Decapoda Brachyura : Révision des Homolodromiidae Alcock, 1900, in Croisnier A. (ed.), *Résultats des Campagnes Musorstom*. Volume 13. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 163 : 155-282.
- Guinot D., Doumenc D. & Chintiroglou C. 1995. — A review of the carrying behaviour in brachyuran crabs, with additional information on the symbioses with sea anemones. *Raffles Bulletin of Zoology* 43 (2) : 377-416.
- Guinot D. & Bouchard J.-M. en préparation. — Évolution de l'appareil de maintien de l'abdomen chez les Crabes.
- Gurney R. 1942. — *Larvae of decapod Crustacea*. The Ray Society, London, 306 p.
- Haan W. de 1833-1850. — Crustacea, in Siebold P. F. von, *Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summam in India Batava Imperium Tenent, Suscepto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus e Adumbrationibus Illustravit. Lugduni-Batavorum (Leiden)* 1-8: i-xvii, i-xxxii, 1-243.
- Hale H. M. 1927. — The Crustaceans of South

- Australia. Part I, in *Handbooks of the Flora and Fauna of South Australia*. Government Printer, Adelaide, 201 p.
- 1941. — Decapod Crustacea, in B. A. N. Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931, under the command of Douglas Mawson. *Reports-Series B (Zoology-Botany)* 4 (9): 259-285.
- Hansen H. J. 1893. — A contribution to the morphology of the limbs and mouth-parts of crustaceans and insects. *Annals and Magazine of Natural History* 6 (7): 417-434.
- 1925. — On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda, in *Studies on Arthropoda. II. A. Crustacea*, Copenhagen, 17 p.
- Hartnoll R. G. 1975. — Copulatory structures and function in the Dromiacea, and their bearing on the evolution of the Brachyura, in VIII European Marine Biology Symposium Sorrento (Naples) 1973. *Pubblicazione della Stazione zoologica di Napoli* 39 (Suppl.): 657-676.
- Haswell W. A. 1882. — *Catalogue of the Australian stalk- and sessile-eyed Crustacea*. Sydney, The Australian Museum, xxiv + 324 p.
- Hennig W. 1966. — *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Chicago, London, 263 p.
- Hodgson T. V. 1902. — Crustacea: 228-261, in Lankester E. R., *Report on the collections of natural History made in the Antarctic regions during the voyage of the « Southern Cross »*. XI. British Museum, London.
- Holthuis L. B. 1968. — On Hymenosomatidae (Crustacea Decapoda Brachyura) from fresh water, with the description of a new species. *Beaufortia* 15 (195): 109-121.
- Hutton F. W. 1904. — *Index Faunae Novae Zelandiae*. Dulau, London, 372 p.
- Ingle R. W. 1976. — The larval development of the spider crab *Rochinia carpenteri* (Thomson) [Oxyrhyncha: Majidae] with a review of majid subfamilial larval features. *Bulletin of the British Museum* 37 (1): 47-66.
- Kemp S. W. 1917. — Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. X. Hymenosomatidae. *Records of the Indian Museum* 13 (5): 243-279.
- Kim H. S. 1973. — Anomura-Brachyura, in *Illustrated Encyclopedia of Fauna et Flora of Korea* 14: 1-694.
- Krishnan T. & Kannupandi T. 1988. — Larval development of *Elamena (Trigonoplax) cimex* Kemp, 1915 in the Laboratory: the most unusual larvae known in the Brachyura (Crustacea Decapoda). *Bulletin of Marine Science* 43 (2): 215-228.
- Kropp R. K. & Manning R. B. 1987. — The Atlantic Gall Crabs, Family Cryptochiridae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Smithsonian Contributions to Zoology* (462): 1-21.
- Latreille P. A. 1803. — Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Volume 5 : 1-407. Vol. 6 : 1-392. Paris, Dufart.
- Lucas J. S. 1971. — The larval stages of some Australian species of *Halicarcinus* (Crustacea, Brachyura, Hymenosomatidae). I. Morphology. *Bulletin of Marine Science* 21 (2): 471-490.
- 1980. — Spider crabs of the Family Hymenosomatidae (Crustacea: Brachyura) with particular reference to Australian species: Systematics and Biology. *Records of the Australian Museum* 33 (4): 148-247.
- Lucas J. S. & Davie P. J. F. 1982. — Hymenosomatid crabs of Queensland estuaries and tidal mud flats, including descriptions of four new species of *Elamenopsis* A. Milne-Edwards and a new species of *Amarinus* Lucas. *Memoirs of the Queensland Museum* 20 (3): 401-419.
- MacLeay W. S. 1838. — On the Brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith, in Smith A., *Illustrations of the Annulosa of South Africa*, Illustr. Zool. S. Africa Invert., London: 53-71.
- Manning R. B. & Holthuis L. B. 1981. — West African Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 306: xii + 379 p.
- Marques F. & Pohle G. 1996. — *Reduction of segmentation and setation in phylogenetic reconstruction of decapods and a phylogenetic hypothesis for 15 genera of Majoidea: testing previous hypothesis and assumptions*. Abstract, Second European Conference, September 2-6, 1996, Liège (Belgium): 10.
- McLay C. L. 1988. — Brachyura and crab-like Anomura of New Zealand. *Leigh Laboratory Bulletin* 22: i-v, 1-463.
- 1993. — The Sponge Crabs (Dromiidae) of New Caledonia and the Philippines with a review of the genera, in Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, Volume 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (A) 156 : 111-251.
- Melo G. A. S. de 1996. — *Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro*. Plêiade/FAPESP, Sao Paulo, 604 p.
- Melrose M. J. 1968. — The New Zealand Hymenosomidae. *Tuatara* 16: 196-209.
- 1975. — The marine fauna of New Zealand: Family Hymenosomatidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Memoirs of the New Zealand oceanographic Institute* 34: 1-123.
- Miers E. J. 1886. — Report on the Brachyura collected by H. M. S. *Challenger* during the Years 1873-1876, in *Report scient. Res. Voyage H.M.S. Challenger, Zoology*, vol. 17. London, Edinburgh & Dublin, L + 362 p.
- Milne Edwards A. 1873. — Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie. *Nouvelles Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 9 : 155-332.
- Milne Edwards H. 1834-1837. — *Histoire naturelle des Crustacés comprenant l'anatomie, la physiologie et*

- la classification de ces animaux. 1 : xxxv + 468 p ; 2 : 532 p. Atlas. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
- 1852. — Observations sur les affinités zoologiques et la classification naturelle des Crustacés. *Annales des Sciences naturelles* (3) 18 : 109-166.
- Monod T. 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique Noire* 45 : 1-674.
- Morgan G. J. 1990. — An introduced eastern Pacific majid crab from Cockburn Sound, Southwestern Australia. *Crustaceana* 58 (3) : 316-317.
- Muraoka K. 1977. — The larval stages of *Halicarcinus orientalis* Sakai and *Rhynchoplax messor* Stimpson reared in the laboratory (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae). *Zoological Magazine*, Tokyo 86 (2) : 94-99.
- Neumann R. 1878. — *Catalog der Podophthalmen Crustaceen des Heidelberges Museums*. Leipzig, 39 p.
- Ng P. K. L. 1988. — *Elamenopsis mangalis* sp. nov., a new species of mangrove-dwelling hymenosomatid crab from Singapore (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 55 (3) : 274-278.
- 1991. — *Cancrocaeca xenomorpha*, new genus and species, a blind troglitic freshwater hymenosomatid (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from Sulawesi, Indonesia. *Raffles Bulletin of Zoology* 39 (1) : 59-73.
- 1995. — On a collection of freshwater decapod crustaceans from the Kinabatangan River, Sabah, Malaysia, with descriptions of three new species. *Sabah Museum Journal* 1994 (1995) 1 (2) : 73-92.
- 1995. — A new false spider crab, *Neorhynchoplax dentata* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Hymenosomatidae), from northern Sarawak, East Malaysia. *Malayan Nature Journal* 49 : 11-16.
- Ng P. K. L. & Chuang C. T. N. 1996. — The Hymenosomatidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of Southeast Asia, with notes on other species. *Raffles Bulletin of Zoology* Suppl. 3 : 1-82.
- Ng P. K. L. & Richer de Forges B. 1996. — The Hymenosomatidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of New Caledonia, with descriptions of two new genera and two new species. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2) : 263-276.
- Ortmann A. 1893. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, VI. Theil. Abtheilung: Brachyura (*Brachyura genuina* Boas) 1. Unterabtheilung: Majoidea und Cancroidea, 1. Section Portuninea. *Zoologische Jahrbucher* 7 : 23-88.
- 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zoologische Jahrbucher* 9 : 409-453.
- Paula J. & Cartaxana A. 1991. — Complete larval development of the spider crab *Stenorhynchus lanceolatus* (Brullé, 1837) (Decapoda, Brachyura, Majidae), reared in the laboratory. *Crustaceana* 60 (2) : 113-122.
- Pérez C. 1928. — Évolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyures. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 186 : 648-650.
- Rathbun M. J. 1925. — The spider crabs of America. *Bulletin of the United States national Museum* 129 : xx + 613 p.
- 1926. — The fossil stalked-eyed Crustacea of the Pacific slope of North America. *Bulletin of the United States national Museum* 138 : 1-155.
- 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America Special Paper* (2) : 1-160.
- Rice A. L. 1980. — Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Transactions of the Zoological Society of London* 35 : 271-424.
- 1981a. — Crab zoeae and brachyuran classification: a re-appraisal. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 40 (5) : 287-296.
- 1981b. — The megalopa stage in brachyuran crabs. The Podotremata Guinot. *Journal of Natural History* 15 : 1003-1011.
- 1983. — Zoeal evidence for brachyuran phylogeny: 313-329, in Schram F. R. (ed.), *Crustacean phylogeny*. Crustacean Issues. A. A. Balkema, Rotterdam & Boston.
- 1988. — The megalopa stage in majid crabs, with a review of spider crab relationships based on larval characters: 27-46, in Fincham A. A. & Rainbow P. S., *Aspects of Decapod Crustacean Biology*. The Proceedings of a Symposium held at the Zoological Society of London on 8th and 9th April 1987. N° 59. The Zoological Society of London, Clarendon Press.
- Richer de Forges B. 1976. — *Étude du crabe des îles Kerguelen Halicarcinus planatus (Fabricius) (Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae)*. Thèse présentée à l'Université Pierre et Marie Curie, Océanographie Biologique, Paris.
- 1977. — Étude du crabe des îles Kerguelen *Halicarcinus planatus* (Fabricius). *Comité National Français de la Recherche Antarctique* 42 : 71-133.
- Richer de Forges B., Jamieson B. G. M., Guinot D. & Tudge C. C. sous presse. — Ultrastructure of the spermatozoa of Hymenosomatidae (Crustacea: Brachyura) and the relationships of the family. *Marine Biology*.
- Saint Laurent M. de 1980. — Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyours. I. Podotremata Guinot, 1977, et Eubrachyura sect. nov. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 290 : 1265-1268. *Idem*. II. Heterotremata et Thoracotremata Guinot, 1977. *Ibid.* : 1317-1320.
- Sakai T. 1938. — *Studies on the crabs of Japan, III. Brachygnatha, Oxyrhyncha*: 193-364. Tokyo, Yokkendo.
- 1976. — *Crabs of Japan and the Adjacent Seas*. Tokyo, Kodansha Ltd, 3 vol., xxix + 773 p. [en

- anglais], 461 p. [en japonais], 16 p. et 251 pl.
- Sandifer P. A. & Van Engel W. A. 1972. — Larval stages of the spider crab, *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Brachyura, Majidae, Inachiniae) obtained in the laboratory. *Crustaceana* 23 (2): 141-151.
- Schram F. R. 1986. — *Crustacea*. Oxford Univ. Press, 606 p.
- Secretan S. sous presse. — The sella turcica of crabs and the endophragmal system of decapods, in Acta of the 6th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea. *Journal of Natural History*.
- Stebbing T. R. R. 1905. — Zoological Nomenclature: International Rules and others. *Journal of the Linnean Society of London* 29: 325-336.
- Stephensen K. 1946. — The Brachyura of the Iranian Gulf. With an Appendix. The male pleopoda of the Brachyura: 57-237, in *Danish scientific Investigations in Iran*. Part IV. E. Muunksgaard, Copenhagen.
- Stevčić Z. 1974. — La structure céphalique et la classification des Décapodes Brachyours. *Bioloski vestnik, Ljubljana* 22 (2): 241-250.
- Stevčić Z. & Gore R. H. 1981. — Are the Oxyrhyncha a natural group? *Thalassia Jugoslavica* 17 (1): 1-16.
- Stimpson W. 1858. — Prodromus descriptionis animalium everttebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, C. Ringgold et J. Rodgers, observavit et descripsit. Pars V. Crustacea Ocyropodoidea. *Proceedings of the Academy of natural Sciences, Philadelphia* 10: 93-110 (39-56).
- 1871. — Preliminary Report on the Crustacea dredged in the Gulf Stream in the Straits of Florida, by L. F. de Pourtales. Part I. Brachyura. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 2: 109-160.
- Targioni Tozzetti A. 1877. — Crostacei Brachiuri e Anomouri, in *Zoologia del viaggio intorno al globo della R. Pirocorvetta Magenta durante gli anni 1865-1868. Pubblicazioni del R. Istituto di Studi superiore pratici e di Perfezionamento in Firenze* 1: xxix+257 p.
- Tavares M. 1993. — Crustacea Decapoda : Les Cyclodorippidae et Cymonomidae de l'Indo-Ouest-Pacifique à l'exclusion du genre *Cymonomus*, in Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 156 : 253-313.
- 1994. — *Brachyours bathyaux récoltés par le « Marion Dufresne » au large du Brésil. Systématique et phylogénie des Cyclodorippoidea mondiaux (Crustacea, Decapoda, Brachyura)*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6. Océanologie Biologique. Soutenue le 17.02.1994, 324 p.
- Tavares M. & Lemaitre R. 1996. — *Lonchodactylus messingi*, a new genus and species of Cyclodorippidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from the Bahamas. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109 (3): 464-469.
- Terada M. 1977. — On the zoea Larvae of Four Crabs of the Family Hymenosomidae. *Zoological Magazine, Tokyo* 86: 174-184.
- Tesch J. J. 1918. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. *Siboga-Expeditie Monogr.* xxxix, livr. 82: 1-148.
- Tirmizi N. M. & Kazmi Q. B. 1991. — Crustacea: Brachyura (Dromiacea, Archaeobrachyura, Oxytomata, Oxyrhyncha): 1-246, in *Marine Fauna of Pakistan*: 4. Publ. 1. BCCI Foundation Chair, Inst. of Marine Science, University of Karachi [Pour la correction de la date de parution, 1991 au lieu de 1988, cf. Holthuis L. B., MRCC Karachi, *Newsletter* 1992 1 (4): 3].
- 1991. — Larval development of two spider crabs reared in the laboratory, families Hymenosomatidae and Majidae. *Crustaceana* 53 (3): 281-291.
- Van Straelen V. 1933. — Sur des Crustacés cénozoïques du Venezuela. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 9 (10) : 1-14.
- Wear R. G. & Fielder D. R. 1985. — The Marine Fauna of New Zealand: Larvae of the Brachyura (Crustacea Decapoda). *Memoirs of the New Zealand oceanographic Institute* 92: 1-90.
- Webber W. R. & Wear R. G. 1981. — Life history study on New Zealand Brachyura. 5. Larvae of the family Majidae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 15 (4): 331-383.
- White A. 1846. — Notes on four new genera of Crustacea. *Annals and Magazine of Natural History* (1) 18: 176-178.
- Williams A. B. 1984. — *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, 550 p.
- Williamson D. I. 1982. — Larval morphology and diversity: 43-110, in Bliss D. E. (ed.), *The Biology of Crustacea*, Vol. 2, Abele L. G. (ed.), *Embryology, morphology, and genetics*: xx + 440 p. Academic Press, New York.
- 1988a. — Evolutionary trends in larval form. *Symposia of the Zoological Society of London* 59: 11-25.
- 1992. — *Larvae and evolution: Toward a New Zoology*. New York and London, Chapman and Hall, vi + 223 p.
- Williamson D. I. & Rice A. L. 1996. — Larval evolution in the Crustacea. *Crustaceana* 69 (3): 267-287.

Soumis pour publication le 16 décembre 1996 ;
 accepté le 17 février 1997.