

ZOOLOGIE DES INVERTÉBRÉS. — *Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyours (Heterotremata et Thoracotremata Guinot, 1977. Note (*) de Michèle de Saint-Laurent, présentée par Pierre-Paul Grassé.*

La zone d'émergence des conduits génitaux mâles à la surface des téguments, sur la coxa ou le sternite du dernier segment thoracique, permet de distinguer sans équivoque, quelle que soit la position de l'orifice sexuel véritable, les deux taxons Heterotremata et Thoracotremata. Ces derniers peuvent être envisagés, non comme le terme évolutif des Brachyours, mais comme un rameau plus ou moins précocement individualisé de la branche eubrachiourienne.

The two taxa Heterotremata and Thoracotremata can be readily separated by the point of emergence of male genital ducts on the coxa or on the sternite of last thoracic segment, and independently of the localisation of the actual openings. It is suggested that the ~~latter~~ represent a more or less early offshoot of the common line of the Eubrachiura.

Thoracotremata

Guinot, en 1977, a proposé pour les Crabes sternitrèmes (Eubrachiura de Saint-Laurent, 1980 [1]) l'établissement de deux sections, Heterotremata et Thoracotremata, dont la diagnose repose, théoriquement au moins, sur la localisation coxale ou sternale des orifices génitaux mâles, et qui correspondent, pour cet auteur, à deux étapes successives de l'évolution : « Le déplacement de l'orifice mâle sur le sternum est la deuxième grande phase de l'évolution des Brachyours, la première étant l'abandon de la coxa des P 3 par l'orifice femelle, dans une étape évolutive bien antérieure (passage des Podotremata aux Heterotremata) » [2], 244; et, toujours selon cet auteur, « le passage de la disposition cyclométope (orifice mâle coxal) à la disposition catométope (orifice mâle sternal) est graduel et ... se rencontre avec diverses transitions, dans plusieurs lignées de Brachyours » [2], 220, « une localisation de plus en plus sternale » [2], 276, traduisant une avance anagénétique certaine.

Les étapes successives de cette migration sont par ailleurs mises en rapport par le même auteur avec un élargissement progressif du céphalothorax : « Il est bien évident que la migration de l'orifice mâle est liée à un élargissement de la partie postérieure du sternum » ([3], 244 et [4], 301).

Nous admettons la réalité de l'existence de deux groupes d'Eubrachiura, mais nous pensons que les Thoracotremata, qui comprennent en fait presque tous les Catometopa de H. Milne Edwards, 1834, constituent une lignée indépendante, distincte des autres Crabes sternitrèmes par la disposition de leur appareil génital mâle, et qu'il n'existe pas dans la faune actuelle de formes de passage entre deux types d'agencement des conduits génitaux mâles.

En raison d'une méconnaissance par de nombreux carcinologistes de la morphologie réelle de l'appareil génital de certains Brachyours mâles, et d'une grave ambiguïté dans les termes « orifice sexuel mâle », des Crabes sans proche parenté ont été confondus sous l'appellation *Catométope*. Nous allons voir, en rappelant brièvement la morphologie de l'appareil génital mâle des Brachyours, qu'un hiatus net sépare les Thoracotremata des Heterotremata, et que l'élargissement du corps, susceptible d'intervenir parallèlement dans diverses familles, se répercute différemment sur la morphologie suivant qu'il s'agit des uns ou des autres, et ne peut être à l'origine d'un déplacement des conduits mâles.

Issus des testicules, les canaux déferents se dirigent vers la face ventrale du thorax et perforent les téguments, soit des coxae de la dernière paire de périopodes (P 5), soit du sternite correspondant (sternite thoracique 8); ils se prolongent alors vers l'extérieur dans une saillie tubulaire, plus ou moins membraneuse, abusivement dénommée pénis, à

l'extrémité de laquelle s'ouvre le *véritable orifice génital mâle*. Le mécanisme de l'accouplement exige une étroite proximité de cette ouverture et de la base des pléopodes sexuels, qui assurent le transfert des produits spermatiques vers les vulves.

Chez de très nombreux Crabes, la largeur des premiers segments de l'abdomen correspond sensiblement à celle de la partie postérieure du plastron sternal, qu'ils recouvrent à ce niveau sur toute sa largeur. Cependant, au cours de l'évolution de certains groupes, un décalage peut survenir, résultant, soit d'une réduction de la largeur de l'abdomen, soit d'un élargissement postérieur du céphalothorax, soit d'une combinaison des deux facteurs : la base des gonopodes se trouve alors séparée de celle des P 5 par une portion plus ou moins large du sternite 8. La compensation de ce décalage et la protection des orifices génitaux proprement dits sont alors assurées selon deux voies différentes suivant qu'il s'agit d'Hétérotrèmes ou de Thoracotrèmes :

1. Chez les premiers, le prolongement tubulaire (pénis) qui *part toujours de la coxa de P 5* s'allonge, s'engage dans un canal tégumentaire à la limite des sternites 7 et 8, pour finalement émerger en position sternale, sous l'abdomen. Des étapes successives de cet enchâssement du pénis dans une gaine tégumentaire, directement en rapport avec le décalage progressif dans la largeur relative de la partie postérieure du plastron et des premiers segments abdominaux, ont été fort bien illustrées, chez les Goneplacidae, les Dorippidae et les Leucosiidae, dans plusieurs travaux de Guinot.

2. Chez les Thoracotrèmes, la base du pénis, *constamment située sur le sternum*, migre à la surface de celui-ci vers une position de plus en plus rapprochée du plan sagittal, suivant le rétrécissement de l'abdomen; ce déplacement progressif de la zone d'insertion du pénis sur le sternum a également fait l'objet de bonnes figures de Guinot, chez les Gecarcinidae et les Grapsidae, par exemple. Il convient ici de noter que, dans ces deux familles, les pénis sont parfois insérés à la limite extrême des bords latéraux du sternite, donc très près de l'articulation coxo-sternale, tout en étant totalement indépendants de l'appendice voisin; chez les espèces concernées, les rapports dimensionnels segments basilaires de l'abdomen-derniers sternites thoraciques sont sensiblement les mêmes que chez de nombreux Hétérotrèmes cyclométopes normaux, à pénis coxal, libre. Le processus de déplacement du conduit génital mâle de la base de l'appendice vers le sternum ne semble donc pas être en relation avec l'élargissement du céphalothorax.

Dans le premier cas, la localisation de l'orifice mâle n'est sternale qu'en apparence : le pénis, qui présente en général une mobilité liée à celle de la coxa, demeure une dépendance de l'appendice. Les crabes qui présentent cette disposition (localisation « coxo-sternale » *sensu* Guinot) sont des pseudo-catométopes, en réalité de véritables cyclométopes. Ils ont acquis un mécanisme compensateur assurant le transfert du sperme de la coxa vers la base des P1 1 et la protection du conduit. Nous ne partageons pas les vues de Guinot ([3], 242 et [4], 301) qui interprète les phases de ce processus de recouvrement du pénis comme des étapes intermédiaires entre les dispositions cyclométopes et catométopes.

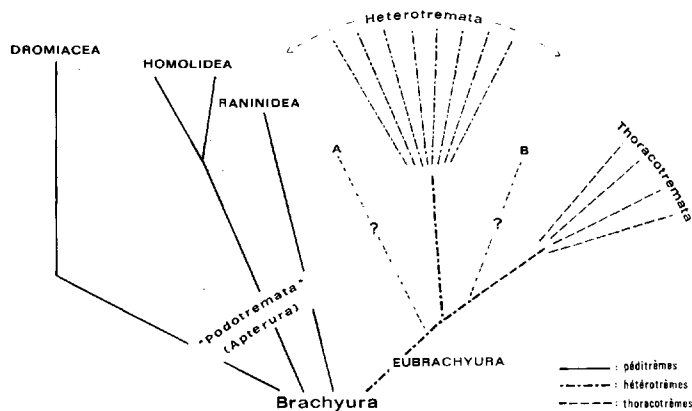
Aucune forme véritablement intermédiaire correspondant à la figure E de cet auteur [2], 221, n'a jamais été observée chez les Brachyours. Mais l'orifice génital est assez fréquemment situé chez les Décapodes Carides et Pénéides sur la membrane articulaire coxo-sternale ([5], 289; [6], 1515), et c'est à ce type de localisation de l'orifice mâle que devrait être réservée l'expression coxo-sternale.

Notre première conclusion, découlant de ces observations, sera donc la suivante : les Eubranchyura se partagent en deux catégories, dont une diagnose très précise peut être donnée suivant la conformation de leur appareil génital; elles correspondent aux taxons proposés

par Guinot en 1977, dont nous adoptons ici la nomenclature; nous aurions cependant préféré voir amender pour ces deux groupes les anciens noms de H. Milne Edwards, Cyclometopa et Catometopa, qui, malgré leur étymologie sans rapport avec la morphologie de l'appareil génital, sont couramment utilisés dans la littérature carcinologique comme qualificatifs de référence à la localisation (théorique) de l'orifice mâle.

Les Heterotremata (Cyclométopes) sont des Eubrachyura chez lesquels les *conduits génitaux des mâles passent par la coxa des P 5*, dont ils traversent les téguments avant de s'ouvrir vers l'extérieur.

Les Thoracotremata (Catométopes) sont des Eubrachyura chez lesquels *ces mêmes conduits débouchent directement sur le sternum*, sans passer par la coxa des P 5.



Les Goneplacidae, classiquement qualifiés de Catométopes, en raison de la localisation sternale de l'extrémité du pénis, à la sortie de la gaine qui le protège, sont de véritables Cyclométopes; de même les Palicidae, considérés par Guinot comme de « francs Catométopes ». Il est essentiel qu'à l'avenir soit donnée un sens précis aux termes « orifice génital mâle », celui-ci ne s'appliquant plus tantôt à l'orifice réel (terminaison distale du « pénis »), tantôt à l'orifice virtuel que représente la zone d'émergence de celui-ci à la surface des téguments (qui chez de nombreux Décapodes se confond avec le précédent), tantôt encore, chez les Crabes pseudo-catométopes, à l'extrémité mésiale de la gaine tégumentaire protectrice du pénis.

La différence opposant ces deux catégories de Crabes a-t-elle une signification systématique réelle, et dans l'affirmative, quelle est la valeur du caractère unique sur lequel est fondée leur distinction ?

En dépit des apparences, il ne nous semble pas possible d'accorder au déplacement des conduits mâles de la coxa sur le sternum une valeur comparable à celle que nous avons reconnue à cette même migration dans le sexe femelle; celle-ci n'est que l'une des manifestations apparentes, facilement observable, d'une évolution ayant conduit au développement de l'un des groupes les plus riches de la classe des Crustacés, les Eubrachyura. La signification biologique du déplacement des conduits mâles nous échappe pour l'instant, mais il est certain qu'il ne s'est accompagné d'aucune modification majeure dans la fonction de reproduction (fécondation, structure des spermatophores, fonctionnement des gonopodes, etc.). La possibilité d'une évolution parallèle de ce caractère dans différents rameaux ne doit donc pas être *a priori* exclue. Cependant, malgré l'opinion de Guinot, qui écrivait en 1977 : « Nos recherches montrent qu'il (le groupe des Thoracotremata) est dérivé

de plusieurs lignées, à partir d'ancêtres podotrèmes et hétérotrèmes » [4], 484, plusieurs observations préliminaires, portant notamment sur la conformation de la région orbito-antennaire et la structure des pléopodes sexuels, jointes à quelques données ontogéniques [7], 705, nous autorisent à émettre l'hypothèse que les Thoracotremata forment une lignée indépendante, et selon toutes probabilités, monophylétique.

Des recherches plus approfondies, portant sur différents types de caractères, permettront seules de vérifier cette hypothèse, et aussi d'apprécier plusieurs points importants concernant le groupement des Hétérotrèmes : il est en effet possible qu'un ou plusieurs rameaux se soient détachés de la souche eubranchyouriennne avant celui des Thoracotrèmes (*fig.*, A); auquel cas, les Hétérotrèmes seraient paraphylétiques; d'autre part, certaines formes de la lignée thoracotrème ont pu conserver une disposition cyclométope (plésiomorphe) de la localisation des conduits mâles (*fig.*, B); dans ce cas, et c'est peut être celui de la famille des Retroplumidae, le caractère unique sur lequel repose actuellement la diagnose des deux taxons se trouverait en défaut. Un troisième point concerne la famille des Hexapodidae, aux P 5 atrophiés, classés par Guinot dans ses Thoracotremata, mais que diverses observations nous inclinent à envisager comme des Hétérotrèmes très modifiés.

Certains Thoracotrèmes peuvent, d'une certaine façon, être considérés comme les plus évolués des Brachyours : ils sont surtout adaptés à un mode de vie spécialisé. La migration des conduits génitaux mâles sur le sternum a sans doute favorisé l'élargissement du corps et, libérant le dernier appendice thoracique de toute contrainte dans la reproduction, l'acquisition de mécanismes locomoteurs perfectionnés, qui ont permis à nombre d'entre eux de coloniser le milieu terrestre. Les Hétérotrèmes, qu'ils aient conservé leurs habitudes benthiques, ou se soient adaptés à la vie pélagique, se sont engagés dans d'autres directions évolutives.

Nos conceptions sur la phylogénie des Brachyours, sur lesquelles nous reviendrons dans un travail en cours de préparation et dans lequel sera par ailleurs abordé le problème de leur origine, sont synthétisées dans la figure.

(*) Remise le 5 mai 1980.

[1] M. DE SAINT-LAURENT, *Comptes rendus*, 290, série D, 1980, p. 1265.

[2] D. GUINOT, *Bull. biol. Fr. Belg.*, 62, 1978, p. 211.

[3] D. GUINOT, *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér., 1969, p. 241.

[4] D. GUINOT, *Thèse*, Université Pierre-et-Marie-Curie, 1977.

[5] W. T. CALMAN, *Crustacea*, in *A Treatise on Zoology*, 7, (3), 1909, E. Ray Lankester, éd.

[6] H. BALSS, *Decapoda*, in *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5, (7), 1957, Dr. H. G. Bronns, éd.

[7] R. G. WEAR, *N. Z. Jl. mar. Freshwat. Res.*, 1, (4), 1968. 82.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes),
Muséum national d'Histoire naturelle,
et Laboratoire de Carcinologie
et Océanographie biologique (E.P.H.E.), 61, rue de Buffon 75231 Paris Cedex 05.

Translation of:

C.R. Acad. Sci. Paris, 1980, sér. D, t. 290 : 1317-1320

INVERTEBRATE ZOOLOGY. - On the classification and the phylogeny of the

Crustacea Decapoda Brachyura. II. Heterotremata and Thoracotremata

Guinot, 1977. ^{By} Michèle de Saint-Laurent, presented by Pierre-Paul Grassé.

Abstract. The two taxa Heterotremata and Thoracotremata can be readily separated by the point of emergence of the male genital ducts on the coxa of the last legs or on the sternite of the last thoracic somite, and independently of the localisation of the actual openings. It is suggested that the Thoracotremata represent a more or less early offshoot from the common stem of the Eubrachyura.

Guinot, in 1977, proposed for the sternitremen crabs [Eubrachyura of Saint-Laurent, 1980 (1)] the establishment of two sections, the Heterotremata and Thoracotremata, the diagnosis of which rests, at least theoretically, on the coxal or sternal position of the male genital orifices, and which correspond, in that author's opinion, to two successive evolutionary phases: "The displacement of the male orifice onto the sternum is the second great phase in the evolution of the Brachyura, the first being the departure from the coxa of P3 by the female orifice, in a much earlier evolutionary stage (the passage from the Podotremata to the Heterotremata)" (2 : 244); and, again according to Guinot, "the passage from the cyclometopous condition (with the male orifice sternal) is gradual and is encountered with a variety of transitional forms in several brachyuran lines" (2 : 220), "a position more and more sternal" (2 : 276), indicating a clear anagenetic advance.

Moreover, the successive stages of this migration are related by Guinot to a progressive broadening of the cephalothorax: "It is quite evident that the migration of the male orifice is linked to a broadening of the posterior part of the sternum" (3 : 244 ; 4 : 301).

While I accept the existence of two groups of Eubrachyura, I believe that the Thoracotremata, which in fact comprises almost all of the Catometopa of H. Milne Edwards, 1834, constitutes an independent line,

distinguished from the other sternitremen crabs by the arrangement of the male genital apparatus and that there are no living forms exhibiting an intermediate condition between the two types of male genital arrangement.

Because of a misunderstanding by numerous carcinologists of the true morphology of the genital apparatus in certain male brachyurans, and a serious ambiguity in the term "male sexual orifice", crabs without close origins have been brought together under the term Catometopa. We will see, in briefly reviewing the morphology of the male genital system of the Brachyura, that a clear hiatus separates the Thoracotremata from the Heterotremata, and that the broadening of the body, which has tended to occur simultaneously in various families, has had different repercussions on the morphology, and cannot be the cause of the displacement of the male openings.

Leading from the testes, the deferent canals are directed towards the ventral face of the thorax and penetrate the integument, either of the coxa of the last pair of pereopods (P5), or of the corresponding sternite (thoracic sternite 8); they are continued externally as a more or less membranous tubular projection, incorrectly termed a penis, at the end of which opens the true male genital orifice. The mating mechanism requires that this aperture be brought very close to the base of the sexual pleopods, thus assuring the transfer of the spermatic products towards the vulva.

In very many crabs, the width of the anterior abdominal somites clearly corresponds to that of the posterior part of the sternal plastron, which they completely cover at this level. However, in the course of evolution of some groups this correspondence may not occur, as a result either from a reduction in the width of the abdomen, or from a broadening of the cephalothorax posteriorly, or from a combination of both of these factors: the bases of the gonopods then become separated from those of P5 by a more or less broad portion of sternite 8. The compensation for this separation, and the protection of the true genital

orifices, is then accomplished by two quite different solutions in the Heterotremata and the Thoracotremata.

1. In the former group, the tubular prolongation (penis) which always arises from the coxa of P5 becomes extended and enclosed within an integumentary canal at the boundary between sternites 7 and 8, to emerge finally in a sternal position, beneath the abdomen. Successive stages of this encapsulation of the penis within an integumentary sheath, directly related to the progressive change in the relative widths of the posterior part of the plastron and the anterior abdominal segments, have been very well illustrated in the Goneplacidae, Dorippidae and Leucosiidae in several papers by Guinot.

2. In the Thoracotremata, the base of the penis, which is consistently situated on the sternum, migrates to the surface at a position closer to the mid-line as the abdomen narrows; this progressive displacement of the position of the insertion of the penis on the surface of the sternum has also been well-figured by Guinot for the Gecarcinidae and the Grapsidae, for example. It is of interest to note here that in these two families the penes are sometimes inserted at the extreme lateral borders of the sternite, and therefore very close to the coxo-sternal articulation, though being totally independent of the neighbouring appendage; in the species concerned the relationship between the widths of the posterior thoracic sternites and the anterior abdominal somites is clearly the same as in the numerous cyclometopous Heterotremata with a free coxal penis. The process of displacement of the male genital ducts from the base of the appendage towards the sternum does not therefore seem to be related to the broadening of the cephalothorax.

In the former case the position of the male orifice only appears to be sternal: the penis, which generally has a mobility linked to that of the coxa, retains a dependence upon the appendage. The crabs which exhibit this disposition (a "coxo-sternal" position sensu Guinot) are pseudo-catometopes, but in fact are true cyclometopes. They have acquired a compensatory mechanism assuring the transfer of the sperm from

the coxa towards the base of the first pleopods and the protection of the duct. I do not share the opinion of Guinot (3 : 242 ; 4 : 301) who interprets the phases of this process of encapsulation of the penis as intermediate stages between the cyclometopous and catometopous conditions.

No truly intermediate form corresponding to figure E of this author (2 : 221) has ever been observed in the Brachyura. But the genital orifice is quite frequently situated on the coxo-sternal articular membrane in the caridean and penaeid Decapoda (5 : 289 ; 6 : 1515) and it is for this type of positioning of the male orifice that the expression coxo-sternal should be reserved.

The first conclusion resulting from these observations is therefore as follows: the Eubrachyura are divided into two categories which can be very precisely diagnosed on the basis of the arrangement of their genital apparatus; they correspond to the taxa proposed by Guinot in 1977, whose nomenclature I adopt here; I would, however, have preferred to see H. Milne-Edwards' old names Cyclometopa and Catometopa used for these groups since, although their etymology is not based on the morphology of the genital apparatus, these terms are currently used in the carcinological literature to refer to the positioning (theoretically) of the male orifice.

The Heterotremata (Cyclometopa) are Eubrachyura in which the male genital ducts pass via the coxae of the fifth legs, the integuments of which they cross before opening to the exterior.

The Thoracotremata (Catometopa) are Eubrachyura in which the same ducts open directly on the sternum, without passing through the coxae of the fifth legs.

The Goneplacidae, traditionally placed in the Catometopa because of the sternal position of the end of the penis, at the outlet of the tube which protects it, are true Cyclometopa; the same is true of the Palicidae,

considered by Guinot as "pure Catometopa". It is essential that in the future a precise meaning be attributed to the term "male genital orifice", so that it is no longer used sometimes for the actual orifice (the distal end of the "penis"), sometimes for the apparent orifice which represents the point of emergence of the penis on the surface of the integument which in many decapods is confused with the preceding), and sometimes, as in the pseudo-catometopous crabs, for the medial extremity of the protective integumentary tube of the penis.

Has the difference between these two crab categories a true systematic importance and, if so, what is the significance of this single character on which their distinction is based.

Despite appearances, it does not seem to me to be possible to attribute to the displacement of the male ducts from the coxa to the sternum a significance comparable to that which I have acknowledged for this same migration in the female sex; this is only one easily observable manifestation of an evolution which has resulted in the development of one of the richest groups of the class Crustacea, the Eubrachyura. The biological significance of the displacement of the male ducts escapes me for the moment, but it is certain that it is not accompanied by any major modification in the reproductive function (impregnation, spermatophore structure, gonopod function etc.). The possibility of parallel evolution of this character in different lines must therefore not be dismissed a priori. However, despite the opinion of Guinot, who wrote in 1977: "Our research shows that it (the group Thoracotremata) is derived from several lines, from podotrematous and heterotrematous ancestors" (4 : 484), several preliminary observations, notably on the form of the orbito-antennal region and the structure of the sexual pleopods, added to some ontogenetic evidence (7 : 705), permits me to put forward the hypothesis that the Thoracotremata form an independent line and, in all probability, monophyletic.

Only more detailed research, on different types of character, will be able to verify this hypothesis, and also evaluate several important points concerning the heterotrematous grouping: it is, in fact, possible that one or several lines became separated from the eubrachyuran stem before that of the Thoracotremata (fig. A); in which case the Heterotremata would be paraphyletic; on the other hand, certain forms of the thoracotremen line may have retained a cyclometopous (plesiomorphic) disposition of the localisation of the male ducts (fig. B); in this case, and this is perhaps the situation in the Retropiumidae, the single character on which the diagnosis of the two taxa now rests would be at fault. A third point concerns the family Hexapodidae, in which the fifth legs are atrophied, classified by Guinot in the Thoracotremata, but which several observations suggest to me that they are highly modified Heterotremata.

Certain Thoracotremata may, in some ways, be considered to be the most highly evolved of the Brachyura: they are above all adapted to a specialised mode of life. The migration of the male genital ducts onto the sternum has undoubtedly favoured the broadening of the body and, in freeing the last thoracic appendages from any involvement in reproduction, the acquisition of highly perfected locomotory mechanisms which have enabled a number of them to colonise the terrestrial environment. The Heterotremata, which have retained their benthic habits, or have become adapted to a pelagic existence, have followed other evolutionary lines.

My ideas on the phylogeny of the Brachyura, to which I shall return in a paper currently in preparation and which will particularly address the question of their origins, are summarised in the figure.