

595.3842 Bouvier, E.
1942
B78
Mar. Inv.

ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'INSTITUT DE FRANCE. - MÉMOIRES, T. 65. - 1941

LES CRABES

DE

LA TRIBU DES « CORYSTOÏDEA »

PAR
E.-L. BOUVIER
MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR HONORAIRE AU MUSÉUM

(Extrait des *Mémoires de l'Académie des Sciences de l'Institut de France*,
tome 65, 1941.)



LIBRARY
Division of Crustacea

PARIS
GAUTHIER-VILLARS, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
DU BUREAU DES LONGITUDES, DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE
Quai des Grands-Augustins, 55

1942

LES CRABES

DE

LA TRIBU DES " CORYSTOIDEA "

PAR M. E.-L. BOUVIER

Membre de l'Institut, professeur honoraire au Muséum.

PRÉFACE.

OBJET ET DIVISIONS DU TRAVAIL.

Le présent travail ⁽¹⁾ est consacré à un groupe de Crabes que j'ai récemment isolés (1940) de tous les autres et réunis en tribu sous le nom de *Corystoidea*, d'après une appellation de Dana (1852) qui s'appliquait d'ailleurs à des formes moins nombreuses.

Historiquement, le groupe fut établi en 1837 par H. Milne-Edwards et, vers la même époque, par de Haan (1842), auteur du genre *Corystes* et d'autres Crabes essentiellement fouisseurs. Plus tard, après élimination de formes manifestement étrangères, on crut s'apercevoir que le groupe comprend surtout deux sortes de Brachyures, les uns que l'on peut appeler *Corystiens* parce qu'ils ont pour chef le genre *Corystes*, les autres *Atélécycliens* parce qu'ils se rapprochent de nos *Atelecyclus*. Ortmann (1893^a) est entré le premier dans cette voie, suivi par Alcock (1899), par Borradaile (1902, 1907) et actuellement par le plus grand nombre des zoologistes; pour tous ces auteurs, le groupe *Corystoidea* ne saurait être conservé, les *Atélécycliens* se rapprochent plus ou moins des Crabes cyclométopes, mais il n'y aurait aucune parenté directe entre eux et les *Corystiens*.

Sur ce point et sur beaucoup d'autres, Ortmann a été original et assez

(1) Exécuté dans le laboratoire de M. Fage et avec les matériaux du Muséum. Les figures dessinées au crayon par l'auteur et mises à l'encre par M. Séguy. Remerciements à ces deux excellents amis.

explicite. Non seulement cet auteur fait des Corystiens une subdivision des Oxyrhynques et les considère comme divergents des Atélécycliens à partir des Dromiacés qui serviraient d'origine commune aux deux groupes; mais les *Corystoidea*, en tant que groupe autonome, lui paraissent impossibles à conserver. Pour lui, se placent généralement dans la sous-tribu des *Corystoidea* de Dana « les formes les plus primitives (des Brachyures), celles où l'épistome n'est pas encore franchement séparé du champ buccal et en partie recouvert par les maxillipèdes postérieurs », et c'est dans ces formes primitives qu'il voit « les racines de toutes les subdivisions de Brachyures plus élevées ».

Il y aura lieu de revenir plusieurs fois sur ces considérations intéressantes, une seule doit nous retenir pour l'heure, c'est l'indépendance, actuellement admise, des Corystiens et Atélécycliens. La question ne me paraît point définitivement résolue. Et si l'on ne peut trouver dans les *Corystoidea* une série « par enchaînement » des plus homogènes comme nous le pensions, A. Milne-Edwards et moi en 1899, peut-être est-il possible de voir dans l'ensemble de ces Crabes des formes primitives affines comme je l'ai fait en 1940. Le problème est d'importance, parce qu'il a pour corollaire la validité du groupe. C'est pour le résoudre en pleine indépendance, pour savoir, en d'autres termes, si *Corystiens et Atélécycliens sont étrangers ou réunis par des liens*, que sera consacrée la première partie du présent Mémoire.

Cette question une fois éclaircie, il faudra en aborder une deuxième qui est relative à *l'extension de la tribu*. En dehors des Corystiens et Atélécycliens, beaucoup de Crabes semblent se rattacher aux *Corystoidea*, soit par leur développement post-larvaire, tels que les Cancériens ou « tourteaux », soit par leurs habitudes fouisseuses et leurs maxillipèdes comme les Pirimélidés et les Thiidés, soit par leur morphologie générale qui les rend aussi peu propres que possible au fouissage, ainsi qu'on l'observe chez les *Acanthocyclus* que Dana, sous le nom de Cyclidés, rangeait complètement en dehors des *Corystoidea*. *Dans quelle mesure chacun de ces groupes doit-il se rattacher ou s'éloigner des Corystoidea ?* C'est le deuxième point qui fera l'objet de ce travail.

Ainsi délimité, qu'il soit naturel ou de convergence adaptive, le groupe *Corystoidea* n'est point sans contacts avec les autres sortes de Crabes; il y aura lieu de chercher ces contacts et de discuter ceux qu'avaient entrevus divers auteurs. Nous sommes loin de l'époque où, avec Milne-Edwards, on rattachait les *Corystoidea* aux Oxystomes, mais on ne saurait méconnaître qu'ils présentent certains caractères oxystomiens, entre autres les fouets antennaires sétifères qu'on observe d'ailleurs chez quelques Dromiacés et qui se retrouvent chez tous les Oxyrhynques typiques. C'est par erreur sûrement qu'on a voulu voir dans les Oxyrhynques du

genre *Paratymolus* des affinités corystidiennes, mais ne peut-on croire, avec Stimpson (1860), que le genre atélécyclien *Pliosoma* présente des traits de Maïadés ? Quant au contact entre les Atélécycliens et les Cyclo-métopes, il s'effectue peut-être par le genre *Platapistoma* établi par Rathbun en 1906 et par le genre *Calmania* proposé en même temps par Laurie; en tout cas, ils se réalisent à coup sûr chez les Portunidés fouisseurs du genre *Portumnus*, comme l'ont relevé de nombreux zoologistes. Enfin, la position systématique des *Trichiidés* et des *Crossotonotus* mérite d'être examinée de nouveau parce qu'elle a été l'objet, au point de vue qui nous occupe, d'études fort divergentes. Après un examen critique de ces vues, souvent contradictoires, peut-être nous sera-t-il possible d'établir les relations des *Corystoidea* avec les autres *Décapodes marcheurs*, peut-être aussi l'homogénéité ou l'hétérogénéité du groupe et, dans tous les cas, l'importance qui revient à celui-ci dans l'histoire des Crustacés.

EXPLICATION DES FIGURES.

A moins d'indications contraires, les lettres des diverses figures correspondent aux parties ou régions suivantes :

- a'*, antennes internes dont le pédoncule a 3 articles, le basal est ordinairement très renflé;
- 1, article basal du pédoncule des antennes externes, il sert d'opercule urinaire;
- 2 + 3, les deux articles suivants fusionnés;
- 4 et 5, les deux derniers du pédoncule, ils sont libres et le dernier porte le fouet;
- co*, lacinie coxale de l'endopodite du maxillipède antérieur *mxp*¹;
- ba*, lacinie basale de l'endopodite du maxillipède antérieur *mxp*¹;
- end*, partie libre de l'endopodite du maxillipède antérieur *mxp*¹;
- ex*, exopodite de *mxp*¹;
- ep*, épipodite de *mxp*¹;
- m* ou *mxp*³, mérus des maxillipèdes postérieurs;
- oi*, dent orbitaire inférieure;
- oe*, dent orbitaire externe;
- os*, dent orbitaire supérieure;
- épi*, épistome;
- bc*, crête qui limite le cadre buccal en avant;
- mt*, organe tympaniforme;
- t*, saillie ptérygostomienne;
- d*, apophyse dentiforme.

PREMIÈRE PARTIE.

LES DEUX NOYAUX, DU GROUPE CORYSTIENS ET ATÉLÉCYCLIENS. ONT-ILS DES LIENS DE PARENTÉ OU SONT-ILS RÉUNIS PAR UNE SIMPLE CONVERGENCE D'ADAPTATION AU FOUISSAGE.

Historique. — Comme il a été dit dans la Préface, les zoologistes sont loin de s'accorder sur la dépendance ou l'indépendance des deux noyaux. D'une part, les anciens auteurs groupaient en une subdivision simple, qu'ils tenaient sans doute pour plus ou moins homogène, les Crabes fouisseurs des genres *Corystes* et *Atelecyclus*, avec quelques formes voisines : ainsi, A. Milne-Edwards (1837), de Haan (1842) et Dana (1852); le premier les rattachant à son vaste groupe des Brachyures oxystomes, les deux autres à celui des Cancroïdes qui correspond sensiblement aux Cyclométopes edwardsiens. D'un autre côté, la plupart des modernes, à la suite d'Ortmann (1893), présentent une conception opposée, séparant tout à fait Corystiens et Atélécycliens : pour Borradaile (1902, 1907), suivi par Balss (1927ⁿ) et par M. Rathbun (1930), Corystiens et Atélécycliens constituent deux familles indépendantes dans la subdivision des Crabes brachyrhynques qui représente à peu près les Cyclométopes; pour Alcock (1899), les Corystiens s'élèvent au rang de famille parmi ces derniers, alors que les Atélécycliens sont abaissés au rang de sous-famille dans la famille cyclométopienne de Cancridés. Ortmann a poussé plus loin que personne la dissociation du groupe *Corystoidea* de Dana : pour lui, la famille des Corystidés constitue la section des Majoïdes corystoïdes au voisinage des Majoïdes typiques, c'est-à-dire parmi les Oxyrhynques; les Atélécycliens du genre *Telmessus* (*Cheiragonus*) se placent dans la section parthénopienne qui est détachée des Majoïdes en faveur des Cyclométopes, enfin, le reste des formes atélécycliennes est réuni dans la famille des Atélécyclidés à l'intérieur d'un autre groupe cyclométopien qui compte également les Cancridés et Carcinidés. En somme, Ortmann voit dans la subdivision corystidéenne de Dana le groupement « des formes les plus primitives » des Brachyures typiques, groupement qu'il n'a pu maintenir, « parce qu'il eût été très difficile d'en donner une définition nette », mais où il voit les racines de toutes les autres subdivisions de Brachyures plus élevés,

mettant à la souche de chacune (sauf les Oxystomes) un groupe corystidéen qui en représente les formes les plus primitives (1893^a, p. 25) ⁽¹⁾.

Une conception assez analogue, mais beaucoup moins explicite, fut exprimée par Faxon (1895) qui voyait dans les Crabes corystoïdéens un « assemblage hétérogène de formes plutôt primitives qui montrent des affinités distinctes avec les Maïoïdes, Cancroïdes et Portunides ». D'ailleurs, dès 1860, en étudiant son genre *Pliosoma*, Stimpson observait que le groupe corystoïdéen « n'est en aucune façon bien constitué et paraît établi sur des caractères généraux plutôt que sur des traits particuliers ». En 1898, Cunningham donnait un appui sérieux à la thèse de l'hétérogénéité en établissant que les *Atelecyclus*, par leurs formes larvaires, appartiennent à la lignée même des *Cancer*, ce qui le conduit à dire qu'ils n'ont rien à voir avec la famille des Corystiens. Bohn justifie, par de nombreux exemples, l'opinion de Cunningham sur les affinités étroites des *Atelecyclus* et des *Cancer*, il dit même (1903, p. 345) que « seuls, parmi tous les Crabes, les Cancéridés dériveraient de formes nettement corystidéennes, les *Atelecyclus* »; par ailleurs (p. 319), il arrive « à considérer les Corystidés (*Corystoidea*) d'une façon tout à fait différente d'Ortmann : 1° ils ne seraient pas des formes ancestrales; 2° ils ne constitueraient pas un groupe naturel, car 3° ils proviendraient de l'adaptation à la vie fouisseuse de Crabes peu différenciés naturellement, mais appartenant à différents phylums », conclusions sur lesquelles il y aura lieu de revenir, mais qui ne diffèrent pas autant qu'on pourrait le croire de celles d'Ortmann, l'auteur allemand ayant dit seulement que le groupe de Dana est constitué par les formes les plus primitives de tous les Crabes typiques. Quoi qu'il en soit, il faut conclure de cette revue historique que la thèse de l'homogénéité du groupe *Corystoidea* est combattue par tous les auteurs depuis Ortmann jusqu'à Rathbun, qu'elle s'oppose à la thèse de l'homogénéité par enchaînement que j'avais soutenue avec A. Milne-Edwards en 1899, peut-être à celle que j'ai exposée en 1940 où je maintenais ce groupe tout en y voyant des affinités multiples.

(1) Die primitivern Formen (des Brachyures), bei denen das Epistom noch nicht scharf gegen das Mundfeld abgegrenzt ist, und wo die Maxillarfüsse das erstere noch theilweise bedecken, stehen durchweg in der Subtribus *Corystoidea* bei Dana; da ich aber nachweisen kann dass gerade in dieser Richtung die Wurzeln aller Abtheilungen der höhern Brachyuren zu suchen sind, und dass sich die verschiedenen *Corystoidea* zu diesen Abtheilungen in allernächste Beziehungen bringen lassen, so habe ich die Dana'sche Gruppe aufgelöst und handle die betreffenden Formen als primitivste Gruppen der betreffenden höhern Gruppen ab. Andernfalls, vollte ich die *Corystoidea* beibehalten, würde es einmal sehr schwer fallen, eine scharfe Definirung derselben zugeben, da zahlreiche Uebergangsformen vorhanden sind, und dann würden eng zusammengehörige Gattungen weit von einander entfernt werden.

Examinons maintenant, d'aussi près que possible, cet important problème et pour cela comparons, dans chacun des prétendus noyaux, les parties du corps qui semblent pouvoir donner sur ces divers points le plus de lumière, en dehors de l'adaptation au fouissage.

A. - DIFFÉRENCES INDÉPENDANTES DE L'ADAPTATION DUE AU FOUISSAGE.

Les différences essentielles des deux noyaux, d'après les auteurs modernes : forme du corps, clôture des orbites, bord antérieur du cadre buccal. - En quoi diffèrent essentiellement les Corystiens et les Atélécyéliens d'après les auteurs modernes ? Pour Ortmann (1893), comme pour Alcock (1899), mais surtout pour Borradaile (1907) suivi par M. Rathbun (1930), c'est par les orbites qui sont plus ou moins incomplètes chez les premiers, complètes chez les seconds, bien qu'il puisse y subsister des fissures; par le bord antérieur du cadre buccal qui serait indistinct chez les Corystidés et en marge saillante chez les Atélécyéliens; de plus, chez les Corystiens, le corps est toujours en ovale allongé, tandis qu'il serait en général subcirculaire chez les Atélécyéliens.

Passons en revue ces différences une à une et voyons jusqu'à quel point elles sont fondées.

Forme du corps. - Commençons par la dernière qui disparaîtra d'elle-même si l'on songe que l'Atélécyélien *Pliosoma parvifrons* St. présente à très peu près la forme du Corystien *Podocatactes hamifer* Ortm et qu'il paraît à peine un peu plus large (longueur d'un ♂ du Muséum 1,4^{mm}, sur 1,1^{mm},5 de largeur à la base des pointes latérales, 1,5^{mm} au bout, longueur du ♂ de *Podocatactes* d'après la figure d'Ortmann 1,7^{mm} avec les largeurs de 1,3^{mm} et de 1,5^{mm}). Dans l'Atélécyélien *Peltarion spinulosum* White, le rapport de la largeur à la longueur varie de 0,90 (♀ jeune) à 0,96 (grande ♀) et dans *P. dextrum* Rathbun il s'abaisse à 0,86 (d'après les données de Rathbun), alors qu'il atteint 0,88 dans le *Pseudocorystes sicarius* Poepp. qui est un Corystien typique. Ce dernier est peut-être le Corystien le plus large, tandis que la plupart des Atélécyéliens sont plus larges que les Peltarions, à peu près aussi larges que longs (*Atelecyclus*) ou un peu plus (*Trichopeltarion* avec les épines latérales) ou un peu moins (le même sans les épines). En tout cas, il n'y a pas de différences tranchées entre les deux séries dans la forme que déterminent les bords latéraux du test; en courbe régulière continue dans les *Gomezia*, un peu rentrés vers le centre en arrière de la dent postérieure chez les *Corystes* et *Nautilocoryster*, à peine et tout à fait en arrière dans *Pseudocorystes*, ils varient

encore plus largement chez les Atélécycliens : par leur forme, les *Peltarion* se rapprochent surtout des *Gomezia* et *Corystes*, alors que le rétrécissement postérieur s'accroît chez les *Atelecyclus*, pour passer à la forme triangulaire chez les *Telmessus* et à la circonférence presque parfaite dans les *Trichopeltarion*.

Ouverture et fermeture des orbites. -- Avant d'aborder ce chapitre, il convient de rappeler que, dans la majorité des Crabes, les cavités orbitaires sont limitées en dessus par un bord supérieur, en dehors par une dent externe, en dessous par un bord inférieur qui s'élève presque toujours en lobe, puis par l'article basilaire 2 + 3 des pédoncules antennaires, celui-ci intercalé entre la chambre antennulaire et ce dernier lobe avec lequel il se met souvent en contact ou se soude pour fermer l'orbite en dessous; en dessus, la clôture s'effectue par le contact de 2 + 3 avec le front.

Dans la série des Corystiens, c'est chez notre *Corystes cassivelaunus* Penn. que la clôture de l'orbite est particulièrement réduite, ce qui tient au très faible développement du lobe orbitaire inférieur (*fig. 1*) et au très

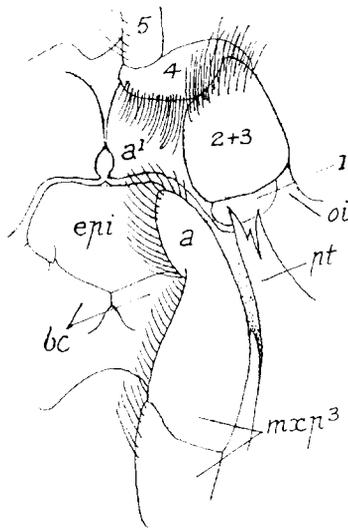


Fig. 1. -- *Corystes cassivelaunus* : région fronto-buccale du côté gauche, vue ventrale.

grand de l'article 2 + 3; ce dernier est énorme, à sa base seulement rapproché du lobe sur lequel il reste très mobile et qu'il débordé longuement sans contribuer à la fermeture inférieure de l'orbite, sans d'ailleurs n'avoir avec le front qu'un léger contact basal qui respecte totalement sa mobilité. Dans *Pseudocorystes sicarius* (*fig. 2*), l'article 2 + 3 est pour le moins également mobile, car il ne fait que se rapprocher beaucoup

du front en dessus, du lobe orbitaire inférieur en dessous; mais il est plus réduit, longuement dépassé par ce lobe qui s'avance en forte pointe et envoie sous l'épistome une frange serrée de puissantes soies. Ici, en conséquence, la fermeture de l'orbite n'est pas moins incomplète que dans *Corystes*, mais par une autre voie; elle reste d'ailleurs très largement ouverte

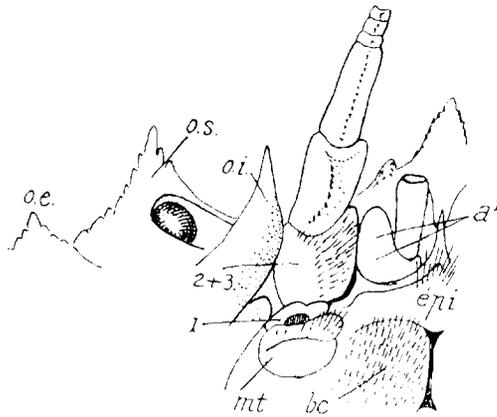


Fig. 2. — *Pseudocorystes sicarius* : région fronto-buccale du côté droit, face ventrale.

en dehors, suivant une profonde dépression située au-dessous de l'angle orbitaire externe, lequel est situé assez loin en dehors. Autant que

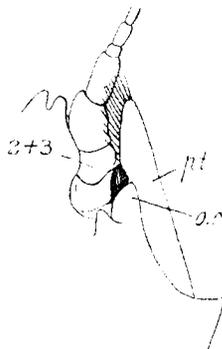


Fig. 3. — *Nautilocorystes ocellatus* : région fronto-antérieure du côté droit avec a^2 et pt qui sont visibles, face dorsale.

j'ai pu le voir sur les deux exemplaires desséchés qui servirent de types à A. Milne-Edwards, *Nautilocorystes ocellatus* doit se rapprocher beaucoup des *Pseudocorystes* à cause du grand développement de l'avance ptérygostomienne (fig. 3) qui forme l'angle orbitaire inférieur et s'avance un peu plus loin que le front en une lame triangulaire obtuse, embrassant les pédoncules antennaires, dont l'article 2 + 3 qui doit sans doute rester

mobile sur le front et le lobe; toutefois, la dent orbitaire externe se trouve juste en dehors de l'orbite. — Chez les *Gomeza*, on observe un étroit contact de la base de l'article 2 + 3 avec le bord basilaire contigu du lobe orbitaire inférieur, mais la mobilité de l'article est réduite du fait qu'une *apophyse dentiforme* (fig. 4 et 5 d) du lobe fait saillie sur la face inférieure de l'article; d'ailleurs, un contact libre met en relation le bout distal de celui-ci avec le dessous basal du lobe orbitaire supérieur qui est ici bien développé. Au surplus, les deux espèces du genre dont j'ai fait l'étude sont à des stades évolutifs bien différents : dans *G. vigintispinosa* (fig. 4), le lobe orbi-

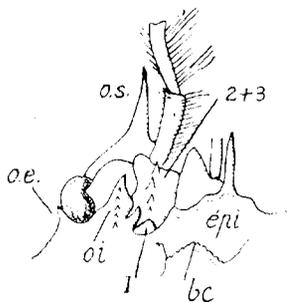


Fig. 4. — *Gomeza vigintispinosa* : région frontale du côté droit, face ventrale.

taire inférieur est un médiocrère triangle aigu, seulement en relation dans sa moitié basale avec la moitié basale de 2 + 3, la moitié distale de cet article dépasse largement le lobe et, par un contact très libre, entre en relation avec le dessous élargi du lobe orbitaire supérieur qui s'allonge en épine puissante au delà du rostre (les articles pédonculaires 4 et 5 étant logés dans la fente qui sépare ces deux parties); ici, la mobilité de 2 + 3 est moins grande que dans les espèces précédentes, mais assez forte et suffisante pour montrer que la clôture de l'orbite n'est pas complète. Dans *G. distincta* (fig. 5), au contraire, la mobilité de l'article est à peine sensible du fait que celui-ci se met en contact avec le tiers basal du lobe orbitaire inférieur par une série de dents obtuses qui limitent ses mouvements, et que son contact distal avec le lobe orbitaire supérieur est plus accentué; en somme, la fermeture de l'orbite est presque complète; j'ajoute que, dans *G. distincta*, l'angle orbitaire externe et le lobe orbitaire inférieur sont bien plus développés que dans *G. vigintispinosa*, tandis que le lobe orbitaire supérieur est en épine plus courte, largement dépassée par les pédoncules antennaires.

Dans la série atélécyclienne, c'est *Peltarion spinulosum* White (fig. 6) qui me semble se rapprocher le plus des Corystiens, comme les *Gomeza*, il présente à la base du bord interne du lobe orbitaire inférieur une apophyse

dentiforme qui, toutefois, ne se rabat point sur 2 + 3. En fait, l'espèce ressemble à *Gomezia vigintispinosa* au point de vue de la fermeture. L'article 2 + 3 reste très mobile comme dans cette espèce, ses contacts avec le lobe orbitaire inférieur et l'orbitaire supérieur étant étroits mais

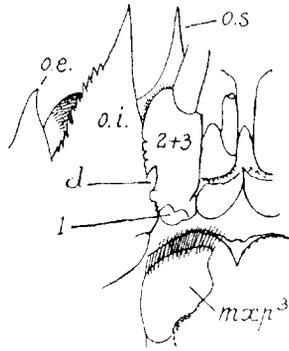


Fig. 5. — *Gomezia distincta* : région fronto-buccale du côté droit, face ventrale.

complètement libres. Au surplus, les différences entre les deux espèces sont, pour ces parties, assez grandes, comme on pouvait s'y attendre : les deux lobes s'avancent en triangles médiocres sans prolongements spiniformes, l'article 2 + 3 ne reçoit pas le prolongement dentiforme du

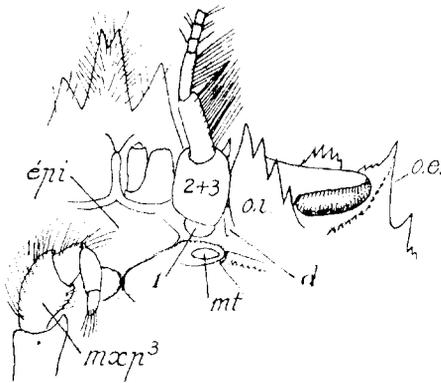


Fig. 6. — *Peltarion spinulosum* : région fronto-buccale du côté gauche, face ventrale.

lobe orbitaire inférieur et reste en contact libre avec lui sur les trois quarts de sa longueur, puis en atteint presque le bout distal pour rejoindre le dessous du lobe orbitaire supérieur. -- Dans *Erimacrus isenbeckii* (fig. 7), l'article 2 + 3 dépasse de beaucoup le lobe orbitaire inférieur, grâce à son développement autéro-externe où il se déploie en une sorte d'aile

qui affronte en dessous la base excavée du lobe orbitaire supérieur et qui présente sur son bord externe une série de dents aiguës; les deux dents proximales de cette série s'appliquent sur le bord interne du lobe orbitaire inférieur, lequel envoie une apophyse dentiforme sur la naissance de l'aile. Par ces contacts multiples, l'article 2 + 3 a perdu beaucoup de sa mobilité, mais pas complètement toutefois, car un effort la rend quelque peu sensible. — Elle a disparu tout à fait dans un cousin germain d'*Erimacrus*, le

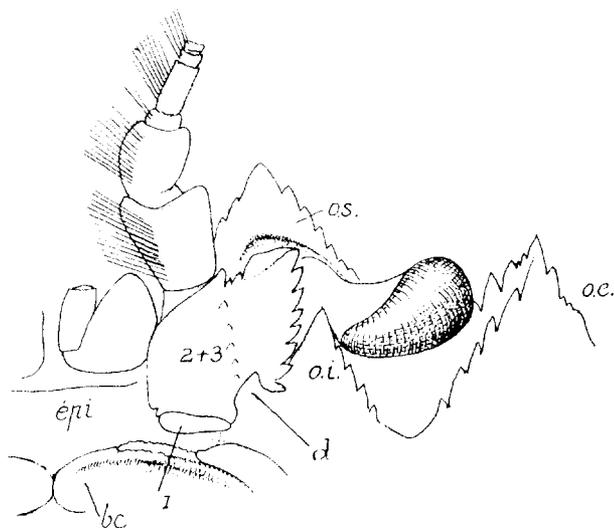


Fig. 7. — *Erimacrus isenbeckii* : région fronto-buccale du côté gauche, face ventrale.

Telmessus cheiragonus (fig. 8) qui habite comme lui les mers boréales du Pacifique. Dans cette espèce, l'article 2 + 3 se développe encore plus loin en avant et en dehors, mais son aile triangulaire s'unit étroitement au-dessous du lobe orbitaire supérieur, et au lobe orbitaire inférieur sur presque toute la longueur du bord interne de ce dernier qui envoie sur l'article une apophyse dentiforme semblable à celle des *Gomezia*.

Quant aux *Atelecyclus*, et notamment à l'*A. septedentatus* Mont. (fig. 9), ils tiennent à la fois des trois espèces précédentes : des Peltarions par leur article 2 + 3 qui est plus régulier, pourtant avec une légère dilatation antéro-externe qui lui fait toucher le front, d'*Erimacrus* par cette dilatation qui est toutefois beaucoup plus réduite, enfin de *Telmessus* par l'immobilité de l'article. Toutefois, on est au point où cette ankylose a dû prendre naissance, car la ligne où l'article se joint au lobe orbitaire inférieur est droite, sans saillie, et le bord contigu du lobe n'émet aucune apophyse dentiforme. Il serait très curieux d'étudier, à ce point de vue, les autres formes atélécycliennes; je n'ai pu malheureusement n'en examiner qu'une seule, *Pliosoma parvifrons* St. (fig. 10) qui offre d'ailleurs un vif intérêt, car

on y voit se produire la clôture totale des orbites par fusion complète et sans suture de l'article 2 + 3 avec le lobe orbitaire inférieur : de cette fusion

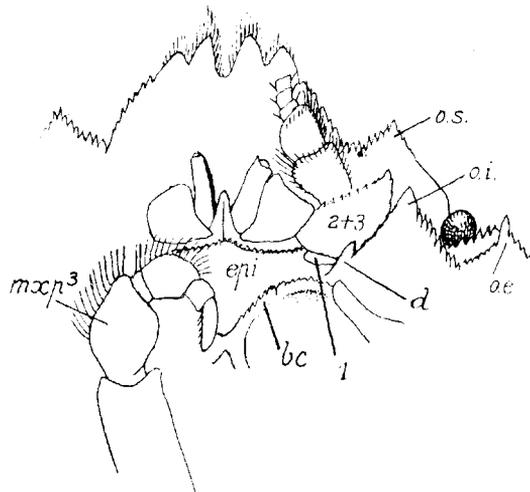


Fig. 8. — *Telmessus cheiragonus* : région fronto-buccale du côté gauche, face ventrale.

résulte une pièce trapézoïdale au bout de laquelle s'insère le 4^e article des pédoncules et qui se termine en dehors de cet article par une forte

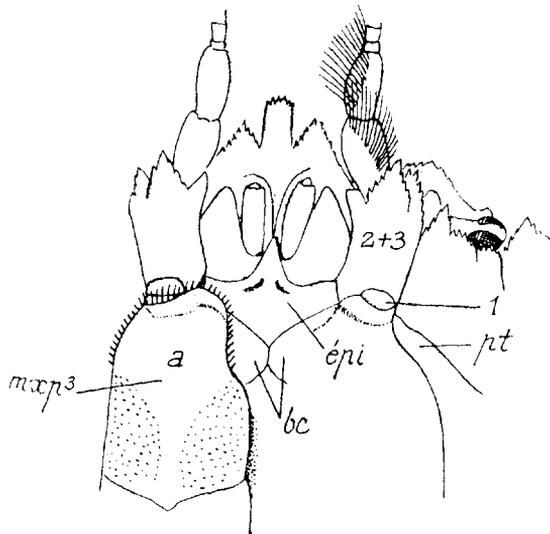


Fig. 9. — *Atelecyclops septemdentatus* : région fronto-buccale du côté gauche, face ventrale.

dent obtuse représentant à mon avis la partie distale du lobe orbitaire inférieur, lequel se continue jusqu'à la base élargie du trapèze, où l'on aperçoit l'article urinaire 1 du pédoncule; l'article 2 + 3 semble occuper

la partie interne du trapèze, de beaucoup la plus grande qui, à sa base, présente du côté interne une ligne articulaire très nette allant jusqu'à l'article urinaire. Cette fusion de l'article 2 + 3 avec le lobe orbitaire inférieur me paraît peu contestable, et distingue *Pliosoma* de tous les autres Atélécycliens étudiés jusqu'ici; elle donne une place toute particulière à ce genre qui, d'ailleurs, se distingue des autres *Corystoidea* par la réduction extrême du premier article des pédoneules antennulaires, lequel est à peine visible et de beaucoup plus petit que les deux suivants.

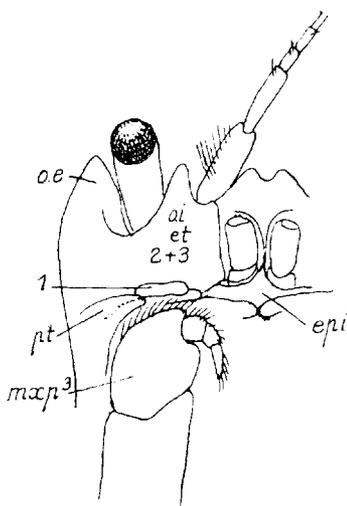


Fig. 10. — *Pliosoma parvifrons* : région fronto-buccale droite, face ventrale.

Des observations précédentes, on doit conclure que si, chez les Corystiens, l'article 2 + 3 reste libre, ce qui correspond à une clôture imparfaite de l'orbite, on observe les mêmes caractères chez quelques Atélécycliens, tels que les *Peltarions* et les *Erimacrus* qui, à cet égard, sont plus primitifs: et que, dès lors, il y a tous les passages entre les deux séries, qui semblent bien constituer un groupe continu. Cette dernière opinion sera justifiée tout à fait par un détail organique des plus curieux: dans les *Gomezia*, le contact entre l'article 2 + 3 s'effectue au moyen d'une *apophyse dentiforme* (*d*) émise par le bord interne du lobe orbitaire inférieur et s'engrène dans le bord externe de l'article; une disposition identique s'observe chez *Erimacrus* (*fig. 7*) et *Telmessus* (*fig. 8*), un peu différente chez *Peltarion* où l'apophyse, en forme de baguette, s'insinue entre le lobe et l'article (*fig. 6*). Or, cette apophyse de *Peltarion* se retrouve chez *Pseudocorystes* où elle est obtuse, libre, voisine de 2 + 3, mais sans contact avec lui, et on la retrouve à l'état d'ébauche dans *Corystes* sous la forme d'une petite saillie

qui avoisine le bord interne du lobe. Ainsi, l'apophyse dentiforme aurait son origine dans la série corystienne (*Corystes*, *Pseudocorystes*, *Gomezia*) pour se continuer chez les Atélécycliens (*Erimacrus*, *Telmessus*, *Peltarion*), pour disparaître chez les *Atelecyclus* où l'on n'en voit plus aucune trace.

Limitation antérieure du cadre buccal. — Non moins vaine est la distinction des deux séries par la limitation antérieure du cadre buccal. Chez les Corystiens, elle est à son état le plus simple dans les *Corystes* (fig. 1) où elle se présente, en arrière du très spacieux épistome, sous la forme de deux grandes saillies plates qui s'affrontent sur la ligne médiane suivant un court espace où elles proéminent un peu et forment un petit pont sous lequel on peut introduire une soie; le bord antérieur de ces saillies atteint presque la base des antennes et se distingue du plafond épistomien par une très légère dénivellation, en arrière du pont médian leurs bords sont à peine plus élevés puis divergent pour se perdre complètement dans la partie postérieure. Dans *Pseudocorystes sicarius* (fig. 2), les deux saillies sont encore plus plates et moins saillantes (*bc*), mais elles se rencontrent sur la ligne médiane suivant une longue ligne droite et leur bord antérieur est à peu près au niveau de l'épistome; grâce au grand développement des deux saillies, l'épistome ne présente qu'une surface réduite et, au premier abord, on pourrait prendre pour un épistome bien étendu la vraie région épistomienne et celle des saillies, n'était la fine pubescence qui recouvre ces saillies (*bc*) et qui ne se retrouve plus en avant. En fait, dans *Corystes* et *Pseudocorystes*, la délimitation du bord antérieur du cadre buccal est basse, plate, très peu sensible. Elle s'élève, au contraire, en une crête étroite, basse, un peu crénelée sur son bord libre, et très distincte de l'épistome assez vaste dans les deux *Gomezia* (fig. 4 et 5) dont j'ai fait l'étude; dans *G. vigintispinosa*, ses deux moitiés ont la forme d'un V ouvert en arrière et se continuent sur la ligne médiane sans épaissement net; dans *G. distincta*, elles forment chacune un arceau convexe en avant et se rencontrent sur la ligne médiane dans une sorte de triangle épaissi (1).

Des dispositions correspondantes s'observent chez les Atélécycliens : d'abord, dans le *Peltarion spinulosum* (fig. 6) où, en arrière d'un épistome losangique assez vaste et de la dépression qui le termine, on voit deux faibles

(1) La partie antérieure de l'épistome, dans cette espèce, présente de chaque côté un sillon courbe, convexe en arrière, que rejoint sur la ligne médiane en avant son congénère et délimite un lobe épistomien antérieur, les deux lobes ainsi produits ont la forme de virgule renversée et se distinguent du reste de l'épistome par leur aspect plus mat; j'en ignore la nature.

saillies médianes s'affronter par leur bord libre arrondi et, un peu en dehors de chacune d'elles, une courte ligne à peine proéminente se diriger obliquement du côté de la pointe ptérygostomienne; puis dans *Atelecyclus septemdentatus* (fig. 9), les saillies médianes un peu plus étendues et plus plates se continuent directement avec les lignes externes un peu plus apparentes, lesquelles s'interrompent un peu avant le bout du ptérygostome. Ensuite la limitation antérieure du cadre devient plus nette : chez *Krimacrus* (fig. 7), les saillies médianes sont assez semblables à celles des *Peltarion*, mais plus larges et plus longuement en contact, elles se continuent jusqu'au ptérygostome suivant un arc assez proéminent, irrégulier sur son bord et légèrement interrompu vers son milieu. Dans *Telmessus* (fig. 8), la limitation est franchement accentuée : les deux saillies médianes se fusionnent en un nodule à quatre branches, dont les deux postérieurs sont courtes et se perdent très vite, tandis que les deux antérieures se continuent jusqu'au ptérygostome suivant un arc très convexe en avant, plus ou moins denté sur son bord libre, et interrompu vers son milieu par une encoche.

En somme, la limitation antérieure du cadre buccal n'est pas plus avancée dans l'une des séries que dans l'autre : presque nulle dans *Peltarion* comme dans *Corystes*, elle est aussi franche dans *Telmessus* que dans *Gomezia*; c'est le même type structural qui se retrouve encore dans *Pliosoma*, mais avec un épistome singulièrement réduit et une limitation antérieure fort peu distincte.

De même que pour la fermeture des orbites, la similitude familiale des deux séries pour la limitation du cadre buccal semble affirmée par la présence, dans l'une et l'autre, d'une structure accessoire que j'appellerai ici *organe tympaniforme* (*mt*). J'ai observé d'abord cet organe dans *Pseudocorystes sicarius* (fig. 2) où il se présente juste en dehors du cadre et exactement en arrière de l'article urinaire sous la forme d'une grande membrane ovalaire entourée d'un bord solide, épaissi surtout dans sa partie antérieure; l'organe est très obliquement incliné. On le retrouve presque identique et à la même place dans *Peltarion spinulosum* (fig. 6) où, au lieu d'être incliné en arrière, il est presque vertical. À sa place, dans les autres espèces dont j'ai fait l'étude, le test est normal sans rien qui indique une formation particulière; une étude anatomique montrera sans doute qu'il s'agit d'un organe spécifique en relation étroite avec les organes urinaires, en tout cas, bien étranger à l'adaptation au fouissage.

Caractères des appendices buccaux. — Des autres parties du corps, on ne peut rien tirer, je crois, qui différencie les Corystiens et les Atélécycliens, pas même des appendices buccaux qui sont pourtant des organes où s'inscrivent et persistent les caractères de groupes.

J'ai toutefois étudié de près ces appendices dans les *Corystes* et les *Peltarion* qui semblent bien être les formes les plus typiques des deux groupes et constaté chez eux une remarquable uniformité : des mandibules avec l'ébauche d'une dent médiane; des maxillules avec un exopodite à larges bases et un article terminal qui embrasse l'étranglement situé sur la mandibule en dehors du palpe; des maxilles où les lacinies internes se divisent en deux lobes fort grêles, les lacinies externes en deux lobes assez larges dont l'antérieur est plus large, un endopodite en triangle acuminé et un exopodite tronqué en arrière, arrondi (*Corystes*) ou subanguleux (*Peltarion*) en avant; les maxillipèdes antérieurs (*fig. 11*) présentent

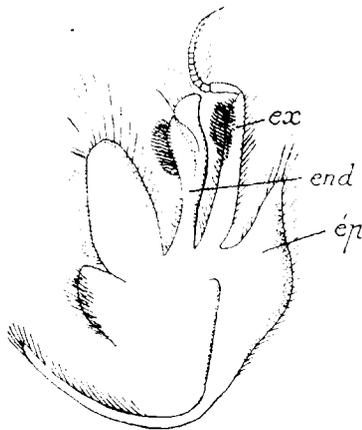


Fig. 11. — *Corystes cassivelaunus* : maxillipède antérieur droit, vue dorsale.

toujours une dilatation terminale un peu tordue à l'extrémité, mais sans lobule, à l'extrémité distale de leur endopodite, dilatation qui, chez *Pseudocorystes*, s'allonge en arc et porte de longues soies. Quant aux deux autres maxillipèdes, ils ne présentent rien de particulier, sauf des variations extrêmes dans la longueur relative de l'ischion et du mérus, la présence ou l'absence de lobe à la partie antérieure de ce dernier, mais ces variations sont propres seulement à caractériser les genres ou les espèces.

B. — L'ADAPTATION AU FOUISSAGE DANS LES DEUX SÉRIES.

Évidemment, ce n'est pas au fouissage, c'est à une filiation plus ou moins directe qu'on doit attribuer les ressemblances et les passages que nous avons relevés plus haut entre les deux séries. Mais faut-il croire, avec

Bohn, que les adaptations organiques provoquées par le besoin de fouir jurent contre cette filiation et rapprochent fallacieusement les Atélécycliens des Corystidiens ? Examinons ce problème avec un peu plus de méthode qu'on ne l'a fait jusqu'ici et, dans ce but, adressons-nous d'abord à notre *Corystes cassivelaunus* dont Garstang (1896, 1897) a fait une si belle étude, et qui doit être regardé comme le type du fouisseur chez les *Corystoides*.

Dans cette espèce (*fig. 1*), la chambre prostomiale, c'est-à-dire l'espace compris entre les antennules et le bord antérieur du cadre buccal, se présente particulièrement vaste, avec un plafond convexe et nu constitué par l'épistome, de chaque côté avec la partie basale des pédoncules antennaires, pour plancher le fort lobe qui, sur le mérus de chaque maxillipède postérieur (*mxp*³), s'avance au delà de l'insertion carpienne. Quand l'animal est enfoui verticalement, pratiquant alors la respiration renversée, le plancher se complète en un crible de longues soies absolument simples, les unes issues du lobe méropodial, d'autres groupées en touffe sur la face interne de l'article 2 + 3, les dernières en une rangée issue du bord ventral de l'article suivant (article 4) qui s'incline en dedans sur 2 + 3 suivant un angle presque droit: les soies du lobe sont dirigées en avant, celles de 2 + 3 à peu près en dedans et les soies de 4 presque en arrière, l'ensemble constituant un merveilleux crible pour filtrer l'eau qui pénètre dans la chambre par cette voie. Mais l'afflux principal de liquide s'effectue par un autre crible encore plus parfait qui complète le précédent et provient du reste des antennes, c'est-à-dire du dernier article pédonculaire (article 5) dirigé verticalement en avant comme le fouet et par suite en fort angle avec le précédent: l'article et le fouet qui le termine sont comprimés de dehors en dedans, avec un bord dorsal et un bord ventral munis tous deux d'une rangée de soies semblables aux précédentes qui s'inclinent de chaque côté vers la ligne médiane où elles se rencontrent et s'entrecroisent pour constituer un long filtre inhalant, tubulaire et vertical, dont l'eau filtrée va rejoindre celle de la chambre prostomiale.

Chez tous les Corystiens, l'appareil filtrant est constitué de même, avec les différences suivantes qui doivent paraître secondaires: chambre prostomiale d'ordinaire un peu moins vaste, pédoncules antennaires progressivement inclinés vers la ligne médiane, de sorte que leurs articles successifs ne forment entre eux que des angles très faibles; disparition parfois totale de l'avance en lobe du mérus de *mxp*³. Dans *Pseudocorystes* (*fig. 2*), le plancher filtrant de la chambre prostomiale est essentiellement constitué par les longues soies, dirigées obliquement en dedans, issues du puissant lobe orbitaire inférieur et de son apophyse dentiforme. Dans les *Gomezia* (*fig. 4* et *5*), au contraire, ce sont les longues soies situées au bord

antérieur du mérus de *max*³ qui forment la partie essentielle du plancher filtrant de la chambre.

Nos connaissances sur les habitudes fouisseuses des Atélécycliens se réduisent presque aux observations de Bohn (1899, 1903) sur les *Atelecyclus*, observations qui montrent : 1^o que ces Crustacés ont une chambre prostomiale assez analogue à celle des *Corystes*; 2^o qu'ils s'enfouissent dans le sable, comme ces derniers, grâce aux mouvements de leurs pattes thoraciques postérieures; 3^o qu'une fois enfouis, ils restent comme ces derniers d'une immobilité absolue et, comme eux aussi, pratiquent alors exclusivement la respiration renversée par oscillation en sens inverse du grand exopodite (scaphognathite) des mâchoires postérieures; 4^o que leurs antennes possèdent des poils sur deux arêtes diamétralement opposées, c'est-à-dire sur leurs bords dorsal et ventral, encore que ceux d'une antenne n'aient « aucune tendance à se réunir à ceux de l'antenne opposée, pour former une cheminée antennaire »; 5^o les mérus de *max*³ présentent une avancée en lobe garnie de poils « qui rencontrent ceux des articles basilaires des antennes ».

Comment expliquer les singulières ressemblances, et aussi les différences, qui existent entre ces deux types ? Une espèce du Pacifique boréal, *Erimacrus isenbeckii* (fig. 1), nous l'indiquera peut-être : chez elle, les soies antennaires sont disposées exactement comme dans *Corystes* (sauf sur l'article 2 + 3 qui en est presque dépourvu) et, d'ailleurs, identiques en structure comme en longueur (2 mm), les fouets sont encore plus comprimés latéralement, mais ces derniers sont plus forts (près de 1^{mm} à leur base), et beaucoup plus courts (11^{mm} pour une ♀ de 37); les antennes sont plus écartées à leur naissance, et comme l'article 2 + 3 n'a qu'une mobilité fort restreinte, les articles suivants s'inclinent obliquement vers la ligne médiane, ce qui rapproche de celle-ci les fouets; d'ailleurs, l'avance en lobe du mérus de *max*³ est à peine sensible, mais le bord antérieur de cet article présente de longues soies qui se retrouvent semblables sur l'article suivant ou carpe. Il résulte de ces dispositions et de la longueur médiocre du plafond épistomien que la chambre prostomiale est plus large que dans *Corystes*, que son plancher a pour élément les soies de l'article 4 dirigées obliquement en arrière et celles du bord antérieur de *max*³ dirigées en avant; ces deux sortes de soies s'entrecroisent et constituent un crible aussi serré et parfait que celui des Corystidés, qui rappelle davantage les *Gomezia* que les *Corystes* et qui doit conduire, comme dans ces Corystiens, au crible tubulaire formé par les soies de l'article 5 et des fouets. Qu'en est-il de ce dernier dans *Erimacrus* ? Je ne saurais le dire, n'ayant disposé que d'un exemplaire, au surplus fort beau, de cette espèce, mais étant donnée la disposition des parties, je crois qu'on peut croire l'appareil tout à fait semblable à

celui des *Corystes* et des *Gomezia* et penser qu'avec le crible prostomien, il joue le même rôle dans la respiration renversée. Le même appareil se rencontre dans *Pseudocorystes*, mais avec un crible prostomial différent parce que formé, comme je l'ai dit plus haut, par les très longues soies issues du puissant angle orbitaire inférieur et de son apophyse dentiforme, ce qui n'empêche pas *Erimacrus* de rappeler ce dernier Corystien par ses fouets antennaires plutôt courts et épais; tandis que les autres Corystiens dont j'ai fait l'étude se font remarquer par la longueur de leurs fouets (36^{mm} pour un ♂ mesurant 34 chez *Corystes*; 25^{mm} pour 32 chez une ♀ *Gomezia distincta* et 11^{mm} pour 16 chez le type *G. vigintispinosa*) et par leur gracilité. *Pseudocorystes*, autant que j'ai pu le voir, doit se rapprocher beaucoup pour les fouets de la figure donnée par Milne-Edwards et Lucas (Pl. XV, fig. 2, 2 c), 18^{mm} pour un ♂ de 50.

On n'a fait jusqu'ici aucune observation sur les habitudes fouisseuses des *Erimacrus* ni sur leur appareil fronto-antennaire, mais on doit penser que ces Atélécycliens diffèrent peu à cet égard des Corystiens, et qu'ils sont comme eux de véritables fouisseurs, bien mieux outillés à cet effet que nos *Atelecyclus* où les fouets antennaires ne peuvent pas se réunir en tubes comme l'a montré Bohn, et où la filtration ne peut guère s'effectuer que par le crible prostomial dont le plancher filtrant est réduit aux très longues soies émises par le mérus de max^3 , sur le bord antérieur de son lobe saillant (1). Les fouets antennaires d'*A. septemdentatus* (fig. 9) sont plutôt courts (10^{mm} pour deux ♂ de 26), ils le sont bien davantage encore chez *Peltarion spinulosum* (8^{mm} pour 38) où d'ailleurs la compression latérale semble nulle et la régularité des soies plutôt faible; celles-ci, par contre, sur le bord ventral des articles 4 et 5, rappellent par leur disposition les *Atelecyclus* et les Corystiens, mais au bord antéro-externe du mérus de max^3 qui ne présente guère de lobe saillant, elles sont épaisses, assez courtes et ne doivent guère former de crible prostomien sous l'épistome. Évidemment, la filtration de l'eau doit être réduite, peut-être nulle dans cette espèce où, d'ailleurs, on ne l'a jamais signalée; elle est sûrement nulle dans *Pliosoma parvifrons* (fig. 10) dont les soies antennaires sont rares, irrégulières et dont l'épistome très réduit reste sans rapport avec max^3 .

(1) Le mérus de max^3 , dans les *Atelecyclus*, est complètement dépourvu de soies sur sa face ventrale, sauf dans sa moitié proximale où il en présente deux longues et fortes touffes presque parallèles; chez *A. septemdentatus*, ces deux touffes sont assez bien séparées (fig. 10; a zone sans soie), tandis qu'elles sont plus larges et presque confluentes au milieu chez *A. undecimdentatus* Heller (= *rotundatus* Ol.). Dans mon travail de 1940 (fig. 147), c'est par erreur que le mérus de cette dernière espèce est représenté couvert de soies sur toute l'étendue de sa face ventrale. La longueur des fouets antennaires est de 10^{mm} pour un ♂ de 26 chez *A. septemdentatus*, de 8^{mm} pour une ♀ de 34 chez *A. undecimdentatus* Heller.

Avec *Erimacrus isenbeckii*, le *Telmessus cheiragonus* (fig. 8) donne peut-être le plus de lumière sur l'évolution des Atélécycliens dans le sens du fouissage; les deux espèces sont propres au Pacifique boréal et sûrement cousines très germaines, mais tandis que la première possède tous les appareils propres à la filtration des eaux, dans la seconde ces appareils existent encore, presque avec les mêmes caractères et les soies semblablement disposées, mais celles-ci épaisses, très courtes, incapables de se rapprocher pour produire des cribles et, par là, impropres à la filtration. Le *Telmessus* n'a jamais été signalé comme fouisseur; en tout cas si, par extraordinaire, on arrivait à constater qu'il est capable de fouir, on peut être assuré qu'il ne filtre pas comme les Corystiens. Pourtant, il possède les traits *essentiels* qui caractérisent ces derniers, à savoir *des fouets antennaires comprimés et munis sur chaque bord d'une rangée de poils, des poils semblables et semblablement disposés sur le bord ventral des deux articles pédonculaires précédents et une chambre prostomiale assez vaste*, mais aucun de ces traits ne le rend propre à la filtration.

« Je serais assez disposé à voir dans les *Telmessus*, dit Bohn (1903, 221), des Crustacés primitivement fouisseurs, ayant abandonné ce genre de vie pour prendre celui de la plupart des Crabes sédentaires, il y aurait à rechercher si les jeunes ne sont pas fouisseurs. » Sans recourir à cette dernière épreuve, qui d'ailleurs serait intéressante, on peut affirmer que *Telmessus* dérive d'un fouisseur dont il a perdu les habitudes filtrantes, et vraisemblablement de son cousin germain, *Erimacrus* ou de toute autre forme fouisseuse très voisine, dont il a conservé la structure générale, et notamment les fouets antennaires épais et très comprimés, d'ailleurs un peu plus courts (9^{mm} pour un ♂ dont la longueur est de 48). Mais les traits essentiels de la filtration corystienne, nous les avons également rencontrés chez les *Atelecyclus* qui sont des fouisseurs filtrants et chez les *Peltarion* qui semblent ne plus avoir ces habitudes; d'où l'on peut conclure que ces Crabes se rattachent plus (*Atelecyclus*) ou moins (*Peltarion*), pour la filtration, à la lignée corystienne: leurs fouets antennaires ne semblent jouer aucun rôle à cet égard, mais le crible prostomial fonctionne sans doute normalement chez les *Atelecyclus* grâce aux soies méropodiales qui lui servent de plancher, peut-être également, chez *Peltarion* si, dans cet Atélécyclien, les longues soies de 4 et 5 peuvent (ce qui est douteux) se rabattre au-dessous de l'épistome. Il sera curieux de voir si les mêmes traits s'observent chez les Atélécycliens *Trachycarcinus* et *Trichopeltarion* que je n'ai pu étudier, mais il n'en reste plus trace dans les *Pliosoma* qui semblent bien être, à tous égards, les plus évolués dans la série atélécyclienne. De toutes manières, surtout à cause de leurs fouets antennaires fins,

Atelecyclus, *Peltarion* et *Pliosoma* ne sauraient se rattacher aux mêmes formes que les *Telmessus* et *Erimacrus*.

C. CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE.

De ce qui précède sur la filtration, on pourrait peut-être conclure avec Bohm que « l'adaptation corystidienne se serait manifestée chez un certain nombre de Crabes peu différenciés naturellement, mais appartenant déjà à divers phylums de l'arbre généalogique » : mais alors comment expliquer l'identité de structure des appareils filtrants dans ces divers phylums, surtout lorsqu'on voit les *Albunea* réaliser des cribles tubulaires analogues par le moyen de leurs antemules et les Paguriens du genre *Diogenes* filtrer l'eau avec les soies disposées sans ordre sur les fouets de leurs antennes. Ne semble-t-il pas plus logique et plus naturel de penser que Corystiens et Atélécycliens possèdent les mêmes traits essentiels pour la filtration parce qu'ils appartiennent à la même lignée évolutive, les seconds dérivant des premiers.

Si cette dernière conclusion semble être imposée par l'étude des appareils adaptatifs résultant du fouissage, elle est bien la seule possible quand on a mis en regard et comparé les caractères structuraux que l'on avançait pour isoler en deux groupes très distincts les Corystiens et les Atélécycliens. Ici, les caractères sont absolument indépendants de l'adaptation au fouissage, ils font partie de la structure même de l'animal et pourtant on les observe à peu près identiques à ceux des Corystiens dans tel ou tel genre de la série atélécyclienne.

La conclusion, que j'ai récemment exprimée ailleurs (1941), c'est que Corystiens et Atélécycliens appartiennent à la même lignée évolutive, que les premiers sont tous fouisseurs et filtrants, au moins avec des cribles en tubes antennaires suivis par un crible prostomial, que les seconds dérivent des premiers par divers intermédiaires où l'on voit se réaliser, puis successivement disparaître, tubes et cribles filtrants, pour arriver à des formes où la filtration et le fouissage n'existent certainement plus, mais où sont conservés certains traits (compression des fouets antennaires et disposition de leurs soies en deux rangées) qu'ils tiennent par hérédité de leurs ancêtres filtreurs. De ces derniers Crabes, *Telmessus* paraît bien être un des meilleurs types, et l'on peut affirmer de lui ce que supposait justement Bohm, qu'issu de formes primitivement fouisseuses, il a « abandonné ce genre de vie pour prendre celui de la plupart des Crabes sédentaires ».

Ces conclusions et la plupart des observations sont brièvement exposées dans une Note (1941) que j'ai présentée récemment à l'Académie des Sciences;

elles nous conduisent à dire que *les deux noyaux, Corystien et Atélécyclien appartiennent à une même série évolutive, qu'ils constituent par leur ensemble une même famille à laquelle convient parfaitement le nom de Corystidea qui lui fut attribué jadis par Dana et que chacun des deux noyaux y représente une sous-famille, Corystinæ, Atelecyclinæ, dont la seconde dérive de la première.*



DEUXIÈME PARTIE.

CRABES QUI SE RATTACHENT A L'UN OU A L'AUTRE NOYAU.

Parmi les Crabes, il est des groupes qui, sur un avis unanime, se distinguent par un certain nombre de caractères propres aux Corystiens ou aux Atélécycliens et semblent se rapprocher de l'un ou l'autre de ces types; dans quelle mesure a lieu ce rapprochement et celui-ci peut-il justifier la réunion de ces groupes aux *Corystoidea* ou leur séparation de cette tribu? C'est la question qu'il convient d'examiner ici en étudiant l'un après l'autre les groupes visés par la présente remarque, à savoir les Cancridés, Thiidés, Pirimélidés et Bellidés.

1. LES CANCRIDÉ.

Dans cette revue, il faut donner la première place aux Cancridés (*Cancer*), non à cause de leurs habitudes, car ils ne sont pas ou, en général, ne sont plus adaptés au fouissage, mais en raison de certains traits atélécycliens qui, à l'heure actuelle, ne sont plus contestés par personne.

Historique. - Néanmoins, la plupart des auteurs éloignent les Cancériens des *Corystoidea*, toutefois à des degrés divers. Pour H. Milne-Edwards (1834, 1837), la séparation est complète, les Cancériens de l'auteur prenant place parmi les Cyclométopes et les Corystiens parmi les Oxystomes. Pour de Haan (1842), Corystiens et Cancériens appartiennent à la famille des *Cancroidea* (qui comprend les Cyclométopes et Catométopes edwardsiens), tout autre que celle des *Majoidea* (qui correspond à nos Oxyrhynques), mais, dans les Cancroïdes, ils sont isolés en deux « genres » ou types différents Corystes et Cancer. Pour ces deux groupes, Dana (1852) fait à peu près de même, et aussi pour le genre *Trichocera* qu'il range comme de Haan dans les Corystiens, alors qu'aujourd'hui ce genre est identifié avec les *Cancer*. Ortmann (1893) va encore plus loin dans le rapprochement, car il place côte à côte dans les Cyclométopes ses Atélécyclides et ses Cancridés; Borradaile (1907) n'agit guère autrement, tandis qu'Alcock (1898), poussant

plus loin encore, réunit dans sa grande famille des Cancrîdes (en dehors des vrais Corystiens), les Cancérinés, les Atélécyclinés, les Pîrimélinés et les Thînés. Pour en finir avec cette revue rapide, j'ajouterai, sauf à y revenir plus loin, que Cunningham (1898) et Bohn (1903), par des voies très différentes, arrivent à cette conclusion qu'*Atelecyclus* et *Cancer* sont des Crabes du même type familial. C'est en me basant principalement sur les observations de ces deux excellents zoologistes que j'ai réuni (1940) *Atelecyclus* et *Cancer* dans la tribu des *Corystoidea*, malgré les grandes différences éthologiques et morphologiques qu'ils présentent, au moins sous la forme adulte.

L'exposé des caractères suivants me paraît justifier sans conteste cette manière de voir.

Caractères tirés du développement. - Nous en sommes réduits, pour le développement, aux brèves observations de Couch et à celles de Cunningham sur notre vulgaire *C. pagurus* (tourteau); pour les espèces américaines aux observations de Smith (1878), de Faxon (1882) et de Connolly (1929) sur *C. irroratus*, de Weymouth et Mackay (1936) sur le *C. magister*.

D'après Williamson (1915), Couch aurait décrit la zoé du *C. pagurus* et suivi durant 28 jours la forme mégaloïpe qui en est issue et qui se cache ensuite dans le sable pour, après environ 3 jours, donner un stade plus voisin de l'adulte encore que les bords latéraux de sa carapace restent sensiblement parallèles. N'ayant pas vu le Mémoire de Couch, il m'est impossible de le discuter, mais étant données les citations qu'en ont faites les auteurs, je le crois peu explicite; en tout cas, sa zoé et sa mégaloïpe ne paraissent point différer beaucoup des deux états correspondants étudiés par Smith chez *C. irroratus* (1873). Pour cette dernière espèce, l'auteur américain a brièvement décrit et bien figuré la zoé au dernier stade (1873, 531, Pl. VIII, fig. 37) et la mégaloïpe (*id.*, Pl. VIII, fig. 37 a). La zoé me paraît très semblable à celle de *Corystes cassivelaninus* décrite et figurée par Gurney (1903, 462, Pl. 30, fig. 7), mais la mégaloïpe étudiée par cet auteur (*id.*, 464, Pl. 31, fig. 13), est armée d'un rostre à 3 pointes (dont la médiane prédominante) avec les bords latéraux de la carapace convexes et armés de trois dents (y compris l'orbitaire externe), tandis que celle de *C. irroratus*, étudiée par Smith a les bords latéraux de la carapace parallèles et inermes, avec un rostre convexe en avant où il est armé d'une forte pointe médiane. Dans les deux espèces, subsiste un peu réduite la pointe médiane postérieure de la carapace, le rostre est vaste, très saillant en avant, et les deux pointes latérales du rostre dans la mégaloïpe de *Corystes* ont peut-être pour équivalente la voussure rostrale à droite et à gauche de la pointe

médiane dans la mégalope d'*irroratus*. On doit borner ces comparaisons à *Corystes*, car on ne connaît malheureusement rien du développement des *Atelecyclus*; j'ajoute que Faxon (1882, Pl. XIV, *fig.* 12) a figuré une mégalope de *Cancer* semblable à celle de l'*irroratus* et que Connolly (1923) a représenté une mégalope de cette dernière espèce.

Bien plus intéressantes paraîtront sans doute les recherches de Cunningham (1898), encore qu'elles se limitent à deux stades postlarvaires successifs, l'un où l'animal mesure 2^{mm},5 de largeur (206, *fig.* 1) pour une longueur à peu près égale, le second, avec une largeur de 4^{mm} pour une longueur sensiblement plus faible (206, *fig.* 2). Dans les deux stades postlarvaires, la forme du corps est déjà celle des *Atelecyclus* adultes, le rostre est saillant, tridenté avec la dent médiane plus forte, les dents latérales de la carapace sont en même nombre que chez les *Atelecyclus* (10, avec la postérieure plus réduite) et disposées de même. Et Cunningham de justement conclure : « L'évidente ressemblance de forme... avec *Atelecyclus* suggère dès l'abord que les deux genres (*Cancer* et *Atelecyclus*) sont étroitement alliés; et je fus conduit par cette ressemblance à comparer soigneusement les deux espèces britanniques, et je suis venu à la conclusion qu'*Atelecyclus* appartient proprement à la famille des Cancridés et doit être placé en étroite proximité du genre *Cancer* », mais, ajoute-t-il, « non dans la famille des Corystidés où on le met actuellement », restriction contre laquelle s'élève, on l'a vu et on le verra dans la suite, le présent Mémoire tout entier.

Le travail de Cunningham est d'une importance capitale. Il était sans doute inconnu de Weymouth et Mackay lorsque ces deux auteurs (1936), étudiant la croissance relative du grand Tourteau comestible de la côte Pacifique américaine (*C. magister*), décrivirent et figurèrent (273, *fig.* 4 A) sans autre observation le premier stade postlarvaire de cette espèce, tout à fait analogue à celui de *C. pagurus*.

De même, Cunningham a sûrement ignoré la découverte par Faxon (1882, Pl. XIV, *fig.* 25) du premier stade postlarvaire d'un *Cancer* (*borealis* ou *irroratus*); ce stade ressemble tout à fait à celui figuré par Cunningham, mais au contraire de l'auteur anglais, Faxon n'en tire aucune conclusion relative à la parenté avec les *Atelecyclus*.

Caractères tirés de l'adulte. — Quelques années après Cunningham, Bohu (1903, 226-228) arrivait aux mêmes conclusions par l'étude comparative de la morphologie chez différentes espèces de *Cancer* adultes, montrant que, parmi ces espèces, le *C. polyodon* Poep. (*C. dentatus* Bell) « est un véritable *Atelecyclus* » par son fouet antennaire garni de soies, par sa chambre prostomiale, le lobe saillant et garni de soies, du moins de ses maxillipèdes postérieurs, les dimensions relatives de la carapace, et ajoutant que,

par ces deux derniers caractères, les diverses espèces varient progressivement depuis le *C. polyodon* qui semble être le plus primitif, jusqu'à notre *C. pagurus*, qui est à très peu près l'espèce la plus évoluée. Ce travail fait époque dans la question qui nous occupe, mais il ne sera pas inutile de le justifier en le développant et en lui donnant une extension plus grande.

Je noterai d'abord que les dents latérales des *Cancer*, les saillies longitudinales de la face externe des pinces et les appendices buccaux de ces Crabes sont exactement disposés comme dans les *Atelecyclus*, que leurs orbites ont les mêmes éléments, qu'elles ressemblent beaucoup à celles des *Gomezia*, mais qu'elles sont closes comme dans beaucoup d'Atélécycliens, que leur bord frontal est également tridenté, mais que leurs dents, très saillantes, inégales et aiguës dans *C. polyodon* (fig. 12), sont de plus

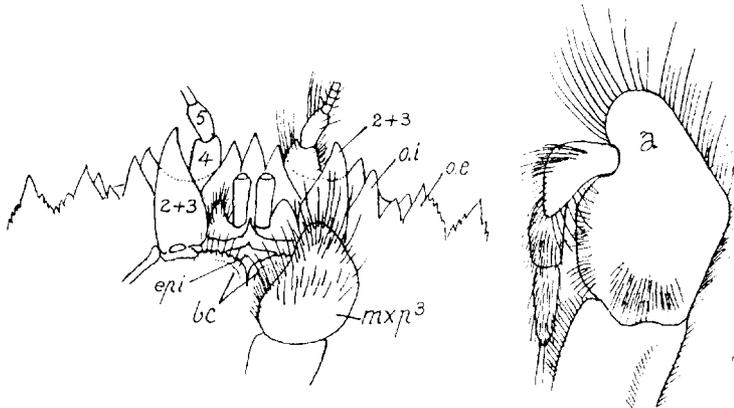


Fig. 12. — *Cancer polyodon* : région fronto-buccale antérieure, vue ventrale.

Fig. 13 bis. — *Cancer polyodon* : extrémité d'un maxillipède antérieur.

en plus basses, subégales et obtuses à mesure qu'on s'éloigne de ce type primitif, enfin que la bordure antérieure du cadre buccal, dans cette dernière espèce, offre les plus grandes ressemblances avec celles de *Gomezia distincta* et de *Telmessus*. Bohn exagère un peu en disant que, chez les *Cancer*, « la chambre prostomiale est identique à celle des *Atelecyclus* »; en fait, elle est beaucoup plus étroite, car le bord antérieur du cadre buccal vient, en son milieu, confluer avec le bourrelet qui margine en arrière les cavités antennulaires.

Il convient de signaler à part les trois caractères suivants qui rapprochent les *Cancer* des *Corystoidea*, mais s'observent ailleurs dans le groupe des Crabes (fig. 12) : 1° la saillie en lobe antérieur du mérus de mxp^3 , elle est parti-

culièrement développée dans le *C. polyodon* et, comme l'a montré Bohn (1903, fig. 90 à 94), se réduit pour faire place à une truncature antérieure lorsqu'on se rapproche des formes évoluées, surtout du *C. pagurus* (fig. 13). Les soies longues et filtrantes qui occupent le bord antérieur de ce lobe chez les Corystidiens et les *Atelecyclus* existent encore, mais de plus en plus réduites et dispersées, ne jouant plus sans doute leur rôle primitif. Comme Bohn l'a montré, une saillie analogue se rencontre chez un certain nombre de Brachyrhynques portuniens: 2^o la présence sur les fouets antennaires de soies plus ou moins longues. Ces soies, on l'a vu, sont longues, égales et régulièrement disposées chez les Corystiens et quelques Atélécycliens tels qu'*Erimacrus*, elles restent égales et régulières mais courtes dans *Telmessus*,

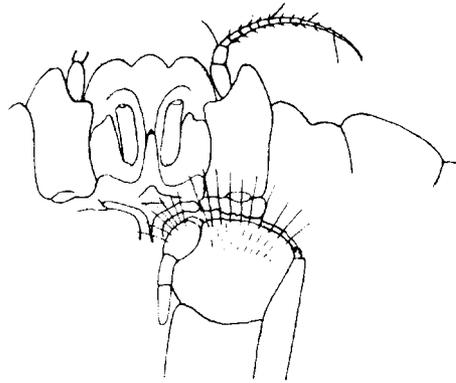


Fig. 13. — *Cancer pagurus* jeune de 20^{mm} sur 15. ♀ : région fronto-buccale gauche, face ventrale.

à un moindre degré chez les *Atelecyclus* et surtout les *Peltarion*; on les retrouve chez tous les *Cancer*, mais sans ordre aucun et sans compression latérales des articles qui les portent. Elles avaient été observées par Stimpson chez *C. antennarius* (1857, Pl. XVIII, fig. 1), par Bohn chez *polyodon* et figurés par Rathbun (1930, Pl. 93, fig. 1) chez *C. branneri* Rathb. (*Trichocera gibbosula* de H.), mais je les ai retrouvées dans les nombreuses espèces que j'ai eues sous les yeux, voire dans la plus évoluée de toutes, notre *C. pagurus*, où les soies sont encore nombreuses dans les jeunes, éparses et localisées vers le bout distal dans les grands exemplaires; d'après la figure de Cunningham, elles sont plus abondantes et plus longues aux stades postlarvaires. On sait que les soies manquent totalement chez les Crabes brachyrhynques (sauf chez quelques *Pilumnus*) et qu'elles sont constantes chez les Oxyrhynques; nous verrons, dans la suite, qu'il n'y a pas de parenté directe entre ces derniers et les Crabes qui nous occupent, de sorte que la présence des soies rapproche singulièrement les *Cancer* des *Corystoidea*: 3^o la position des pédoncules antennulaires qui sont longitudinaux, c'est-à-dire

parallèles à l'axe du corps. Ce caractère est le même chez les *Cancer* que chez les Corystiens et Atélécycliens, il les éloigne des Crabes brachyrhynques, où ces pédoncules sont obliques ou transverses, mais les rapproche des Oxyrhynques avec lesquels, d'ailleurs, ils n'ont que des affinités lointaines. C'est en utilisant ce caractère que Borradaile a pu rapprocher les Cancridés des Atélécycliens et séparer les deux groupes des Brachyrhynques xanthidés (1907).

Conclusions. — La question semble bien définitivement jugée : les *Cancer* ou *Cancridæ* sont issus des Atélécycliens; ils en ont conservé beaucoup de caractères, mais la faculté de fouir a disparu chez tous, sauf peut-être chez quelques-unes de leurs formes primitives, telles que le *C. polyodon*, où subsistent encore des traits provenant de l'adaptation au fouissage. Parmi ces derniers, le plus curieux est relatif au renversement qui fait circuler d'avant en arrière le courant d'eau inspireur; ce renversement ne semble plus se produire chez notre *C. pagurus* où Bohn (1903, 134) ne l'a jamais observé que chez un « très jeune recueilli à Wimereux ». Mais il se produit certainement encore chez d'autres Cancérides, notamment chez le volumineux Crabe comestible du Pacifique dont Weymouth (1914) a fait une intéressante étude. Au contraire de la plupart des autres espèces qui se tiennent dans les rochers, le *C. magister* est, dit Weymouth, « le plus souvent enfoui dans le sable... les yeux, antennules et antennes visibles au dehors ». Le courant d'eau y est d'ailleurs normal, entrant par l'orifice inspireur situé à la base de p' et rejeté en avant par les orifices expirateurs situés aux angles du cadre buccal. Mais, observe Weymouth, « quand l'animal est enfoui, l'eau devra être séparée du sable environnant et libérée des particules fines qui, bientôt, recouvriraient les lamelles branchiales. Si de l'encre de Chine est déposée dans le sable au-dessus du Crabe enfoui, elle en sera extraite le long de deux lignes correspondant aux bords antérieurs de la carapace, et une observation attentive montre qu'elle passe par une fente comprise entre la carapace et les grandes pinces qui, repliées, s'appliquent exactement contre les flancs du corps, lesquels sont recouverts d'une vestiture de poils serrés et pelucheux. Les dents des bords surplombants de la carapace retiennent les gros grains de sable, tandis que les poils (des flancs) agissent comme un tamis efficace retenant les fines particules du courant inspireur ». C'est presque exactement la disposition et le mécanisme observés par Garstang (1897, 397) et Bohn (1898) chez *Atelecyclus septemdentatus* Mont. (*A. heterodon* Leach) lorsque le courant d'eau est direct; mais tandis que, chez ce Crabe, le courant se renverse quand l'animal est enfoui, chez *C. magister* ce n'est que « par moments (que) la direction du courant est renversée ».

2. LES THIIDÉS.

Historique. Cette petite famille ne comprend que deux genres : le genre *Thia* Leach (1817) qui est propre à nos pays, où il n'est représenté que par une espèce, *Thia polita* Leach (1817, II, Pl. 103), et le genre *Kraussia* Dana (1852) qui en compte plusieurs, toutes localisées dans les mers indo-pacifiques non américaines.

Le genre *Thia* est de beaucoup le plus anciennement et le mieux connu : c'est aussi, comme on le verra plus loin, la forme la plus primitive du groupe. H. Milne-Edwards (1837) le rangeait dans sa tribu des Corystiens entre *Atelecyclus* et *Corystes*, de Haan (1842) dans le type *Corystes* qui est le premier de ses Canceroïdes dont le deuxième est le type *Cancer* (sens. lat.), Dana (1852) dans ses *Corystoidea* entre les *Trichocera* (qui sont des *Cancer*) et les Corystidés, Alcock dans les Cyclométopes de sa vaste famille des Cancéridés entre les Cancérinés ou *Cancer* et les Atélécyclinés; Borradaile (1902, 1907) en fait une sous-famille spéciale (Thiinés) dans sa famille des Atélécyclidés, Bohn (1903) le tient pour une forme primitive qui rappelle assez *Telmessus*, « mais qui aurait conservé la vie fouisseuse ». Bref, tous les auteurs s'accordent pour rapprocher *Thia* des Atélécycliens; tous, sauf Ortmann (1893) qui le range dans les Cyclométopes xanthinés, c'est-à-dire fort loin des Cancérinés (*Atelecyclus*, *Cancer*, *Carcinus*).

C'est en 1852 que Dana établit le genre *Kraussia* pour une espèce sud-africaine décrite en 1843 par Krauss sous le nom de *Platyonichus rugulosus*. Cette espèce n'est point un Portunidé, comme pourrait le laisser croire le nom de *Platyonichus*, Dana eut le mérite de le sentir, établissant pour elle la dénomination générique de *Kraussia*, rapprochant de *Thia* les *Kraussia* et réunissant les deux genres dans sa famille des Thiidés.

Observations et conclusions. - Du développement des Thiinés on ne connaît rien, que je sache, en dehors d'une observation de Claus (1876) sur la zoé de *Thia polita* et des recherches de Cano (1892) sur les divers stades zoé et sur le stade mégalope de la même espèce. La forme zoé ne paraît point différer de celle des *Corystes*; quant au stade mégalope figuré par Cano, et reproduit par Williamson (1915), il rappelle tout à fait, sauf l'épine postérieure de la carapace, celui des *Cancer*.

A part quelques traits qui seront signalés plus loin, il y a de grandes ressemblances entre Thiidés et *Corystes*; la plus frappante est relative à la disposition des tergites abdominaux antérieurs dont les deux premiers, et à un plus faible degré le troisième, sont visibles du côté dorsal et presque sur

le même plan que la carapace; c'est une disposition qui caractérise *Corystes* et qui, comme dans ce dernier genre et les Dorippidés, rappelle les ancêtres macrouriens des Crabes. Les fouets antennaires (*fig. 14*) ne rappellent que de loin les Corystidés, car s'ils présentent toujours des soies, ces dernières y sont disposées sans ordre, mais leur présence indique pourtant qu'ils se rattachent au noyau atélécyclien. Dans les deux genres également, on observe des franges de longues soies en divers points du corps, notamment sur le front et les bords latéraux de la carapace: ces franges sont-elles en rapport avec des habitudes fouisseuses et une filtration des eaux?

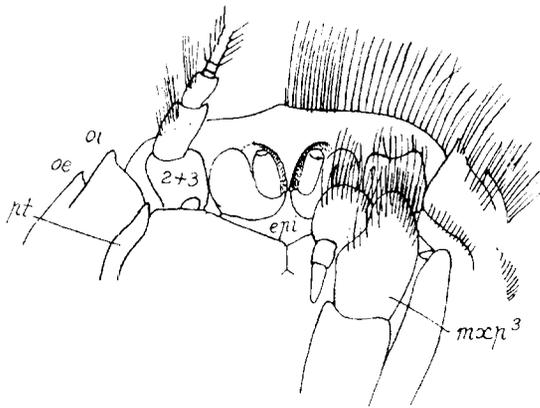


Fig. 14. — *Thia polita* ♂ : région fronto-buccale gauche, face ventrale.

Faute d'observations, il est difficile de le dire; toutefois, on sait par Bohn que les *Thia* et par Stebbing (1918) que *Kraussia rugulosa* savent s'enfoncer dans le sable. Et, d'autre part, j'ai constaté (1840, *fig. 149 B*) que les doigts de p^5 sont élargis en lame chez *Thia*, également aussi dans les *Kraussia* (tout au moins dans *Kr. rugulosa*), si bien qu'on peut se demander si les pattes postérieures ne jouent pas un rôle dans le fouissage chez ces Crabes.

Au surplus, le genre *Thia* occupe certainement la première place dans cette petite famille. Contrairement à un dire très général, le front n'y est pas nettement convexe, mais a conservé une petite saillie médiane (*fig. 14*) bien visible surtout quand on examine l'animal en dessous, et cette saillie paraît bien n'être qu'un rudiment de la pointe centrale du rostre trilobé propre à la mégalope, ce qui rapproche *Thia* des Atélécycliens. Il en est de même du lobe, saillant sous l'épistome, qu'on observe à la partie distale de mérus de mxp^3 , et ce lobe présente également, comme le carpe, une touffe de longues soies probablement filtrantes. A signaler aussi une certaine mobilité de l'article 2 + 3 des pédoncles antennaires qui est

nettement séparé de la dent orbitaire inférieure (*fig. 15*) et simplement en contact avec le front; cette mobilité rappelle *Erimacrus* et à un moindre degré celle de *Peltarion* chez les Atélécycliens. A ces divers points de vue, *Kraussia* s'éloigne de *Thia* et, par là même, des formes atélécycliennes : le front, moins saillant, est toujours divisé en deux lobes, perdant ainsi la forme tripartite primitive; le mérus de max^3 n'a pas d'avance épistomiale et s'arrête au bourrelet obtus qui limite en avant le cadre buccal; enfin, l'article 2 + 3 des pédoncules antennaires (dans *Kr. rugulosa* tout au moins) se trouve en contact avec la dent orbitaire inférieure et paraît dépourvu de mobilité.

Au surplus, les Thiidés rappellent tout à fait les Atélécycliens par leur armature buccale, et il semble bien qu'à la suite des anciens auteurs, on doive les rapprocher des Atélécycliens, avec tendance corystienne, comme le montrent les tergites abdominaux antérieurs qui deviennent dorsaux comme dans le genre *Corystes*.

3. LES PIRIMELIDÆ.

Historique. — Cette famille ne renferme que le genre *Pirimela* établi par Leach en 1815 et rangé par H. Milne-Edwards (1834), puis par son fils (1865) dans les Cyclométopes à côté des *Cancer*. Il en est à peu près de même pour Dana (1852) qui rassemble les deux genres en une sous-famille dans sa légion des Cancridés, tandis qu'une sous-famille est établie pour chacun d'eux par Alcock (1899) et par Borradaile (1902, 1907), le premier de ces zoologistes leur donnant comme voisins de même rang les Atélécyclinés, alors que le second les en éloigne quelque peu. Ortmann, au contraire, réunit *Cancer* et *Pirimela* aux *Carcinus* (1893) dans sa famille des Carcinidés et Bohn (1903) tient *Pirimela denticulata*, unique espèce du genre, pour voisine de *Carcinus mænas* Penn. De mon côté, en 1940, j'ai placé *Pirimela* auprès des *Cancer* dans la tribu des *Corystoidea*.

Observations et conclusions. — Du développement des *Pirimela*, on n'a connu d'abord que le stade zoé, décrit et figuré par Kinahan (1857, Pl. IX, *fig. 5*), assez semblable à celui des *Cancer*. Mais, en 1891, dans une étude intéressante, Cano a fait connaître deux stades mégalopes, un stade postlarvaire et un adulte jeune de *Pirimela denticulata* (4 D, 4 E, 4 F, 4 G), avec des figures reproduites en partie par Williamson (1915, *fig. 321* et 322). Comme dans *Thia*, les mégalopes ressemblent à celles des *Cancer*, d'ailleurs sans épine postérieure sur la carapace, en quoi elles sont tout à fait du même type que les mégalopes des Portuniens; quant au stade post-

larvaire (4 F), on n'y trouve point d'indications sur les allinités, car il est une simple transition vers la forme adulte (4 G).

D'après mes recherches (fig. 15) sur l'adulte, les orbites, l'épistome, la bordure antérieure du cadre buccal sont du type *Cancer*; il en est de même des soies antennaires qui sont assez courtes et situées surtout dans la moitié terminale; mais les fouets qui portent lesdites soies rappellent plutôt les *Corystoidea* par leur épaisseur notable; l'avance en lobe saillant sur l'épistome du mérus des maxillipèdes postérieurs semble bien être, avec sa frange de longues soies, un rappel des *Corystoidea* fouisseurs (Bouvier, 1940, fig. 150). Comme beaucoup d'auteurs l'ont observé, la forme du front et celle de la carapace ne sont point sans analogie avec

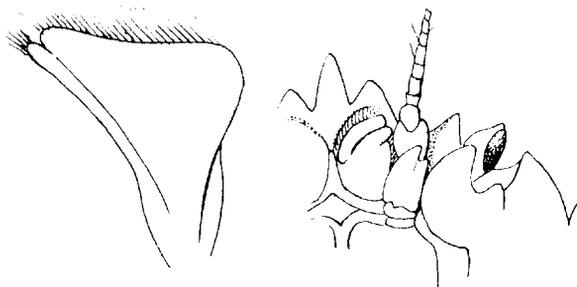


Fig. 15. -- *Pirimela denticulate* ♂ : à gauche, région frontale gauche, face ventrale; à droite, dilatation distale de l'endopodite d'un maxillipède antérieur, avec son étroit lobe portunien.

celle de *Carcinus maenas*, c'est-à-dire avec les Portunidés primitifs, et le genre manifeste sa tendance vers la même famille par la présence d'un lobe portunien (entrevu par Cano) sur la dilatation terminale de l'endopodite des maxillipèdes antérieurs (fig. 15, à gauche), l'obliquité des pédoncules antennulaires, enfin les ornements des chélicèdes (épine antéro-distale du carpe, gouttières et saillies longitudinales de la face externe des pinces, dont le bord supérieur n'est plus arrondi, mais saillant).

Bref, il semble que *Pirimela* occupe le sommet de la tribu des *Corystoidea*, plutôt loin des *Cancer*, et avec une orientation manifeste vers les Cyclométopes du type portunien. Pourtant, le doigt des pattes postérieures est encore une griffe, sans trace de l'élargissement natatoire qu'il présente déjà un peu dans *Carcinus maenas*; toutefois, le carpe de cette patte est déjà plus court et plus comprimé que celui des appendices précédents, encore que son bord inférieur porte une frange de soies qu'on observe également sur ces derniers (sauf, semble-t-il, sur celui de la 4^e paire).

4. LES BELLIDÆ.

Historique. — Les deux premiers genres de cette tribu furent établis en 1843 par H. Milne-Edwards et Lucas : *Acanthocyclus*, pour *A. Gayi* (29, Pl. XV, fig. 1 à 1 f), de forme franchement cancérienne, rangé parmi les Catométopes et qui semblait différer « de tous les types connus jusqu'ici par l'article basilaire des antennes externes qui ne possèdent pas de tigelle multi-articulée », et *Corystoides*, pour *Corystoides chilensis* (32, Pl. XVI, fig. 1 à 1 c), plus long que large, placé « avec doute » près des Corystes et qui semblait aussi en différer « par la tigelle des antennes externes qui est double, et par les antennes internes qui manquent complètement ». En 1848, H. Milne-Edwards décrivit le troisième et dernier genre de cette tribu, *Bellia*, pour *B. picta* (192), observant que, dans cette espèce, les antennes externes sont rudimentaires, les antennes internes bien développées, qu'il en est de même chez les *Corystoides* et relevant que, « dans les caractères assignés à ce (dernier) genre par M. Lucas, on a considéré les appendices frontaux comme étant des antennes externes », alors que ce sont vraiment des antennes internes ; il conclut qu'étant donnée cette « anomalie remarquable, coïncidant avec d'autres particularités », leur présence dans les genres *Bellia* et *Corystoides* « semble devoir motiver l'établissement d'une petite tribu particulière » à tous deux, et qui, se rapprochant des *Pseudo-corystes*, « prendrait place entre les Corystiens et les Anomoures ». En 1852, Dana proposa pour cette tribu le nom de *Bellidæ* qu'il rangea parmi les Anomoures (403), et rapprochant les *Acanthocyclus* des Crabes typiques établit pour eux seuls la petite légion des *Cyclinea* (293).

C'est à Strahl (1861, 714-715) que revient le mérite d'avoir établi que les *Acanthocyclus* présentent les mêmes caractères essentiels (a^1 bien développées et étendues en avant, a^2 presque réduites à leurs articles basilaires) que les *Bellia* et *Corystoides*, et qu'ils doivent être réunis dans la même tribu ; classant les Crabes d'après leurs antennes externes, il proposa pour cette tribu le nom de *Brachyura orbata*. En cela, Strahl ne saurait être suivi, d'autant qu'il éloigne ses *orbata* de tous les autres Crabes, y compris les Corystidés ; mais, pour la réunion des trois genres, il se tenait dans la stricte réalité. Pourtant, il ne fut pas suivi tout d'abord : Heller (1862) méconnaît le genre *Acanthocyclus* et, sous le nom de *Plagusetes*, lui donne rang parmi les Catométopes, Miers reprend à peu près la classification de Dana (1886), Alcock (1899) range *Acanthocyclus* dans ses Cancérides et établit pour eux dans ce groupe, la sous-famille des *Acanthocyclinæ* à la suite des Atélécyclinés, réunissant d'ailleurs *Bellia* et *Corystoides* aux Corystiens typiques dans sa

famille des Corystidés. Par contre, Borradaile (1902), A. Milne-Edwards et Bouvier (1923), Rathbun (1930) adoptent pleinement la réforme de Strahl.

Mais Borradaile, suivi par Rathbun, a conservé pour la tribu tripartite le nom d'*Acanthocyclinæ* que lui avait donné Alcock et qui remplace bien mal celui de *Cyclinea* proposé par Dana pour le seul genre *Acanthocyclus*. Nous lui avons substitué, A. Milne-Edwards et moi, le nom de *Bellidae*, qui a la même priorité que celui de Cyclinés, qui a l'avantage de réunir plus de genres, et qui répond aux vues signalées plus haut de H. Milne-Edwards à propos de *Bellia* et *Corystoides*.

Observations et conclusions. — Ce qui caractérise essentiellement la famille, c'est le développement des antennules dont le pédoncule s'étend longitudinalement en avant, c'est aussi l'état rudimentaire des antennes. Le premier de ces caractères frappe dès l'abord et ne présente que des variations réduites, le second mérite d'être examiné de près. Dans les trois genres de la tribu, les antennes sont représentées surtout par la base de leurs pédoncules dont le premier article forme l'opercule urinaire qui est toujours très visible et mobile, comme à l'ordinaire, enchâssé à la base de la pièce suivante qui représente tout au moins les articles 2 à 5. Cette pièce fixe occupe dans le bord inférieur des orbites la position normale au voisinage immédiat de la dent orbitaire inférieure; dans *Bellia* (fig. 16),

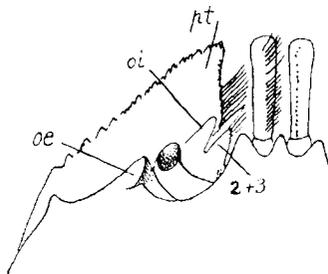


Fig. 16. — *Bellia picta* (type de Milne-Edwards) : région frontale gauche vue en dessous, montrant le pédoncule oculaire, le rudimentaire de a^1 et l'avance ptérygostomienne.

elle n'est soudée à cette dent que par sa région basale, le reste (*oi*) en est isolé par une profonde encoche et présente presque la même forme et les mêmes dimensions que la dent. Faute de matériel frais, je n'ai pu étudier convenablement la partie terminale de cette pièce dans l'unique espèce du genre *B. picta* Edw., mais M^{lle} Rathbun semble avoir été plus heureuse : sur la moitié basale de la face supérieure de la pièce, dit-elle (1930, 175), « s'élève la partie mobile du pédoncule qui est libre, dirigée obliquement en avant, et consiste en un fort article suivi par un beaucoup plus grêle,

à l'extrémité duquel il y a une petite saillie, rudiment du fouet ». Ainsi, dans *Bellia*, le pédoncule serait encore complet avec ses deux articles terminaux, mais le fouet rudimentaire. Dans *Corystoides chilensis* Edw. (*C. abbreviatus* A. M.-Edw.) (fig. 17), la dent orbitaire inférieure ne se distingue pas de la partie basale de la pièce, mais ensuite celle-ci devient progressivement triangulaire et s'avance vers le front où la pièce pédonculaire, est continuée par un court fouet articulé d'une étude difficile; nous avons, A. Milne-Edwards et moi (1923, Pl. 55, fig. 7), représenté cette disposition qu'a reproduite M^{lle} Rathbun; d'après cette dernière,

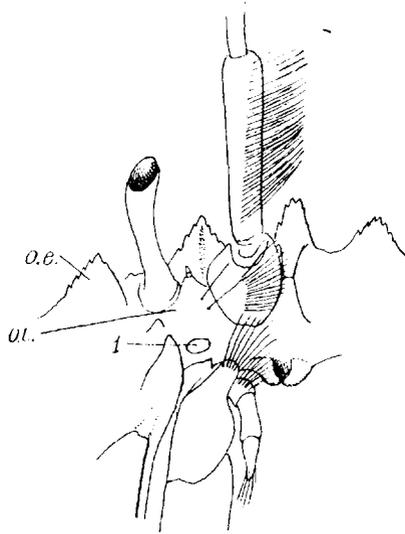


Fig. 17. — *Corystoides chilensis* : région fronto-buccale droite, face ventrale.

il y aurait là « deux ou trois articles extrêmement courts et étroits qui sont soudés entre eux et avec le pédoncule », ce qui me paraît fort exact. En tous cas, il semble bien que la pièce basale des antennes correspond ici au pédoncule tout entier. Il en est certainement de même dans *Acanthocyclus* (fig. 18), au moins dans *A. gayi* Edw. et Luc., où la pièce porte, tout à fait en avant, un fouet uniarticulé et mobile terminé par une soie; dans cette espèce, la dent infra-orbitaire est réduite, mais sensible en dehors vers la base de la pièce qui s'élève distalement en cône obtus, comme je l'ai observé aussi dans *A. albatrossis* Rathb. :

Par la forme générale du corps, *Bellia*, et à un degré moindre *Corystoides*, ont tout à fait le faciès corystien; ils sont également corystiens par le lobe saillant du mérus de *mxp*³, lobe qui s'avance sous l'épistome et délimite avec lui une vraie chambre prostomiale. Ici se pose la question de savoir

quels sont les gestes de ces Crabes: sont-ils fouisseurs et filtreurs, comme les *Corystiens*? Les zoologistes ne nous renseignent guère à ce sujet, sauf peut-être Bohn (1903, 216, *fig. 86*) qui, étudiant le *Corystoides chilensis*, tient ce Crabe pour fouisseur parce que les individus qu'il étudia, et qui provenaient de Montevideo, « étaient recouverts en partie d'une boue grisâtre ». C'est bien possible, mais s'ils sont fouisseurs, ils sont probablement aussi filtreurs, toutefois, autrement que les *Corystiens* dont ils n'ont pas les curieux fouets antennaires; et alors ce ne serait pas les articles basilaires de leurs antennules, surtout par les articles 2 qui « portent,

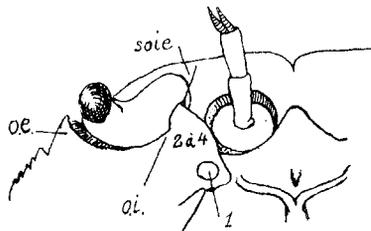


Fig. 18. — *Acanthocyclus gayi*: région frontale droite, face ventrale.

dit Bohn, une rangée de poils sur leur face inférieure, et sur leur face supérieure, quelques poils au niveau du rostre, ceux de droite rejoignant ceux de gauche ». J'ajoute que la filtration pourrait aussi, à la manière corystienne, se produire par les lobes ou « avancées poilues » décrites et figurées par Bohn dans la même espèce. On doit faire les mêmes observations au sujet de *Bellia* qui présente le même lobe saillant sur le mérus de *max*³ et, d'après Rathbun des antennules « fortement ciliées ».

J'ai pu vérifier et étendre les observations précédentes sur le type même (sec) de *Bellia picta* et sur les exemplaires de *Corystoides* que Bohn avait étudiés. Au sujet de ces derniers (*fig. 17*), je dois dire que les soies de l'article 2 des antennules sont bien situées en un rang longitudinal sur la face inférieure de l'article, que celles de la base sont plus rares et localisées sur le flanc interne un peu en dedans, enfin que les soies sont plutôt rares sur les saillies voisines; il me semble que, pour la filtration, l'article 2 des antennules doit se rabattre contre la chambre prostomiale. L'appareil filtrant de *Bellia* (*fig. 16*) est plus parfait et plus complexe: une rangée longitudinale de soies serrées s'observe en dessus et en dessous sur l'article 2 tout au moins (l'article 3 a disparu dans le type sec), mais il existe en outre des franges serrées sur la puissante saillie ptérygostomienne, au bout des deux saillies contiguës formées par la base de l'antenne et la dent orbitaire voisine, enfin au bord antérieur du mérus de *max*³; il y a

là de quoi constituer un filtre puissant. Il n'en est certainement pas de même chez *Acanthocyclus* (fig. 18) dont les pédoncules antennulaires sont nus et d'ailleurs plus courts, où le mérus enfin ne présente aucune saillie antérieure.

De tout ce qui précède, il résulte que les trois genres forment un petit groupe bien naturel, nettement caractérisé par ses antennules comme par ses antennes. Il se rapproche des *Corystoidea* et diffère de tous les autres Crabes (sauf des Oxyrhynques normaux), par le développement exagéré des articles basilaires des antennes, surtout des articles 2 et 3; mais, en fait, ils se rattachent bien plus aux Corystiens qu'aux Atélécycliens, notamment par les *Bellia* et les *Corystoides* dont ils ont conservé la forme, les avances méropodiales de mxp^3 , et jusqu'à la dilatation subvésiculaire du ptérygostome au-dessous de la ligne latérale; cette dilatation est très développée dans *Corystes*, un peu moins dans *Bellia* et encore bien sensible dans *Corystoides*. Ces caractères disparaissent dans *Acanthocyclus* qui a évolué largement vers la forme cancérienne et dont le rostre médiocre est bilobé, tout au moins chez l'adulte. Il est possible, même probable, que, dans ce genre comme chez *Corystes*, le rostre à deux lobes de l'adulte est précédé, aux jeunes stades, par un rostre tripartite.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE.

Ainsi, avec les *Cancriidæ* et *Thiidæ* qui dérivent des Atélécycliens, des *Bellidæ* qui sortent visiblement des Corystiens et des *Pirimelidæ* qui évoluent dans le sens des Portunes, s'élargit la tribu des *Corystoidea*, dont il convient d'étudier maintenant les affinités avec les autres Crabes.



TROISIÈME PARTIE.

RELATIONS DE LA TRIBU CORYSTOÏDÉENNE AVEC LES AUTRES CRABES.

Crabes où l'on a signalé jusqu'ici quelques traits corystoïdiens. — En dehors des Crabes des groupes précédents qui doivent être rangés parmi les *Corystoidea*, il en est d'autres qui ont attiré l'attention parce qu'ils ont conservé plus ou moins certains traits corystoïdiens : grand développement de l'article 2 + 3 des pédoncules antennaires, mobilité de cet article chez certains, soies du fouet terminal, position des pédoncules antennulaires. Il convient d'examiner ces formes et de montrer, si c'est possible, la position qu'elles occupent, le malheur étant qu'elles sont pour la plupart rarissimes et qu'on doit le plus souvent, pour en faire la critique, se borner aux observations des zoologistes qui les ont étudiées.

1^o *Platepistoma*. — Ce genre fut établi en 1906 par Rathbun pour une jeune ♀ de 4 à 5^{mm}, *Pl. macrophthalmum*, capturée aux Hawaï par 238-253 brasses (1906, fig. 33 a, b, c). L'auteur rapproche cette espèce des *Pilumnus* dont elle a vraiment l'apparence, dit qu'elle est peut-être plus voisine encore des *Telmessus*, qu'elle rappelle *Peltarion* par sa forme, et que son article 2 + 3 n'est pas très différent de celui des *Atelecyclus*. Cette dernière observation, justifiée par la figure 33 b, me paraît très fondée, mais on aurait voulu savoir si ledit article est ankylosé ou mobile : j'ajoute que, dans la figure a, le fouet des antennes est franchement sétifère et que, dans la figure b, les pédoncules antennulaires sont représentés inclinés sur l'axe, à peu près comme dans les Thiidés. Ces trois caractères nous rapprochent des *Corystoidea*, tous les autres sont plutôt cyclo-métopiens.

2^o *Calmania*. — Ce genre date également de 1906 et n'est également connu que par une ♀ ; celle-ci fut prise d'abord pour une *Kraussia*, et décrite dans la suite par Laurie (1906, 407, Pl. 1, fig. 10, 10 a) sous le nom de *Calmania prima*. Par sa forme, et surtout par son front longuement

cilié, elle présente de grandes ressemblances avec notre *Thia polita* et ses antennules y sont également un peu obliques. Mais le fouet des antennes ne semble point cilié et le pédoncule de ces appendices est trop insuffisamment décrit et figuré pour qu'on puisse y trouver des ressemblances corystoïdiennes. L'auteur observe que ces caractères font songer à des affinités cancridiennes, que le genre devra peut-être prendre rang dans la sous-famille des Chlorodiniés, mais qu'il ne paraît se ranger dans aucune des trois alliances établies par Alcock dans cette sous-famille.

3° *Trichia*. - Dans ce genre établi en 1842 par de Haan pour une forme japonaise, *Tr. dromiæformis* (1842, 116, Pl. II et Pl. 29, ♂, *q*), on ne connaît pas, que je sache, d'autre espèce que le *Tr. australis* Baker (1906, 115, *fig. 1, 1 a, 1 b*) représenté par un ♂ de 18^{mm} capturé à Port-Willunga. De Haan (p. XIII et p. 109) propose pour son espèce, non seulement une famille nouvelle, *Trichiidae*, mais une tribu spéciale dans ses Brachygnathes qu'il divise en *Cancridæ* (nos Corystiens et Brachyrhynques) *Majacea*, *Dromiacea* et *Trichidea*. On voit assez bien, par le texte, ce qui distingue la tribu des trois autres, mais la figure frontale de l'auteur, excellente en tous points, jette bien plus de lumière sur les affinités des *Trichia* et *Kraussia*, les antennules sont un peu obliques comme dans les Thiinés, le front est bilobé comme chez ceux-ci, et les antennes se distinguent par leur très court fouet nu, surtout par le fort développement de leur article 2+3 qui rappelle celui des Atélécyclidés et peut-être garde un peu de mobilité comme chez certains de ceux-ci. Les figures de Baker, très imparfaites, conduisent aux mêmes remarques. Mais on est loin d'être fixé sur la place de ce petit groupe : Ortmann (1893, 419) en fait une famille qu'il place dans ses *Parthenopini* à la suite de *Telmessus*, mais en observant qu'il appartient peut-être aux Xanthides; Alcock en fait, non sans doute, une sous-famille des Cancridés, à la suite des Atélécyclinés. De toutes manières, le contact avec les *Corystoidea* est assez indiqué par les antennes.

4° *Crossotonotus*. - Ce genre est représenté par une petite espèce arrondie mesurant à peu près 9^{mm}, le *Cr. compressipes* (A. Milne-Edwards, 1873, 82, 83 et 1873^b, 282, 283, Pl. 1, *fig. 1, 1 a* à *1 f*), découverte d'abord à Upolu (Samoa), puis retrouvée en Nouvelle-Calédonie, enfin signalée par Haswell (1882, 95, 96) dans le détroit de Torrès. Les deux auteurs la tiennent pour intermédiaire entre les Ocypodes et les *Plagusia*, ils me paraissent avoir raison, encore que l'aspect soit plutôt d'une *Cymopolia* dont les pattes postérieures seraient normales, au lieu d'être ramenées sur le dos. Comme dans les *Cymopolia*, les fouets antennaires sont ciliés de soies, -- comme dans ceux-ci et également comme dans les Ocypodes,

les Uca et les Grapsidés, l'article 2 + 3 des pédoncules antennaires est mobile, — enfin comme dans ces divers Catométopes, l'abdomen du ♂ se compose de 7 articles distincts. Par ailleurs, les caractères sont franchement catométopiens avec les pédoncules antennulaires tout à fait transverses, toutefois l'orifice sexuel du ♂ n'est pas encore franchement sternal, mais se continue « par une gouttière placée sur le plastron sternal » postérieur, comme dans les *Eucrate* et les *Gonoplax*. Ce dernier trait est relativement primitif, de même que l'article 2 + 3 et la ciliation des antennes, ce qui nous rapproche un peu des Corystiens et montre que les Catométopes se rattachent à des Cyclométopes où l'orifice sexuel ♂ était encore franchement coxal. On sait, en effet, que divers Cyclométopes, tels que l'*Heteropanope tridentatus* (voir Bouvier, 1940, fig. 167 c), présentent une disposition analogue à celle du *Crossotonotus*. En tous cas, rien ne permet de réunir les *Thia* et *Crossotonotus* dans une même famille qui prendrait place dans les Xanthiens comme le suggère Alcock (1893, 43).

5° *Paratymolus*. — Il n'y a pas lieu d'insister longuement sur ce genre que Miers, son fondateur (1879), rangea tout d'abord justement parmi les Oxyrhynques, et, dans la suite (1884), au voisinage des Dromiacés homoliens, avec Haswell (1880) qui forma, pour ce genre, la famille des *Paratymolidæ*. Le genre compte cinq ou six espèces indo-pacifiques dont Balss (1924) a donné la liste. On ne voit pas pour quelles raisons, sauf une certaine ressemblance de forme, Haswell rapproche le genre des Homoles et des Telmessus; comme Ortman l'a montré avec une grande précision (1893, 34, Pl. 3, fig. 2), *Paratymolus* est un franc Oxyrhynque du groupe des Inachinés, et voisin des *Macropodia*, la position de l'orifice sexuel ♂ sur le sternum et les pédoncules antennaires avec leur pièce urinaire noyée dans l'épistome ne laissent aucun doute à ce sujet. Pas de caractères corystiens, quoi qu'en dise Haswell, sauf les pédoncules antennulaires longitudinaux et les fouets antennaires ciliés; mais ici, nous entrons dans un autre domaine, celui des affinités corystoïdéennes.

Affinités corystoïdéennes. — Par ces deux derniers caractères (antennules longitudinales, fouets des antennes sétifères), il n'est pas douteux que les *Corystoidea* ressemblent étrangement aux Crabes oxyrhynques, de même que par la forme générale de certains d'entre eux, tels que les *Pliosoma* et les *Podocatactes*. En raison de ces traits frappants, on pourrait croire à une origine commune des deux groupes, mais cette origine serait très ancienne et, actuellement, il semble bien qu'il n'existe plus aucune forme intermédiaire; même dans les rarissimes Oxyrhynques, tels que les *Macrocheira* où l'article basal des antennes reste libre et mobile, la région fronto-

orbitaire et tous les caractères essentiels sont autres que ceux des Corystoïdiens. De toutes manières, il semble bien difficile de voir dans les *Pliosoma* un passage des *Corystoidea* aux Oxyrhynques.

C'est sans doute aussi par leurs origines qu'entrent seulement en contact les *Corystoidea* et les Oxystomes : la mobilité de la base du pédoncule des antennes, les soies du fouet de ces dernières, l'allongement antérieur du mérus de mxp^3 et le rétrécissement frontal de la carapace indiquent un rapprochement peut-être initial. Mais les caractères fondamentaux des deux groupes sont essentiellement autres, surtout dans les Oxystomes bien caractérisés, et c'est uniquement dans les types primitifs de ce dernier groupe, c'est-à-dire chez les Cyclodorippidés, qu'on peut espérer voir des formes intermédiaires. En tous cas, certains caractères macrouriens se sont conservés dans les deux groupes, notamment la position des tergites abdominaux antérieurs sur le dos chez les *Corystes* et les *Thia* comme chez les Dorippidés.

Mais c'est avec les Crabes brachyrhynques, surtout avec les Cyclométopes, que les *Corystoidea* présentent les relations les plus étroites, de là les caractères corystoïdiens signalés plus haut dans *Platepistoma*, *Calmania* et *Trichia*. Les orbites cyclométopiennes, si différentes de celles des Oxystomes et des Oxyrhynques, se retrouvent presque semblables chez les Corystiens et Atélécyclidés, dans *Portumnus biguttatus* l'article 2 + 3 des pédoncules antennaires reste encore mobile et dans *Portumnus latipes*, il est bien près de l'être encore, enfin le mérus de mxp^3 dans cette espèce déborde encore le cadre buccal pour s'avancer sous l'épistome. Bohn a insisté sur ce dernier trait qui, d'après lui, serait dû à une convergence adaptative à la vie fouisseuse plutôt qu'à l'hérédité; c'est très possible, mais l'étude serrée que le même auteur a faite des Portuniens montre que cette tendance a plus ou moins persisté dans le groupe. Au surplus, il y a lieu de rappeler ici que *Pirimela* ressemble aux Portuniens primitifs du genre *Carcinus* par son faciès et par le lobe portunien de son maxillipède antérieur, des *Corystoidea* par les courtes soies de ses fouets antennaires qui manquent totalement aux Cyclométopes, sauf certains *Pilumnus*. Quant aux Catométopes, comme nous l'avons montré ci-dessus au sujet des *Crossotonotus*, plusieurs rappellent les *Corystoidea* par leurs antennes dont le pédoncule est mobile dès la base et par les fouets sétifères de leurs antennes, mais ici on se heurte à des connaissances incomplètes sur la dérivation des deux groupes de Brachyrhynques : il semble bien établi que les Catométopes oecypodiens dérivent des Cyclométopes du groupe panopéide, mais ce qui reste un problème, c'est le caractère corystoïdien des antennes chez les *Cymopolia* et *Crossotonotus*, Crabes dont on ne conteste guère aujourd'hui la nature catométopienne.

Relations des Corystoïdes avec les Brachyures primitifs ou Dromiacés.

— Tels sont les liens qui rapprochent des *Corystoidea* les trois autres tribus de Brachyures vrais, c'est-à-dire d'un côté les Oxystomes dont la cavité buccale se prolonge en avant, de l'autre les Brachyrhynques et Oxyrhynques où cette cavité se termine brusquement en avant sans atteindre l'épistome, ce qui les rend brachygnathes.

Or, la brachygnathie n'est point propre aux Brachyrhynques et Oxyrhynques, on l'observe avec non moins d'évidence chez les Brachyures primitifs qui constituent le groupe des Dromiacés, tandis qu'elle est nulle à l'origine (Corystiens), puis progressivement acquise (Atélécycliens) chez les *Corystoidea*, où les formes les plus évoluées sont franchement brachygnathes. Ce serait donc une erreur de croire qu'elle est un héritage provenant des Dromiacés tels que nous les connaissons aujourd'hui; elle fut acquise par les *Corystoidea*, et semble bien avoir été transmise par eux aux Brachyrhynques et Oxyrhynques. En tous cas, le groupe des *Brachygnatha*, tel qu'il fut établi par Borradaile (1902, 1907), et tel qu'on l'admet couramment depuis, ne saurait être maintenu, non seulement parce qu'il exclut les Dromiacés, pourtant brachygnathes, mais parce qu'il embrasse les Corystidés et les Atélécyclidés qui ne le sont pas en général.

N'ayant pas obtenu des Dromiacés actuels, par héritage, la brachygnathie qui, parfois, s'y développe, les *Corystoidea* n'en ont pas conservé davantage la complication branchiale. Chez eux, dès l'origine, les branchies sont réduites au même nombre (9 de chaque côté et 3 épipodites) que chez les Brachyrhynques et Oxyrhynques, et comme chez ces Crabes, toujours faites de simples lamelles; tandis que chez les Dromiacés on en compte presque toujours davantage (14 branchies d'assez nombreux épipodites dans notre *Dromia vulgaris*) et dans certaines de leurs formes primitives, plus même que chez les Brachyures homariens 15 : branchies et 7 épipodites ⁽¹⁾ chez *Dicranodomia ovata* A. M.-Edw., où d'ailleurs les lamelles sont divisée chacune en 6 filaments. A ce point de vue, les *Corystoidea* se sont dès l'abord éloignés de la souche homarienne des Crabes pour devenir franchement cancériens.

Le rapprochement de la souche macrourienne devient par contre manifeste dans la région orbito-antennaire où l'on observe de curieuses transitions entre les Dromiacés et les *Corystoidea*. Dans le premier de ces groupes, les antennes sont fortes, surtout dans leur partie pédonculaire; leur premier article est encore très développé, transverse, articulé d'abord

(1) J'ai donné (1910, p. 187) un tableau exact de ces appendices respiratoires, mais, par un lapsus, en résumant ce tableau, j'ai indiqué 21 branchies au lieu de 15.

avec le suivant (2 + 3), puis s'avance juste en arrière des antennules et au bout interne de cette saillie porte l'orifice urinaire. Chez les *Corystoidea*, l'article basal 2 + 3 rappelle celui des *Dromiacés* par son développement, et s'éloigne de celui de tous les autres Crabes, abstraction faite des *Oxyrhynques*, où il a d'ailleurs un tout autre caractère; pour le reste, les pédoncules antennaires des *Corystoidea* ont acquis la disposition cancérienne normale, surtout en ce qui concerne le premier article qui est réduit, localisé à la base de l'article 2 + 3 et transformé en un simple opercule qui recouvre l'orifice urinaire; il convient d'observer toutefois que, chez *Corystes* (fig. 1), *Pseudocorystes*, il est encore transversalement allongé et occupe presque toute la base de 2 + 3. Chez les *Dromiacés*, les orbites sont toujours ouvertes du fait que l'article 2 + 3 reste mobile, c'est-à-dire sans ankylose, en dessus avec le front, en dessous avec la dent infra-orbitaire; j'ai montré, plus haut, qu'il en est de même chez les *Corystiens* et chez quelques *Atélécycliens*, même chez les *Thia*; si bien qu'on peut dire que les *Corystoidea* tiennent primitivement des *Dromiacés* l'ouverture des orbites et qu'ils perdent progressivement cette dernière par contact ou ankylose en dessus et en dessous de leur article 2 + 3. Chez les *Dromiacés*, les orbites s'ouvrant sur l'espace réservé aux antennules, il est possible aux deux derniers articles pédonculaires de se loger sous le front rabattus l'un sur l'autre, et légèrement obliques par rapport à l'axe du corps; jamais on n'observe cette disposition chez les *Corystoidea*, même chez ceux où la cavité orbitaire est le plus ouverte, les cavités orbitaires et antennulaires y sont toujours bien séparées et les pédoncules restent localisés dans celles-ci; toutefois, les deux derniers articles de ces pédoncules ont conservé la position à peu près longitudinale qu'ils occupent chez les *Dromiacés*. C'est d'ailleurs aux *Dromiacés* primitifs et non aux autres que doivent se rattacher les *Corystoidea*; dans les *Homolodromia* et *Dicranodromia*, en effet, les fouets antennaires sont plutôt longs et fortement sétifères, en quoi ils semblent bien avoir servi de point de départ à ceux des *Corystoidea*. J'ajoute que les mêmes *Dromiacés* primitifs ressemblent aux *Corystiens* par leur carapace étroite et rétrécie en avant; bien plus que les *Corystes* d'un côté, les *Thia* de l'autre conservent comme ces *Dromiacés* un caractère macrourien fort apparent, la position dorsale, en arrière de la carapace, des trois premiers tergites abdominaux.

Résumé des affinités de la tribu. -- Tels qu'ils sont envisagés dans ce travail, les *Corystoidea* se distinguent et se rapprochent ou s'éloignent des autres Crabes par les caractères suivants :

A. Différences avec les Dromiacés et ressemblance avec les Crabes vrais :

1. Pas de pléopodes sur le premier segment abdominal de la ♀ ;
2. L'article 4 des pédoncules antennaires est réduit à l'état d'opercule qui recouvre l'orifice urinaire au lieu d'être bien développé et de porter cet orifice ;
3. L'orifice sexuel ♀ est sternal, au lieu d'être coxal.

B. Ressemblance avec les Dromiacés et avec les Oxyrhynques :

4. Article basal 2 + 3 des pédoncules antennaires très développé ;
5. Pédoncules antennulaires longitudinaux ou peu obliques ;
6. Le fouet des antennes sétifères chez les Dromiacés primitifs (aussi chez les Oxystomes) ;
7. Orifice sexuel ♀ coxal (aussi chez les Cyclométopes).

C. Ressemblance avec les Oxystomes, outre 6 :

8. Le mérus de *max*³ atteint le bord antérieur du cadre buccal ou le dépasse.

A ces caractères, il faut ajouter les suivants qui s'établissent par degrés dans l'intérieur de la tribu :

9. Les *Corystoidea* sont primitivement macrognathes (mérus de *max*³ débordant sur l'épistome) comme les Oxystomes évolués, puis deviennent progressivement brachygnathes, état que présentent les Dromiacés, les Oxyrhynques et presque tous les Brachyrhynques ;
10. Chez les *Corystoidea* primitifs, l'article 2 + 3 des pédoncules antennaires est mobile comme chez les Dromiacés, puis il s'ankylose progressivement pour devenir fixe comme chez presque tous les Oxyrhynques et les Brachyrhynques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Le présent Mémoire peut se résumer par les conclusions suivantes :

Dans le vaste ensemble des *Brachyura genuina* ou Crabes vrais, les *Corystoidea* forment une tribu à côté des trois autres, Oxystomes, Brachyrhynques et Oxyrhynques.

L'axe de cette tribu est constitué par la famille des *Corystidæ* qui comprend deux sous-familles : l'une primitive, les *Corystinæ*, la seconde

les *Atelecyclinæ* issue de la première. Dans ce groupe, en passant d'une série à l'autre, on voit la brachygnathie se produire par degrés depuis la macrognathie, l'article basal 2 + 3 des antennes perdre progressivement sa mobilité et les soies des fouets antennaires passer de leur disposition régulière, à la fois dorsale et ventrale, à une ordonnance de plus en plus irrégulière. C'est dans la série corystienne que les dispositions primitives prédominent absolument ou presque, c'est dans la série atélécyclienne que toutes progressivement disparaissent en même temps que l'adaptation au fouissage.

Les satellites issus de cet axe sont au nombre de quatre : les *Cancriidæ* ou *Cancer* qui dérivent sans conteste des Atélécycliens, comme le montrent avec une pleine évidence leurs stades postlarvaires et leur morphologie générale, surtout le mérus de *max*³ et les fouets antennaires; les *Thiidæ* (*Thia*, *Kraussia*) dont les allinités atélécycliennes sont encore manifestes; les *Bellidæ* (*Acanthocyclinæ*) qui sont des Corystiens où les antennes sont presque réduites à leur base; enfin, les *Pirimelidæ* qui semblent bien avoir l'origine atélécyclienne des Thiinés, mais établissent le passage aux Brachyrhynques portunides, comme le montre l'endopodite de leurs maxillipèdes antérieurs qui présente déjà le lobe portunien caractéristique.

Le passage des *Corystoidea* aux diverses tribus de Brachyures, par le moyen des formes actuelles, n'est pas toujours aussi facile à établir. Pourtant, la liste des caractères de la tribu laisse apparaître que les *Corystoidea* sont issus des Dromiacés primitifs, dont ils conservent encore certains caractères macrouriens; elle montre aussi que les contacts de cette tribu avec les Oxystomes et les Oxyrhynques doivent remonter à une époque très lointaine. Cela est d'une évidence frappante pour les Oxyrhynques qui présentent, en commun avec les *Corystoidea*, de nombreux caractères primitifs (les caractères 4, 5, 6, 7) et qui pourtant, à l'heure actuelle, sont tous bien différents même lorsque, par exception, ils conservent un article 2 + 3 mobile, comme *Macrocheira*. Il en est de même pour les Oxystomes où les fouets des antennes sont sétifères et le mérus de *max*³ très saillant sur l'épistome en avant de son insertion carpienne; ce dernier caractère est en rapport visible avec le courant d'eau respiratoire, mais, tandis que chez les Oxystomes il sert à l'expiration, chez les Corystoïdes il joue un rôle dans l'inspiration quand l'animal est enfoui. On doit donc croire qu'il y a, dans les deux groupes, indépendance du caractère, et que, dans l'un et l'autre, il s'est développé progressivement à partir de formes primitives, telles que les Cyclodorippidés, où la saillie méropodiale n'existe pas encore.

Quant à la filiation des Brachyrhynques, à partir des *Corystoidea*, elle est justifiée actuellement par *Pirimela* et les Portunides primitifs (*Carcinus*,

Portunus), mais aussi par *Platepistoma*, *Calmania*, peut-être même *Trichia* et *Crossotonotus*. Mais ce dernier genre soulève un problème qui n'est résolu qu'en partie, celui des relations entre Catométopes et Cyclométopes dans la tribu des Brachyrhynques : sans doute, on sait comment certains Cyclométopes xanthidés, tels que l'*Heteropanope tridentatus*, établissent le passage aux Catométopes par l'appareil copulateur du ♂, mais comment expliquer chez *Crossotonotus* et *Cymopolia* la coexistence de fouets antennaires munis de soies et la mobilité de la base des antennes. Ce sont là des caractères primitifs qui ne se retrouvent jamais simultanément chez les autres Brachyrhynques et qui mettent en lumière une grave lacune dans nos connaissances sur la filiation des Crabes.



CLASSIFICATION ET LISTE DES « CORYSTOIDEA ».

FAMILLE I. — CORYSTIDÆ Dana 1852

(Corystiens H. M. Edw. 1837).

SOUS-FAMILLE 1. — CORYSTINÆ

(*Majoidea corystoidea* Ortm. 1893; *Corystidæ* Bouv. 1902;
Euryalidæ Rathb. 1930).

- 1^{er} genre. CORYSTES Latr. 1803-1804 (Euryale Weber) : *C. cassivelaunus* Penn).
- 2^e » GOMEZA Gray 1831 (Oeidea de H. 1842) : *G. bicornis* Gray 1831; *G. distincta* et *G. vigintispinosa* de H. 1842; *G. serrata* Dana 1852.
- 3^e » PODOCATACTES Ortm. 1893 : *P. hamifer* Ortm. 1893.
- 4^e » PSEUDOCORYSTES H. M.-Edw. 1837 : *P. sicarius* Poepp. 1836.
- 5^e » NAULOCORYSTES H. M.-Edw. 1837 (Dicera de H. 1842) : *N. ocellatus* H. M.-Edw. 1837; *N. investigatoris* Alc. 1899.

SOUS-FAMILLE 2. — ATELECYCLINÆ Alcock 1899

(*Cheiragonidæ* et *Atelecyclidæ* Ortm. 1893).

- 1^{er} genre. ERIMACRUS Bened. 1892 : *E. isenbeckii* Bened. 1892.
- 2^e » TELMESSUS White 1846 (*Cheiragonus* et *Platycorystes* Brandt 1848) : *T. cheiragonus* Til. 1815; *T. acutidens* Sharp 1859.
- 3^e » PELTARION Jacq. 1837-1847 (*Hypopeltarion* Miers 1886) : *P. spinulosum* White 1847.
- 4^e » ATELECYCLUS Leach 1813 : *A. undecimdentatus* Herbst; *A. septemdentatus* Mont.
- 5^e » TRACHYCARCINUS Faxon 1893 : *T. corallinus* Fax. 1893; *T. spinulifer* Rathb 1898; *T. glaucus* Alc. a. And. 1899; *T. alcocki* Dofl. 1903; *T. balssi* Rathb. 1930; *T. sagamiensis* Rathb. 1932.
- 6^e » TRICHOPELTARION A. M.-Edw. 1880 : *T. nobile* A. M.-Edw. 1880; *T. ovale* And. 1896.
- 7^e » PLIOSOMA Stimps. 1860 : *P. parvifrons* Stimps. 1860.

FAMILLE II. — *CANCRIDÆ* Ortm. 1893.

- genre *CANCER* Linné 1758 (*restr.*), Leach 1815 (*Platycarcinus* H. M.-Edw. 1834; *Metacarcinus* A. M.-Edw. 1862; *Trichocera* de H. 1842; *Trichocarcinus* Miers 1879).
- » » Atlantique E : *C. pagurus* L. 1758; *C. bellianus* Johnston 1861.
- » » Atlantique O : *C. borealis* Stimps. 1859; *C. irroratus* Say 1817.
- » » Pacifique E : *C. edwardsi* Bell 1835; *C. plebejus* Papp. 1836; *C. porteri* Rathb. 1930; *C. polyodon* Papp. 1836; *C. productus* Rand. 1839; *C. amphicetus* Rathb. 1898; *C. antennarius* Stimps. 1856; *C. brunneri* Rathb. 1926; *C. jordani* Rathb. 1900; *C. anthonyi* Rathb. 1897; *C. gracilis* Dana 1852; *C. magister* Dana 1852; *C. oregonensis* 1852.
- » » Japon : *C. japonicus* Ortm. 1893; *C. affinis* Miers 1879; *C. gibbosulus* de H. 1842; *C. tumifrons* Yokoya 1933.
- » » Nouvelle-Zélande : *C. novæ-zelandiæ* Lucas 1852.

FAMILLE III. — *THIIDÆ* Dana 1852.

- 1^{er} genre. *THIA* Leach 1815 : *Th. polita* Leach 1815.
- 2^e » *KRAUSSIA* Dana 1852 : *K. rugulosa* Krauss 1843; *K. integra* de H. 1842; *K. nitida* Stimps. 1859; *K. rastripes* F. Müller 1887; *K. quadriceps* Yokoya 1936.

FAMILLE IV. — *PIRIMELIDÆ* Alcock 1899.

- genre *PIRIMELA* Leach (*Perimela* Norm. a. Scott 1906) : *P. denticulata* Leach.

FAMILLE V. — *BELLIDÆ* Dana 1852 (*Acanthocyclinæ* Alc. 1899 pars.).

- 1^{er} genre. *BELLIA* H. M.-Edw. 1848 : *B. picta* H. M.-Edw. 1848.
- 2^e » *CORYSTOIDES* H. M.-Edw. et Luc. 1844 : *C. chilensis* H. M.-Edw. et Luc. 1844.
- 3^e » *ACANTHOCYCLUS* H. M.-Edw. et Luc. 1844 : *A. gayi* H. M.-Edw. et Luc. 1844; *A. albatrossis* Rathb., 1898; *A. hassleri* Rathb., 1898.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1896. ANDERSON (A. R. S.), Natural History Notes from the « Investigator », An Account of the *Deep-Sea Crustacea* 1894-1895.
1899. ALCOCK (A.) and ANDERSON (A. R. S.), Natural History Notes from the « Investigator » (*Ann. Nat. Hist.*, 7, 111).
- 1899^c. ALCOCK (A.), An Account of the *Deep-Sea Brachyura* « Investigator » 1897-1898 (*Ann. Nat. Hist.*, 7, 111).
- 1899^d. — Materials for a carcinological Fauna of India, n° 4, Part 2 (*Journ. asiat. Soc. Bengale*, vol. 68).
1905. ALCOCK (A.) and MAC GILCHRIST (A. C.), Illustrations of the Zoology of the « Investigator », *Crustacea*, Pl. LXXV et LXXVI.
1906. BAKER (W. H.), Notes on South Australian *Decapod Crustacea* (*Trans. Proc. Roy. South. Austr.*, vol. 30).
- 1922^a. BALSS (H.), Diagnosen neuer japanischer Decapoden (*Zool. Anz.*, vol. 54).
- 1922^b. — Ostasiatische Decapoden. IV. Die Brachyrhynchen (Cancerides) (*Arch. Naturg.*, vol. 88, A).
1938. — Die Decapoda brachyura... von Pazifik Expedition 1917-1918 (*Göteborgs k. vet. och vitterhets-samhälles handl.*, V, n° 7).
1927. — Handbuch der Zoologie de KÜKENHAL, III. Decapoden.
1835. BELL (E.), Observations of the genus *Cancer* of Dr Leach (*Proc. Zool. Soc.*, 1835 et *Trans. zool. Soc.*, I).
1892. BENEDICT (J. E.), Corystoid Crabs of the genera *Telmessus* and *Erimacrus* (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, XV).
- 18 . BOAS (J. E. V.), Studier over Decapodernes Slægtskabsforhold (*Vid. selsk. Skr.*, 6 R. *Nat. og. Mat.*, Afd. 1, 2).
1898. BOHN (G.), Du rôle des poils dans l'enfouissement des *Atelecyclus* (*Trav. lab. Stat. zool. d'Arcachon*, 1898).
1903. — Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes (*Bull. scient. France-Belgique*, vol. 36).
1902. BORRADAILE (L. A.), Some Remarks on the Classification of the Crabs (*Fauna Geogr. Maldive Laccadive*, I).
1907. — On the Classification of the Decapod Crustaceans (*Ann. Nat. Hist.*, 7, vol. 19).
1897. BOUVIER (E.-L.), Sur l'origine homarienne des Crabes (*Bull. Soc. philomat. Paris*, 8, vol. 8).
1940. — Décapodes marcheurs (*Faune de France*, vol. 37).
1941. — Sur les Crabes corystoïdes (*C. R. Acad. Sc.*, t. 212).
1948. BRANDT (J. F.), Vorläufige Bemerkungen über eine... Gattung. von Krabben der Corysten (*Bull. phys. math. Ac. imp. Sc. Pétersbourg*, VII).
1909. CALMAN (W. T.), Crustacea (*Treat. on Zool. by Ray. Lankester*, VII).
1891. CANO (G.), Sviluppo postembrionale dei Canceridi (*Bull. ent. ital.*, vol. 23).

1892. — Sviluppo postembrionale dei Dorippidei, Leucosidei, Corystoidei a Grapsidi (*Mem. Soc. ital. Sci.*, 3 a, vol. 8).
1923. CONNOLLY, The larval stages and megalops of *Cancer amoenus* (*Contrib. canad. biol.*, n. s., vol. 4).
1856. COUCH (J.), Notes on the Development of the Common Crab, *Cancer pagurus* (*Penzance Nat. Hist. Soc.*, 1853-1856).
1898. CUNNINGHAM (J. T.), On the Early Post-larval Stages of the Common Crab, *Cancer pagurus* (*Proc. Zool. Soc.*, 1898).
1852. DANA (J. D.), Conspectus Crustaceorum of the Exploring Expedition (*Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 6).
1852. — Crustacea, Part I (*U. S. Explor. Exp.*, vol. B3).
- 1842-1850. DE HAAN (W.), Crustacea in Fauna japonica de Siebold (édit. de Leyden, celle de Lipsia est de 1872).
1852. JACQUINOT (H.) et LUCAS (H.), Crustacés (*Voy. au Pôle Sud, Zool.*, vol. III, 3^e partie).
1903. DOFLEIN (F.), Crustacea (*Aus den Tiefen des Weltmeeres*, II).
1882. FAXON (W.), Selections from embryological Monographs. Crustacea (*Mem. Mus. Comp. Zoöl.*, vol. 9, n^o 1).
1893. — Reports of the dredging... « Albatross » 1891. Preliminary descriptions of new species of Crustacea (*Bull. Mus. Comp. Zoöl.*, vol. 24, n^o 7. Les figures dans *Mém. Mus. Comp. Zoöl.*, vol. 8, 1895).
1896. GARSTANG (A.), Contributions to Marine Bionomics. I. The Habits and Respiratory Mechanism of *Corystes cassivelaunus* (*Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth*, n. s., vol. 4).
- 1897^a. — II. The Function of antero-lateral Denticulations of the Carapace in Sand-burrowing Crabs (*Id.*, vol. 4).
- 1897^b. — On some Modifications of Structure subservient to Respiration in Decapod Crustacea which burrow in Sand... (*Quat. J. micr. Sc. (S. C. S.)*, XL).
1831. GRAY (J. E.), Description of a new Genus and some undescribed Species of Crustacea (*Zool. Miscell.*, 1831).
1903. GURNEY (R.), The Metamorphosis of *Corystes cassivelaunus* (*Quat. Journ. micr.*, n. s., vol. 46).
1880. HASWELL (V. A.), On two new Species of the Genus *Paratymolus*... from Australia (*Ann. Nat. Hist.*, 5, vol. 5).
1882. — Catalogue of the Australian Stalk and sessile-eyed Crustacea.
1862. HELLER (C.), Neue Crustaceen gesammelt... der... Novara (*Verhandl. zool. bot. Ges. Wien*, vol. 12, Abt. 1).
- 1782-1804. HERBST (J. F. M.), Versuch eine Geschichte der Krabben und Krebse, vol. 1, 1790; vol. 2, 1791; vol. 3, 1794 et Suppl.
1861. JOHNSON (J. Y.), Description of a New Species of *Cancer* obtained at Madeira (*Proc. Zool. Soc.*, 1861).
1857. KINABAN (J. R.), On a Crangon new to Science, with Notices of other Crustacea (*Journ. roy. Dublin Soc.*, vol. 7, n^o 6).
1843. KRAUSS (F.), Die südarianischen Crustacea...
- an XI. LATREILLE (P. A.), Histoire naturelle des Crustacés et des Insectes, vol. 6.
1906. LAURIE (R. D.), Report on the *Brachyura* collected... at Ceylon in 1902 (*Rep. Pearl Oyster Fish.*, 1906, Suppl. n^o XL).
1815. LEACH (W. E.), Malacostraca podophthalmata Britannie.
1817. — Zoological Miscellany, vol. 3.

1758. LINNÉ (G.), *Systema Naturæ*, 10^e édit.
1879. MIERS (E. J.), On a Collection of Crustacea made... in the Corean and Japanese Seas (*Proc. Zool. Soc.*, 1879).
1886. — Brachyura (*Challenger Zool.*, vol. 17).
1865. MILNE-EDWARDS (A.), Étude zoologique sur les Crustacés récents de la famille des Cancériens (*Nouv. Arch. Muséum*, vol. 1).
1873. — Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie (*Id.*, vol. 9).
1874. — *Id.* (*Ibid.*, vol. X).
1880. — Reports on the Results of Dredging (Blake) (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1884).
1899. MILNE-EDWARDS (A.) et BOUVIER (E.-L.), Crustacés décapodes provenant des campagnes de l'*Hirondelle* (Supplément) et de la *Princesse-Alice* (*Résult. scient. camp. Monaco*, fasc. XIII).
1900. — Expéditions scientifiques du *Travailleur* et du *Talisman*. Crustacés décapodes : Brachyures et Anomoures.
1923. — Les Porcellanides et les Brachyures (du Blake) (*Mém. Mus. Comp. Zool.*, vol. 47, n^o 4).
1834. 1837. MILNE-EDWARDS (H.), Histoire naturelle des Crustacés, vol. 1, 1834; vol. 2, 1837.
1848. — Note sur un nouveau genre de Crustacés décapodes (*Ann. Sc. nat., Zool.*, 3, vol. 9).
- 1844, 1847. MILNE-EDWARDS (H.) et LUCAS (H.), Crustacés, 1^{re} Partie (d'Orbigny : *Voyage dans l'Amérique méridionale*, vol. 6, 1844; atlas, vol. 9, 1847).
1815. MONTAGU (G.), Descriptions of Several marine animals found on the south coast of Devonshire (*Trans. linn. Soc. London*, vol. 11).
1890. MÜLLER (F.), Zur Crustaceenfauna von Trincomali (*Verh. naturf. Ges.*, vol. 8).
- 1893^a. ORTMANN (A.), Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums (*Zool. Jahrb.*, vol. 7, Abt. 5).
- 1893^b. — *Id.* (*Ibid.*, Abt. 6).
1777. PENNANT (T.), *British Zoology*, vol. 4.
1836. PÖEPPIG (E.), Crustacea chilensia nova aut minus nota (*Arch. Naturg.*, Band 2, 1836^a et 3, 1836^b).
1839. RANDALL (J. V.), Catalogue of the Crustacea... from the West Coast of North America and the Sandwich Islands... (*Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 8, Part 1).
- 1897^a. RATHBUN (M.), Description of a new Species of *Cancer* from lower California... (*Proc. biol. Soc. Washington*, vol. 11).
- 1897^b. — A revision of the nomenclature of the Brachyura (*Id.*, vol. 11).
- 1898^a. — The Brachyura collected by the « Albatross »... (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. 21).
- 1898^b. — The Brachyura of the biological Expedition to the Florida Keys and the Bahama (*Bull. Labor. Nat. Hist. Univ. Iowa*, 1898).
1900. — Synopsis of North-American Invertebrates. VI. The Cyclometopous or Canceroid Crabs (*Amer. Natur.*, vol. 34).
1902. — Crabs from the Maldive Islands (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 39, n^o 5).
1904. — Some changes in Crustacea nomenclatur (*Proc. biol. Soc. Washington*, vol. 17).
1906. — The Brachyura and Macrura of the Hawaiian Islands (*B. U. S. Fish. Com.*).
- 1930^a. — The Canceroid Crabs of America... (*Smiths Inst.*, Bull. 152).
- 1930^b. — A Correction (*Science*, New-York, vol. 72).
1932. — Preliminary descriptions of new Species of Japanese Crabs (*Proc. biol. Soc. Washington*, vol. 45).
1817. SAY (T.), An Account of the Crustacea of the United States (*Journ. Ac. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 1, Part. 1).

1873. SMITH (S. I.), The metamorphoses of the Lobster, and other Crustacea ((*Rep. U. S. Fish. Comm. for 1871-1872* (1873)).
1900. STEBBING (T. R. R.), On some Crustaceans from the Falkland Islands... (*Proc. Zool. Soc.*, 1900).
1918. — Some Crustacea of Natal (*Ann. Durban Mus.*, vol. 2, Part. 2).
1856. STIMPSON (W.), On some Californian Crustacea (*Proc. Ac. Nat. Sc. California*, vol. I).
1857. — On the Crustacea and Echinodermata of the Pacific Shores of North America. Part. I. Crustacea (*Boston Journ. Nat. Hist.*, vol. 6).
1859. — Prodrômus descriptionis animalium..., Part. 4. Crustacea caneroidea et corystidea (*Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia*, 1858).
1860. — Notes on North American Crustacea (*Ann. Lyc. Nat. Hist.*, New-York, vol. 7, n° 2).
1907. — Report on the Crustacea (Brachyura and Anomura) collected by the North Pacific Exploring Expedition 1853-1856.
1861. STRAHL, Ueber eine neue Species von *Acanthocyclus* Lucas, seine systematische Stellung und Allgemeines ueber das System der Dekapoden (*Monatsh. kön. preuss. Ak. Wiss. Berlin*, vol. 26).
1845. TILESIIUS (W. G.), De cancris camtschaticis (*Mém. Ac. imp. Saint-Petersbourg*, vol. 5).
1898. WALKER (A. O.), Crustacea collected... in Puget Sound, Pacific Coast of North America... (*Proc. L'pool biol., Soc.*, vol. 17).
1935. WARD (Melbourne), Notes on a Collection of Crabs from Christmas Island, Indian Ocean (*Bull. Raffles Mus.*, vol. 9, n° 9).
1914. WEYMOUTH (F. W.), Investigation of the Life-History of the Pacific Coast Edible Crab (*Calif. Fish. o. game Comm. Fish.*, Bull. 1, 1913).
1936. WEYMOUTH (F. W.) and MACKAY (D. C. G.), Analysis of the Relative growth of the Pacific Edible Crab, *Cancer magister* (*Proc. zool. Soc.*, 1936, Part. 1).
1843. WHITE (A.), Descriptions of apparently new Species and varieties... (*Ann. Nat. Hist.*, vol. 12).
1846. — Description of a new genus of Brachyura... (*Id.*, vol. 17).
1847. — List of the specimens of Crustacea in the Collection of the British Museum.
1915. WILLIAMSON (H. C.), Crustacea Decapoda Larvea (*Nordis. Plankton, Zool.*, III, Art 3).
1933. YOKOYA (Y.), On the Distribution of Decapod Crustaceans inhabiting the Continental Shelf around Japan... (*Journ. Coll. agric. Tokyo imp. Univ.*, vol. 12).
1936. — Some Rare and New Species of Decapod Crustaceans Found in the Vicinity of the Misaki Marine Biological Station (*Japan, Journ. of. Zool.*, vol. 7).
1912. ZIMMERMANN (K. E.), Notes on the Respiratory Mechanism of *Corystes cassivelaunus* (*Journ. mar. biol. Plymouth*, n. s., vol. 9).