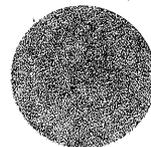


11018

FIN 22. JUN 1977
en sincère hommage
D. Guinot

ISBN 2-85653-020-6



MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XCVII

Danièle GUINOT

**CONSTITUTION DE QUELQUES GROUPES NATURELS
CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES**

**I. La superfamille des Belloidea
et trois sous-familles de Xanthidae
(Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock)**

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1976

JOHN S. GARTH
Allan Hancock Foundation
University of Southern California
Los Angeles, California 90007

JUN 27 1977

11018

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Tome XCVII

CONSTITUTION DE QUELQUES GROUPES NATURELS CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES

I. La superfamille des Bellioidea et trois sous-familles de Xanthidae (Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock)

par

Danièle GUINOT

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle

SOMMAIRE

Table with 2 columns: Title and Pages. Includes sections like INTRODUCTION, SUPERFAMILLE DES BELLIOIDEA, and various sub-sections with their corresponding page numbers.

3. Pattes ambulateurs	34
4. Front	35
5. Antennes et clôture de l'orbite	35
6. Yeux et cavités orbitaires	40
7. Antennules	41
8. Limitation antérieure du cadre buccal, chambre prostomiale et mxp3.....	43
9. Plastron sternal. Abdomen et appareil « bouton-pression » chez le mâle.....	47
10. Appareil « bouton-pression » chez la femelle. Orifices génitaux de la femelle	52
11. Pléopodes sexuels mâles	55
Conclusions sur la position systématique des Belliidae.....	57
TROIS SOUS-FAMILLES DE XANTHIDAE (Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock)	
Alcock)	61
SOUS-FAMILLE DES POLYDECTINAE Dana, 1851	
Historique	62
Genre <i>Polydectus</i> H. Milne Edwards, 1837	64
<i>Polydectus cupulifer</i> (Latreille, 1812) s.l.	65
Écologie et éthologie de <i>Polydectus</i>	65
Distribution géographique de <i>Polydectus</i>	66
Caractères morphologiques de <i>Polydectus</i>	66
Genre <i>Lybia</i> H. Milne Edwards, 1834	69
<i>Lybia tessellata</i> (Latreille, 1812)	70
<i>Lybia leptochelis</i> (Zehntner, 1894)	71
* <i>Lybia pugil</i> ? (Alcock, 1898)	74
* <i>Lybia caestifera</i> (Alcock, 1898)	75
<i>Lybia denticulata</i> Nobili, 1906	75
<i>Lybia plumosa</i> Barnard, 1947	76
* <i>Lybia hatagumoana</i> Sakai, 1961	76
<i>Lybia edmondsoni</i> Takeda et Miyake, 1970	77
Remarques sur le genre <i>Prolybia</i> Ward, 1933 = <i>Lybia</i> H. Milne Edwards, 1834.	78
<i>Lybia australiensis</i> (Ward, 1933).....	78
Biotope des Polydectinae	79
Preuves éthologiques et morphologiques de l'unité du groupe <i>Polydectus-Lybia</i>	79
Ressemblances morphologiques entre <i>Lybia</i> et <i>Polydectus</i>	83
Examen de quelques caractères morphologiques particuliers.....	86
1. Carapace	86
2. Bord antéro-latéral	87
3. Cadre buccal, mxp3 et lacinie de mxp1	87
4. Plastron sternal	89
5. Pléopodes sexuels mâles	93
6. Chélicèdes et pattes ambulateurs	95
Patrons de coloration dans le genre <i>Lybia</i> H. Milne Edwards	98
Position systématique des Polydectinae Dana	99
SOUS-FAMILLE DES TRICHIINAE de Haan, 1841	
Historique	101
Justification de la nomenclature utilisée et date du genre <i>Trichia</i> de Haan.....	102
Synopsis des acquisitions taxonomiques nouvelles	104
Genre † <i>Palaeotrichia</i> gen. nov.	106
*† <i>Palaeotrichia multispinata</i> (Noetling, 1885).....	108
*† <i>Palaeotrichia laevis</i> (Noetling, 1885)	108
Genre <i>Trichia</i> de Haan, 1839	109
<i>Trichia dromiaeformis</i> de Haan, 1839	110
<i>Trichia australis</i> Baker, 1906	116

<i>Trichia horiui</i> (Miyake, 1940)	119
<i>Trichia imajimai</i> (Takeda et Miyake, 1969)	123
* <i>Trichia indica</i> (Sankarankutty, 1966)	126
<i>Trichia sakaii</i> (Balss, 1938)	127
Genre <i>Banareia</i> A. Milne Edwards, 1869	135
<i>Banareia armata</i> A. Milne Edwards, 1869	138
<i>Banareia kraussi</i> (Heller, 1861)	142
<i>Banareia subglobosa</i> (Stimpson, 1858)	146
<i>Banareia nobilii</i> (Odhner, 1925)	148
* <i>Banareia japonica</i> (Odhner, 1925)	150
<i>Banareia acies</i> (Rathbun, 1911)	151
Remarques sur <i>Banareia</i> sp. = * <i>Actaea acies</i> var. Rathbun, 1924	153
<i>Banareia inconspicua</i> Miers, 1884	154
<i>Banareia australis</i> (Ward, 1936)	156, 157
<i>Banareia odhneri</i> Sakai, 1974	162
<i>Banareia balsi</i> sp. nov.	164
<i>Banareia palmeri</i> (Rathbun, 1894)	167
<i>Banareia banareias</i> (Rathbun, 1911)	169
<i>Banareia villosa</i> Rathbun, 1906	174
<i>Banareia serenei</i> sp. nov.	176
<i>Banareia</i> (?) <i>parvula</i> (Krauss, 1843)	179
Genre <i>Calvactaea</i> Ward, 1933	183
<i>Calvactaea tumida</i> Ward, 1933	185
Analyse comparative des caractères morphologiques des Trichiinae	188
1. Forme de la carapace	188
2. Face dorsale	189
3. Front	192
4. Antennules	192
5. Antennes	192
6. Cadre buccal et mxp3	194
7. Plastron sternal	195
8. Abdomen mâle et appareil « bouton-pression »	197
9. Pléopodes sexuels mâles	198
10. Faciès général, coaptation, pilosité	198
11. Pincés	199
Distribution géographique des Trichiinae	199
Écologie des Trichiinae	200
Sous-famille des Actaeinae Alcock, 1898	201
Historique	201
Résumé des principales propositions concernant les Actaeinae Alcock	202
Remarques sur quelques cas particuliers et sur certaines espèces exclues du genre <i>Actaea</i> de Haan, char. emend.	203
Genre <i>Actaea</i> de Haan, 1833, char. emend.	205
I. Les <i>Actaea</i> du groupe « <i>savignyi-calculosa</i> »	207
<i>Actaea savignyi</i> (H. Milne Edwards, 1834)	211
Remarques sur une <i>Actaea</i> du Macclesfield Bank = <i>Actaea</i> aff. <i>savignyi</i> ..	215
<i>Actaea calculosa</i> (H. Milne Edwards, 1834)	215
Remarques sur « <i>Actaea granulata</i> , Aud., var. <i>Laevis</i> ? » nom. in schedulis.	217
<i>Actaea pura</i> Stimpson, 1858	217
<i>Actaea carcharias</i> White, 1847	220
<i>Actaea tuberculosa</i> (Miers, 1884)	221
<i>Actaea semblatae</i> sp. nov.	225
<i>Actaea jacuelinae</i> sp. nov.	227
<i>Actaea catalai</i> sp. nov.	228

II. Les <i>Actaea</i> du « groupe <i>peroni</i> »	230
<i>Actaea peroni peroni</i> (H. Milne Edwards, 1834)	230
<i>Actaea peroni squamosa</i> Henderson, 1893	232
* <i>Actaea peroni occidentalis</i> Odhner, 1925	232
<i>Actaea glandifera</i> Rathbun, 1914	232
* <i>Actaea spinosissima</i> Borradaile, 1902	233
* <i>Actaea perspinosa</i> Borradaile, 1902	235
<i>Actaea squamulosa</i> Odhner, 1925	235
<i>Actaea polyacantha</i> (Heller, 1861)	236
* <i>Actaea fragifera</i> (White, 1847)	237
<i>Actaea flosculata</i> Alcock, 1898	238
<i>Actaea hystrix</i> Miers, 1886	238
<i>Actaea petalifera</i> Odhner, 1925	239
Genre <i>Actaeodes</i> Dana, 1851	240
<i>Actaeodes tomentosus</i> (H. Milne Edwards, 1834)	244
<i>Actaeodes hirsutissimus</i> (Rüppell, 1830)	245
<i>Actaeodes consobrinus</i> (A. Milne Edwards, 1873)	246
<i>Actaeodes semoni</i> (Ortmann, 1894)	247
<i>Actaeodes mutatus</i> nom. nov.	247
Genre <i>Paractaea</i> Guinot, 1969	249
<i>Paractaea rufopunctata africana</i> subsp. nov.	250
* <i>Paractaea rufopunctata philippinensis</i> (Ward, 1941)	250
<i>Paractaea margaritaria</i> (A. Milne Edwards, 1867)	251
Genre <i>Gaillardiellus</i> gen. nov.	252
<i>Gaillardiellus rueppelli</i> (Krauss, 1843)	254
<i>Gaillardiellus orientalis</i> (Odhner, 1925)	255
<i>Gaillardiellus superciliaris</i> (Odhner, 1925)	257
<i>Gaillardiellus alphonsi</i> (Nobili, 1905)	258
Genre <i>Forestia</i> gen. nov.	260
<i>Forestia depressa</i> (White, 1847)	262
<i>Forestia scabra</i> (Odhner, 1925)	263
<i>Forestia abrolhensis</i> (Montgomery, 1931)	265
Genre <i>Novactaea</i> gen. nov.	267
<i>Novactaea bella</i> sp. nov.	267
<i>Novactaea pulchella</i> (A. Milne Edwards, 1865)	269
<i>Novactaea michaelsoni</i> (Odhner, 1925)	270
Remarques sur * <i>Actaeodes modestus</i> de Man, 1888	271
Genre <i>Serenius</i> gen. nov.	272
<i>Serenius pilosus</i> (A. Milne Edwards, 1867)	275
<i>Serenius gemmula</i> (Dana, 1852)	275
<i>Serenius ceylonicus</i> (Laurie, 1906)	276
<i>Serenius demani</i> (Odhner, 1925)	276
* <i>Serenius</i> (?) <i>kuekenhali</i> (de Man, 1902)	278
BIBLIOGRAPHIE	279
INDEX	299

INTRODUCTION

Dans le cadre des théories fixistes, la notion d'espèce correspond à un simple procédé de classification qui fait appel, d'une part, au critère de similitude morphologique des individus et, d'autre part, au critère de leur parenté réelle à travers la génération. Pour la constitution des taxons supérieurs, la plupart des zoologistes systématiciens, fidèles à la tradition linnéenne, se sont servis des caractères morphologiques pris dans leur ensemble, c'est-à-dire de l'aspect général des espèces considérées. Dans l'optique de cette approche typologique, on utilise les différences et les ressemblances superficielles au même rang que les caractères indiquant des relations phylogénétiques. Avec le triomphe de l'évolutionnisme, une conception dynamique de l'espèce se superpose à la notion primitive : il ne suffit pas de définir et bien délimiter morphologiquement une espèce, de désigner sa place dans « l'échelle des êtres », mais il faut établir ses liens de parenté dans le schéma évolutif, déterminer son emplacement dans la « généalogie des êtres ». Actuellement, les notions taxonomiques sont liées à celles de la génétique des populations. En démontant certains mécanismes de l'évolution et en découvrant des situations écologiques et des particularités éthologiques, on fait progresser aujourd'hui cette systématique nouvelle qui s'efforce d'être le miroir d'une réalité historique.

Nous ne partageons pas l'attitude de certains carcinologistes qui, découragés par les difficultés que pose l'établissement de groupes naturels et tout particulièrement par les problèmes découlant des divergences entre les expressions phénotypiques et la structure intime des génomes, se résignent à des classifications de type ancien. Pour des raisons d'ordre pragmatique, ils pratiquent une systématique fixiste, tout en admettant un cadre théorique évolutionniste. Dans cette situation se trouvent les carcinologistes qui utilisent indistinctement un grand nombre de caractères morphologiques et fondent leur diagnose des taxons sur des ressemblances et des dissemblances dont la hiérarchie n'est pas prise en considération.

L'un des points de départ de notre étude est la supposition que tous les caractères d'un organisme n'ont pas la même valeur taxonomique. Il en est de variables et plastiques : il s'agit en général de caractères d'une valeur adaptative immédiate. D'autres, tels le plastron sternal et les organes de la reproduction, sont plus profondément ancrés dans le patrimoine génétique de l'espèce et, de ce fait, révélateurs des relations phylétiques. Le sternum thoracique constitue une structure de plus grande stabilité que la carapace. Par ailleurs, avec ses lignes de suture, la ligne médiane, etc., le plastron sternal porte extérieurement les marques des formations endophragmiques et, de par sa croissance généralement isométrique, forme l'élément de référence le plus constant dans toute définition biométrique des genres et des espèces. Cette partie du corps, pratiquement jamais utilisée par les systématiciens, a une valeur taxonomique très importante. En étudiant quelques-uns de ces caractères qui nous paraissent avoir une valeur privilégiée, nous tentons de constituer certains groupes méritant l'épithète de « naturels », c'est-à-dire comportant des espèces qui font réellement partie d'une branche de l'arbre généalogique des Brachyours. Une distinction est faite entre les relations par « clade » et celles par « grade », à savoir par lignée et par niveau. Cet effort a abouti à la présentation de séries morphologiques qui illustrent, sur des caractères particuliers, l'évolution des lignées. Ainsi, nous avons pu mettre en lumière plusieurs facettes du processus de carcinisation.

Dans certains cas privilégiés, l'étude paléontologique nous a apporté la confirmation de nos vues sur l'évolution de certains caractères à l'intérieur des groupes naturels.

Bien entendu, dans un travail qui veut apporter comme conclusion systématique une synthèse des données morphologiques, biogéographiques, écologiques, éthologiques, ontogéniques et paléontologiques, la révision taxonomique devait être mondiale. Nous nous sommes efforcée d'examiner les spécimens types le plus souvent possible. Un petit nombre d'espèces n'ont pu être observées ; elles figurent dans ce travail avec un astérisque.

Afin d'échapper aux déformations dues à la perspective, les plastrons sternaux sont toujours dessinés d'un seul tenant, sur une surface plane, en intégrant, dans les nombreux cas de plastrons convexes, plusieurs angles de vue. Ainsi, nous appelons « figuration développée » toute figure à profil arrondi exécutée en plusieurs fois, chacune de ses parties étant représentée dans sa plus grande dimension.

Quand ce n'est pas spécifié dans la légende, c'est le pléopode du côté gauche (premier pléopode, deuxième pléopode) qui est figuré.

REMARQUES SUR DIVERSES RÉGIONS DE LA CARAPACE CHEZ LES BRACHYOURES

Dans son Histoire naturelle des Crustacés fossiles, A. G. DESMARET (1822, p. 72) a été l'un des premiers à bien étudier la configuration de la face supérieure de la carapace des Décapodes. Cet auteur avait constaté que les bosselures et les sillons dont la face dorsale est marquée, offrent une certaine constance et peuvent servir à la distinction des espèces. La place occupée dans l'organisme par certains vicères et l'insertion de certains muscles se traduisent extérieurement par des marques, par des sillons qui circonscrivent des régions, lesquelles sont en rapport avec des organes définis. DESMARET proposa de désigner les diverses portions de la carapace par certains termes : régions *stomacale*, *hépatique*, *cordiale*, *branchiale*, etc. En 1851 (p. 9-32), H. MILNE EDWARDS fit une analyse des dispositions morphologiques de la carapace chez certains Décapodes et, en particulier, établit clairement les principales divisions de celle-ci chez divers Crabes. Nous allons résumer les conclusions de cet auteur concernant la région *gastrique* et le sillon *cervical* des Brachyours, car les carcinologistes ultérieurs ne se sont pas tenus à la même interprétation. H. MILNE EDWARDS a choisi comme point de départ dans son texte et ses figures la carapace de *Mithrax spinosissimus* (atlas, pl. 8, fig. 6); et, comme autres exemples, celle de *Parthenope horrida* (= *Daldorfia horrida*), *Zozymus tomentosus* (= *Actaea tomentosa* = *Acteodes tomentosus*), *Zosimus aeneus* et *Eriphia gonagra* (*ibid.*, pl. 8, fig. 7-10).

La région *gastrique* de H. MILNE EDWARDS (= région *stomacale* + région *génitale* de DESMARET) occupe la partie médiane du bouclier céphalothoracique. Elle comprend au milieu : 1) deux lobes épigastriques symétriques ; 2) un lobe mésogastrique, « lobe impair et médian », situé entre les deux lobes *protogastriques* (*loc. cit.*, p. 21) ; 3) deux lobes *métagastriques*, postérieurs et latéraux par rapport au lobe mésogastrique ; 4) un lobe *urogastrique*, « petit lobe impair qui ressemble ici [chez *Mithrax spinosissimus*] à un bourrelet transversal », et auquel fait suite la région *cardiaque*.

Dans certains cas, ces lobes disparaissent ou se confondent, ce qui aboutit à donner une simplicité de conformation à la région *gastrique* ; d'autres fois, bosselures et sillons se multiplient et déterminent un plus grand nombre de divisions et même des subdivisions.

Un cas fréquent est la fusion du lobe mésogastrique avec les deux lobes *métagastriques* ; il peut y avoir aussi disparition de toute séparation entre ces derniers et le lobe *urogastrique*, de sorte que toute cette portion de la région *gastrique* ne constitue plus qu'une seule aire médiane, dont l'extrémité antérieure (pointe mésogastrique) s'avance plus ou moins loin entre les lobes *protogastriques* (*ibid.*, p. 22). C'est à ce point de son exposé que H. MILNE EDWARDS fixe chez les Crabes l'emplacement de deux zones fort importantes : le *sillon cervical*, situé immédiatement en arrière de deux petites impressions musculaires en forme de fossette, les *fossettes gastriques*, qui correspondent à l'insertion des muscles postérieurs de l'estomac.

Précédemment (*ibid.*, p. 10-12), H. MILNE EDWARDS avait indiqué que le sillon *cervical* sépare (parfois très distinctement, si le bouclier céphalothoracique est divisé en deux portions articulées par une suture membraneuse, par exemple chez les Cénobites, les *Birgus*) l'arceau céphalique de l'arceau sca-

pulaire de la carapace. Chez les Crabes, ce sillon est reconnaissable dans de nombreuses espèces et caractériserait aussi l'arceau céphalique de la carapace. Dans le genre *Mithrax*, le sillon cervical traverse le test de la carapace puis se porte obliquement et en dehors vers le tiers antérieur du bord antéro-latéral et se dirige vers les angles latéro-antérieurs du cadre buccal. L'arceau céphalique de la carapace est ainsi circonscrit chez beaucoup de Crabes et, même si le sillon cervical vient à s'effacer complètement, on en reconnaît la direction grâce aux deux petites fossettes qui se voient ordinairement au milieu de la carapace près de la ligne médiane, *un peu en avant* du bord postérieur de l'arceau céphalique (*ibid.*, p. 12).

Il est dommage que les carcinologistes n'aient pas davantage utilisé la position de ces fossettes gastriques pour retrouver l'emplacement des diverses régions gastriques. Ces fossettes sont souvent seules visibles au sein d'une face dorsale lisse ou, au contraire, sont dissimulées par les bosselures et sillons d'une carapace très subdivisée. Les fossettes gastriques indiquent la limite, parfois difficile à préciser sans elles, entre les lobes métagastriques et le lobe urogastrique. C'est en arrière de celles-ci que l'on doit reconnaître le sillon cervical, c'est-à-dire entre le lobe urogastrique et le lobe cardiaque.

Nous reproduisons ici (fig. 1 A, 1 B) deux des dessins de H. MILNE EDWARDS (1851, pl. 6, fig. 6, 9), représentant d'une part *Mithrax spinosissimus*, à la carapace aréolée de façon « simple » et, d'autre part, *Zosimus aeneus*, à la face dorsale subdivisée à l'extrême. Grâce à la position des fossettes gastriques, on reconnaît facilement l'emplacement de la zone urogastrique, limitée en arrière par le sillon cervical. On distingue également bien le lobe mésogastrique impair et les deux lobes métagastriques postérieurs, plus ou moins fusionnés.

Reportons-nous maintenant à la nomenclature des régions de la carapace proposée par DANA en 1851 (1851a, p. 95-98), c'est-à-dire la même année que H. MILNE EDWARDS mais antérieurement à l'ouvrage du savant français puisque ce dernier y fait allusion (*ibid.*, p. 10).

Sur la carapace d'un Crabe du « groupe *Cancer* », que nous reproduisons ici (fig. 1 C) en ajoutant seulement l'emplacement des fossettes gastriques, on distingue pour le *medial group* (qui correspond à la région gastrique) : les deux aires 1M, qui correspondent aux lobes épigastriques ; les deux aires 2M, qui représentent les lobes protogastriques ; 3M, « a central areolet, elongated anteriorly between the areolets 2M » (DANA, *loc. cit.*, p. 95-96), dénomination qui recouvre le lobe mésogastrique et les lobes métagastriques de H. MILNE EDWARDS ; 4M, « a transverse areolet just posterior to 3M » (*ibid.*, p. 96), qui correspond donc au lobe urogastrique de H. MILNE EDWARDS. DANA nous donne une confirmation de cette homologie : « Two deep punctures usually mark the limit between 3M and 4M, even when there is no depression ». Ces deux profondes ponctuations sont les fossettes gastriques de H. MILNE EDWARDS qui sont situées à la limite de 3M et de 4M. Il faut donc placer le sillon cervical entre 4M et 1P. Nous donnons ici un schéma (fig. 1 D) qui montre les homologies entre les régions gastriques numérotées de DANA et celles de H. MILNE EDWARDS.

DANA (*ibid.*, p. 97) signale que 3M « subdivides at times into 3 parts » et qu'il peut y avoir des subdivisions encore plus poussées, avec un grand nombre de petits lobules ou de tubercules à l'intérieur de chaque aire. Les figures 2-4 de DANA (*ibid.*) montrent bien que, pour cet auteur, 3M correspond à l'aire mésogastrique + les deux aires métagastriques de H. MILNE EDWARDS. De ce fait, les carcinologistes ont appelé cette aire 3M soit mésogastrique soit métogastrique, ce qui est inexact dans les deux cas. Par exemple, la figure 1 de RATHBUN (1918, p. 4), vue diagrammatique de la face dorsale d'un Crabe Grapsoïde, montre une large région impaire dite mésogastrique, qu'il faut, en fait, considérer comme la réunion des régions mésogastrique et métogastriques ; pourtant, la définition donnée par RATHBUN (*ibid.*, p. 7) de ces deux régions est exacte. RATHBUN place correctement le sillon cervical, en arrière de la région urogastrique. En 1930 (fig. 1), RATHBUN représente un Portunidae et, là, est bien faite la distinction entre région mésogastrique et régions métogastriques.

Dans son traité de Paléontologie sur les Arthropodes, GLAESSNER (1969, p. R405, R406, fig. 220 C, D) reproduit telles quelles les deux figures de RATHBUN. Le sillon cervical y est bien placé, postérieurement à la région urogastrique ; mais, dans le texte, GLAESSNER écrit : « Behind the cervical groove are, medially, the urogastic, cardiac and intestinal regions », ce qui ne correspond ni à ses figures ni à la définition de H. MILNE EDWARDS. Le sillon cervical ne divise pas la région gastrique, mais sépare cette dernière de la région cardiaque.

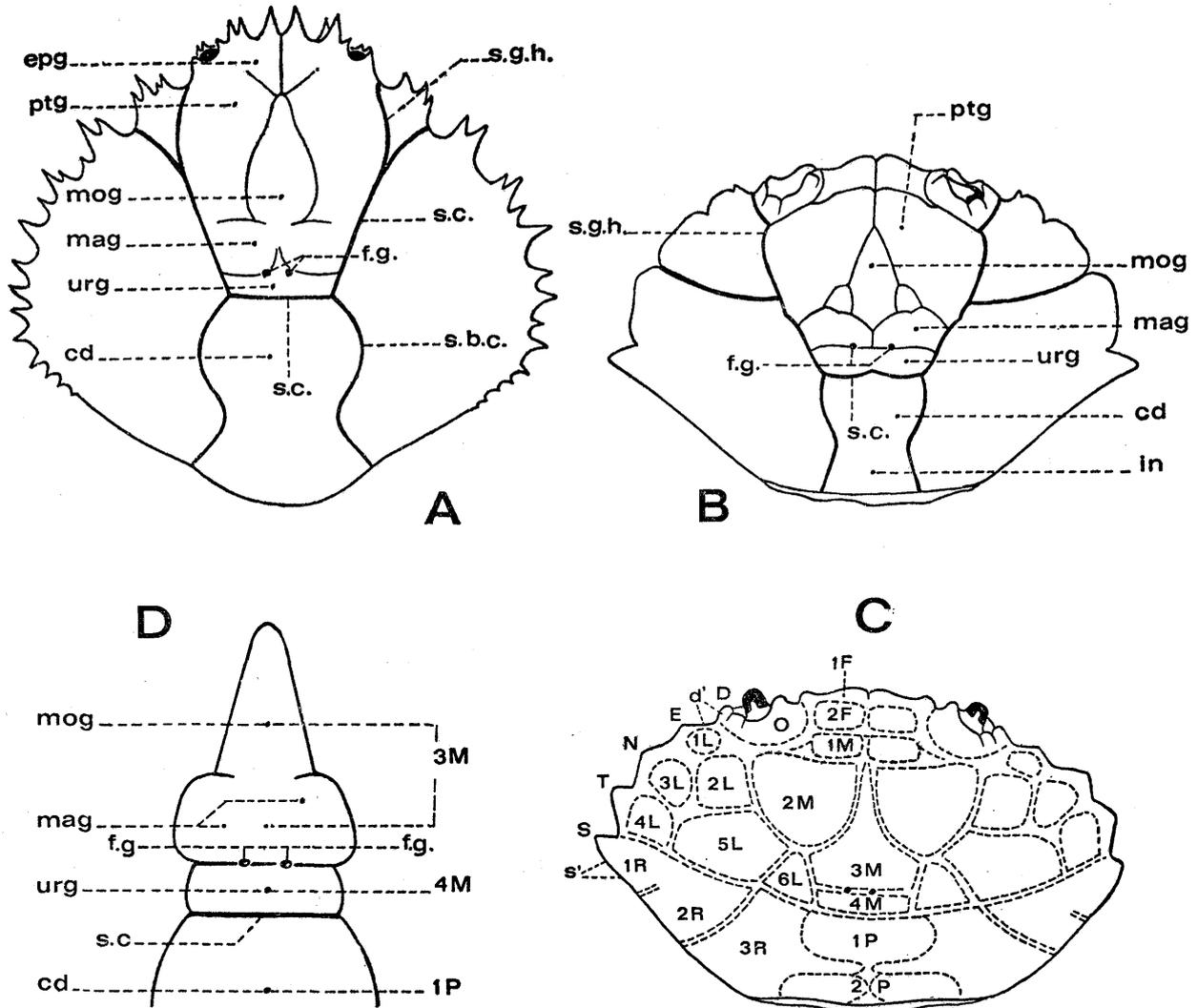


FIG. 1 A-C. — Emplacement et nomenclature de diverses régions (principalement gastriques) et certains sillons de la carapace chez les Brachyours.

A, *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) ; B, *Zosimus aeneus* d'après (Linné), d'après H. MILNE EDWARDS, 1851, pl. 8, fig. 6 et 9 ; C, une espèce « of the *Cancer* group », d'après DANA, 1851 a, fig. 1 et p. 95-98, où nous avons ajouté les deux fossettes gastriques.

FIG. 1 D. — Homologie des régions définies par H. MILNE EDWARDS (à gauche) et des régions numérotées par DANA (à droite).

cd, région cardiaque ; epg, lobes épigastriques ; f.g., fossettes gastriques ; in, région intestinale ; mag, lobes métagastriques ; mog, lobe mésogastrique, ptg, lobes protogastriques ; s.b.c. sillon branchiocardiaque ; s.c., sillon cervical ; s.g.h., sillon gastrohépatique ; urg, lobe urogastrique.

Si nous revenons en arrière, on constate que, en reproduisant la figure de DANA et en tentant l'homologie des régions numérotées avec les régions de H. MILNE EDWARDS, KLUNZINGER (1913, p. 120 [24]) avait donné une définition erronée d'une part pour 2M, qu'il considère comme lobes protogastriques + épigastriques et, en arrière, comme lobe métagastrique (est-ce un lapsus pour mésogastrique ?), et, d'autre part, pour 3M qu'il considère comme lobe métagastrique. Si nous comprenons bien, pour KLUNZINGER, la portion postérieure de 2M est métagastrique, ce qui n'est pas conforme à l'idée de H. MILNE EDWARDS. Il semble que KLUNZINGER ait mal interprété la phrase un peu ambiguë de H. MILNE EDWARDS (1851, p. 21) où sont décrits les rapports des lobes protogastriques, du lobe mésogastrique et des lobes métagastriques.

Dans leur vue diagrammatique d'un Crabe imaginaire avec ses aréoles et ses sillons, WRIGHT et COLLINS (1972, p. 114, 115, fig. 1) donnent, sciemment une interprétation des régions gastriques qui diffère de celle qu'a proposée H. MILNE EDWARDS. Ils veulent éviter l'appellation de métagastrique. Les deux auteurs dessinent seulement une région mésogastrique tripartite, avec une avancée antérieure impaire : or, la fraction médiane impaire, c'est cela, en réalité, la région mésogastrique, tandis que la portion postérieure, pourtant nettement divisée en deux sur la figure, représente les deux lobes métagastriques. Par ailleurs, il ne nous semble pas que le sillon cervical, qui doit passer en arrière de l'aire urogastrique, soit bien placé. De même, le sillon branchiocardiaque traverse-t-il la face dorsale de part en part chez les Brachyours ? Étant la marque du muscle *attractor epimeralis*, il se trouve au sommet de la région cardiaque (cf. GLAESSNER, 1969, fig. 224) ; chez les Crabes primitifs, le sillon branchiocardiaque peut-il se continuer latéralement sur la face dorsale comme chez certains Décapodes (*Nephrops*, *Thalassinidae*) ? On comprend que, pour situer les sillons chez les Brachyours, les deux paléontologistes anglais, comme tous les autres, doivent s'inspirer des nombreuses interprétations des sillons chez les Décapodes inférieurs et aussi chez les Dromiacés, ce qui est bien loin de ce que H. MILNE EDWARDS a défini chez *Mithrax* et *Zosimus*. Les homologues sont très difficiles. Pour bien définir chez les Crabes les diverses régions gastriques, il est pratique de recourir aux fossettes gastriques, marque de l'attache des muscles stomacaux, et, grâce à cela, on peut déterminer ou deviner les rapports des aires métagastriques et de l'aire urogastrique, ainsi que l'emplacement du sillon cervical, qui est forcément postérieur aux deux fossettes.

Sur la figure de la face dorsale représentant un Anomoure, KIM (1973, p. 149, fig. 2) indique des régions conformes aux définitions de H. MILNE EDWARDS : il y a une région mésogastrique impaire, deux aires métagastriques, et une aire impaire urogastrique. La figure 70 (p. 258) représentant un Grapsoïde et un Portunien montre une vaste région mésogastrique et, en arrière, une zone métagastrique ; la région urogastrique n'est pas considérée. Il y a là matière à revoir.

Dans l'ouvrage sur les Crustacés Décapodes des Antilles par CHACE et HOBBS (1969, p. 49, fig. 4), la représentation est conforme à l'interprétation de H. MILNE EDWARDS, avec régions méso, méta, et urogastrique bien distinctes, et avec le sillon cervical correctement placé (comme c'est dit dans le glossaire, *ibid.*, p. 255) : il « separates the gastric and hepatic regions from the cardiac and branchial regions ».

Chez VÍA (1969, encadré 1), les diverses aires sont, à notre avis, bien dessinées sur les formes fossiles représentées.

REMERCIEMENTS

C'est seulement grâce à l'examen d'un matériel abondant et varié que pouvait être menée à bien la révision mondiale des divers groupes de Crabes étudiés ici. Un grand nombre de personnes et d'institutions nous ont communiqué des types ou confié du matériel, parfois rare, souvent unique, soit en prêt, soit à titre d'échange ou de don pour les collections du Muséum à Paris. Au cours de nos voyages, nous avons reçu l'aide de collègues étrangers qui nous ont donné accès à leurs collections et réservé le meilleur accueil. Nos plus vifs remerciements associent à des titres divers les personnalités dont les noms suivent : D^r A. J. BRUCE ; D^r B. M. CAMPBELL, Deputy Director, Queensland Museum, Fortitude Valley, Australie (QM) ; D^r A. CAPART, directeur de l'Institut Royal des Sciences naturelles Bruxelles (IRSN) ; D^r R. CATALA, directeur de l'Aquarium de Nouméa (Fondation R. CATALA-STUCKI), Nouvelle-Calédonie ; D^r F. A. CHACE, Jr, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington (USNM) ; D^r P. A. COELHO, Laboratorio de Ciências do Mar, Recife-Pernambuco, Brésil ; D^r A. CROSNIER, directeur du Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Madagascar ; D^r R. K. DELL, directeur du Dominion Museum, Wellington ; M. R. DÉRIJARD ; D^r D. M. DEVANEY, Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawaii (BPBM) ; D^r W. ENGELHARDT, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, Munich (ZSM) ; Prof. D^r J. S. GARTH, Chief Curator, Allan Hancock Foundation, Los Angeles (USC) ; D^r L. FORCART, Muséum d'Histoire naturelle, Bâle (MHNB) ; D^r C. B. GOODHART, University Museum of Zoology, Cambridge, Grande-Bretagne (UMZC) ; D^r I. GORDON ; D^r D. J. G. GRIFFIN, The Australian Museum, Sydney (AM) ; D^r J. R. GRINDLEY, The South African Museum, Cape Town (SAM) ; D^r H. E. GRUNER, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin (ZMB) ; D^r Gerd HARTMANN, Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum, Hambourg (ZMH) ; D^r W. D. HARTMAN, Peabody Museum of Natural History,

Yale University, New Haven, Conn. ; D^r R. G. HARTNOLL, Marine Biological Station, Port Erin, Isle de Man ; D^r B. HAUSER, Muséum d'Histoire naturelle, Genève (MHNG) ; D^r Hiroshi HAYASHI, Tokyo ; D^r J. R. HEATH, Fisheries Institute, Dar es Salaam ; D^r L. B. HOLTHUIS, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH) ; D^r R. W. INGLE, British Museum (N.H.), Londres (BM) ; D^r H. JANUS, Hauptkonservator, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNT) ; Prof. KUENZER, Zoologisches Institut und Museum der Universität, Göttingen (ZMG) ; D^r H. V. LEVI, Curator, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass. (MCZ) ; D^r R. B. MANNING, Smithsonian Institution, U.S. National Museum, Washington (USNM) ; D^r Claude MICHEL, Directeur, Mauritius Institute, Port-Louis, île Maurice (MI) ; M^{me} PEYROT-CLAUSADE, Station marine d'Endoume, Marseille ; D^r E. POPP, Zoologisches Staatssammlung, Munich (ZSM) ; D^r Y. PLESSIS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; D^r G. PRETZMANN, Naturhistorisches Museum, Vienne (NHMW) ; D^r H. B. ROBERTS, Smithsonian Institution, Washington (USNM) ; D^r T. SAKAI, Yokohama National University, Tokyo ; D^r B. SALVAT, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; D^r E. SANTAELLA, Universidad de la Laguna, Tenerife, îles Canaries ; D^r S. SECRÉTAN, Laboratoire de Paléontologie du Muséum, Paris ; D^r A. G. SMITH, California Academy of Sciences, San Francisco (CAS) ; Prof. W. STEPHENSON, University of Queensland, Australie ; D^r Z. STEVČIĆ, Institut za Biologiju Mora, Rovinj, Yougoslavie ; D^r J. H. STOCK, Zoologisch Museum, Amsterdam (ZMA) ; M. B. THOMASSIN, Station marine d'Endoume, Marseille ; D^r TRAN NGOC LOI, directeur de l'Institut océanographique de Nhatrang, Viet-nam (ION) ; D^r L. VIA, Laboratorio de Geologia, Barcelone ; D^r T. WOLFF, Directeur, Universitetets Zoologiske Museum, Copenhague (UZMC) ; D^r N. A. ZARENKOV, Université Lomonossov, chaire de Zoologie des Invertébrés, Moscou.

Nous adressons également nos remerciements à MM. les directeurs : du South Australian Museum, Adélaïde, Australie (SAMA) ; du National Museum of Singapore (NMS) ; du South African Museum, Cape Town, Afrique du Sud ; de l'American Museum of Natural History, New York (AMNH) ; de l'Institute Marine Research Indonesia, Djakarta, Indonésie (IMR) ; du Musée Zoologique de l'Université de la Ville, Strasbourg, France (MZUS) ; du Natur-Museum und Forschungsinstitut, Frankfurt am Main-1 (NMSF).

En outre, nous avons reçu de précieux renseignements du D^r L. G. ABELE, Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Canal Zone ; du D^r J. E. LEWIS, Tulane University, New Orleans, U.S.A. ; du D^r R. G. WEAR, Victoria University of Wellington, Nouvelle-Zélande ; du D^r C. W. WRIGHT, Londres.

Nous remercions tout particulièrement le D^r R. SERÈNE, qui nous a fourni de nombreux spécimens et donné de quelques indications concernant le biotope de certaines espèces.

Dans une révision systématique telle que celle-ci, la représentation fidèle du plus grand nombre d'espèces possible est primordiale. On comprendra aisément notre gratitude envers les artistes qui ont réalisé la partie iconographique de ce travail. La majeure partie des dessins sont dûs au talent de M. Maurice GAILLARD, auquel nous exprimons notre reconnaissance pour sa contribution essentielle. Certains dessins ont été exécutés par M^{me} J. PANOUSE-MICHELET, que nous remercions vivement. Les photographies et l'arrangement des planches, ainsi que quelques dessins, sont l'œuvre de M. Jacques REBIÈRE, que nous assurons de notre sincère gratitude. Nos remerciements vont également à M^{me} Josette SEMBLAT qui nous a apporté un concours constant dans la préparation technique de ce manuscrit.

C'est pour nous un agréable devoir que d'assurer de notre reconnaissance le professeur Max VACHON, directeur du Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum, le professeur Théodore MONOD, membre de l'Institut, ainsi que le professeur Pierre DRACH, Université de Paris VI, qui nous ont aidés de leurs conseils éclairés.

ABRÉVIATIONS DES INSTITUTIONS

AM	The Australian Museum, Sydney, N.S.W., Australie.
AMNH	American Museum of Natural History, New York.
BPBM	Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawaii.
BM	British Museum (Natural History), Londres.
CAS	California Academy of Sciences, San Francisco, Cal.
IMR	Institute of Marine Research Indonesia, Djakarta, Indonésie.
ION	Institut Océanographique de Nhatrang, Viet-nam.
IRSN	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass.
MHNB	Muséum d'Histoire naturelle, Bâle.
MHNG	Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
MI	Mauritius Institute, Port-Louis, île Maurice.

MP	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ¹ .
MZUS	Musée Zoologique de l'Université et de la Ville, Strasbourg.
NHMW	Naturhistorisches Museum, Vienne.
NMS	National Museum of Singapore.
NMSF	Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Francfort-sur-le-Main.
PMNH	Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Conn.
QM	Queensland Museum, Fortitude Valley, Qd, Australie.
RMNH	Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.
SAM	The South African Museum, Cape Town.
SAMA	South Australian Museum, Adelaïde, Australie.
SMF	Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.
USC	University of Southern California, Allan Hancock Foundation, Los Angeles, Cal.
UMZC	University Museum of Zoology, Cambridge, Grande-Bretagne.
USNM	United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D.C.
UZMC	Universitetets Zoologiske Museum, Copenhagen.
ZMA	Zoölogisch Museum, Amsterdam.
ZMB	Institut für Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum der Humboldt-Universität zu Berlin.
ZMG	Zoologisches Institut und Museum der Universität, Göttingen.
ZMH	Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum, Hambourg.
ZSM	Zoologische Staatssammlung des Bayerischen Staates, Munich.

1. Dans le numéro d'inventaire des collections du Muséum national d'Histoire Naturelle à Paris, par exemple MP-B2090S, B signifie Brachyourses et S indique qu'il s'agit d'un échantillon de l'ancienne collection conservée à l'état sec.

PREMIÈRE PARTIE

SUPERFAMILLE DES BELLIOIDEA

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

PHILOSOPHY DEPARTMENT

SUPERFAMILLE DES BELLIOIDEA DANA, 1852

Il existe un petit groupe naturel de Crabes formé par quatre genres, monospécifiques ou connus par un petit nombre d'espèces étroitement localisées. Il s'agit de *Bellia* H. Milne Edwards, 1848, *Corystoides* Lucas, 1844, *Acanthocyclus* Lucas, 1844, et *Heterozius* A. Milne Edwards, 1867. La morphologie bien particulière de ces Crustacés a fait que leur position systématique a été beaucoup controversée et diversement interprétée.

H. MILNE EDWARDS (1848, p. 192) a suggéré l'établissement d'une « petite tribu » pour *Bellia* et *Corystoides*, mais il ne lui a pas donné de nom. A l'appellation de Cyclinea, proposée par DANA dans ses travaux de 1851, 1852 et 1853, pour *Acanthocyclus* et *Corystoides*, il faut préférer celles de Bellidae et de Belliidae instaurées en 1852 par le même auteur pour la légion recevant le genre *Bellia*. Cependant, la dénomination correcte, fondée sur *Bellia*, doit être Bellioidea, Belliidae.

Nous laissons de côté les appellations basées sur *Acanthocyclus*, à savoir celle d'Acanthocyclidae, distinguée à l'intérieur de ses Cyclinea par DANA en 1852 et utilisée par RATHBUN (1898b, p. 597), et celle d'Acanthocyclinae figurant dans ALCOCK (1899, p. 5, 96), BORRADAILE (1903, p. 427, 429), RATHBUN (1930, p. 170) et dans BALSS (1957, p. 1365).

A notre avis, le rang qu'occupent les quatre genres de Belliidae dans la hiérarchie taxonomique doit être reconsidéré. Malheureusement, il est lié aux problèmes que pose la systématique des Brachyours aux niveaux hiérarchiques supérieurs et l'établissement de groupes naturels. Par ailleurs, les rapports des Belliidae avec les groupes les plus proches ne pourront être précisés qu'après la révision minutieuse de ces derniers.

C'est pourquoi, dans cette première approche, nous nous contenterons de soustraire des Brachyrhyncha le genre *Bellia* et les trois genres voisins, en leur donnant rang non seulement de famille mais de superfamille. Dans la classification de BALSS (1957), provisoirement conservée dans ses grandes lignes, les Bellioidea prennent place dans la tribu des Brachygnatha aux côtés des Oxyrhyncha et des Brachyrhyncha. Les liens des Bellioidea avec les Brachygnatha, c'est-à-dire avec les Corystidae et surtout avec les Atelecyclidae, auxquels ils sont généralement subordonnés, seront présentés ultérieurement.

FAMILLE DES BELLIIDAE DANA, 1852

« Petite tribu particulière qui renfermerait ces Crustacés [Corystoïdes] aussi bien que les Bellies »

H. Milne Edwards, 1848, p. 192.

Cyclinea ou Cancroidea Corystidica Dana, 1851c, p. 121, 122, 131 ; (Acanthocyclidae) 1852c, p. 54, 144, 145, 146, 294 ; 1853, p. 1424, 1493, 1536, 1546.

Cyclinea Targioni Tozzetti, 1877, p. 95 ; Miers, 1886, p. 208.

Bellidea ou Anomoura Cancridica (Bellidae) Dana, 1852c, p. 399, 400, 402, 403 ; (Bellidae) 1853, p. 1428, 1538, 1546.

Brachyura orbata Strahl, 1862a, p. 713-717 ; 1862c, p. 1009.

Acanthocyclidae Rathbun, 1898b, p. 597 ; Stebbing, 1914a, p. 344.

Acanthocyclinae Alcock, 1899, p. 5, 96 ; Borradaile, 1903, p. 427, 429 ; 1907, p. 468, 484.

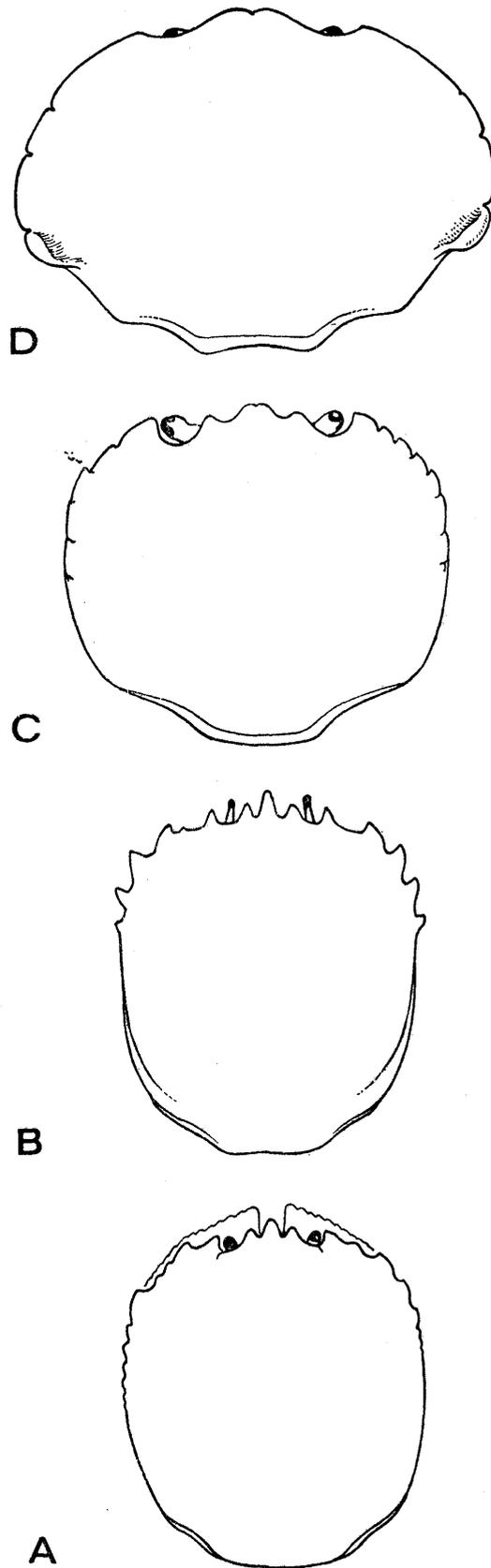


FIG. 2 A-D. — Les quatre genres Belliidae. Série morphologique montrant le raccourcissement et l'élargissement de la carapace, ainsi que le passage d'un front étroit et tridenté à un front large et bilobé.
 A, *Bellia* H. Milne Edwards ; B, *Corystoides* Lucas ; C, *Acanthocyclus* Lucas ; D, *Heterozius* A. Milne Edwards.

Bellinae A. Milne Edwards et Bouvier, 1923, p. 308, 309.

Acanthocyclinae Rathbun, 1930, p. 170.

Bellidae Bouvier, 1942, p. 33-37, 48.

Acanthocyclinae Balss, 1957, p. 1365.

GENRES INCLUS

Acanthocyclus Lucas, 1844

Corystoides Lucas, 1844

Bellia H. Milne Edwards, 1848

Heterozius A. Milne Edwards, 1867

HISTORIQUE

En 1844¹ (p. 29), LUCAS² établit le genre *Acanthocyclus* pour *A. gayi* (p. 30, pl. 15, fig. 1) récolté par d'ORBIGNY sur la côte de Valparaiso. Ce Crabe est rangé dans la famille des Catométopes mais il semble différer « de tous les types connus jusqu'ici par l'article basilaire des antennes externes, qui ne porte pas de tigelle multi-articulée ». Dans le même ouvrage est décrit un autre genre, muni d'antennes singulières : c'est le genre *Corystoides* Lucas (*ibid.*, p. 31), établi pour *C. chilensis* (p. 32, pl. 16, fig. 1), également des côtes chiliennes. Placé avec doute près des *Corystes*, *Corystoides* « a peu d'analogie » avec ces derniers et en « diffère par la tigelle des antennes externes, qui est double, et par les antennes internes, qui manquent complètement ».

En 1848 (p. 192), H. MILNE EDWARDS fait connaître un autre genre, *Bellia*, pour *B. picta*, de la côte du Pérou, caractérisé par des antennes internes bien développées, non repliées, sans trace de fossettes antennulaires, et par des antennes externes rudimentaires, réduites à leur seul article basilaire. H. MILNE EDWARDS relève alors la confusion faite lors de la description de *Corystoides chilensis* : les longs appendices frontaux que LUCAS avait assimilés aux antennes externes représentent en réalité les antennes internes ; et ce sont alors les antennes externes qui manquent. Cette conformation rapproche donc *Bellia* de *Corystoides*. La rencontre chez les deux genres de ces anomalies, ainsi que de certaines

1. Pour les dates de publication des diverses parties du « Voyage dans l'Amérique méridionale » d'A. D'ORBIGNY, voir SHERBORN et GRIFFIN, *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10^e sér., vol. 13, 1934, n^o 73, p. 130-134.

Les dates de la partie **Crustacés** sont les suivantes :

Texte : p. 1-8	Livr. 69 1843	Planches 2, 10	Livr. 68 184-
Texte : p. 9-16	Livr. 71 1843	Planches 5, 7, 11	Livr. 69 1843
Texte : p. 17-24	Livr. 72 1844	Planche 8 bis	Livr. 71 1843
Texte : p. 25-32	Livr. 73 1844	Planche 8	Livr. 72 1844
Texte : p. 33-39	Livr. 74 1844	Planche 7 bis	Livr. 73 1844
		Planche 7	Livr. 74 1844
Planches 1, 3	Livr. 62 1842	Planches 14-16	Livr. 75 1844
Planches 4, 6, 13	Livr. 67 184-	Planche 17	Livr. 77 1844
(pas de mention de planche 12).			

Nous remarquons que la planche 7 est citée deux fois ; peut-être est-ce une erreur et, une des deux fois, devrait-on lire planche 9, planche qui existe effectivement dans l'ouvrage mais n'est pas citée.

2. On attribue généralement aux deux naturalistes, H. MILNE EDWARDS et H. LUCAS, indiqués en tête comme auteurs de la partie « Crustacés », la paternité de tous les genres et espèces carcinologiques décrits dans le « Voyage dans l'Amérique méridionale ». C'est ainsi que, dans la liste officielle des noms génériques en Zoologie éditée par HEMMING en 1958, *Acanthocyclus* et *Corystoides* sont déclarés comme appartenant à H. MILNE EDWARDS et LUCAS. Pourtant, à la page 17 de l'ouvrage, une note infrapaginale signée de H. MILNE EDWARDS nous fait savoir que, au-delà de cette page, les Crustacés décrits n'appartiennent qu'à LUCAS, MILNE EDWARDS ne collaborant plus au reste de l'ouvrage, c'est-à-dire, en fait, à sa majeure partie. Les genres *Acanthocyclus* et *Corystoides*, respectivement décrits p. 29 et p. 31, ne doivent donc porter que le nom de LUCAS.

« particularités d'organisation », motive « l'établissement d'une petite tribu particulière qui renfermerait ces Crustacés [Corystoïdes] aussi bien que les Bellies, et qui prendrait place entre les Corystiens et les Anomoures ». Aucune allusion n'est faite au genre *Acanthocyclus* Lucas.

DANA (1851c, p. 121, 122, 131 ; 1852c, p. 144, 145, 146, 294), dans sa grande division des Cancroïdeia (ou Crustacea Cyclometopa), crée pour les genres *Acanthocyclus* et *Corystoïdes* la légion des Cyclinea ou Cancroïdeia Corystidica. Ce groupe, caractérisé par des antennes externes obsolètes et par un petit nombre de branchies, est placé à la base des Cancroïdeia, pas très loin du niveau des Corystoïdeia, et comprend une unique famille, les Acanthocyclidae. Mais, en ce qui concerne *Bellia*, DANA (1852c, p. 399, 400, 402, 403) va pousser à l'extrême l'opinion de H. MILNE EDWARDS : *Bellia* ne serait pas un Brachyoure mais un Anomoure, notamment en raison des antennules complètement libres. DANA établit donc la sous-tribu des Bellidae ou Anomoura Cancridica et il lui adjoint finalement le genre *Corystoïdes*, tenu, dans d'autres chapitres des mêmes ouvrages, pour un Brachyoure et rapproché d'*Acanthocyclus*. *Bellia* et *Corystoïdes* constituent la famille des Bellidae et réunissent — écrit DANA (1852c, p. 399) — des caractères brachyouriens, anomouriens et macrouriens. Cette phrase nous explique les hésitations et les contradictions de l'auteur américain. Dans la classification de 1853 du même carcinologue, *Acanthocyclus* est classé seul parmi les Crabes typiques et constitue les Cyclinea, tandis que *Bellia* et *Corystoïdes*, groupés en Bellidae, sont détachés des Brachyoures et incorporés aux Anomoures.

C'est STRAHL (1862a, p. 713-717 ; 1862c, p. 1009) qui reconnaîtra nettement chez les trois genres, *Acanthocyclus*, *Corystoïdes* et *Bellia*, la présence des mêmes caractères essentiels : antennes internes développées et étendues en avant, antennes externes absentes ou presque réduites à leur article basilaire, ce dernier étant soudé à l'épistome et à la région ptérygostomienne. Dans sa classification basée sur les caractéristiques des antennes, STRAHL propose pour ce petit groupe naturel le nom de *Brachyura orbata*. Ainsi, il éloigne les trois genres sud-américains de tous les autres Crabes, mais il les tient néanmoins pour de vrais Brachyoures, écartant définitivement l'hypothèse de leur appartenance aux Anomoures.

Les idées de STRAHL ne furent pas adoptées immédiatement. Ne reconnaissant pas le genre *Acanthocyclus*, HELLER (1862b, p. 522) décrit du Chili un genre nouveau, *Plagusetes*, qu'il attribue aux Catométopes ; cependant, un peu plus tard (1865, p. 70), il semble rattacher *Acanthocyclus* aux Oxystomata. TARGIONI TOZZETTI (1877, p. 95) reprend l'appellation de Cyclinea, créée par DANA. MIERS (1886, p. 208, 209) adm et la parenté d'*Acanthocyclus* et de *Bellia* tout en conservant la dénomination de Cyclinea. Quant à RATHBUN (1898b, p. 597), elle utilisera le nom familial d'Acanthocyclidae, également établi par DANA.

ALCOCK (1899, p. 5, 96) place *Acanthocyclus* parmi ses Cyclometopa ou Cancroïdeia, dans la famille des Cancridae, où il distingue la sous-famille des Acanthocyclinae, à la suite des Atelecyclinae ; en revanche (p. 5, 103), il réunit *Bellia* et *Corystoïdes* à la famille des Corystidae. RATHBUN (1910c, p. 576, 581) dissocie également *Bellia* et *Corystoïdes*, rattachés aux Corystidae, d'*Acanthocyclus*, type des Acanthocyclinae.

BORRADAILE (1903, p. 427, 429 ; 1907, p. 468, 484), retenant l'appellation d'Acanthocyclinae, en fait une sous-famille des Atelecyclidae (point de vue qui a prévalu jusqu'à présent) mais, encore influencé par les observations erronées des premiers auteurs, il caractérise cette sous-famille par l'absence de flagelle antennaire. Chez STEBBING (1914a, p. 344), un rang de famille, soit Acanthocyclidae, est dévolu à ce groupement.

Ce sont A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1923, p. 307-309) qui rendront vraiment justice à STRAHL : ils reconnaissent les liens de parenté indubitables qui unissent *Acanthocyclus*, *Corystoïdes* et *Bellia*, et en font une tribu spéciale de la famille des Corystidés, les Bellinae, à côté des Corystinae et des Atelecyclinae. BOUVIER (1942, p. 33-37, 48) reviendra lui aussi à la terminologie première, à celle basée sur *Bellia*, qui a priorité sur celle édifiée à partir d'*Acanthocyclus*. Les Bellidae constituent l'une des cinq familles composant la grande tribu des Corystoïdeia et, selon cet auteur, sont incontestablement issus des Corystiens.

RATHBUN (1930, p. 170-176) adopte finalement aussi le groupement tripartite délimité par STRAHL, mais, suivant plutôt BORRADAILE, préfère le nom d'Acanthocyclinae pour cette sous-famille des Atelecyclidae.

Dans la classification de BALSS (1957, p. 1635, 1636), comme chez BORRADAILE (*loc. cit.*), les Acanthocyclinae sont, aux côtés des Atelecyclinae et des Thiinae, une sous-famille des Atelecyclidae. Ce point de vue sera adopté par les auteurs récents, tels que BOSCHI dans divers travaux (1964, p. 67 ; 1966, p. 453) et GARTH (1957, p. 41-47).

Ce sont les stades larvaires qui, tout récemment, ont montré la nature tout à fait particulière de ce type de Crabes.

Rendant compte du développement larvaire de *Corystoides chilensis*, lequel présente un assemblage de caractéristiques singulières le distinguant des autres Crabes et, en tout premier lieu, des genres *Erimacrus* et *Telmessus*, BOSCHI et SCELZO (1970, p. 113-124) souhaitent que la place du genre *Corystoides* parmi les Brachyrhynques soit remise en question. Les caractères des larves et de la mégalope d'*Acanthocyclus gayi*, étudiés par FAGETTI et CAMPODÓNICO (1970, p. 63-78, fig. 1-8), apparaissent également comme fort originaux et, selon les auteurs, ne rappellent que ceux d'un genre néo-zélandais, *Heterozius* A. Milne Edwards (cf. WEAR, 1968).

Or, dans la classification de BALSS (1957) citée plus haut, le groupement jusqu'alors tripartite composé d'*Acanthocyclus*, *Corystoides* et *Bellia* a accueilli un quatrième genre, ce même *Heterozius* A. Milne Edwards.

Le genre *Heterozius* a été établi par A. MILNE EDWARDS en 1867 (1867b, p. 275) pour *H. rotundifrons* (p. 275, 276), originaire de Nouvelle-Zélande (la mention Nouvelle-Calédonie est une erreur d'impression, cf. FILHOL, 1885b, p. 373).

Les premiers carcinologistes s'accordent pour traiter *Heterozius* parmi les Xanthidae. C'est BALSS (1930, p. 203, fig. 5, 6) qui, le premier, semble s'interroger sur les affinités réelles de ce genre, monospécifique et endémique. Selon cet auteur, *Heterozius* et le genre voisin sud-américain, *Homalaspis* A. Milne Edwards, occuperaient une place primitive parmi les Xanthidae et par là-même se rattacheraient à *Acanthocyclus*, donc aux Corystidae. En 1957 (p. 1636), BALSS va plus loin dans son idée et rattache *Heterozius* à la famille des Atelecyclidae, sous-famille des Acanthocyclinae, tandis qu'il conserve *Homalaspis* parmi les Xanthinae (*ibid.*, p. 1648). Entre-temps, RICHARDSON (1949a, p. 32)¹ avait déplacé *Heterozius* dans les Cancridae, pour le replacer ensuite (1949b, p. 130)¹ dans les Xanthinae. Les auteurs actuels tiennent *Heterozius* pour un Xanthidae : c'est parmi ceux-ci qu'*H. rotundifrons* figure dans les ouvrages faunistiques néo-zélandais (cf. DELL, 1963a, p. 47 ; BENNETT, 1964, p. 66), ainsi que dans l'intéressant article sur le développement larvaire publié par WEAR (1968, p. 294, 297-307, 327, 328, fig. 1-25). Néanmoins, WEAR discute longuement du statut d'*Heterozius* : l'originalité de ses caractères larvaires l'éloigne aussi bien des Atelecyclidae et des Corystidae que des Cancridae et des Xanthidae. *Heterozius* apparaît comme « the monotype of a separate and specialised brachyrhynchous family with uncertain relationships » (*ibid.*, p. 328).

En ce qui concerne les caractères morphologiques de *Bellia*, *Corystoides* et *Acanthocyclus*, ainsi que leurs relations avec les membres de la tribu des Corystoidea, le travail essentiel demeure celui de BOUVIER (1942).

Genre *Bellia* H. Milne Edwards, 1848

Bellia H. Milne Edwards, 1848, p. 192 ; Dana, 1852c, p. 403 ; 1853, p. 1428, 1548, 1560 ; Strahl, 1862a, p. 714-717 ; A. Milne Edwards et Bouvier, 1923, p. 308 ; cf. Bouvier, 1940, p. 215, 216 ; 1942, p. 33-37 ; Hemming, 1958, p. 13.

ESPÈCE TYPE. — *Bellia picta* H. Milne Edwards, 1848, par monotypie (cf. RATHBUN, 1922b, p. 26 ; HEMMING, 1958, p. 13).

1. Ouvrages non consultés. Ces indications figurent dans BENNETT, 1964.

ESPÈCE INCLUSE. — *Bellia picta* H. Milne Edwards, 1848.

***Bellia picta* H. Milne Edwards, 1848**

(Fig. 2 A, 5 A, B, 6 A-D, 7 B, 8 A, 9 B, 10 B, 11 A, 12 A-C, 13 A-C ; pl. 1 fig. 3)

Bellia picta H. Milne Edwards, 1848, p. 192 ; Cunningham, 1871, p. 494 ; Rathbun, 1898b, p. 599 ; 1910c, p. 576 ; 1930, p. 175, pl. 79 ; Porter, 1918, p. 52 ; 1931, p. 74-75, fig. 11 ; 1936a, p. 252, pl. 17 ; 1936b, p. 152 ; 1936c, p. 338 ; 1940a, p. 145 ; 1940b, p. 311 ; 1941, p. 459 ; cf. A. Milne Edwards et Bouvier, 1923, p. 308 ; Bouvier, 1942, p. 33-37, fig. 16 ; Garth, 1957, p. 47 ; del Solar, Blancas et Mayta, 1970, p. 26 ; Chirichigno, 1970, p. 45, fig. 105a.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

Holotype ♂ 50,5 × 45,5 mm, Pérou, baie de Saint-Nicolas, M. WEDDELL coll. (MP-B1, spécimen régénéré de l'ancienne collection sèche).

Se trouve également dans la collection sèche du Muséum à Paris une femelle ovigère de 39,5 × 36 mm étiquetée « *Bellia picta* Edw., Rio de Janeiro, M. ΕΥΔΟΥΧ » (MP-B2098S). Il s'agit vraisemblablement d'une erreur de localité, *B. picta* n'ayant jamais été signalée sur la côte atlantique. Ce spécimen est incontestablement une *Bellia* : en comparaison du spécimen mâle holotype, les dents antéro-latérales sont plus émoussées, l'avancée ptérygostomienne est moins saillante et plus faiblement granuleuse.

A signaler encore deux petites *Bellia*, ♀ de 25 × 22 mm et 29 × 25,4 mm, accompagnées de l'étiquette « Tahiti, de BEAUSACQ 1900 » (MP-B2), certainement là encore localité erronée.

REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES ET ÉCOLOGIQUES.

Le genre *Bellia* H. Milne Edwards est seulement connu par son espèce type, *B. picta* H. Milne Edwards, qui habite la côte pacifique sud-américaine, au Pérou et au Chili jusqu'à Lota.

Dès sa description, *Bellia*, en raison de son faciès et de certains traits, a été rapproché des *Corystiens*.

Ne disposant que d'un unique spécimen sec de *Bellia picta*, le type, BOUVIER (1942, p. 36) est réduit aux seules hypothèses et s'interroge sur *Bellia* et *Corystoides* : « sont-ils fouisseurs et filtreurs, comme les *Corystiens* ? ». C'est par analogie avec *Corystoides*, supposé fouisseur par BOHN (1901, p. 216, 217), que BOUVIER voit en *Bellia* un Crabe fouisseur et filtreur ; il admet même chez *Bellia* un appareil filtrant « plus parfait et plus complexe » que chez *Corystoides*.

La littérature carcinologique manque singulièrement de renseignements sur l'écologie et le comportement de cette espèce. Les données sur les captures chiliennes ou péruviennes ne s'accompagnent d'aucune mention précise ; GARTH (1957, p. 47) indique seulement « shore ».

Crabe fouisseur et parfaitement outillé pour cela, *Bellia* l'est certainement ; peut-être faut-il voir chez lui une tendance vers la natation ainsi que l'indique la morphologie des p5 (fig. 5 B).

Genre *Corystoides* Lucas, 1844¹

Corystoides Lucas, 1844, p. 31 ; Nicolet in Gay, 1849, p. 178 ; Dana, 1851c, p. 121, 131 ; 1852c, p. 403 ; 1853, p. 1428, 1548 ; Strahl, 1862a, p. 713-717 ; A. Milne Edwards, 1880, p. 20 ; Bohn, 1901, p. 216 ; A. Milne Edwards et Bouvier, 1923, p. 307 ; Rathbun, 1930, p. 173 ; Bouvier, 1940, p. 216 ; 1942, p. 33-37 ; Hemming, 1958, p. 14.

1. Voir la note 2 au début de l'historique concernant les *Belliidae*.

ESPÈCE TYPE. — *Corystoides chilensis* Lucas, 1844, par monotypie (cf. RATHBUN, 1922b, p. 26 ; HEMMING, 1958, p. 14).

ESPÈCES INCLUSES.

Corystoides chilensis Lucas, 1844

Corystoides abbreviatus ? A. Milne Edwards, 1880 (pour sa validité, cf. *infra*)

REMARQUES.

Le genre *Corystoides* Lucas est actuellement considéré comme ne renfermant qu'une seule espèce, l'espèce type *C. chilensis* Lucas, 1844, décrite des eaux chiliennes du Pacifique. L'autre espèce distinguée dans le genre, *C. abbreviatus* A. Milne Edwards, 1880, originaire de l'Uruguay, a été mise en synonymie avec *C. chilensis* par RATHBUN (1930, p. 174). GARTH (1957, p. 47) a bien fait remarquer que c'est en l'absence de spécimens chiliens que RATHBUN a réuni sous le nom prioritaire de *chilensis* les représentants atlantique (*abbreviatus*) et pacifique (*chilensis*). A noter que, si A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1923, p. 309, pl. 2, fig. 7, pl. 4, fig. 6, pl. 5, fig. 1) distinguent les deux espèces, BOUVIER en 1942 (p. 35, fig. 17) adopte le point de vue de RATHBUN et identifie *abbreviatus* à *chilensis*.

Nous avons sous les yeux le même matériel que celui examiné par A. MILNE EDWARDS et BOUVIER en 1923, à savoir trois spécimens types (collection sèche, 2 ♂ et 1 ♀) de *C. chilensis* provenant de la côte de Valparaiso au Chili (cf. pl. 1, fig. 1), ainsi que les exemplaires recueillis par l'expédition du « Hassler » dans le Rio de la Plata au large de Montevideo et ayant servi à la description de *C. abbreviatus* (spécimens « typiques » et cotypes) (cf. pl. 1, fig. 2, 3). Ce matériel n'est pas suffisant pour une étude comparative et, par ailleurs, les exemplaires de *chilensis* sont secs, ce qui gêne l'examen.

Hormis les proportions de la carapace, la courbure du bord de celle-ci et la forme des dents antéro-latérales, caractères susceptibles de variations et plus ou moins corrélatifs, il semble qu'il n'y ait pratiquement pas de traits permettant de séparer les deux espèces. Mais, comme les deux auteurs précédemment cités, nous préférons laisser *abbreviatus* séparé de *chilensis*, sans exclure la possibilité qu'il s'agisse de la même espèce sur les deux rives méridionales du continent sud-américain.

La distinction du genre en deux espèces, si elle est fondée sur la distribution géographique, amène à la synonymie figurant ci-après. Le *Corystoides* de Patagonie mentionné par RATHBUN (1930, p. 175) et ceux d'Argentine signalés par BOSCHI (1964, p. 67, pl. 3, fig. k, l, pl. 6, fig. 1) sont à rapporter à *abbreviatus* et non à *chilensis*. Les pléopodes sexuels 1 et 2 figurés par BOSCHI (*ibid.*, pl. 3, fig. k, l) ont les mêmes caractères que ceux figurés ici pour l'un des syntypes mâles de *C. abbreviatus* (fig. 13 D, E).

Corystoides chilensis Lucas, 1844

(Pl. 1, fig. 1)

Corystoides chilensis Lucas, 1844, p. 32 ; atlas, pl. 16, fig. 1 ; Nicolet *in* Gay, 1849, p. 179 ; Rathbun, 1910c, p. 577 ; Porter, 1918, p. 52 ; cf. Rathbun, 1930, p. 174 ; Porter, 1936b, p. 152 ; 1936c, p. 338 ; Garth, 1957, p. 46.

nec *Corystoides chilensis*, Rathbun, 1930, pl. 78 = *C. abbreviatus* A. Milne Edwards (cf. *infra*).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

2 syntypes ♂ 18,2 × 16,3 mm et 18,1 × 16 mm, Chili (MP-B2099S).

1 syntype ♀ 12,7 × 14,4 mm, Chili (MP-B2100S).

Corystoides abbreviatus ? A. Milne Edwards, 1880

(Fig. 5 H, I, 7 A, 8 B, 9 A, 10 A, 11 B, 12 D, 13 D-F ; pl. 1, fig. 2, 3)

Corystoides abbreviatus A. Milne Edwards, 1880, p. 20 ; Bohn, 1901, p. 216, fig. 86 ; A. Milne Edwards et Bouvier, 1923, p. 309, pl. 2, fig. 7, pl. 4, fig. 6, pl. 5, fig. 1.*Corystoides chilensis*, Rathbun, 1930, p. 174, pl. 78 ; Bouvier, 1942, p. 33-37, fig. 17 ; Boschi, 1964, p. 67, pl. 3, fig. k, l, pl. 6, fig. 1 ; 1966, p. 453 ; Boschi et Scelzo, 1970, p. 113-124, fig. 1, pl. 1-6.**MATÉRIEL EXAMINÉ.**

3 syntypes ♂ (dont celui de 20 × 18 mm mesuré et cité par A. MILNE EDWARDS, 1880, p. 20 ; cf. aussi les remarques d'A. MILNE EDWARDS et BOUVIER, 1923, p. 309), 2 syntypes ♀, 7 syntypes juv., Montevideo, « Hassler » (Agassiz) 1-99, 7 brasses (MP-B3).

1 cotype ♂ juv., Rio de la Plata, au large de Montevideo, « Hassler », 7 brasses (MP-B4).

1 cotype ♂ juv., dans le Rio de la Plata, Montevideo, 7 brasses (MP-B5).

REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES ET ÉCOLOGIQUES.

Comme nous l'avons vu plus haut, on a tendance aujourd'hui à considérer *Corystoides* comme un genre monospécifique présent aussi bien sur la côte pacifique du continent sud-américain, à savoir au Chili (de Valparaiso à Talcahuano), que sur la côte atlantique, à savoir en Uruguay et en Argentine, mais ne se répandant pas au sud de ces régions. Il y aurait donc un hiatus important dans sa distribution. BOSCHI (1964, p. 68), par exemple, fait remarquer que *Corystoides* n'est pas représenté dans un grand secteur de la Patagonie. C'est pourquoi, peut-être, vaut-il mieux envisager deux espèces distinctes, isolées, le nom de *chilensis* devant être réservé à la forme localisée au Chili.

Il n'y a guère d'observations sur les habitudes du genre *Corystoides*. Nous n'avons aucune précision en ce qui concerne son habitat au Chili. A. MILNE EDWARDS (1880, p. 20) signale simplement une capture à 13 m de profondeur pour le *Corystoides abbreviatus* pêché dans le Rio de la Plata. Si BOHN (1901, p. 216, 217) considère ce Crabe comme « profondément adapté à la vie fousseuse », c'est parce que les spécimens de Montevideo examinés par lui étaient « recouverts en partie d'une boue grisâtre » et parce qu'y sont reconnaissables des structures comparables à celles des *Corystes*, fousseurs incontestables.

Les habitudes fousseuses des *Corystoides* sont en effet confirmées par BOSCHI et SCELZO (1970, p. 114) : les *Corystoides* argentins de Mar del Plata, récoltés à des profondeurs variables entre 2 et 10 m, vivent « complètement enfoncés dans le sable, ne se découvrant que pour se nourrir ».

Genre *Acanthocyclus* Lucas, 1844¹*Acanthocyclus* Lucas, 1844, p. 29 ; Nicolet in Gay, 1849, p. 175 ; Dana, 1851c, p. 121, 131 ; 1852c, p. 49, note ; 1853, p. 1548, 1560 ; Strahl, 1862a, p. 713-717 ; Lenz, 1902, p. 752 ; Rathbun, 1898b, p. 597 ; 1930, p. 171 ; Bouvier, 1942, p. 33-37 ; Hemming, 1958, p. 12.*Plagusetes* Heller, 1862b, p. 562.

ESPÈCE TYPE. — *Acanthocyclus gayi* Lucas, 1844, par monotypie (cf. RATHBUN, 1922b, p. 25 ; HEMMING, 1958, p. 12).

1. Voir la note 2 au début de l'historique concernant les Belliidae.

ESPÈCES INCLUSES.

Acanthocyclus gayi Lucas, 1844*Acanthocyclus albatrossis* Rathbun, 1898*Acanthocyclus hassleri* Rathbun, 1898*Acanthocyclus gayi* Lucas, 1844

(Fig. 3 A, 5 C, D, 11 F, 14 A, G, H; pl. 1, fig. 7)

Acanthocyclus gayi Lucas, 1844, p. 30, pl. 15, fig. 1; Rathbun, 1910c, p. 581; Doflein et Balss, 1912, p. 38.
 ? *Acanthocyclus Gay* [sic], Cano, 1888, p. 163, 175 : Porto Bueno; 1889a, p. 91, 98; 1889b, p. 223 (cit.).

Pour la synonymie complète, cf. RATHBUN, 1930, p. 171, pl. 75, pl. 76, fig. 4.

Bouvier, 1942, p. 35, fig. 18; Garth, 1957, p. 41; Garth, Haig et Yaldwyn, 1967, p. 180; del Solar, Blancas et Mayta, 1970, p. 26; Chirichigno, 1970, p. 45, fig. 104; Fagetti et Campodónico, 1970, p. 63-78, fig. 1-8 (dév. larvaire).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

2 syntypes secs, 1 ♂ 14,5 × 17 mm et 1 ♀ 19,5 × 21 mm, Chili, M. d'ORBIGNY (MP-B2089S:1, 2089S:2). Le spécimen ♀ est choisi comme lectotype d'*Acanthocyclus gayi*. Un troisième spécimen, 1 ♀, du même échantillon est *A. hassleri*.

1 syntype ♀, Chili, M. d'ORBIGNY (MP-B2094S:1). Un deuxième spécimen, 1 ♀, du même échantillon est *A. hassleri*.

1 syntype ♂, Chili, M. GAY (MP-B2092S).

1 ♂, det. *A. gayi*, Chili (MP-B2093S).

1 ♂ 15,5 × 17 mm, 1 ♀, det. *A. gayi*, Chili (MP-B2096S); le spécimen ♂ est régénéré et devient MP-B6.

1 ♀, BOUVIER det. *A. albatrossis* (= *A. gayi* Strahl), côte pacifique de l'Amérique du Sud (MP-B2088S).

2 ♂ 19,8 × 20 mm, 19 × 19,4 mm, det. *A. albatrossis* Rathbun = *A. gayi* Strahl non Edw. et Lucas, Chili, C. E. PORTER 1911 (MP-B14:1-2). Quatre autres spécimens du même échantillon sont *A. hassleri* (MP-B14:3-6).

REMARQUES SUR LE MATÉRIEL TYPE d'*Acanthocyclus gayi* Lucas

Dans la collection sèche du Muséum national d'Histoire naturelle figurent un certain nombre d'*Acanthocyclus* déterminés *A. gayi*. On peut considérer que les spécimens étiquetés « Chili, M. d'ORBIGNY » ou « Chili, M. GAY » représentent le matériel type d'*Acanthocyclus gayi* Lucas, 1844, récolté au cours du « Voyage dans l'Amérique méridionale ». D'autres spécimens portent la mention « Talcahuano, Zélée »; d'autres encore, seulement « Chili ». Or, l'examen de tous ces Crabes a montré que sous le nom de *gayi* figuraient non seulement le vrai *gayi* mais aussi *albatrossis* et *hassleri*. Plusieurs échantillons comportent même l'une et l'autre espèce. Les spécimens qui constituent en fait les types d'*Acanthocyclus gayi* n'appartiennent pas tous à *gayi*, si bien figuré par LUCAS (atlas, pl. 15, fig. 1-1 f) : ce matériel typique comprend de vrais *gayi* et aussi *hassleri*. Nous choisissons donc un lectotype pour *A. gayi* : un spécimen ♀ sec de 19,5 × 21 mm, qui est certainement celui figuré grandeur nature par le « jeune collaborateur » de H. MILNE EDWARDS — c'est ainsi que ce dernier désigne LUCAS dans une note de la page 17 des Crustacés de l'Amérique méridionale — et dont les mesures indiquées correspondent parfaitement.

***Acanthocyclus albatrossis* Rathbun, 1898**

(Fig. 3 B, 5 F, G, 6 G-I, 7 C, 8 C, 9 C, 10 C, 11 E, 12 F, 14 E-F; pl. 1, fig. 5, 8)

Acanthocyclus albatrossis Rathbun, 1898b, p. 599; 1910c, p. 581; Bouvier, 1942, p. 35; Garth, Haig et Yaldwyn, 1967, p. 181.

Pour la synonymie complète, cf. RATHBUN, 1930, p. 172, pl. 76, fig. 2, 3, 5, 6, pl. 77; GARTH, 1957, p. 42.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

1 cotype ♀ 18 × 21 mm, Patagonie, Port Otway, « Albatross », U.S.N. Mus. 1900 (MP-B7).

Nombreux spécimens ♂ et ♀, det. *A. albatrossis* (= *A. gayi* Strahl non Edw. et Lucas), Chili, Valparaiso, C. E. PORTER 1911 (MP-B8).Spéc. en mauvais état, det. *A. gayi*, Chili, Lota, Amiral SERRES 1602-77 (MP-B9).

1 ♂, BOUVIER det., environs de Valparaiso, Curaumilla, C. E. PORTER coll. mars 1905 (MP-B10).

2 ♂, det. *A. gayi*, Talcahuano, « Zélée » (MP-B2090S).2 ♂, det. *A. gayi*, Talcahuano, « Zélée » (MP-B2091S).1 ♂, det. *A. gayi*, Talcahuano, « Zélée » (MP-B2095S:2); cf. sous *A. hassleri*.***Acanthocyclus hassleri* Rathbun, 1898**

(Fig. 3 C, 5 E, 6 E, F, 11 D, 14 B-D; pl. 1, fig. 9)

Acanthocyclus hassleri Rathbun, 1898b, p. 599, pl. 43, fig. 1; Lenz, 1902, p. 754; Nobili, 1901c, p. 8; 1902, p. 235; Rathbun, 1910c, p. 581; 1930, p. 173, fig. 28, pl. 76, fig. 1; Garth, 1957, p. 45; Chirichigno, 1970, p. 45.**MATÉRIEL EXAMINÉ.**1 ♀, H. MILNE EDWARDS et LUCAS det. *A. gayi*, Chili, M. d'ORBIGNY (MP-B2089S:3). A l'origine, l'un des syntypes d'*Acanthocyclus gayi*; les deux autres spécimens, 2089S:1 et 2089S:2, sont bien *A. gayi*; cf. sous *A. gayi*.1 ♀ 17 × 20 mm, H. MILNE EDWARDS et LUCAS det. *A. gayi*, Chili, M. d'ORBIGNY (MP-B2094S:2). Cf. sous *A. gayi*.1 ♂, det. *A. gayi*, Talcahuano, « Zélée » (MP-B2095S:1). Un autre spécimen du même échantillon est *A. albatrossis* (MP-B2095S:2).2 ♂ 27 × 30 mm, 24 × 27 mm, det. *A. albatrossis* Rathbun (= *A. gayi* H. Milne Edwards et Lucas), Callao, M. GAUDICHAUD (MP-B2087S); le spécimen de 24 × 27 mm est régénéré et devient MP-B11.1 ♂, det. *Acanthocyclus albatrossis*, Chili, Prov. de Valparaiso, Curaumilla, C. E. PORTER 1909 (MP-B12).4 ♀ (la plus grande mesure 31 × 34 mm), det. *A. albatrossis* Rathbun = *A. gayi* Strahl non Edw. et Lucas, Chili, C. E. PORTER 1911 (MP-B14:3-6). Deux autres spécimens du même échantillon sont *A. gayi* (MP-B14:1-2).**REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES ET ÉCOLOGIQUES SUR LE GENRE *Acanthocyclus***

La séparation du genre *Acanthocyclus* en *gayi*, *albatrossis* et *hassleri* est l'œuvre de RATHBUN (1898b, p. 597-599; 1930, p. 171-173), qui fournit un tableau des caractères permettant de différencier les trois espèces. GARTH (1957, p. 41-46), qui a examiné un important matériel d'*Acanthocyclus*, reconnaît également les trois espèces; il fait remarquer que le caractère rapport longueur-largeur de la

carapace est sujet à variation chez *albatrossis* et chez *hassleri* et que le premier pléopode sexuel est apparemment le même chez ces dernières. Cela, joint au fait que *hassleri* remplace *albatrossis* au nord de Talcahuano (Chili), amène GARTH à envisager l'hypothèse selon laquelle *hassleri* pourrait être une sous-espèce géographique d'*albatrossis*.

Les trois espèces habitent les côtes sud-américaines, principalement le littoral pacifique.

Gayi est connu du Pérou jusqu'au sud du Chili et à l'île Chiloé.

Albatrossis est connu du Chili jusqu'à la Terre de Feu et aux îles Falkland.

Hassleri, primitivement connu seulement du Chili et mentionné à Panama, vient d'être récemment signalé en Équateur et au Pérou (CHIRICHIGNO, 1970, p. 45).

Les espèces cohabitent donc toutes trois au Chili et, parfois, se retrouvent à deux, *gayi-hassleri* ou bien *hassleri-albatrossis*, dans les mêmes localités : Valparaiso, Talcahuano, Saint-Vincent, Antofagasta. Il serait intéressant de voir comment se répartissent les populations.

Gayi et *hassleri* cohabitent à Montemar au Chili, d'après les données de GARTH (1957, p. 42, 43 ; cf. aussi FAGETTI et CAMPODÓNICO, 1970, p. 63). Ces deux espèces cohabitent également au Pérou.

Le simple examen des *Acanthocyclus* conservés au Muséum d'Histoire naturelle révèle la présence fréquente d'au moins deux espèces dans la même localité. En effet, un même échantillon contient souvent deux *Acanthocyclus* différents : ainsi, *gayi* et *hassleri* dans les échantillons chiliens (MP-B2089S, MP-B2094S et MP-B14). De même, il apparaît que *hassleri* et *albatrossis* cohabitent à Talcahuano (cf. l'échantillon MP-B2095S) et à Curaumilla. Confirmation de ces faits est apportée par GARTH (1957). Par ailleurs, l'ancien matériel du Muséum atteste la présence d'*A. hassleri* au Pérou, à Callao (où se trouve également *gayi*), alors que, jusqu'en 1970, on le connaissait uniquement du Chili. La mention d'*A. hassleri* au Pérou vient d'être faite par CHIRICHIGNO (1970, p. 45).

Le milieu de vie des *Acanthocyclus* n'est connu que depuis peu. GARTH (1957, p. 42) indique pour des *A. gayi* du Chili : « shore to 8 fms », à divers niveaux de la zone intertidale, dans des cuvettes aux côtés d'une Algue brune, ou parmi des « *Corallina* », ou sous la Moule *Hormomya granulata*. GARTH, HAIG et YALDWYN (1967, p. 180) signalent *A. gayi* à l'île Chiloé dans la zone à *Lessonia* ou, plus bas, dans la zone à *Durvillea*.

GARTH (1957, p. 42) rapporte pour *Acanthocyclus albatrossis* une localisation au niveau des basses mers, là où la récolte peut se faire à la main, avec, notamment dans une station, sa cohabitation avec des Balanidés. GARTH, HAIG et YALDWYN (1967, p. 181) signalent *A. albatrossis* dans la zone à *Iridea* et parmi des Moules dans la partie inférieure de la zone médiolittorale sur l'île Chiloé ; sous les pierres dans la zone médiolittorale ou dans des cuvettes rocheuses de la partie inférieure de la zone médiolittorale sur l'île Wellington (Puerto Edén) ; dans la zone médiolittorale sur l'île Bertrand.

Pour *Acanthocyclus hassleri*, GARTH (*ibid.*, p. 45) relate la présence d'une douzaine d'individus adultes sous une Moule du genre *Hormomya*, dans la même station chilienne et le même biotope qu'*A. gayi*, cité plus haut.

De ces données peu nombreuses mais précises, il ressort que les *Acanthocyclus* vivent à de très faibles profondeurs, dans la zone intertidale, surtout au niveau inférieur, associés à d'autres organismes animaux ou à des Algues. Il n'est nulle part mentionné qu'ils aient été trouvés enfouis dans le sable.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DIFFÉRENTIELS DES *Acanthocyclus*

La plus grande partie des *Acanthocyclus* que nous avons examinés étant à l'état sec, nous n'avons pu observer parfaitement certains caractères. Néanmoins, nous ajouterons quelques remarques à celles déjà formulées par RATHBUN (1930) et par GARTH (1957).

Une particularité d'*Acanthocyclus gayi* semble être la pilosité de la face dorsale de la carapace : « tomentosité longue, peu serrée, parmi laquelle sont des bouquets de poils placés çà et là » (LUCAS, 1844, p. 30). De telles touffes de soies ne paraissent exister ni chez *A. hassleri* ni chez *A. albatrossis* (chez *albatrossis* il y a des soies rares, parfois réunies en touffes peu denses). Chez *hassleri* et *albatrossis*, par ailleurs, la moitié antérieure de la carapace porte des punctuations, absentes chez *gayi*.

La pilosité des pattes ambulatoires distingue également *A. gayi* des deux espèces. Chez *A. hassleri* (fig. 5 E), les pattes ambulatoires 2 à 5 portent une épaisse frange de longues soies sur le bord supérieur du mérus, du carpe et du propode ; des touffes de soies placées en couronne cernent la base trapue du dactyle.

Chez *A. albatrossis* (fig. 5 F, G), le bord supérieur des articles de p2 à p5 est garni d'une épaisse frange de longues soies ; la base renflée du dactyle est tomenteuse et s'orne de quelques touffes de soies à la face inférieure.

Chez *A. gayi* (fig. 5 C, D), la pilosité (que nous observons malheureusement en grande partie sur des spécimens secs) est beaucoup plus fournie que chez les espèces précédentes : sur le mérus de p2 à p5, une épaisse frange de soies le long du bord supérieur ; sur le carpe de p2 à p5, une très épaisse frange le long du bord supérieur et une autre à mi-hauteur sur la face externe ; sur le propode de p2 à p5, une frange le long du bord supérieur et sur p2 et p3, en plus, une autre, surtout longue sur p2, à la face interne ; toujours sur le propode de p2 à p5, à mi-hauteur sur la face externe, une frange, ne s'étendant que dans le tiers proximal sur p2 et p3 et, au contraire, bien développée sur p4 et surtout sur p5.

L'armature du bord antéro-latéral rapproche *A. gayi* et *A. albatrossis*, et éloigne *A. hassleri* de ces dernières. Dans son tableau de discrimination des trois espèces, RATHBUN (1930, p. 171) note pour *A. gayi* « lateral teeth intermediate » et pour *A. albatrossis* « teeth prominent, acute ». Pour notre part, nous observons chez *A. gayi* — et notamment sur le matériel type — sept dents de taille équivalente, étroites et saillantes, tandis que chez *A. albatrossis* (cotype et autres spécimens) elles se présentent comme irrégulières, élargies à la base, plus basses et souvent émoussées. Chez *A. hassleri* (fig. 14 B, C), le faciès est fort différent : sur la carapace, globuleuse, les dents antéro-latérales apparaissent comme des lobes tronqués, plus ou moins allongés, constituant comme des petites plates-formes, surmontées d'un tomentum ; sur nos deux grands *hassleri* de Callao, les deux dernières dents sont presque réduites à un tubercule. A noter qu'*A. hassleri* atteint une grande taille : notre plus gros exemplaire, une ♀, mesure 31 × 34 mm (MP-B14).

Un autre caractère qui distingue les trois espèces est l'article basal antennaire. Chez *A. gayi* (fig. 3 A), il se présente comme un lobe arrondi, proéminent, venant tout d'une pièce coiffer largement, et en remontant par dessus, le bord frontal entre l'antennule et l'orbite, de sorte qu'il est bien

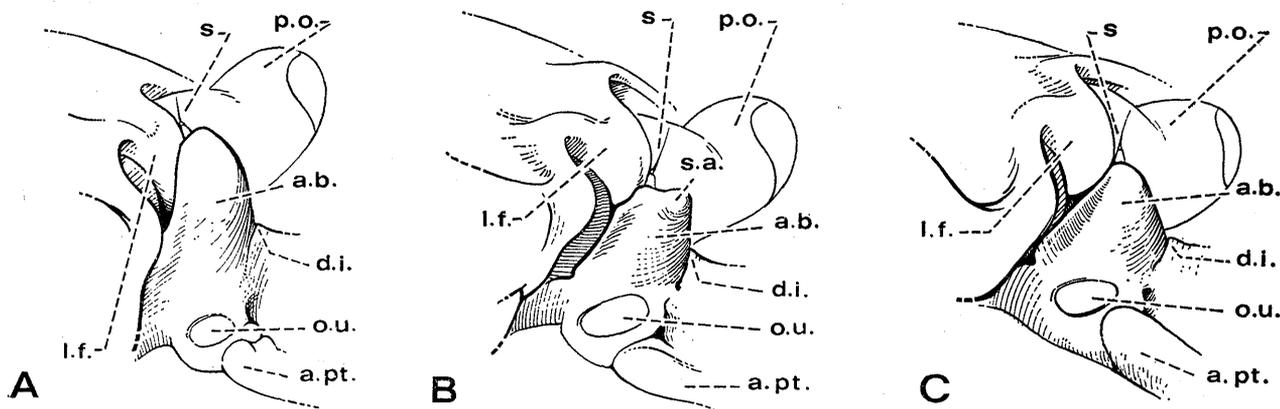


FIG. 3 A-C. — Antenne, profil interne, dans le genre *Acanthocyclus* Lucas.

A, *Acanthocyclus gayi* Lucas, syntype ♂ 14,5 × 17 mm, Chili (MP-B2089S:2) ; B, *A. albatrossis* Rathbun, ♂ 19 × 21 mm, Valparaiso (MP-B8) ; C, *A. hassleri* Rathbun, ♂ 24 × 27 mm, Callao (MP-B11, ex 2087S:2). (× 11).

a.b., article basal antennaire ; a.pt., avancée ptérygostomienne ; d.i., dent infraorbitaire interne ; l.f., lobe frontal externe ; o.u., opercule urinaire ; p.o., pédoncule oculaire ; s, soie terminale antennaire ; s.a., saillie sur l'article basal antennaire.

visible dans une vue dorsale du Crabe. Chez *A. albatrossis* (fig. 3 B), l'article basal antennaire remonte moins vers le front et porte un lobe assez saillant, situé nettement en arrière de la jonction de l'article basal avec le front. Chez *A. hassleri* (fig. 3 C), l'article basal s'avance peu, comme chez *albatrossis*, mais il est seulement un peu renflé, parfois à peine. A noter aussi une fossette antennulaire un peu moins étroite chez *A. albatrossis* que chez *A. gayi* et *A. hassleri*.

Un caractère différentiel, non remarqué semble-t-il, concerne les pattes ambulatoires. Chez *A. gayi* (fig. 5 C, D) et chez *A. hassleri* (fig. 5 E), elles sont courtes, trapues, et le dactyle forme un crochet épais à la base et fortement incurvé ; c'est chez *hassleri* que le dactyle est le plus épaissi à la base, tandis que, chez *gayi*, il est dans son ensemble plus long, plus effilé et se termine par un ongle relativement plus allongé et plus aigu. Les pattes ambulatoires sont plus allongées et plus grêles chez *A. albatrossis* (fig. 5 F, G) où, au surplus, le dactyle est, comparativement à *hassleri* et à *gayi*, plus allongé, plus étroit à la base et moins crochu.

L'abdomen mâle permet de bien distinguer *A. gayi* des deux autres espèces, surtout d'*A. albatrossis* (fig. 10 C). Chez *A. gayi* (fig. 14 A), l'abdomen paraît plus étroit dans son ensemble ; les 6^e et 7^e segments sont relativement beaucoup plus allongés, surtout le dernier qui, en outre, se rétrécit, notamment dans toute la moitié distale.

Chez les trois espèces d'*Acanthocyclus*, lorsque l'abdomen du mâle est rabattu, le sternite 8 est visible, en particulier au niveau de l'épisternite 7. Ainsi, chez le mâle d'*A. gayi* (fig. 11 F), une assez large portion du sternite 8 est découverte à ce niveau ; chez *A. hassleri*, cette partie visible du sternite 8 est plus faible ; chez *A. albatrossis* (fig. 11 E), c'est une étroite portion du sternite 8 qui apparaît entre l'abdomen replié et l'épisternite 7. Le sternite 8 est également visible entre le premier article abdominal et la coxa de p5 (fig. 11E, 11F).

En ce qui concerne les pléopodes sexuels mâles, nous constatons comme GARTH (1957, p. 45) que le pl1 est sensiblement le même chez *A. albatrossis* (fig. 14 E) et chez *A. hassleri* (fig. 14 D) : bien développé dans son ensemble, il s'incurve en même temps qu'il s'amincit progressivement dans tout le tiers distal ; sur le bord concave, des poils plumeux, notamment une série de poils bien plus longs en arrière de la partie distale effilée, qui, elle, est glabre ; une autre touffe de soies mais plus réduite, au même niveau, sur le bord convexe. Par contre, chez *gayi* (fig. 14 G), le pl1 ♂ n'est pas effilé : au-delà de la base un peu renflée, il conserve à peu près la même largeur jusqu'à l'apex, lequel est seulement un peu rétréci juste à la pointe ; par ailleurs, chez *gayi*, les deux franges de longues soies, l'une importante sur le côté concave, l'autre moins étendue sur le côté convexe, s'insèrent plus bas sur l'appendice ; en outre, toute la moitié distale, est parsemée de petits tubercules. Le pl2 n'est pas sensiblement différent chez les trois espèces d'*Acanthocyclus* (cf. fig. 14 F, H).

Genre *Heterozius* A. Milne Edwards, 1867

Heterozius A. Milne Edwards, 1867b, p. 275 ; Miers, 1876b, p. 15 ; Balss, 1930, p. 203 ; 1957, p. 1636 ; Richardson, 1949a, p. 32 ; 1949b, p. 130 ; Hemming, 1958, p. 16 ; Bennett, 1964, p. 66, 68 ; Wear, 1968, p. 294, 326-328 ; Dell, 1968b, p. 229, 235, 236, fig. 1.

ESPÈCE TYPE. — *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, 1867, par monotypie (cf. RATHBUN, 1922b, p. 27 ; HEMMING, 1958, p. 16).

ESPÈCE INCLUSE. — *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, 1867.

Heterozius rotundifrons A. Milne Edwards, 1867

(Fig. 5 J, K, 6 J-L, 7 D, 8 D, 9 D, 10 D, 11 C, 12 E, 13 G-I; pl. 1, fig. 6, 10)

Heterozius rotundifrons A. Milne Edwards, 1867b, p. 275; Miers, 1876b, p. 15; Hutton, 1882 (ouvrage non consulté); Filhol, 1885b, p. 372, pl. 44, fig. 6¹; Lenz, 1901, p. 459; McNeill, 1926a, p. 131 (note); Chilton et Bennett, 1929, p. 746; Balss, 1930, p. 203, 204, fig. 5, 6; Dell, 1960, p. 6; 1963a, p. 47; 1968b, p. 229, 230, 232, etc.; Bennett, 1964, p. 66, fig. 72, 131; Wear, 1968, p. 294, 297-307, 326, fig. 1-25.

MATÉRIEL EXAMINÉ².

2 ♂ 12 × 15,5 mm, 10 × 13 mm, 1 ♀ 13 × 18 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B3998S). [Nous considérons ces trois spécimens comme les syntypes d'*Heterozius rotundifrons*, et nous choisissons le spécimen ♀ comme lectotype car ses dimensions correspondent aux mesures (13 et 18 mm) mentionnées par A. MILNE EDWARDS lors de la description de l'espèce. Les deux autres spécimens sont des paralectotypes. La provenance : Nouvelle-Calédonie, mentionnée lors de la description originale d'*Heterozius rotundifrons*, résulterait d'une erreur d'impression selon FILHOL (1885b, p. 373) qui affirme l'origine néo-zélandaise de l'espèce].

- 1 ♂, Nouvelle-Zélande (MP-B3997S).
 - 1 ♂, 2 ♀, Nouvelle-Zélande (MP-B2101S).
 - 2 ♂, Nouvelle-Zélande, MM. QUOY et GAIMARD (MP-B4000S).
 - 2 ♀, Nouvelle-Zélande, MM. QUOY et GAIMARD, 1829 (MP-B4001S).
 - 1 ♀, Nouvelle-Zélande, MM. QUOY et GAIMARD (MP-B4002S).
 - 1 ♂, 1 ♀, Nouvelle-Zélande, MM. QUOY et GAIMARD (MP-B4003S).
 - 2 ♂, 1 ♀, Nouvelle-Zélande, détroit de Cook, H. FILHOL 1761-75, Auct. det. (MP-B2102S).
 - 1 ♂, 2 ♀, détroit de Cook, H. FILHOL 1769-1875, H. FILHOL det. (MP-B3999S).
 - 1 ♂, Nouvelle-Zélande, Dunedin, H. FILHOL 1769-1875, M. HUTTON, H. FILHOL det. *Megametope rotundifrons* Milne Edwards (MP-B2103S).
- Nombreux spécimens ♂ et ♀ (en alcool), Nouvelle-Zélande, détroit de Cook, H. FILHOL (MP-B13).

REMARQUES.

Heterozius rotundifrons A. Milne Edwards est le monotype d'un genre endémique² de Nouvelle-Zélande. L'espèce vit dans la zone intertidale parmi les rochers. BENNETT (1964, p. 66), d'après des notes manuscrites de CHILTON, indique que le Crabe se présente soit à moitié enfoui dans la vase, le corps étant vertical, soit caché entre les pierres. DELL (1963a, p. 47) rapporte que l'espèce est parfois trouvée sous les pierres mais que souvent « these crabs will also burrow into sandy or muddy crevices among rocks ». La carapace est du reste souvent habillée de vase. Les pattes thoraciques (fig. 5 J, K) d'*Heterozius rotundifrons* sont courtes et trapues, bien distinctes de celles caractérisant les genres *Bellia*, *Corystoides* et *Acanthocyclus*.

Comme nous l'avons vu dans l'historique des Belliidae, le genre *Heterozius* est encore aujourd'hui souvent considéré comme un Xanthidae, bien que BALSS (1930, p. 203; 1957, p. 1636), lui reconnaissant des traits corystiens, l'ait transféré dans les Atelecyclidae. La morphologie de l'adulte est

1. Dans son texte p. 372, FILHOL indique pour *Heterozius rotundifrons* : fig. 5-6; dans ses légendes : fig. 6 et 7, tandis que pour *Megametope rotundifrons* (H. Milne Edwards), dont le nom prête à confusion et qui doit bien être distingué d'*Heterozius rotundifrons*, il donne : pl. 44, fig. 3-5. En fait, si la figure 6 représente bien *Heterozius rotundifrons* le maxillipède figuré fig. 7 ne semble nullement appartenir à cette espèce; la pince de la figure 5, bien qu'imparfaitement ressemblante, est peut-être celle d'*Heterozius*.

2. DELL (1968b, p. 232) n'inclut pas *Heterozius rotundifrons* dans la faune des îles Chatham. L'espèce aurait pourtant été signalée aux îles Chatham par HUTTON (1882; ouvrage non consulté), cf. CHILTON et BENNETT, 1929, p. 746. Dans la collection MORTENSEN du Musée de Copenhague, dont le Dr T. WOLFF nous a confié l'étude, nous venons de trouver un spécimen femelle qui semble identifiable à *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards : l'étiquette porte « off Jolo, Philippines, 22-40 m, *Lithothamnion*, bottom, 17-3-1914, Th. MORTENSEN ». S'il ne s'agit pas d'une erreur d'étiquette, cette donnée de capture modifie totalement ce que l'on croit de la distribution géographique d'*Heterozius rotundifrons*.

fort particulière. Les caractères larvaires sont également originaux, ainsi que WEAR (1968) l'a bien souligné. D'après cet auteur, l'étude de ces caractères suggère qu'*Heterozius* est un Crabe spécialisé, une forme à part, sans liens apparents avec d'autres Brachyours.

Rappelons certaines particularités du développement larvaire d'*Heterozius rotundifrons* (cf. WEAR, 1968) :

1° Les œufs relativement plus gros que chez les Xanthidae et seulement deux stades zoé après le stade prézoé. On sait que ces deux caractères sont souvent liés. D'après WEAR, le développement larvaire abrégé serait en rapport avec l'aire d'habitation restreinte — zone intertidale — qu'occupent les *rotundifrons* adultes. La longueur de la vie libre au stade larvaire étant réduite, la dispersion est limitée et la population se maintient à l'intérieur d'une petite niche écologique.

2° La prézoé privée des aesthéasques habituels sur l'antennule, l'antenne et le telson. Cela pourrait être l'indice de relations phylogéniques avec les familles de Crabes brachyrhynques les plus différenciées, chez lesquelles ces processus manquent aussi. La réduction de la cuticule chez la prézoé peut être assimilée à cette même tendance qui se rencontre chez les familles les plus évoluées de Brachyrhynques — ce serait alors un signe de parenté — mais il se peut bien que ce caractère apparaisse comme un résultat du développement abrégé.

3° Des traits morphologiques particuliers caractérisant les stades zoé, par exemple l'antenne munie d'un très long prolongement spinuleux.

4° Une mégaloque hautement spécialisée, dotée de caractères différents de ceux de la plupart des mégaloques connues.

Rappelons que FAGETTI et CAMPODÓNICO (1970) ont rapproché les caractères larvaires d'*Acanthocyclus gayi* de ceux d'*Heterozius rotundifrons*. Chez *A. gayi*, le développement n'est pas abrégé (il y a quatre stades zoé plus la mégaloque) comme chez *H. rotundifrons*, et le telson de la mégaloque, qui porte deux lobules terminés chacun par une longue épine et par trois courtes épines plumeuses, serait — à la connaissance des auteurs chiliens — un cas unique parmi les Crabes. Un tel caractère ne se retrouve pas chez *Heterozius*. Mais la structure de l'antenne aux stades zoé et les caractères tout à fait spéciaux de la mégaloque d'*A. gayi* (antenne courte, réduite ; par contre, antennule développée, comme chez l'adulte ; absence d'uropodes ; seulement quatre paires de pléopodes) se rapprochent de ce qui existe chez *H. rotundifrons*.

PARTICULARITÉS ÉCOLOGIQUES ET ÉTHOLOGIQUES DES BELLIIDAE

Nous avons à notre disposition à peine plus de données écologiques et éthologiques sur les Belliidae que BOUVIER n'en possédait lors de son étude des Corystoidea (1942).

Rien n'est connu du comportement de *Bellia* par observation directe : ce sont le faciès et des traits « corystiens » qui font conclure à des habitudes fousseuses chez ce Crabe : cette conviction est renforcée par les analogies que présente *Bellia* avec *Corystoides*, son plus proche parent, genre placé par BOHN (1901, p. 216-218) parmi les Crabes à vie fousseuse exclusive. Et, en effet, BOSCHI et SCELZO (1970, p. 114) viennent de confirmer que les *Corystoides* vivent enfouis dans le sable.

En revanche, aucune des trois espèces d'*Acanthocyclus* n'a jamais été mentionnée comme fousseuse. Les renseignements écologiques apportés par GARTH (1957) et par GARTH et al. (1967) sur les Brachyours du Chili ne font nullement état d'individus enfouis. On peut penser que, s'il y a enfouissement, il n'est qu'occasionnel.

Quant à *Heterozius*, ce serait un Crabe sédentaire, pouvant demeurer partiellement dans le sable ou la vase mais le plus souvent logé sous les pierres : il n'est pas, et de loin, un fousseur exclusif.

Ainsi, il semble acquis que *Corystoides* et, avec lui, *Bellia* seraient des fousseurs par excellence, des animaux menant une vie endogée (peut-être cyclique ; chez *Bellia* se manifeste, semble-t-il, une tendance à la natation), qu'*Heterozius* serait tout au plus un fousseur passager, et qu'*Acanthocyclus* ne pratiquerait pas l'ensablement. Et, effectivement, tous les caractères morphologiques des deux premiers genres, *Corystoides* et *Bellia*, révèlent une parfaite adaptation à la vie fousseuse : par exemple, les pattes ambulatoires (fig. 5 A, B et 5 H, I) sont typiquement celles de Brachyours fousseurs. Ce sont également des Crabes filtreurs ainsi que l'indique la présence de cribles en tubes antennulaires et de crible prostomial. Les antennules de *Bellia* (fig. 7 B) et de *Corystoides* (fig. 7 A) sont très grandes, étendues en avant et forment un tube frangé de longues soies qui joue le même rôle de filtre que celui constitué par les antennes apposées dans le genre *Corystes*. Chez les Hippidea, Crustacés par excellence fousseurs, il existe un tel canal respiratoire antennulaire (cf. *infra*). Les soies qui garnissent toute la région fronto-buccale de *Corystoides* et de *Bellia* contribuent également à filtrer l'eau du courant inspiratoire avant son entrée dans l'antichambre respiratoire, à savoir la chambre prostomiale, bien développée chez ces deux genres.

Par contre, chez les deux autres genres, *Acanthocyclus* et *Heterozius*, ne se décèlent pas de traits provenant de l'adaptation au fouissage, et cribles antennulaires et cribles filtrants n'existent plus. Dans le genre *Acanthocyclus* (fig. 7 C), il y a bien une antennule libre, étendue en avant, mais elle est courte, glabre, et ne forme pas avec l'autre antennule, laquelle est, en outre, éloignée, un tube filtrant. Chez *Heterozius*, les antennules sont repliées sous le front. Dans aucun de ces deux genres, il n'y a de chambre prostomiale et les pattes thoraciques ne semblent pas spécialement outillées pour fouir le sable ou la vase.

RESPIRATION À COURANT D'EAU INVERSÉ CHEZ LES FOUSSEURS

Le mécanisme respiratoire des Brachyours qui s'enfouissent présente certaines particularités qui méritent d'être rappelées, au moins brièvement.

On sait que, chez les Crabes qui passent une partie de leur existence dans le sable, le système respiratoire est profondément modifié : le courant d'eau respiratoire est inversé pendant toute la durée de l'enfouissement, avec parfois l'intervention de quelques courtes poussées de flux normal (cf. GARSTANG, 1896 ; BOHN, 1901 ; ARUDPRAGASAM et NAYLOR, 1966).

Voici ce qui se passe chez *Corystes cassivelaunus* (Pennant), qui s'enterre complètement dans le sable : les antennes seules dépassent légèrement ou arrivent juste au ras de la surface, la présence du Crabe ne se signalant alors que par une petite ouverture de 1-2 mm de diamètre (cf. SCHÄFER, 1954, p. 20, fig. 28 ; HARTNOLL, 1972, p. 140-143, fig. 1, 2). L'eau afférente traverse le tube filtrant constitué par les antennes très développées et dont les rangées de soies, en se rapprochant et s'entrecroisant, retiennent les particules de sable ; ensuite, elle pénètre dans la chambre prostomiale située en avant de la bouche et munie de dispositifs formant un crible parfait pour filtrer l'eau inspirée ; puis l'eau gagne latéralement les profondeurs de la chambre branchiale en ayant abandonné les dernières particules sableuses aux soies des appendices buccaux. Le courant s'établit dans la chambre grâce aux oscillations de l'exopodite (scaphognatite) de la mâchoire postérieure (mx2). L'eau afférente sort par les fentes qui séparent le bord branchiostégien du sternum thoracique, au niveau des pattes. Les branchies reçoivent donc l'eau directement de la surface ; eau pure et air en nature sont aspirés dans la chambre branchiale, les branchies ne sont pas ensablées, l'eau est constamment aérée. Pendant l'activité du fouissage, le courant d'eau respiratoire oscille et il se produit des chasses d'eau en avant et en arrière qui nettoient les orifices de la chambre branchiale.

Il est fort probable, au regard de leurs dispositions morphologiques, que *Corystes*, *Bellia* et *Corystoides*, après s'être enfouis à l'aide de leurs pattes aplaties, restent immobiles et pratiquent alors presque exclusivement la respiration en sens inversé par le mouvement oscillatoire du scaphognatite : la voie respiratoire comporte le tube antennaire ou antennulaire, la chambre prostomiale et les gouttières latérales.

Par contre, *Acanthocyclus* et *Heterozius*, qui ne sont pas pareillement outillés pour le fouissage, ne le sont pas non plus pour filtrer efficacement l'eau du courant inspireur. Chez eux, la direction du courant doit normalement être directe et ne s'inverser que par moments, comme cela a été démontré chez quelques espèces de Brachyours. En effet, les Crabes possèdent à l'état normal la capacité physiologique de modifier le sens du courant respiratoire. Nous avons vu par ailleurs qu'*Heterozius* était un Crabe sédentaire, parfois à demi enfoui, le corps étant maintenu vertical. Il est fort probable qu'il pratique alors la respiration inversée, mais différemment des véritables fouisseurs, aucun de ses dispositifs n'étant propres à la filtration ; il est évident que les antennules, petites et repliées dans le logement antennulaire, ne peuvent pas participer à la pénétration de l'eau respiratoire.

Selon WEYMOUTH (1914), chez *Cancer magister*, le courant d'eau normal entre par l'orifice inspireur à la base des chélipèdes et est rejeté en avant par les orifices expirateurs de part et d'autre du cadre buccal. Quand l'animal est enfoui, le sable est séparé de l'eau d'abord par les dents des bords en surplomb de la carapace, ensuite par les soies des flancs agissant comme un tamis.

ARUDPRAGASAM et NAYLOR (1966) expliquent que chez *Cancer pagurus*, l'orifice de Milne Edwards à la base des chélipèdes est l'entrée normale du courant respiratoire mais que les orifices à la base des pattes ambulatoires (fente latéro-postérieure de la carapace) jouent aussi un rôle important pour la pénétration de l'eau dans l'organisme. L'établissement du courant inversé servirait à irriguer la face dorsale des branchies et l'espace épibranchial. Quand le Crabe est enfoui, la plus grande fréquence du courant inversé permettrait de baigner les branchies postérieures en l'absence d'une irrigation directe par l'intermédiaire des ouvertures postérieures, momentanément immergées. Ainsi, chez *Cancer*, comme chez *Carcinus* et *Macropipus*, le courant inversé ne serait pas originellement lié au filtrage des particules solides. Selon ces mêmes auteurs, chez un fouisseur tel que *Corystes*, le courant inversé servirait en premier lieu à préserver les branchies de l'ensablement ; en outre, faisant passer rapidement une eau beaucoup plus oxygénée, il améliorerait le rendement respiratoire.

Il convient de rappeler ici le dispositif respiratoire qui existe chez les formes macrouriennes. Par exemple, chez *Homarus* où le corps est allongé et où la chambre branchiale l'est également, avec les branchies s'étalant latéralement dans une même direction, le bord du branchiostégite, qui n'est pas étroitement appliqué sur la base des pattes thoraciques, laisse entrer l'eau afférente chargée de particules solides. Cette eau pénètre tout le long de la chambre branchiale : le nettoyage des branchies est donc primordial, d'où l'établissement d'un courant inversé. Secondairement, le courant inversé permet une recirculation de l'eau sur les branchies et une meilleure oxygénation du sang.

L'inversement du courant d'eau respiratoire se rencontre chez les Crevettes Pénéidés et serait, écrit BOHN, un procédé phylogénétiquement très ancien. Sa fonction aurait changé au cours de l'évolution des Décapodes.

Chez les formes brachyouriennes, l'aplatissement dorso-ventral et le raccourcissement du corps entraînent deux modifications. Tout d'abord, l'application étroite du branchiostégite le long du corps fait que l'accès de l'eau s'établit surtout en avant, à la base des chélipèdes. Par ailleurs, quand la carapace se raccourcit, l'ensemble de l'appareil branchial acquiert une forme arquée et une partie des branchies s'orientent non plus latéralement mais vers l'avant, cela étant sans doute aussi lié au fait qu'un plus grand volume d'eau inhalée pénètre par l'orifice de Milne Edwards, situé en avant des branchies. La disposition en éventail des branchies exige une irrigation différente ; la situation tout à fait antérieure de l'orifice inhalant nécessite un détournement régulier et une circulation de l'eau de l'arrière sur les branchies. On comprend donc l'importance du courant inversé. Pour illustrer cela, nous reproduisons (fig. 4 A-D) les schémas donnés par ARUDPRAGASAM et NAYLOR (1966, fig. 8).

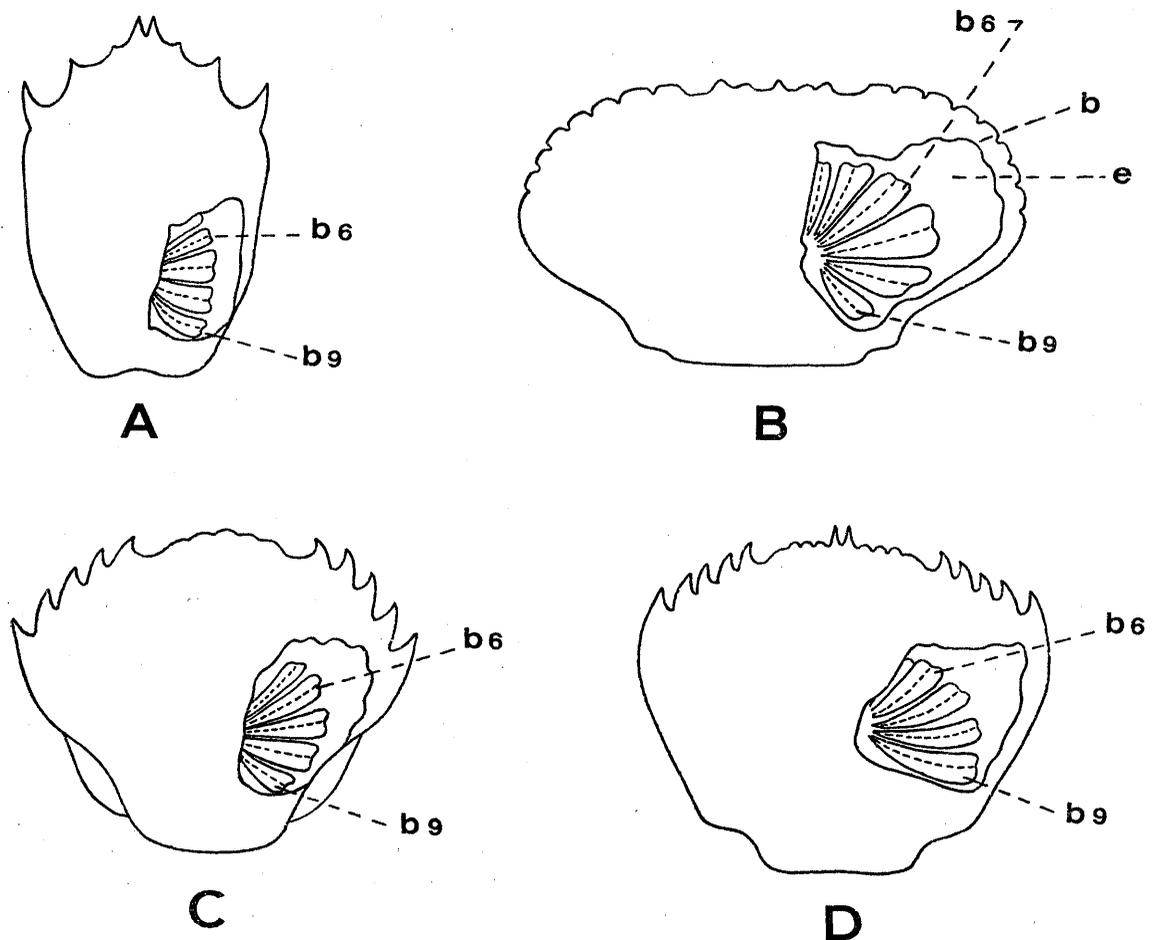


FIG. 4 A-D. — Vue semidiagrammatique de la chambre branchiale partiellement mise à nu. (D'après ARUDPRAGASAM et NAYLOR, 1966, fig. 8).

A, *Corystes cassivelaunus* (Pennant) ; B, *Carcinus maenas* (Linné) ; C, *Cancer pagurus* Linné ; D, *Macropipus puber* (Linné).

b, bord, découpé, du branchiostégite ; b6, branchie 6 ; b9, branchie 9 ; e, espace épibranchial.

TENDANCES ÉVOLUTIVES

Pour les caractères évoqués, aplatissement dorso-ventral et raccourcissement du corps, les quatre genres de Belliidae se présentent comme une série morphologique, sans dériver nécessairement l'un de l'autre : *Bellia* — *Corystoides*, puis *Acanthocyclus*, enfin *Heterozius* (cf. fig. 2 A-D et pl. 1). Les trois termes de cette série correspondent, comme dans un raccourci saisissant, à l'évolution générale des Crabes, c'est-à-dire carcinisation de la carapace, acquisition de la brachygnathie.

En effet, il ne fait pas de doute pour nous que *Bellia*, *Corystoides*, *Acanthocyclus* et *Heterozius* appartiennent au même groupe phylogénique. Ce n'est pas à une fonction commune, présente ou passée, le fouissage, mais à une unité d'origine que nous attribuons les ressemblances observées entre les genres. Si l'on considère les caractères structuraux ne dépendant ni de l'adaptation au fouissage ni d'autres éléments du mode de vie, l'on constate, compte tenu du niveau évolutif, des ressemblances certaines. Un exemple de l'unité structurale de ce groupe quadripartite est fourni par les pléopodes sexuels mâles, dont le type d'organisation est similaire chez *Bellia picta* (fig. 13 A, B), *Corystoides abbreviatus* (fig. 13 D, E), chez les trois espèces d'*Acanthocyclus* (fig. 14 D, E, G) et chez *Heterozius rotundifrons* (fig. 13 G, H). Le plastron sternal constitue un autre caractère de signification phylogénique, certainement peu affecté par les modifications des organes liées au fouissage ou à d'autres fonctions déterminées par le milieu. On observe, d'une part, la communauté de structure du sternum thoracique chez les quatre genres et, d'autre part, l'élargissement de celui-ci en fonction du processus évolutif : d'étroit chez les formes primitives dont sont issus *Corystoides* (fig. 10 A) et *Bellia* (fig. 10 B), il devient large chez les formes plus évoluées, ainsi *Acanthocyclus* (fig. 10 C) et *Heterozius* (fig. 10 D).

Une constatation s'impose : *Bellia* et *Corystoides*, fouisseurs et filtreurs, offrent manifestement certains caractères archaïques. La mise en place des caractères spéciaux permettant l'enfouissement dans le sable et le filtrage de l'eau a pu se réaliser d'autant plus facilement que les formes dont ces genres dérivent étaient peu différenciées, plus primitives. Par exemple, le développement des antennes en un siphon qui maintient un courant respiratoire inhalant s'est probablement fait à partir de formes possédant des antennules libres, étendues, non repliées dans une fosse antennulaire, du type Macroure. Chez *Acanthocyclus* et *Heterozius*, certaines dispositions ont disparu, les structures favorisant le fouissage et le filtrage ne se retrouvent pas et d'autres caractères apparaissent. Néanmoins, ces deux genres conservent certains traits qu'ils tiennent des ancêtres communs à eux deux et à *Bellia* — *Corystoides* : ainsi, les antennules d'*Acanthocyclus* sont libres et étendues en avant comme elles l'étaient sans doute chez les premiers Belliidae, mais elles ne sont pas spécialisées pour prendre part à l'entrée de l'eau respiratoire.

Un trait commun aux quatre genres est la curieuse terminaison antennaire, constituée par une soie, laquelle peut être flanquée d'une soie plus courte ou même de deux autres soies.

EXAMEN DES PRINCIPAUX CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES
ET DÉTERMINATION DES AFFINITÉS PHYLOGÉNIQUES

Nous examinerons, structure par structure, les caractéristiques des représentants des Belliidae pour en rechercher les affinités phylogéniques.

1. — *Forme du corps.*

Étroite et longue chez *Bellia* (fig. 2 A ; pl. 1, fig. 3) et chez *Corystoides* (fig. 2 B ; pl. 1, fig. 1, 2), la carapace s'arrondit chez les *Acanthocyclus* (fig. 2 C ; pl. 1, fig. 7-9), où la largeur excède nettement la longueur (sauf chez de grands *gayi* où la longueur et la largeur s'équivalent à peu près ; cf. échan-

tillon MP-B14:1-2) et où, en plus, le corps s'épaissit (surtout chez *A. hassleri*, où il est globuleux) et s'étale transversalement, très largement chez *Heterozius* (fig. 2 D ; pl. 1, fig. 10).

Ce raccourcissement du corps, cet élargissement de la carapace, c'est, ici sur une petite échelle, le processus de carcinisation que l'on observe dans l'évolution des Décapodes. Selon BOHN (1901, p. 224-228), les diverses espèces de *Cancer* auraient perdu peu à peu les caractères dûs à la vie fouisseuse (chambre prostomiale, avancée méropodiale des mxp3, antennes rapprochées), et ce processus évolutif se serait accompagné de l'élargissement de la carapace et d'une calcification plus importante du tégument. Une corrélation du même ordre s'observe chez les Crabes qui nous occupent : l'affaiblissement, la perte des caractères « corystidiens », s'accompagne de l'élargissement du corps. A celui-ci s'associe un aplatissement dorso-ventral de la carapace : d'épais chez *Bellia*, le corps s'amincit, jusqu'à devenir déprimé chez *Heterozius*. Ces modifications retentissent évidemment sur tout l'organisme, aussi bien, par exemple, sur l'orientation des pattes thoraciques que sur la morphologie de la chambre branchiale. Avec l'élargissement de la carapace coïncide aussi l'élargissement d'avant en arrière des sternites post-buccaux.

En résumé, le faciès est encore macrourien chez *Bellia* et chez *Corystoides* ; au surplus, on notera chez ceux-ci la position verticale du branchiostégite, tandis que chez *Acanthocyclus* et surtout chez *Heterozius* le branchiostégite se place en position ventrale.

Chez *Corystoides* et, à un degré moindre, chez *Bellia*, le ptérygostome, au-dessous de la ligne latérale, présente un bombement qui correspond à la gouttière du scaphognatite ; cette dilatation subvésiculaire (cf. BOUVIER, 1942, p. 37) est comparable à l'hypertrophie de cette région observée chez *Corystes cassivelaunus* et qui a été mise en rapport avec la respiration inversée. BOHN (1901) a montré que, chez les Crabes à scaphognatite fonctionnant en sens inverse, ce dernier se fatigue moins si la chambre branchiale est longue et étroite et si elle occupe une position proche de la verticale. Nous ne savons pas avec précision si les Belliidae fouisseurs à carapace étroite et allongée occupent dans le sable une attitude voisine de la verticale, mais ils offrent ce bombement caractéristique de la région ptérygostomienne.

On a montré que, parmi les modifications qu'entraîne la vie fouisseuse, il y a celles de la pigmentation et de la calcification de la carapace. Par exemple, chez *Corystes*, la carapace est décolorée, la calcification est faible, l'ornementation réduite. BOHN (1901, p. 217, 218) constate un affaiblissement de la fonction « chitinogène » chez *Corystoides* : en effet, dans ce genre, le test paraît mince, presque transparent. Chez *Acanthocyclus*, le test semble plus épais.

2. — Chélipèdes.

Dans le genre *Bellia*, les pinces, relativement peu développées, sont presque égales (étroite homochélie) et les doigts portent des dents similaires (homodontie).

Dans le genre *Corystoides*, il y a une nette hétérochélie, tout au moins dans le sexe mâle, et une forte hétéroodontie.

Dans le genre *Acanthocyclus*, l'hétérochélie est très accusée dans les deux sexes, notamment chez *A. hassleri* où nous avons vu des adultes de grande taille dotés d'une énorme pince à doigts totalement dépourvus de dents et d'une petite pince à doigts ornés de dents faibles.

Dans le genre *Heterozius*, fait extrêmement frappant, les pinces du mâle adulte sont presque identiques à celles rencontrées chez *Acanthocyclus*, surtout chez *A. hassleri* : à savoir, grosse pince avec main très dilatée et doigts lisses, petite pince très étroite, allongée, à doigts finement denticulés. Bien que la carapace et les pattes ambulatoires soient fort dissemblables dans les deux genres, l'étrange similitude des chélipèdes ne nous apporte-t-elle pas un indice de leur parenté ?

3. — Pattes ambulatoires.

Chez les deux genres de Belliidae vivant dans le sable, *Bellia* et *Corystoides*, les pattes thoraciques p2 à p5 sont profondément adaptées pour le fouissage et doivent être actionnées comme cela

a été décrit chez *Corystes cassivelaunus* (cf. GARSTANG, 1896 ; SCHÄFER, 1954, p. 20, fig. 28). Elles offrent une conformation analogue et une orientation similaire par rapport à l'axe du corps. Elles sont comprimées latéralement et le dactyle est différencié pour permettre un enfoncement rapide dans le sable. Le dactyle est très allongé et styloforme sur p2 à p5 chez *Corystoides* (fig. 5 H, I), comme chez *Corystes*. Chez *Bellia*, le dactyle prend une forme de lame élargie à la base, fortement comprimée et lancéolée sur p2, p3 (fig. 5 A) et p4 ; par contre, sur p5 (fig. 5 B), il forme une lancette assez large et frangée de soies sur le bord inférieur, palette d'apparence natatoire, similaire à celle qui existe chez certains Crabes nageurs (cf. HARTNOLL, 1971), plus précisément dans le genre *Portumnus*. Au surplus, chez *Bellia*, le carpe et surtout le propode de p5 sont élargis, aplatis, également frangés de longues soies, autant de traits qui indiquent une tendance natatoire. On sait que *Portumnus latipes* (Pennant) est un Portunidae primitif, avant tout fouisseur (il peut s'enfoncer dans le sable avec une grande rapidité), mais également marcheur et nageur : BOHN (1901, p. 49) observe que ce Crabe, très actif par moments, aime respirer l'air en nature et s'élève en nageant jusqu'à la surface de l'eau. Peut-on penser que *Bellia*, aussi, abandonne parfois la vie fouisseuse pour nager ? Il est fort dommage que l'on ne connaisse presque rien du mode de vie de ce Crabe. On peut encore remarquer à cet égard que, chez certains Crabes éminemment fouisseurs, les pattes ambulatoires adaptées pour l'enfouissement dans le sol montrent des modifications que l'on peut mettre en rapport avec la natation : c'est le cas, par exemple, des Raninidae et des *Matuta*. Mais, comme le fait remarquer HARTNOLL (1971, p. 36), il est difficile, en l'absence de renseignements éthologiques, de savoir si l'on doit attribuer plus à des habitudes fouisseuses qu'à une activité nageuse l'aplatissement des pattes et l'élargissement du dactyle en forme de rame.

Chez les *Acanthocyclus* (fig. 5 C-G), les pattes ambulatoires, abondamment frangées de soies sur le bord supérieur, sont orientées bien différemment ; le dactyle, de même structure sur p2 à p5, est une sorte de griffe crochue, à extrémité cornée, brusquement incurvée et acérée. Cette disposition ne paraît point avoir un rôle fouisseur mais doit permettre à l'animal de se cramponner au substrat, comme SCHÄFER (1954, p. 24) le signale chez les Brachyours « grimpeurs ». Nous avons vu (cf. sous *Acanthocyclus*) que la forme en crochet, plus ou moins court et épais ou plus ou moins incurvé, du dactyle permettait de distinguer les espèces du genre (cf. pl. 1, fig. 7-9).

Chez *Heterozius* (fig. 5 J ; pl. 1, fig. 10), les pattes sont relativement courtes, notamment le carpe et surtout le propode, lequel est pratiquement aussi large que long, et se terminent par un dactyle épais, subcylindrique, avec un ongle corné un peu émoussé à l'extrémité. A noter que, sur p5, l'ongle, très émoussé, n'est pas dans le prolongement du dactyle et se relève vers le haut (fig. 5 K).

4. — Front.

Le front forme un rostre tridenté chez *Bellia* (fig. 2 A ; pl. 1, fig. 3) et chez *Corystoides* (fig. 2 B ; pl. 1, fig. 2, 3) ; de part et d'autre de la dent médiane impaire se placent les articles 2 et 3 des antennules, allongées et étendues en avant.

Chez *Acanthocyclus* (fig. 2 C ; pl. 1, fig. 7-9), le front se présente comme quadrilobé, par division du lobe médian ; de chaque côté de celui-ci se situent les antennules, également étendues en avant mais bien plus courtes que chez *Bellia* et *Corystoides*.

Chez *Heterozius* (fig. 2 D ; pl. 1, fig. 10), le front, formant une courbe régulière avec le bord orbitaire et le bord latéral de la carapace, est une avancée impaire, légèrement échancrée au milieu, et constitue une sorte d'auvent qui abrite les antennules repliées.

5. — Antennes et clôture de l'orbite.

Un caractère essentiel des Belliidae, à l'exception du genre *Heterozius*, est l'état rudimentaire de l'antenne, à tel point que cet appendice a échappé à l'attention des premiers auteurs et que, à l'ori-

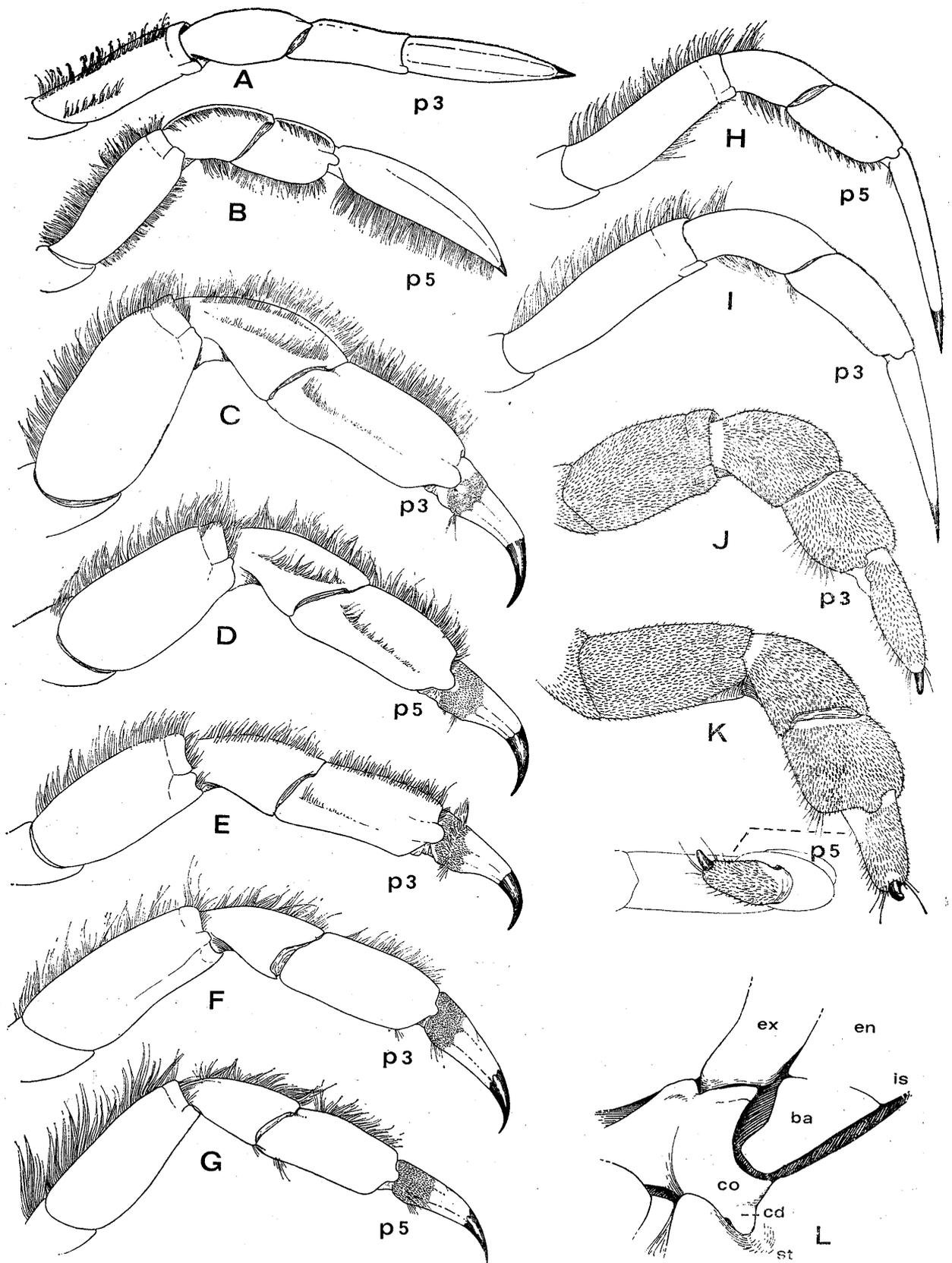


FIG. 5 A-K. — Pattes thoraciques p3 et p5 des Belliidae (tomentum ras indiqué seulement sur le dactyle des *Acanthocyclus*).

A, B, *Bellia picta* H. Milne Edwards (MP-B2) : p3 et p5 ; C, D, *Acanthocyclus gayi* Lucas (MP-B6, ex 2096S) : p3 et p5 ; E, *A. hassleri* Rathbun (MP-B11, ex 2087S) : p3 ; F, G, *A. albatrossis* Rathbun (MP-B8) : p3 et p5 ; H, I, *Corystoides abbreviatus* Rathbun, syntype (MP-B3) : p5 et p3 ; J, K, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards (MP-B13) : p3 et p5, avec une vue tangentielle de l'extrémité de p5 montrant le dactyle relevé.

gine, c'est l'antennule, par contre bien développée et étendue en avant, qui a été considérée comme antenne (cf. l'historique des Belliidae).

RATHBUN (1930, p. 175), A. MILNE EDWARDS et BOUVIER (1923, pl. 2, fig. 7), puis BOUVIER (1942, p. 34-35, fig. 16, 17) ont donné une interprétation de la morphologie antennaire qui demeure peu claire. BALSS (1940, p. 123) écrit que l'antenne des Acanthocyclidae offre « un mérus et un carpe réduit (*Corystoides*, *Bellia*) ou même manquant complètement (*Acanthocyclus*) ». Dans sa classification des Décapodes, ce même auteur (1957, p. 1635) caractérise les Acanthocyclinae par « l'antenne très restreinte, avec ou sans tige articulée mobile ». Le caractère réduit de l'antenne a été observé également chez la mégalope d'*Acanthocyclus gayi* (cf. FAGETTI et CAMPODÓNICO, 1970) ainsi que chez celle d'*Heterozius rotundifrons* (cf. WEAR, 1968).

Le schéma typique de l'antenne des Brachyours se présente ainsi : au premier article (coxa), fusionné ou non avec l'épistome, font suite les articles 2 + 3 (c'est-à-dire basis + ischion) réunis et formant un article unique, appelé article basal, et qui est soit mobile, soit fixe, parfois soudé aux régions voisines ; ensuite viennent deux articles, respectivement le mérus et le carpe. L'antenne ne se composerait donc que de quatre articles (en réalité cinq), plus un fouet généralement multiarticulé.

Dans une première observation au binoculaire, donc à un relativement faible grossissement, on peut interpréter l'antenne de *Bellia*, *Corystoides* et *Acanthocyclus* comme représentée : par le premier article, marqué par l'orifice urinaire ; ensuite, par un article volumineux, fixe, qui pourrait être homologué aux articles 2 + 3 fusionnés, c'est-à-dire à l'article basal ; puis, par deux articles mobiles, beaucoup plus petits (le dernier est minuscule), qui correspondraient aux articles 4 et 5 du pédoncule antennaire ; enfin, par une soie, non articulée, qui prend la place du fouet.

Un examen plus détaillé, au microscope, et couvrant un certain nombre de spécimens oblige à la prudence dans l'interprétation de l'antenne des Belliidae, notamment en ce qui concerne « la » soie distale. Au gros article fixe, que nous appellerons article basal, font suite deux articles mobiles bien visibles au microscope, le deuxième étant, et de beaucoup, plus petit. Chez les *Bellia picta* que nous avons examinées, nous n'avons vu qu'une soie (fig. 6 A, B), sauf sur l'un de nos deux spécimens ♀ conservés en alcool ([Tahiti] MP-B2). Chez ce dernier, d'un côté seulement, se décèle la présence de deux soies terminales (fig. 6C, D), l'une étant beaucoup plus courte : la plus grande s'insère sur un élément microscopique arrondi, faisant suite au 5^e article ; la deuxième s'insère latéralement, sur ce même élément, que nous hésitons à qualifier d'article.

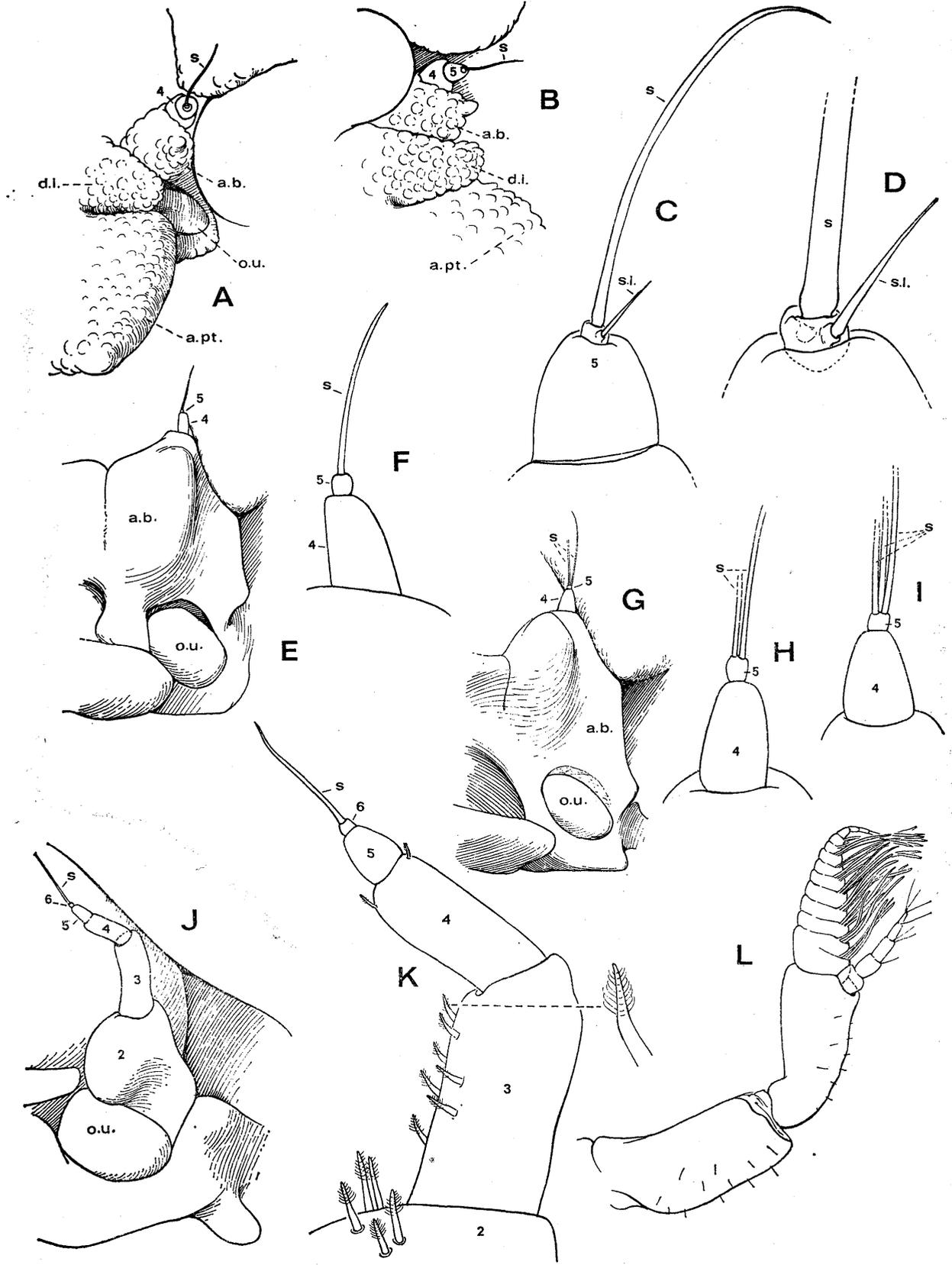
Dans le genre *Acanthocyclus* (fig. 6 E-I), l'antenne porte aussi deux articles mobiles après l'article basal. Chez *A. albatrossis*, dont nous avons examiné de nombreux spécimens, dans un cas nous avons trouvé une antenne terminée par deux soies (fig. 6 G, H) et, dans un autre cas, une antenne terminée par trois soies (fig. 6 I), mais sans, comme chez *Bellia*, la présence d'un élément basal. Il est difficile de dire si la présence de ces soies « supplémentaires » est exceptionnelle car les antennes des Belliidae sont souvent abîmées et peut-être incomplètes ; seul l'examen d'un matériel important nous renseignera sur ces points. Nous n'avons pas pu examiner au microscope l'antenne de *Corystoides*.

L'antenne de ces trois genres de Belliidae se présente comme suit, en ce qui concerne ses rapports avec les régions voisines.

Chez *Bellia* (fig. 6, A, B, 7 B), où la dent infraorbitaire interne et le ptérygostome remontent loin vers l'avant en se rapprochant de l'axe céphalothoracique, l'antenne est recouverte dans sa partie proximale par la dent infraorbitaire interne que surplombe à son tour l'avancée ptérygostomienne, fort développée ; l'opercule urinaire se trouve en dessous, coïncé contre la base de l'antennule. L'article basal de l'antenne, surélevé par rapport à l'article urinaire, est fixe mais ne s'unit pas au front ; dans l'étroit hiatus restant se placent obliquement les deux articles mobiles terminaux, prolongés par la soie distale, c'est-à-dire que ceux-ci sont tournés non vers l'œil mais vers l'antennule. Comme nous

FIG. 5 L. — Articulation de mxp3 sur le plastron sternal chez *Bellia picta* H. Milne Edwards, holotype (MP-B1).

ba, basis ; cd, condyle articulaire de la coxa de mxp3 sur le plastron sternal ; co, coxa ; en, endopodite ; ex, exopodite ; is, ischion ; st, sternum.



l'avons vu plus haut, un spécimen porte d'un côté deux soies distales (fig. 6 C, D), insérées sur une base arrondie, visible seulement à un très fort grossissement.

Chez *Corystoides* (fig. 7 A) et chez *Acanthocyclus* (fig. 7 C), antenne et bord infraorbitaire, en vue ventrale, se situent dans le même plan, c'est-à-dire que le bord orbitaire n'occupe pas une position supérieure par rapport à l'antenne comme chez *Bellia*. Dans ces deux genres, il y a soudure de l'article basal antennaire avec les zones voisines : d'une part avec la dent infraorbitaire, d'autre part avec la région postérieure ; par ailleurs, l'article basal entre en contact avec le front et clôt à lui tout seul l'orbite. La limite entre le bord infraorbitaire et l'article basal est marquée par un sillon (peut-être une suture) bien distinct, surtout chez *Acanthocyclus* ; à l'angle infraorbitaire interne, chez *Corystoides*, s'élève une petite saillie qui peut être homologable à la dent infraorbitaire interne de *Bellia*.

Les rapports de l'article basal antennaire avec l'article urinaire et la région avoisinante sont difficiles à interpréter chez *Corystoides* et *Acanthocyclus*. En effet, l'article basal n'est pas délimité postérieurement, l'antenne semble se prolonger jusqu'au cadre buccal, et, dans cette zone dénuée de sillons, le volumineux opercule urinaire apparaît isolé, non contigu à l'article basal comme on le voit par exemple chez *Heterozius* (fig. 7 D).

Cette disposition fait songer à ce que l'on observe chez les Palinuridae (cf. BALSS, 1940, p. 70, fig. 61) : le sternite du segment antennaire, à savoir l'épistome, est soudé au premier article de l'antenne, si bien que les orifices urinaires apparaissent situés, de part et d'autre, dans l'épistome. Chez les Brachyours Majidae (*ibid.*, p. 74, fig. 66), ce n'est pas seulement l'article urinaire mais c'est aussi l'article basal antennaire (2 + 3) qui est soudé, sans suture apparente, à l'épistome ; c'est pourquoi l'opercule urinaire apparaît non en contact avec l'article basal, mais isolé au milieu de l'épistome.

En ce qui concerne *Corystoides* et *Acanthocyclus*, nous en sommes réduite aux hypothèses ; néanmoins, il faut retenir que cette ankylose ou cette soudure de la région proximale de l'antenne avec les parties voisines indiquerait un niveau avancé d'évolution.

A noter encore que l'article basal antennaire vient se fusionner avec le front : chez *Acanthocyclus*, l'article basal vient au contact du lobe frontal externe ; chez *Corystoides*, sa partie distale externe vient s'appuyer sur le front, s'engrener dans celui-ci. Donc, chez *Acanthocyclus* et chez *Corystoides*, la clôture de l'orbite est complète, d'une part par soudure de l'antenne basilaire avec le bord orbitaire inférieur et d'autre part par contact étroit avec le front. Cette fermeture parfaite de l'orbite serait aussi l'aboutissement d'un processus évolutif.

L'examen au microscope d'un certain nombre d'*Acanthocyclus* nous montre la présence de deux articles faisant suite au gros article basal, le deuxième étant vraiment beaucoup plus petit. Sur nos spécimens, souvent en mauvais état, il semble n'y avoir généralement qu'une soie distale (fig. 6 E, F). Dans deux cas, chez *A. albatrossis*, nous avons vu une antenne terminée par deux soies (fig. 6 G, H), ou par trois soies (fig. 6 I), ceci d'un côté seulement. Nous avons observé au microscope l'antenne chez seulement un exemplaire d'*A. hassleri* : après l'article basal, deux articles et une soie distale (fig. 6 E, F).

Chez *Heterozius* (fig. 6 J, K), l'antenne n'est pas réduite comme chez les autres Belliidae et elle est bien différemment disposée. L'opercule urinaire est volumineux, contigu à l'article suivant, lequel

FIG. 6 A-K. — Antenne des Belliidae.

6A, 6B, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ 25 × 22 mm, [Tahiti] (MP-B2:1) : A, antenne *in situ*, avec une soie terminale (× 15) ; B, *id.*, *in situ*, vue de profil (× 15) ; 6C, 6D, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ 29 × 25,4 mm [Tahiti] (MP B2:2) : C, extrémité de l'antenne, avec deux soies, vue au microscope (× 115) ; D, *id.* (× 250) ; 6E, 6F, *Acanthocyclus hassleri* Rathbun, ♂ 24 × 27 mm, Callao (MP-B41, ex 2087S) : E, antenne avec une soie terminale (× 20) ; F, *id.* (× 90) ; 6 G-I, *A. albatrossis* Rathbun, Valparaiso (MP-B8) : G, antenne d'un spécimen avec deux soies terminales (× 7,5) ; H, *id.* (× 90) ; I, antenne d'un autre spécimen, avec trois soies terminales (× 90) ; 6J, 6K, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♀ ovig. 18,5 × 26 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) : J, antenne *in situ* (× 15) (pilosité non représentée) ; K, *id.*, détail de l'extrémité (× 90).

FIG. 6 L. — Antennule déployée d'*Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards (× 30).

a. b., article basal antennaire (? articles 2 + 3) ; 4, ? 4^e article antennaire ; 5, ? 5^e article ; 6, ? 6^e article ; a.pt., avancée ptérygostomienne ; d.i., dent infraorbitaire interne ; o.u., opercule urinaire (article 1) ; s, soie terminale ; s.l., soie ? latérale.

est mobile. Viennent ensuite quatre articles, de taille décroissante, le dernier terminé généralement par une soie, similaire à celle de *Bellia*, *Corystoides* et *Acanthocyclus*. Le deuxième article, assez large, est indépendant du bord orbitaire inférieur ; c'est le troisième article, beaucoup plus mince et allongé, très mobile, qui atteint le front, sans toutefois entrer en contact avec lui. L'antenne d'*Heterozius* apparaît donc composée de six articles, prolongés par une soie terminale, plus parfois une petite soie latérale. Il peut y avoir occasionnellement une deuxième soie, plus courte et latérale. Le deuxième article représente-t-il l'article basal, c'est-à-dire, comme chez les autres Brachyours, deux articles fusionnés ?

Chez *Heterozius*, par suite de la mobilité de l'antenne, notamment de sa partie basale, la cavité orbitaire n'est absolument pas close et elle communique avec la cavité antennulaire. Les rapports orbite-antennule et la disposition de l'antenne rapprochent *Heterozius* des Dromiacés.

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 ; [...]. 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 » (BOUVIER, 1942, p. 43). Cela est valable pour *Heterozius* ; la ressemblance d'*Heterozius* et de *Dromia* par exemple est d'autant plus frappante qu'il y a similitude, non seulement des fronts mais aussi des cavités orbitaires. La différence est que, chez *Dromia*, l'antenne est forte, surtout dans sa partie pédonculaire, et qu'elle se termine par un long flagelle multiarticulé ; par ailleurs, l'article urinaire est bien distinct, avec l'orifice urinaire situé latéralement.

Par tous ses caractères, l'antenne d'*Heterozius* se sépare très fortement de celle des autres Belliidae ; en fait, elle semble à un stade plus primitif : mobilité de tout l'appendice, notamment du 2^e article ; pas de contact avec le front ; orbite complètement ouverte.

Nous avons recherché des Brachyours montrant une réduction du fouet antennaire. IHLE (1916, p. 108) signale une réduction du fouet chez *Cymonomus*, *Cyclodorippe* et, surtout, chez *Clythrocerus* et *Corycodus* où le fouet ne comporte qu'un article (*ibid.*, fig. 44 et p. 127). IHLE remarque que chez les Dorippidae péditrèmes la réduction du flagelle antennaire s'accompagne d'un fort développement de l'antennule. Chez les Belliidae comme *Bellia* et *Corystoides*, on constate également une disproportion très accusée entre antennule et antenne, comme si le développement de l'une avait entraîné la réduction de l'autre.

Nous n'avons pas trouvé d'autre exemple, chez les Crabes, d'une soie terminale remplaçant en quelque sorte le flagelle antennaire ; à rappeler que cette soie existe déjà sur la mégalope de *Corystoides*, d'*Acanthocyclus* et d'*Heterozius*.

Lorsque l'on considère l'antenne chez les quatre genres de Belliidae, on constate que chez *Corystoides* et *Acanthocyclus* il y a soudure de la partie basale de l'appendice avec la région avoisinante, avec le bord infraorbitaire ; il y a également contact avec le front, d'où la fermeture parfaite de l'orbite. Cette clôture de l'orbite n'est pas encore complète chez *Bellia* où, par ailleurs, la fusion avec la dent infraorbitaire n'est pas réalisée. Mais l'antenne d'*Heterozius* ne peut pas dériver d'une antenne de *Corystoides* ou d'*Acanthocyclus*, car elle est à un stade beaucoup plus primitif (article 2 et 3 peut-être indépendants ; mobilité ; non-clôture de l'orbite). Nous expliquons cela en supposant que *Bellia*, *Acanthocyclus* et *Corystoides* ne sont pas des ancêtres d'*Heterozius* dans une ligne directe. Issu d'une forme commune à tous les Belliidae, *Heterozius* a évolué différemment : il a conservé son antenne primitive ; par contre, dans ce genre, une fossette antennulaire et une cavité orbitaire sont apparues, qui n'existent point chez les trois autres genres.

6. — Yeux et cavités orbitaires.

Chez *Corystoides* (fig. 7 A ; pl. 1, fig. 4), le pédoncule oculaire est très allongé ; seule, sa partie basale, renflée, est implantée dans une cavité, petite, arrondie, complètement close. Le pédoncule est étendu en avant et parfaitement mobile. Donc, l'œil n'est pas protégé dans une vraie cavité orbitaire ; il est à découvert et libre, mobile, sur toute son étendue.

Chez *Bellia* (fig. 7 B), l'œil est nettement plus court, plus trapu, et se couche obliquement dans une ébauche de cavité orbitaire (avec dent infraorbitaire distincte), imparfaitement close par la partie terminale de l'antenne. Le pédoncule oculaire conserve une extrême mobilité et peut se redresser complètement.

Chez *Acanthocyclus* (fig. 7 C ; pl. 1, fig. 5), la cavité orbitaire est plus allongée transversalement et l'œil, court et trapu, s'y couche presque horizontalement, sur toute son étendue. L'orbite est close par contact étroit de l'article basal antennaire avec le front.

Chez *Heterozius* (fig. 7 D ; pl. 1, fig. 6), la physionomie est différente, notamment par suite de la forme du front. Celui-ci constitue une sorte d'auvent qui abrite l'antennule, repliée transversalement, et l'œil, couché à peu près horizontalement. Le bord frontal passe par une courbe régulière au bord supraorbitaire, sans encoche ni dent. Il y a seulement une dent infraorbitaire interne. En fait, chez *Heterozius*, on a plutôt une cavité orbito-antennulaire unique, que divise très imparfaitement l'antenne, complètement mobile.

En conclusion, la disposition de l'œil chez *Corystoides* et *Bellia* est plus proche de la disposition macroure que de celle rencontrée généralement chez les Brachyours. L'avantage sélectif de *Corystoides* et, à un degré moindre, de *Bellia* réside dans la mobilité de l'œil ; celui d'*Acanthocyclus* et surtout d'*Heterozius* réside beaucoup plus dans sa protection.

7. — Antennules.

Bellia (fig. 7 B) et *Corystoides* (fig. 7 A) sont caractérisés par leurs antennules extrêmement développées, étendues en avant, parallèlement à l'axe du corps, sans véritable cavité antennulaire ; seule la base du premier article remplit ce qui constitue une petite fosse antennulaire. Les deux antennules sont séparées, par suite de la fusion de la dent rostrale impaire avec le proépistome mais, elles demeurent peu éloignées l'une de l'autre. Les articles 2 et 3 de l'antennule sont allongés et portent une frange de longues soies à la face inférieure et une autre à la face supérieure. En se rejoignant sur la ligne médiane et en s'entrecroisant, les soies constituent un long filtre inhalant tubulaire, un crible pour filtrer l'eau qui pénètre par cette voie. Cet appareil filtrant est analogue à celui que l'on connaît chez *Corystes*, à la différence que, dans ce dernier genre, ce sont les antennes, et non les antennules, qui forment un crible serré et parfait.

Chez *Bellia*, les soies, longues et serrées, sont situées sur les articles 2 et 3, tous deux bien développés. Chez *Corystoides* (dont, malheureusement, nous ne disposons d'aucun grand spécimen muni d'antennules), le 3^e article antennulaire est beaucoup plus mince et aussi plus court que le précédent. Comme l'a remarqué BOUVIER (1942, p. 36), on observe bien chez *Corystoides* que, au moment de la filtration, l'antennule doit se rabattre contre la chambre prostomiale (cf. *infra*).

Chez *Corystoides* et chez *Bellia*, les antennules, comme les pédoncules oculaires, sont entièrement libres et mobiles autour de leur insertion.

Chez *Acanthocyclus* (fig. 7 C), les antennules sont beaucoup plus courtes et trapues, surtout chez *A. hassleri*. Elles sont séparées par un large septum interantennulaire et ne peuvent pas se rapprocher comme chez les Bellidae précédents. Elles sont encore dirigées vers l'avant, dans le prolongement du corps, comme chez *Bellia* et *Corystoides*, et ne peuvent pas se loger sous le front. Chez *Acanthocyclus albatrossis*, on peut déceler l'ébauche d'une fossette antennulaire, c'est-à-dire d'une cavité un peu plus vaste où se place, dans une position plus transversale, une portion du premier article antennulaire ; chez *A. gayi* et *A. hassleri*, la position du 1^{er} article est comme chez *Bellia* et *Corystoides*. Enfin, chez les *Acanthocyclus*, les pédoncules antennulaires sont nus, non sétifères (à part quelques soies éparses et courtes sur le 2^e article). Il n'y a pas d'appareil filtrant chez ces Crabs ; néanmoins, on peut penser que l'antennule d'*Acanthocyclus* dérive du type rencontré chez *Bellia* et *Corystoides*, puisqu'elle est étendue en avant et non repliée, avec peut-être une très légère tendance vers la formation d'une cavité antennulaire.

Chez *Heterozius* (fig. 7 D), nous l'avons vu, il existe une cavité orbito-antennulaire située en grande partie sous le front. L'antennule, qui est relativement courte, est parfaitement protégée. Les articles 2 et 3 du pédoncule ne sont pas à découvert ni étendus comme chez les trois genres précédents ;

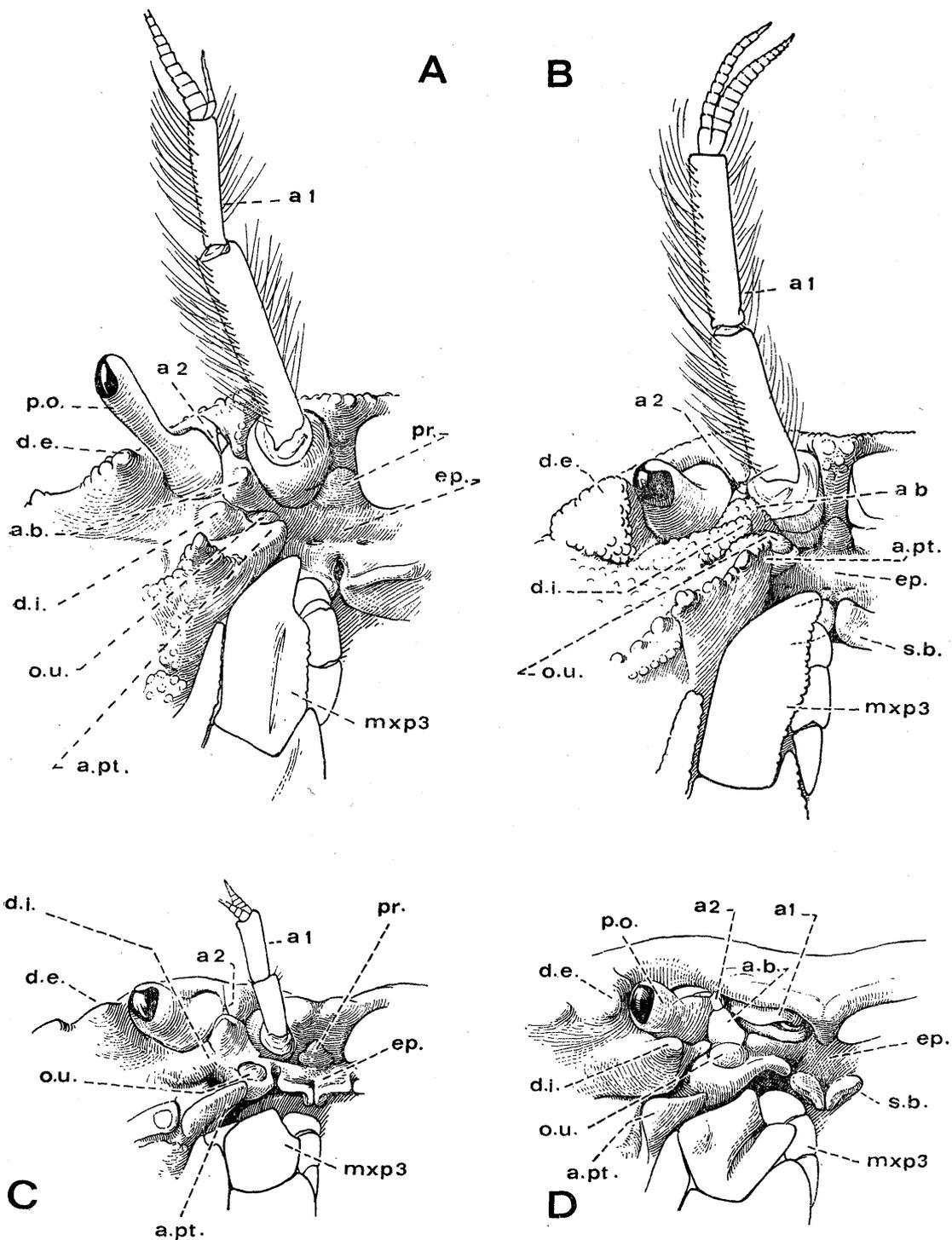


FIG. 7 A-D. — Région antérieure de la carapace, vue ventrale gauche, chez les Belliidae (pilosité représentée seulement sur les antennules).

A, *Corystoides abbreviatus* A. Milne Edwards, syntype ♂ 23 × 20 mm, Rio de la Plata (MP-B3) ; B, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ 29 × 25,4 mm, [Tahiti] (MP-B2:2) ; C, *Acanthocyclus albatrossis* Rathbun, ♂ 15 × 17,3 mm, Valparaiso (MP-B8) ; D, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♂ 15,5 × 21,5 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13).

a.b., article basal antennaire ; a.pt., avancée ptérygostomienne ; a1, antennule ; a2, antenne ; d.e., dent infraorbitaire externe ou angle exorbitaire ; d.i., dent infraorbitaire interne ; ep., épistome ; mxp3, maxillipède externe ; o.u., opercule urinaire ; p.o., pédoncule oculaire ; pr., proépistome ; s.b., saillie limitant le cadre buccal.

au repos, l'antennule est repliée obliquement : elle est complètement rétractile en dedans de l'article basal, lequel est bien développé.

Le repliement de l'antennule, obliquement ou transversalement par rapport à l'axe du corps, caractérise, généralement, les Crabes évolués. On peut considérer que l'antennule d'*Heterozius* est à un stade évolutif plus avancé que chez *Bellia*, *Corystoides* et *Acanthocyclus*. L'antennule d'*Heterozius* ne paraît pas dériver directement du type rencontré chez *Bellia* et *Corystoides*, où cet appendice a été profondément modifié, en liaison avec le fouissage.

Chez *Bellia* et *Corystoides*, l'antennule n'est plus l'organe sensoriel typique des autres Brachyours ; il y a une adaptation secondaire à une fonction tout à fait différente : la respiration, pour laquelle cet appendice se prêtait sans doute assez mal à l'origine. Comme nous l'avons déjà dit, au départ l'antennule devait être libre, ce qui a permis la modification dans le sens indiqué. A l'origine, les antennules devaient être, comme chez les Macroures typiques, grandes, libres à leur base, sans possibilité de se replier sous un front où il n'y a pas de cavité pour les recevoir.

Le genre *Acanthocyclus* apparaît comme dérivant d'un ancêtre à antennules développées et étendues en avant. La disposition rencontrée chez les trois espèces actuelles ne peut pas être le résultat d'une réduction. On conçoit mal un retour à la fonction primitive.

Pour ce qui regarde toute la région orbite-antenne-antennule-front, il est évident qu'*Heterozius* diverge, s'écarte des autres Belliidae. Chez *Heterozius*, il y a comme une invagination antérieure, rappelant ce que l'on voit chez les Dromiacés (cf. PICHOD-VIALE, 1966, p. 1248).

En ce qui concerne les fouets antennulaires, ils sont : à peu près de même longueur et accolés l'un contre l'autre chez *Bellia* (fig. 7 B) (peut-être jouent-ils, comme le pédoncule, un rôle dans l'afflux de l'eau inhalante ?) ; nettement inégaux, surtout en épaisseur et en longueur, chez *Corystoides* (fig. 7 A) ; inégaux, surtout en épaisseur, chez *Acanthocyclus* (fig. 7 C) où ils sont courts, tout comme le pédoncule, et absolument pas contigus. Chez *Heterozius* (fig. 6 L), l'endopodite est très réduit par rapport à l'exopodite.

Dans l'appareil filtrant antennulaire de *Bellia* et de *Corystoides*, l'eau du courant respiratoire inversé pénètre dans la « cheminée » formée par la rencontre, lorsque les antennules sont accolées, des franges de soies qui garnissent les articles 2 et 3.

Un tel exemple de filtration du liquide respiratoire par les antennules se rencontre chez certains Hippidea, animaux vivant dans le sable. Chez *Albunea*, les fouets antennulaires sont très longs (plus longs que le corps) et ciliés ; là, l'antennule ne possède qu'un seul fouet et ce sont les deux fouets, plus que les pédoncules antennulaires, qui contribuent à la formation du tube inhalant émergeant du sable.

Une structure et un comportement analogues existent chez plusieurs espèces de diverses sous-familles de Crevettes Pénéidés. Par exemple, chez *Solenocera membranacea*, qui vit dans des fonds vaseux, les fouets antennulaires apposés forment un siphon inhalant. Chez *Solenocera vioscai*, un courant respiratoire renversé est associé à un comportement fouisseur dans la vase. Chez un autre Pénéidé, australien, *Metapenaeus mastersii*, qui vit complètement enfoncé dans le sable, les antennules forment avec les écailles antennaires un tube respiratoire, et le courant est inversé pendant tout le temps de l'enfouissement, avec seulement des chasses d'eau périodiques en avant et en arrière pour rejeter les particules solides et nettoyer les branchies ; pendant la nage, l'eau ne pénètre pas par cette voie, les palpes mandibulaires se soulevant et laissant passer un courant d'eau direct jusqu'à la chambre branchiale (DALL, 1958). L'analogie avec ce qui se passe chez les Belliidae fouisseurs nous paraît assez instructive.

Rappelons ici que, chez la mégalope de *Corystoides* (cf. BOSCHI et SCELZO, 1970) et d'*Acanthocyclus* (cf. FAGETTI et CAMPODÓNICO, 1970), les antennules sont fort développées et étalées en avant. Chez la mégalope d'*Heterozius* (cf. WEAR, 1968), l'antennule offre une tout autre conformation, annonçant celle trouvée chez l'adulte.

8. — Limitation antérieure du cadre buccal, chambre prostomiale et *mxp*3.

Chez *Bellia* (fig. 7 B), la limitation antérieure du cadre buccal est à son état le plus simple. Le cadre buccal y est relativement étroit et, au surplus, montre un rétrécissement de sa partie antérieure ;

il est de part et d'autre limité et surplombé par les avancées ptérygostomiennes fort saillantes, visibles même lorsque l'animal est regardé par la face dorsale. En arrière de l'épistome, il est limité par deux saillies qui s'affrontent sur la ligne médiane par leur bord arrondi, muni de soies, et qui se soulèvent progressivement de l'extérieur vers l'intérieur de façon à former au centre un petit pont sous lequel se trouve un espace assez large (fig. 8 A). De part et d'autre des saillies médianes, le cadre buccal n'est pas limité ; la vaste étendue qui demeure entre la saillie et la base de l'avancée ptérygostomienne mène à la profonde gouttière occupée par le scaphognatite.

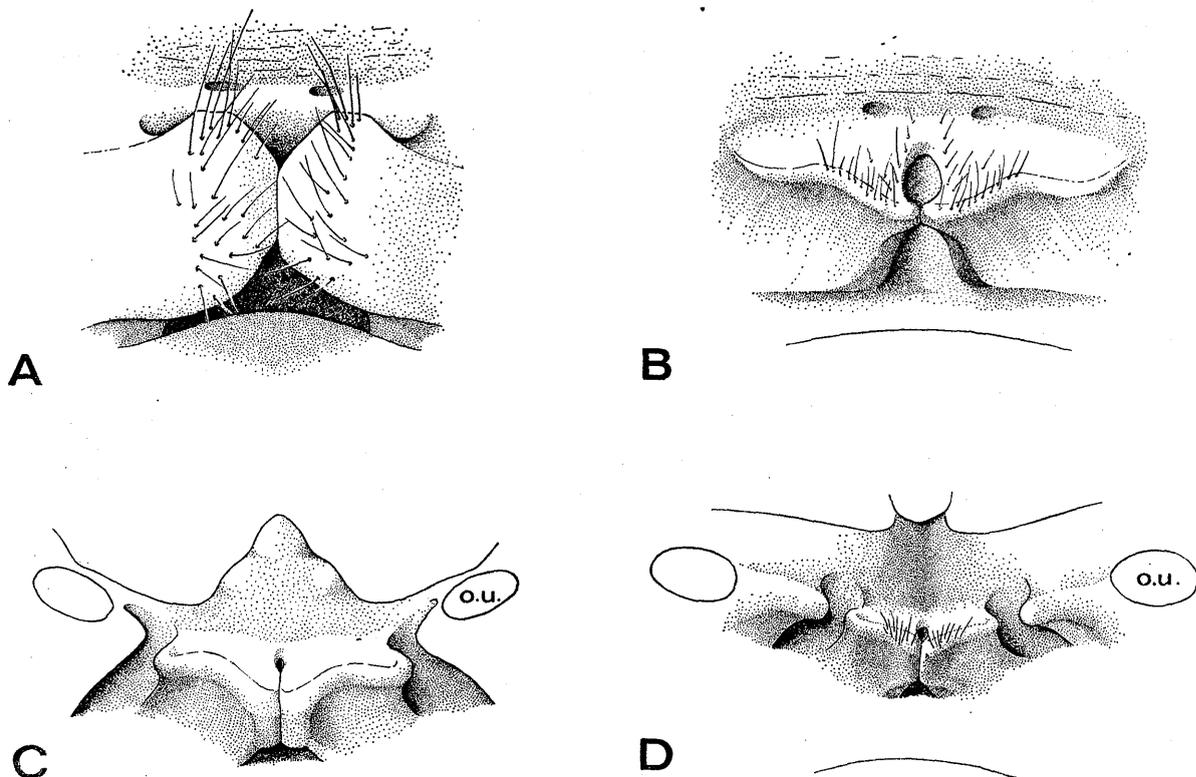


FIG. 8 A-D. — Saillies limitant le cadre buccal chez les Belliidae (mêmes spécimens que pour la figure 9 A-D).
 A, *Bellia picta* H. Milne Edwards ($\times 27$) ; B, *Corystoides abbreviatus* A. Milne Edwards ($\times 27$) ; C, *Acanthocyclus albatrossis* Rathbun ($\times 13,5$) ; D, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards ($\times 15,5$).
 o.u., opercule urinaire.

Chez *Bellia*, la chambre prostomiale, c'est-à-dire l'antichambre respiratoire, consiste en une cavité profonde, limitée : en arrière, par les fortes avancées méropodiales des mxp3 ; sur les côtés, par le prolongement antérieur du bord ptérygostomien en forme de saillie crénelée, ainsi que par la partie basilaire de l'antenne ; et enfin, en avant, par les antennes développées, qui se rejoignent sur la ligne médiane et dont le 2^e article doit se rabattre contre le rebord ptérygostomien. Toutes ces parties ainsi que les bords des appendices buccaux sont munis de longues soies qui, en se rencontrant, forment une sorte de rideau au-dessus de l'ouverture de la chambre prostomiale et filtrent l'eau avant sa pénétration dans la chambre et son passage dans les gouttières des scaphognatites.

Les mxp3 de *Bellia* (fig. 9 B) sont extrêmement allongés et étroits. S'appliquant bien l'un contre l'autre et fermant hermétiquement le cadre buccal sur les côtés, il se rétrécissent et vont en convergeant dans la région antérieure où ils se trouvent comme resserrés entre les deux avancées ptérygostomiennes qui s'approchent très près de l'axe de l'animal. L'aspect pédiforme des maxillipèdes rappelle plus la forme macroure que la forme brachyure. L'articulation de la coxa des mxp3 sur le sternum (fig. 5 L) se fait chez *Bellia* par un condyle analogue à celui de la coxa des périopodes ; ce condyle

s'articule au centre de la première encoche qui, antérieurement, découpe fortement le plastron sternal. La partie tout à fait antérieure du plastron sternal, limitée en arrière par cette encoche et qui correspond aux sternites des mâchoires, forme un étroit écusson, lequel s'avance profondément entre les mxp3 (fig. 10 B). A noter la forte prééminence de la région antéro-interne de l'ischion. Le mérus est long, sans échancrure marquée pour l'insertion du palpe. Cette avancée méropodiale des mxp3 sur le cadre buccal, qui accompagne l'avancée ptérygostomienne, caractérise les Crabes dits macrognathes¹. Une telle morphologie des mxp3 s'est certainement installée à partir d'une disposition primitive ; l'allongement peut être une acquisition secondaire et résulter de l'adaptation au filtrage de l'eau respiratoire.

Chez *Corystoides* (fig. 7 A, 8 B), la limitation antérieure du cadre buccal est plus nette. Le palais est en partie fermé, car les saillies médianes se soulèvent fortement, au point de venir à la rencontre des mxp3. Les deux saillies s'élèvent en formant une crête proéminente et se rejoignent sur la ligne médiane suivant un court espace et en formant un petit pont au-dessus d'une assez large ouverture. Le prolongement antérieur du bord ptérygostomien est en forme de saillie pointue et porte une forte dent. Les mérus des mxp3 forment deux avancées poilues surplombant l'entrée des gouttières des scaphognatites, de part et d'autre des saillies médianes. La chambre prostomiale est bien moins profondément excavée que chez *Bellia*. Des soies filtrantes garnissent toutes les parties (antennules, base des antennes, région médiane de l'épistome, apophyses ptérygostomiennes, avancées méropodiales), contribuant à former l'antichambre respiratoire. L'eau inhalée, après avoir rencontré ces barrières filtrantes, pénètre dans la chambre et glisse dans les gouttières latérales ; sans doute, de l'eau doit également passer par le petit tunnel ménagé à la jonction des saillies médianes.

Les mxp3 de *Corystoides* (fig. 9 A ; pl. 1, fig. 4) sont peu larges, allongés, pédiformes, et se rétrécissent progressivement en convergeant vers l'avant, comme chez *Bellia* (fig. 9 B). Il existe aussi une avancée antéro-interne de l'ischion. Par contre, le mérus offre une profonde encoche pour l'insertion du palpe et c'est sa partie antéro-externe, en forme de lobe pointu et incurvé, qui constitue l'avancée méropodiale, débordant sur l'épistome.

Dans le genre *Acanthocyclus* (fig. 7 C ; pl. 1, fig. 5), sans doute corrélativement à l'élargissement de la carapace (notamment de la région antérieure de celle-ci) et au processus de carcinisation, la macrognathie¹ a disparu pour faire place à la brachygnathie. La brachygnathie est déjà bien affirmée chez les *Acanthocyclus* : le cadre buccal est court, quadrangulaire et sa limitation antérieure est nette ; cadre buccal et mxp3 ont acquis un contour continu par « intégration », et les maxillipèdes externes, très élargis, restent dans les limites du cadre buccal et sont de type operculiforme. La fermeture de la région buccale est réalisée et il y a disparition de la chambre prostomiale.

L'épistome est réduit et les saillies médianes limitant le cadre buccal, situées très en avant, se trouvent de ce fait peu éloignées du proépistome. Chez *Acanthocyclus hassleri*, les deux saillies se rencontrent et se confondent sur la ligne médiane en formant un pont et en laissant sous elles un passage ; on distingue encore bien le bord postérieur des saillies, qui se perd toutefois assez vite, tandis que leur bord antérieur forme une crête épaisse, à peu près linéaire. Latéralement, le passage pour l'eau reste assez vaste. Chez *A. albatrossis* (fig. 8 C), les saillies médianes, beaucoup plus proéminentes, sont principalement représentées par leur bord antérieur, extrêmement soulevé et saillant presque perpendiculairement à l'épistome ; elles se rencontrent sur la ligne médiane et se joignent largement en formant un bord épais. L'ensemble se présente grosso modo sous forme de deux crêtes arquées laissant au milieu un petit orifice et s'interrompant assez rapidement sur les côtés ; fait suite un petit espace, qui apparaît comme une échancrure, juste au-dessus de la gouttière du scaphognatite ; puis vient la vaste région mal délimitée, située à la base de l'antenne, avec son opercule urinaire arrondi et volumineux, et sur laquelle s'appuie l'avancée ptérygostomienne. Chez *Acanthocyclus gayi*, les saillies médianes, assez étroites, se présentent à peu près comme chez *A. albatrossis*.

Le cadre buccal des *Acanthocyclus* est quadrangulaire, avec seulement un léger rétrécissement antérieur. Les mxp3 (fig. 9 C), courts, larges et trapus, notamment à leur base, convergent vers l'avant

1. Ce terme implique ici que le cadre buccal et ses dépendances sont très développés en longueur, que la limitation antérieure est dans un état simple ou peu marqué et que le mérus des mxp3, très allongé, empiète sur l'épistome.

et viennent pratiquement en contact du bord proéminent des saillies médianes. L'exopodite est très large, tout comme l'ischion de l'endopodite, qui présente une forte saillie dans la région antéro-interne. Le mérus, par contre, ne montre aucune avancée et est du type rencontré chez beaucoup de Crustacés brachygnathes.

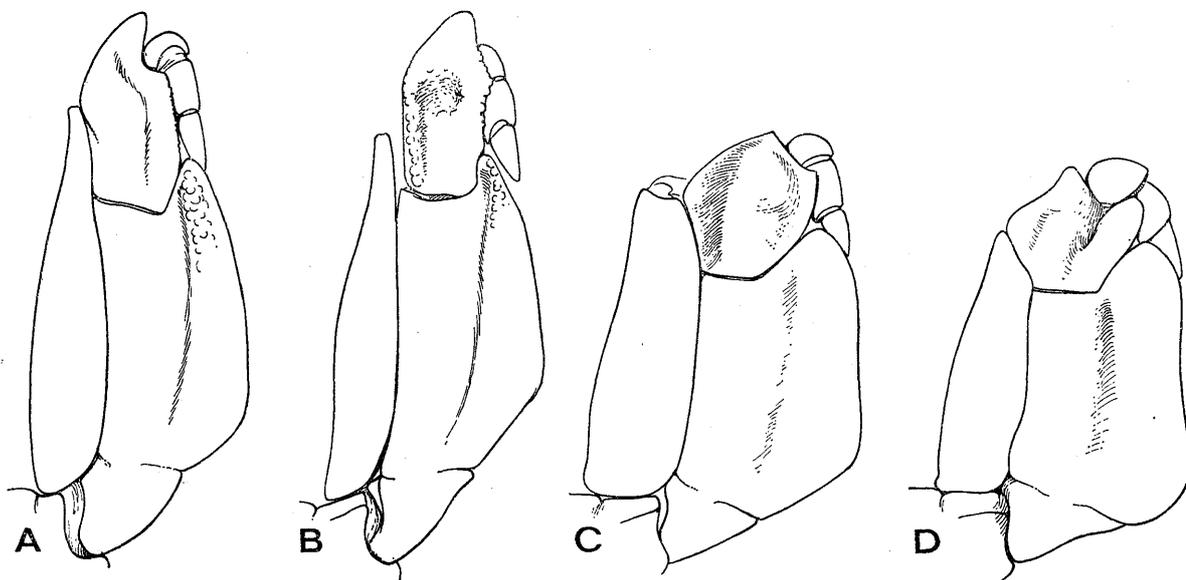


FIG. 9 A-D. — Mxp3 des Belliidae (pilosité non représentée).

A, *Corystoides abbreviatus* A. Milne Edwards, syntype ♂ 23 × 20 mm, Rio de la Plata (MP-B3) ; B, *Bellia picta* H. Milne Edwards, ♀ 29 × 25,4 mm, [Tahiti] (MP-B2:2) ; C, *Acanthocyclus albatrossis* Rathbun, ♂ 19 × 21 mm, Valparaiso (MP-B8) ; D, *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, ♂ 15,5 × 21,5 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13).

Chez *Heterozius* (fig. 7 D ; pl. 1, fig. 6), la brachygnathie est tout à fait installée, les mxp3 ne sont absolument pas allongés mais, au contraire, courts, très trapus ; au lieu de converger vers l'avant, ils s'étalent largement et offrent une troncature antérieure franche et oblique. Le proépistome, extrêmement réduit, fait suite à un épistome assez petit et déprimé. Les deux saillies (fig. 8 D) qui limitent le cadre buccal ne sont pas très grandes mais se soulèvent progressivement et bien haut vers la ligne médiane, où elles viennent en contact en laissant sous elles un petit passage. De part et d'autre des saillies ne subsiste qu'une étroite échancrure. Les avancées ptérygostomiennes sont faibles.

Les mxp3 d'*Heterozius* (fig. 9 D) sont larges, nullement rétrécis vers l'avant. L'ischion offre une puissante avancée dans la région antéro-interne. Le mérus a son bord externe disposé obliquement et offre une saillie antéro-externe ; sa région inféro-interne, limitée par un profond sillon, forme un lobe saillant obliquement et qui vient s'appuyer sur le propode du palpe.

Ainsi, chez *Heterozius*, les mxp3 ferment presque complètement le cadre buccal. Il n'y a de passage pour l'eau qu'au niveau de l'orifice médian entre les saillies et au niveau des deux échancrures de part et d'autre de celles-ci ; enfin, un passage demeure non clos, de chaque côté, sous le maxillipède externe au niveau de l'insertion du palpe (fig. 8 D). Lorsque le Crabe est enfoncé dans la vase et pratique la respiration inversée, l'eau doit pénétrer par ces orifices, devenus inspirateurs ; une filtration est peut-être assurée par les soies courtes qui garnissent toute la région en avant du cadre buccal et les appendices buccaux. Le sillon du mérus des mxp3 et celui, très profond, à la limite des régions ptérygostomienne et sous-hépatique, bifurqué en avant de part et d'autre de la forte dent infraorbitaire interne, jouent sans doute aussi un rôle dans la circulation de l'eau.

Les caractères de la région buccale que nous avons décrits chez *Bellia* et chez *Corystoides* sont à certains égards des caractères primitifs (rétrécissement fronto-buccal, faible limitation du cadre

buccal, mxp3 pédiformes, etc.) mais ils sont aussi le fait de l'adaptation à la vie fouisseuse. La constitution de la chambre prostomiale pour la filtration de l'eau lors des renversements prolongés pendant l'enfouissement est le résultat d'un processus évolutif dans la voie « corystidienne » (au sens large, celui de BOHN, 1901, p. 166). *Bellia* et *Corystoides* sont des Crabes spécialisés dans une direction particulière. Quant à *Acanthocyclus* et à *Heterozius*, chez lesquels s'affirme la brachygnathie et se réalise la clôture du cadre buccal par les pattes-mâchoires operculiformes, ils ont évolué dans une autre voie.

On peut rappeler ici que l'allongement et le rétrécissement de la région buccale peuvent être une acquisition secondaire, à partir d'une disposition brachygnathe. Cette tendance « oxystomienne » nous l'avons mise en évidence chez les Crabes du groupe *Aethra*, *Osachila*, *Actaeomorpha*, *Hepatus*, où l'on assiste, à partir d'une disposition brachygnathe, au développement progressif d'un appareil respiratoire oxystomien, avec cadre buccal terminé en pointe, constitution d'orifices, chambre prostomiale où se produisent des mouvements oscillatoires de l'eau (cf. GUINOT, 1966-1967). Chez *Bellia* et chez *Corystoides*, nous voyons une autre tendance, sans doute manifestée très tôt chez des Crabes primitifs, encore peu différenciés, à carapace allongée, à chambre branchiale longue, à mxp3 encore pédiformes, à cadre buccal non limité antérieurement.

9. — *Plastron sternal. Abdomen et appareil « bouton-pression » chez le mâle.*

La charpente apodémienne intersegmentaire est un caractère fondamental des groupes naturels phylétiquement apparentés ; elle représente une structure relativement indépendante du mode de vie ou du comportement. Portant extérieurement les marques des formations endosquelettiques, le plastron sternal constitue un excellent élément pour déceler les relations phylétiques. Mais, à côté de la communauté de structure, laquelle indique l'unité phylétique, se manifeste la tendance à l'élargissement, qui, elle, témoigne du niveau évolutif. Cet élargissement du plastron sternal est corrélatif du raccourcissement de l'axe céphalothoracique, de l'élargissement de l'animal, du processus de carcinisation. L'élargissement du sternum thoracique, lorsqu'il est très marqué, retentit nécessairement sur la morphologie, aboutit à une certaine condensation, qui vient « déformer » les contours par rapport au plan d'origine.

Il est donc particulièrement intéressant de considérer la morphologie du sternum thoracique chez les quatre genres de Belliidae dont nous savons que deux sont adaptés au fouissage, tandis que deux autres ont un autre mode de vie et se sont diversifiés.

Chez les Belliidae, le sternum thoracique offre un plan de structure constant, mais la tendance à l'élargissement se manifeste très nettement et indique le passage à un autre niveau évolutif (cf. fig. 10 A-D). Le plastron est plus étroit et allongé chez les deux genres fouisseurs et filtreurs, *Corystoides* et *Bellia*, se raccourcit et s'élargit chez *Acanthocyclus*, qui se situe à un niveau évolutif plus avancé, et offre chez *Heterozius* un élargissement remarquable de toute la région antérieure.

Un caractère commun à trois des quatre genres de Belliidae, *Bellia*, *Corystoides* et *Acanthocyclus*, est que, chez le mâle, lorsque l'abdomen est rabattu, une petite portion du sternite 8 demeure visible entre l'abdomen et l'épisternite 7. Très faible et étroite chez *Corystoides* (fig. 10 A) et *Bellia* (fig. 10 B), cette portion latérale découverte du sternite 8 est un peu plus large chez les *Acanthocyclus* (fig. 10 C, 11 E), surtout chez *A. gayi* (fig. 11 F). Dans ces trois genres, une autre portion, très faible, du sternite 8 est visible plus postérieurement, près de l'articulation de la coxa de p5, tout à fait latéralement entre le 1^{er} et le 2^e segment abdominal. Chez *Heterozius* (fig. 10 D), l'abdomen recouvre presque la totalité du sternite 8 : pas de portion visible au niveau de l'épisternite 7 ; par contre, une très faible fraction du sternite 8 apparaît latéralement entre les deux premiers segments abdominaux.

C'est chez *Corystoides* (fig. 10 A) que le plastron sternal est le plus allongé et le plus étroit : sa partie antérieure, en avant des chélipèdes, qui correspond aux sternites soudés des mxp3, mxp2, et mxp1, est sensiblement rétrécie, sans toutefois former un écusson bien net, et n'est séparée du sternite des p1 que par une dépression à peine marquée. Les épisternites 4 et 5 ne sont délimités des sternites correspondants que par un sillon peu distinct ; la suture semble mieux décelable sur les épisternites 6 et 7. Les lignes de suture séparant les sternites 6-7 et 7-8 se rejoignent au milieu de la cavité

abdominale, le long de l'axe céphalothoracique ; celles séparant les sternites 4-5 et 5-6 s'interrompent à faible distance de l'axe sagittal médian. Une ligne médiane apparaît au niveau des sternites 7 et 8 ; elle se prolonge au niveau du sternite 6 par un creux profond. Lorsque l'abdomen (mâle) est rabattu, une petite fraction du sternite 8 est laissée à découvert au niveau de l'épisternite 7. Dans la même position, une autre fraction du sternite est visible en arrière, au-dessous du condyle articulaire de la coxa de p5, c'est-à-dire qu'elle apparaît sur le côté entre le 1^{er} et le 2^e segment abdominal.

La cavité qui reçoit l'abdomen chez le mâle est profonde et étroite, avec des bords bien marqués. L'abdomen mâle, assez long, s'étend au-delà de la suture séparant les sternites 4-5, c'est-à-dire parvient presque au niveau de l'insertion des p1. Les segments abdominaux 3-4-5 sont soudés, pratiquement sans traces de suture.

Chez *Corystoides* (fig. 11 B), le système d'accrochage de l'abdomen du mâle¹, à savoir le « bouton-pression », est bien en place. Le bouton, éminence pointue, légèrement pédiculée et crochue, est situé assez près de la ligne médiane, au bord de la cavité triangulaire recevant l'abdomen et juste en avant de la suture séparant les sternites 5-6. La fossette est creusée sur la face ventrale de l'abdomen dans les angles latéro-postérieurs arrondis du 6^e segment. Les deux parties viennent bien en contact et se correspondent parfaitement ; le décrochage de l'abdomen doit se faire par une poussée en avant exercée à la base de l'abdomen.

Chez *Bellia* (fig. 10 B), le sternum thoracique est dans son ensemble relativement moins étroit que chez *Corystoides*. A noter toutefois le fort rétrécissement antérieur du plastron, déjà au niveau des chélicépèdes et surtout en avant de ceux-ci, où il forme un écusson s'engageant entre mxp3 et limité sur les côtés par une large encoche et en arrière par une dépression. Des sutures nettes délimitent encore tous les épisternites. Chez *Bellia*, la ligne de suture séparant les sternites 7-8 s'arrête très loin de l'axe céphalothoracique ; les autres lignes de suture se terminent par des dépressions petites mais profondes, plus éloignées de l'axe céphalothoracique que chez *Corystoides*. Une ligne médiane est présente comme chez *Corystoides*, au niveau des sternites 7 et 8. Tout comme chez *Corystoides*, le sternite 8 apparaît à découvert en deux endroits lorsque l'abdomen est rabattu : au niveau de l'épisternite 7 et, très faiblement, sous le condyle de la coxa de p5, latéralement entre les deux premiers segments abdominaux.

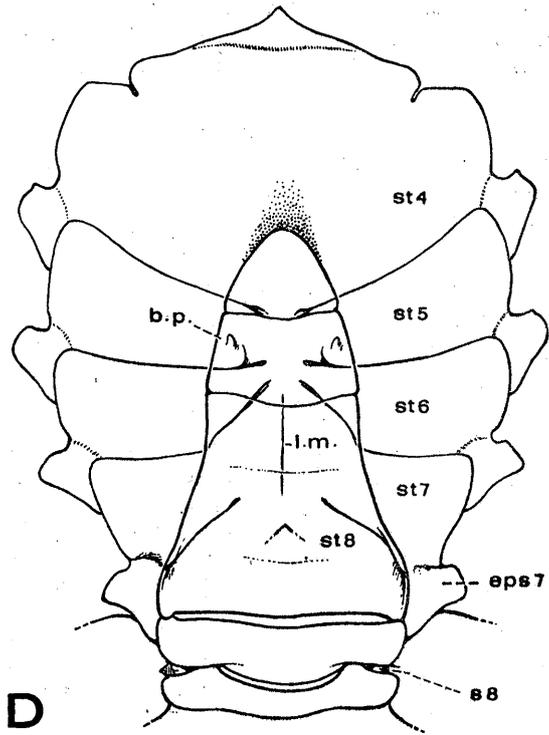
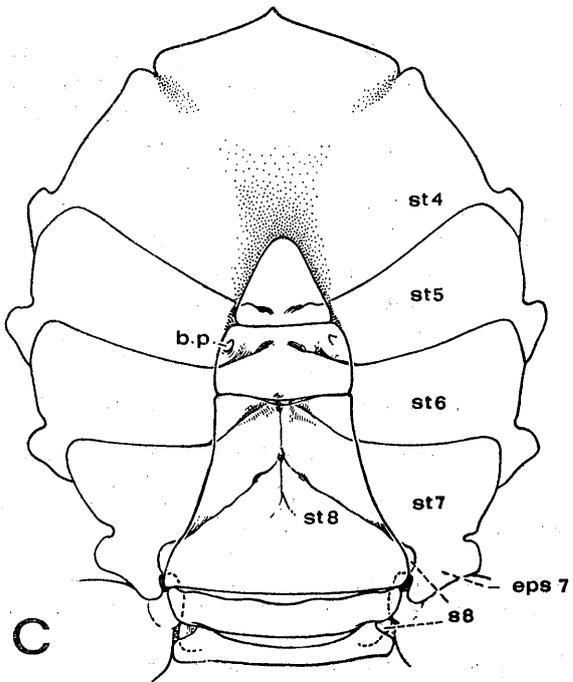
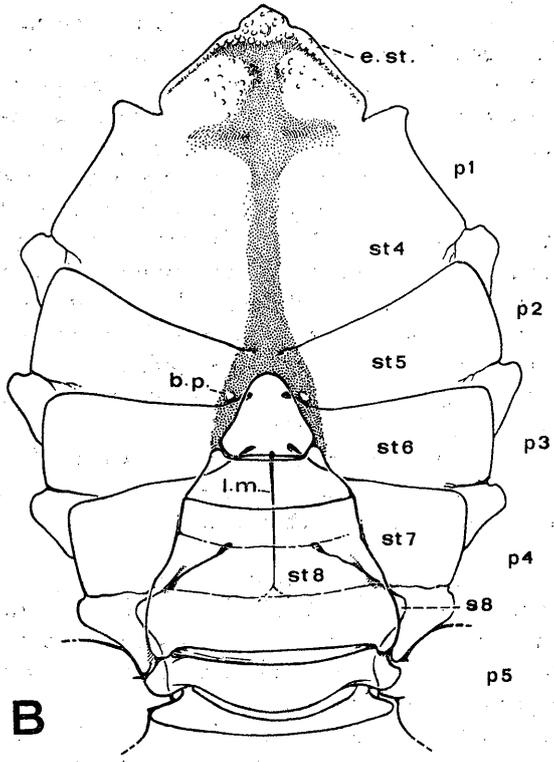
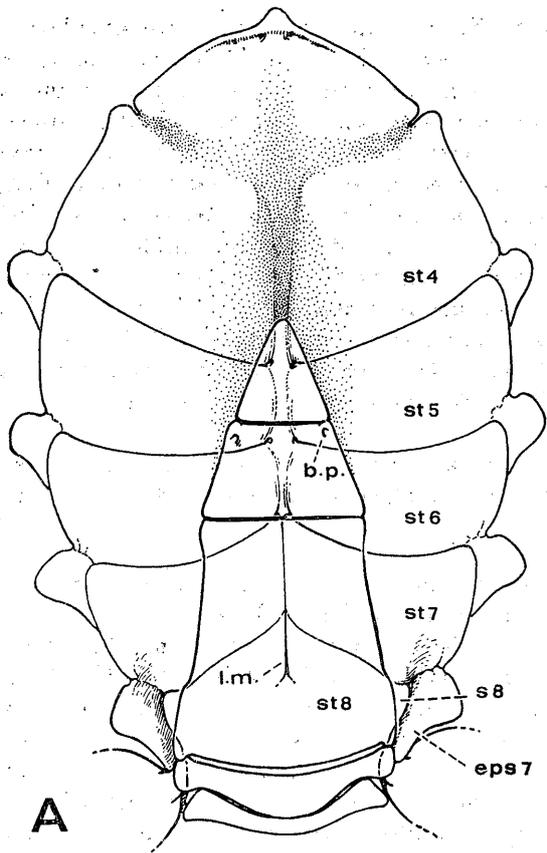
Chez *Bellia picta* mâle, la cavité abdominale est relativement peu profonde, notamment peu creusée dans sa partie antérieure, les flancs étant en pente douce et délimités de la partie plane du plastron par un bord atténué. Elle n'est pas fermée en avant mais au contraire se prolonge loin jusqu'au niveau des p1, en se rétrécissant progressivement de façon à n'être plus qu'un large sillon médian. Mais cette cavité n'est obturée que partiellement par l'abdomen. En effet, l'abdomen mâle, dont les segments 3-4-5 ont fusionné mais avec des sutures encore apparentes, consiste en une lame triangulaire, très élargie à la base et très courte, n'atteignant que la suture séparant les sternites 5-6, c'est-à-dire le niveau de l'insertion des p2. Même quand l'abdomen est complètement reployé, on aperçoit la partie antérieure de la dépression abdominale, notamment tout le tracé des lignes de suture séparant les sternites 4-5 et terminées par une petite dépression submédiane.

1. Rappelons qu'il n'existe pas d'appareil « bouton-pression » dans le genre *Corystes*.

FIG. 10 A-D. — Plastron sternal chez les Belliidae. (Les dessins du plastron sternal et de l'abdomen, y compris les sutures sternales cachées par l'abdomen, ont été volontairement dessinés en traits pleins pour montrer plus clairement la position relative des diverses parties. Les quatre figures ont été exécutées « en développement » pour éviter les déformations de perspective).

A, *Corystoides abbreviatus*, syntype ♂ 23 × 20 mm, Rio de la Plata (MP-B3) (× 6) ; B, *Bellia picta*, holotype ♂ 50,5 × 45,5 mm, Pérou, Baie de Saint-Nicolas (MP-B1) (× 2) ; C, *Acanthocyclus albatrossis*, ♂ 19 × 21 mm, Valparaiso (MB-B8) (× 6) ; D, *Heterozius rotundifrons*, ♂ 15,5 × 21,5 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) (× 6,6).

b.p., crochet de l'appareil « bouton-pression » sur le sternite 5 ; eps7, épisternite 7 ; e.st., écusson sternal ; l.m., ligne médiane ; p1, p2, p3, p4, p5, périopodes 1 à 5 ; st4, st5, st6, st7, st8, sternites 4 à 8 ; s8, portion du sternite 8 laissée à découvert.



Ce caractère de brièveté de l'abdomen mâle chez *Bellia* se traduit par une autre singularité. L'appareil d'accrochage « bouton-pression » de l'abdomen mâle existe bien (fig. 11 A), mais les deux éléments ne viennent pas en contact, ne peuvent pas coïncider. Les fossettes portées par les angles proéminents du 6^e segment ne peuvent pas venir se boutonner aux saillies correspondantes, situées juste en avant de la suture séparant les sternites 5-6, car — exprimons-le ainsi — l'abdomen est trop court. Le bord antérieur du 6^e segment, loin de venir s'appliquer sur le sternite portant les saillies, demeure en retrait : il y a donc un écart important, un décalage entre les crochets sternaux et les fossettes abdominales. Nous n'avons en notre possession qu'un seul grand spécimen mâle de *Bellia*, l'holotype de *B. picta*, un exemplaire sec régénéré en 1965 et mesurant 50,5 × 45,5 mm. Nous nous sommes demandé si l'abdomen de ce Crabe ne présentait pas une anomalie ou une déformation. Mais la photographie d'une *B. picta* de 28,5 mm de long, publiée par РАТНВУН (1930, pl. 79, fig. 3), nous montre la même disposition singulière, à savoir un abdomen mâle court, avec les angles postérieurs du 6^e segment éloignés des crochets, parfaitement visibles. Il faudra assurément vérifier ce caractère chez d'autres *Bellia* mâles.

Chez *Bellia* mâle et *Corystoides* mâle, la topographie de l'appareil bouton-pression est la même : le crochet est placé au même endroit. Chez *Corystoides*, le système d'accrochage est fonctionnel, tandis qu'il ne le serait pas chez *Bellia*.

Dans le genre *Acanthocyclus* (fig. 10 C), le sternum thoracique s'est notablement élargi par rapport à ce qui existe chez *Corystoides* et *Bellia*. Il offre une forme moins ovale, plus arrondie. Il y a un rétrécissement dans la région antérieure : d'abord entre les p1, ensuite entre les mxp3, le bord sternal qui longe les mxp3 étant concave et non plus convexe comme chez *Corystoides* et *Bellia*. Toute la partie antérieure, celle qui s'intercale entre les mxp3, est comme tassée, au lieu de s'avancer en un écusson comme chez *Bellia* et *Corystoides*. Tout cela correspond sans doute au raccourcissement du corps du Crabe. Les lignes de suture délimitant les épisternites sont obsolètes. Comme chez *Corystoides*, la ligne de suture séparant les sternites 7-8 rejoint la ligne médiane ; cette dernière est présente au niveau du sternite 8 ainsi qu'au niveau du sternite 7. La ligne de suture séparant les sternites 6-7 s'approche très près de la ligne médiane (chez *Acanthocyclus gayi* peut-être la rejoint-elle), tandis que celles séparant les sternites 5-6 et 4-5, plus courtes et se terminant par des dépressions, sont plus éloignées de la ligne médiane.

Dans le genre *Acanthocyclus*, lorsque l'abdomen est rabattu, les portions découvertes du sternite 8 sont très apparentes. Au niveau de l'épisternite 7, le sternite 8 est visible sous forme d'une pièce assez large : plus large chez *hassleri* que chez *albatrossis* (fig. 10 C, 11 E), plus large chez *gayi* (fig. 11 F) que chez *hassleri*. En arrière, de part et d'autre vers le bord externe de l'abdomen, entre les deux premiers segments, la portion visible du sternite 8 est fort nette. On voit bien, chez les *Acanthocyclus*, que le sternite 8 s'étend latéralement pour venir encadrer le condyle articulaire de la coxa de p5 d'où sort le pénis. Ces parties latérales qui débordent de la cavité abdominale ne sont donc plus recouvertes par l'abdomen et sont laissées à découvert. Cette disposition rappelle un peu ce que nous avons montré chez *Galene* de Haan (cf. GUINOT, 1969a, p. 702, fig. 105), où le sternite 8 est également laissé à découvert en deux endroits. Bien sûr, il s'agit seulement de convergence.

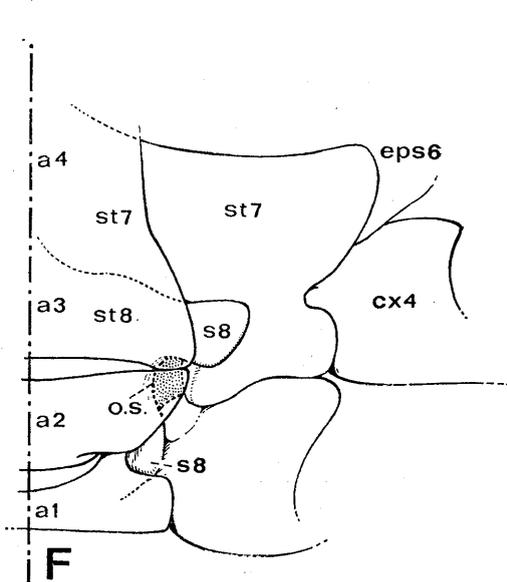
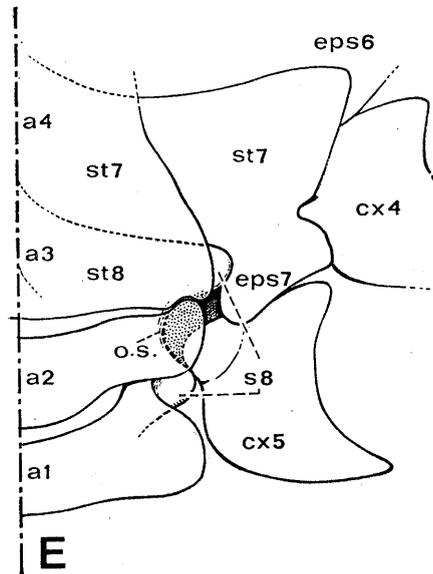
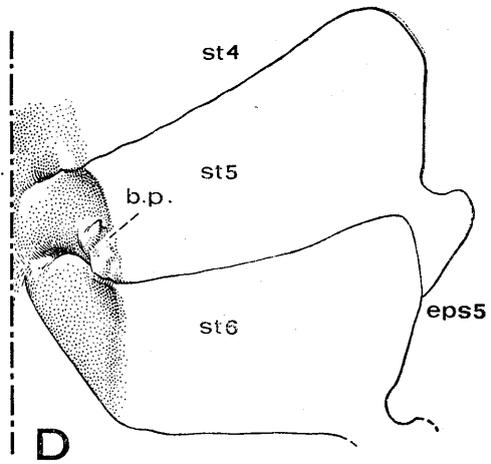
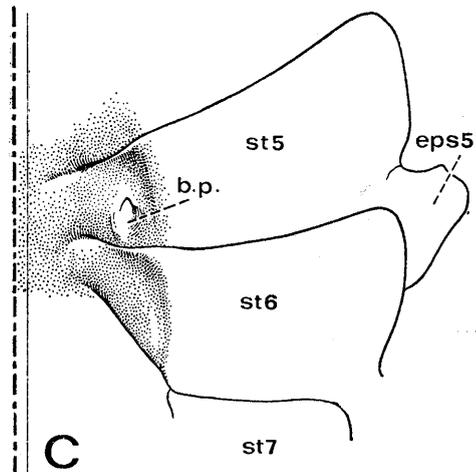
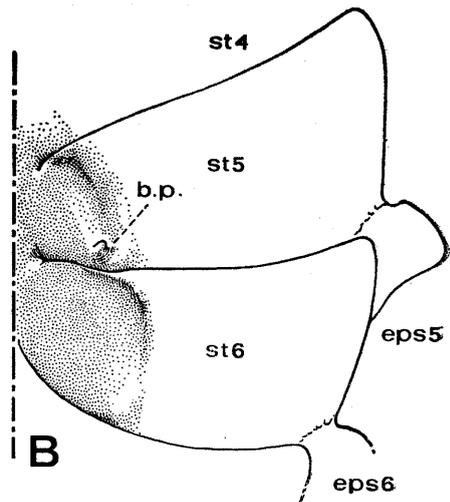
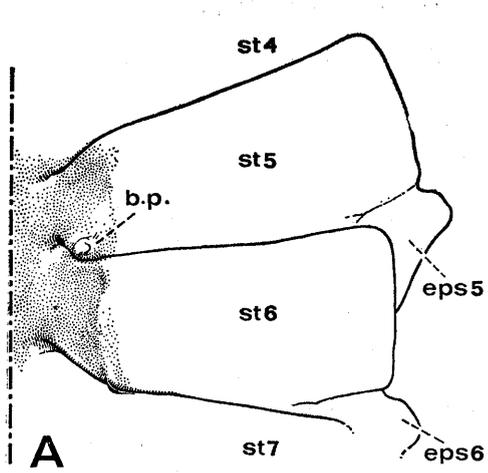
FIG. 11 A-D. — Dispositif d'accrochage de l'abdomen mâle chez les Belliidae. (L'abdomen n'a pas été représenté ; en grisé, la cavité abdominale).

A, *Bellia picta*, holotype ♂ 50,5 × 45,5 mm, Pérou, Baie de Saint-Nicolas (MP-B1) (× 3) ; B, *Corystoides abbreviatus*, syntype ♂ 23 × 20 mm, Rio de la Plata (MP-B3) (× 8) ; C, *Heterozius rotundifrons*, ♂ 15,5 × 21,5 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) (× 11,3) ; D, *Acanthocyclus hassleri*, ♂ 24 × 27 mm, Callao (MP-B11, ex 2087S) (× 6).

FIG. 11 E-F. — Les rapports sternum-abdomen mâle au niveau des coxae de p4 et p5 chez les Belliidae, par exemple dans le genre *Acanthocyclus*.

E, *Acanthocyclus albatrossis* ; F, *A. gayi*. (Les sutures sternales cachées par l'abdomen sont dessinées en pointillé ; en grisé, l'orifice génital mâle coxal). On distingue bien les deux portions, antérieure et postérieure, du sternite 8 laissées à découvert.

a1-a4, segments abdominaux 1 à 4 ; b.p., crochet de l'appareil « bouton-pression » sur le sternite 5 ; cx4, cx5, coxa des pattes ambulatoires 4 et 5 ; eps5, eps6, eps7, épisternites 5, 6, 7 ; o.s., orifice génital mâle ; st4, st5, st6, st7, st8, sternites 4 à 8 ; s8, portion du sternite 8 laissée à découvert.



Chez *Acanthocyclus* mâle, la cavité abdominale est profonde et étroite, avec des bords bien marqués. L'abdomen mâle s'étend en avant presque jusqu'au niveau de l'insertion des p1 (surtout chez *A. gayi* où l'abdomen est long). Les segments abdominaux 3-4-5 se sont complètement fusionnés, sans traces de lignes de suture (sauf chez *A. gayi* où on les distingue légèrement), et ankylosés.

L'appareil d'accrochage de l'abdomen mâle comprend le crochet, placé à une petite distance de la suture séparant les sternites 5 et 6, et la fossette creusée dans la région postéro-latérale du 6^e segment abdominal. Cette disposition caractérise les trois espèces du genre *Acanthocyclus*. Chez *A. hassleri* (fig. 11 D), la saillie de l'appareil d'accrochage forme un crochet très pointu ; au-dessus du crochet est bien marqué le creux dans lequel vient s'appliquer la partie antérieure externe du 7^e segment abdominal ; au-dessus de ce creux s'élève une petite saillie formée par une sorte de décrochement de la suture sternale juste à ce niveau et également coaptée avec la partie correspondante de l'abdomen.

Chez *Heterozius* (fig. 10 D), ce qui caractérise le plastron sternal, c'est, à l'inverse de la conformation existant dans les autres genres, son élargissement progressif d'arrière en avant. Le sternum thoracique est très élargi en avant de l'insertion des chélicépèdes : à ce niveau, il s'étale transversalement et, au-delà du condyle articulaire de la coxa de p1, il s'étend en une sorte d'expansion foliacée, très caractéristique. Toute la partie située en avant de la suture séparant les sternites 4-5 apparaît comme raccourcie et il y a comme un tassement de la portion tout à fait antérieure qui s'intercale entre les mxp3, lesquels sont fort élargis.

Chez *Heterozius*, on aperçoit les lignes de suture délimitant les épisternites 4, 5 et 6, et on distingue plus nettement celle délimitant l'épisternite postérieur (épisternite 7).

Comme chez *Bellia*, chez *Heterozius* la ligne de suture séparant les sternites 7-8 s'interrompt loin de l'axe céphalothoracique. Les trois autres lignes de suture aboutissent plus près de l'axe médian ; leurs terminaisons aboutissent près les unes des autres, convergeant dans un espace restreint, comme s'il y avait concentration, condensation. Nous expliquons cela par le raccourcissement du corps du Crabe. La ligne médiane apparaît seulement dans la région antérieure du sternite 8 et tout au long du sternite 7.

Une autre caractéristique d'*Heterozius* : lorsque l'abdomen est rabattu, aucune portion du sternite 8 n'est visible au niveau de l'épisternite 7 ; en revanche, on aperçoit une petite portion du sternite 8 entre les deux premiers segments abdominaux, du côté externe.

Chez le mâle d'*Heterozius*, la dépression abdominale est relativement large, avec les bords bien marqués ; elle se prolonge à peine en avant de l'abdomen qui la remplit donc à peu près complètement. L'abdomen mâle s'étend en avant presque jusqu'au niveau de l'insertion des p1. Les segments 3-4-5 sont fusionnés et ankylosés.

L'appareil d'accrochage de l'abdomen mâle (fig. 11 C) présente deux parties bien coaptées : le crochet, pointu, situé sur le 5^e sternite, est relativement éloigné de la suture séparant ce dernier du sternite 6 ; la fossette correspondante est creusée dans la région latérale du 6^e segment abdominal.

10. — Appareil « bouton-pression » chez la femelle. Orifices génitaux de la femelle.

Chez les *Bellia* ♀, les crochets sternaux de l'appareil d'accrochage sont situés comme chez le mâle ; mais, étant donné que l'abdomen est nettement plus allongé, avec les segments 3-4-5 distincts, les fossettes du 6^e segment abdominal peuvent venir au contact des crochets. Il y a correspondance. C'est du moins ce qui existe chez les femelles jeunes. Une coïncidence parfaite du « bouton-pression » se rencontre chez deux jeunes *Bellia picta* ♀ de 25 × 22 mm et 29 × 25,4 mm (fig. 12 A, B), l'élément « bouton » étant une saillie en forme de crochet, analogue à celle que l'on voit chez le mâle adulte. Ainsi qu'on l'a constaté chez d'autres Brachyours, chez la femelle adulte de *Bellia*, par suite de l'élargissement de l'abdomen, l'accrochage doit certainement devenir morphologiquement impossible. La seule *Bellia* adulte que nous ayons observée est une femelle ovigère de 39,5 × 36 mm (fig. 12 C), malheureusement à l'état sec. La cavité abdominale s'est considérablement élargie, tout comme l'abdomen en forme de lame ovulaire courte et large, et n'est plus que très peu excavée ; il n'y a plus de rebord net la délimitant du reste du plastron. L'élément sternal du « bouton-pression » n'est plus une saillie

arrondie mais s'est transformé en un petit bourrelet (fig. 12 C, *bo*) doublant antérieurement la ligne de suture qui sépare les sternites 5-6, tout près de l'endroit où celle-ci aboutit dans la cavité abdominale au-dessus de la vulve.

Une singularité de *Bellia* réside dans la position des orifices génitaux femelles. Chez les Belliidae, les orifices génitaux femelles, les vulves (cf. HARTNOLL, 1968a, p. 282), s'ouvrent sur le 6^e sternite thoracique : ce sont bien des Crabes sternitrèmes. Chez *Bellia*, tout au moins chez les spécimens impubères, au lieu de déboucher sur la portion sternale recouverte par l'abdomen, c'est-à-dire dans la cavité abdominale, les conduits génitaux femelles s'ouvrent en dehors de celle-ci, loin de l'axe céphalothoracique, sur la portion découverte du 6^e sternite thoracique (fig. 12 A, B). Les vulves ne sont pas protégées par l'abdomen et apparaissent à découvert. Nous avons observé cela chez les deux jeunes *Bellia* ♀ de 25 × 22 mm et 29 × 25,4 mm. Les vulves sont situées sur le plastron sternal, en dehors du bord externe de l'abdomen chez la plus grande femelle ; chez la plus petite femelle, l'abdomen empiète légèrement sur la vulve. Chez ces *Bellia*, les orifices femelles sont éloignés du bouton de l'appareil d'accrochage de l'abdomen, ils sont externes par rapport à ce dispositif, lequel peut être — nous l'avons vu — encore fonctionnel.

Chez notre *Bellia* ovigère de 39,5 × 36 mm (fig. 12 C), où l'on ne peut rabattre l'abdomen car le spécimen est sec et, en outre, porte des œufs, les vulves, considérablement élargies, sont situées très latéralement sur le plastron sternal et, malgré l'élargissement de l'abdomen, ne sont pas recouvertes en totalité par celui-ci. Il faudrait observer la disposition sur du matériel frais.

On cite rarement le cas, chez les Brachyoures, de vulves sternales « extérieures » à la cavité abdominale, tout au moins chez les individus adultes¹. Il n'y a pas d'intermédiaire, chez les Crabes, entre formes péditrèmes et sternitrèmes : l'orifice femelle est soit coxal, soit sternal, et dans ce dernier cas, généralement, sous-abdominal. *Bellia* est bien sternitrème, mais l'orifice est plus proche de la coxa de p3 que chez les autres Brachyoures. En ce qui concerne l'orifice mâle, on assiste, chez les Brachyoures, à sa « migration » sur le sternum, à partir d'une position coxale en une position latérale sur le sternum, et jusqu'en une position centrale sur ce dernier (cf. GUINOT, 1969a). Il serait intéressant de connaître l'anatomie interne de *Bellia*, notamment celle de l'appareil génital femelle.

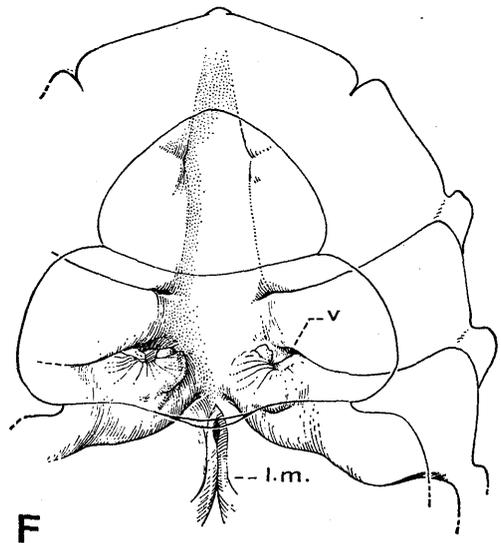
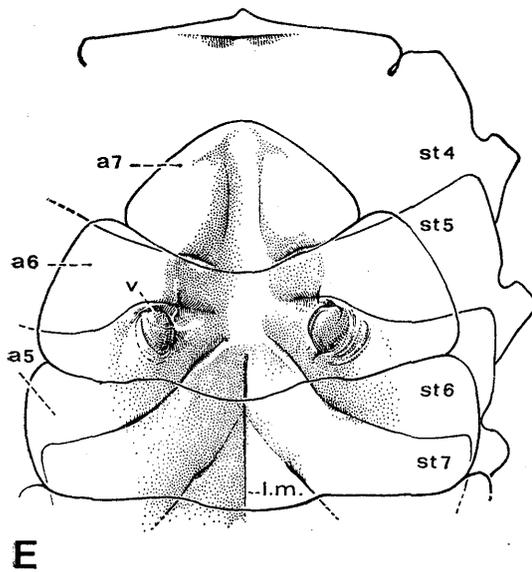
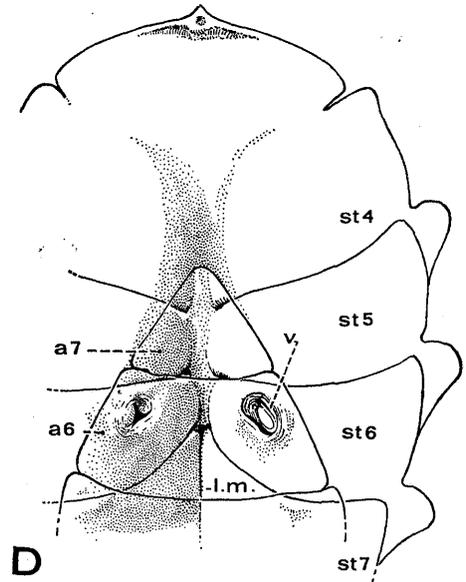
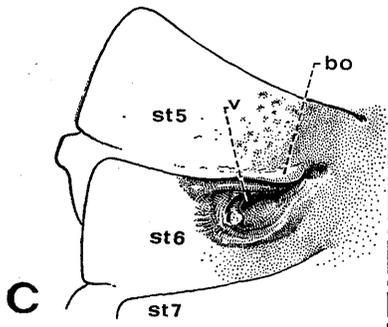
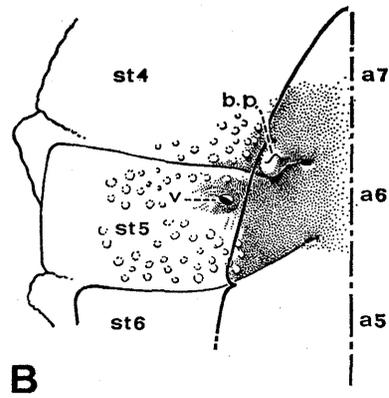
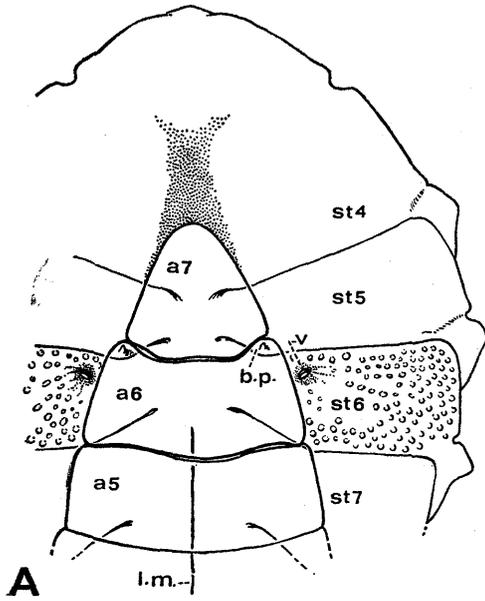
Ainsi, *Bellia* se singularise dans les deux sexes. Chez le mâle, l'abdomen est si court qu'il ne remplit pas la cavité abdominale et que les crochets de l'appareil d'accrochage sont à découvert, sans pouvoir se coapter aux fossettes correspondantes de l'abdomen. Les pléopodes, qui sont très courts, sont néanmoins parfaitement protégés. Chez la femelle impubère et aussi chez la femelle ovigère, les vulves ne sont pas forcément recouvertes ni protégées par l'abdomen. Chez les trois autres genres de Belliidae, l'appareil d'accrochage de l'abdomen est fonctionnel chez le mâle et les orifices génitaux femelles s'ouvrent « normalement ».

Nous n'avons observé que peu de spécimens femelles appartenant au genre *Corystoides*.

Chez deux petites femelles de *Corystoides abbreviatus*, syntypes mesurant 13,5 × 12,2 mm (fig. 12 D) et 14 × 12,5 mm, aux vulves bien étalées et à l'abdomen très élargi, l'appareil d'accrochage a déjà pratiquement disparu : le crochet s'est totalement effacé et la fossette correspondante de l'abdomen, fort atténuée, n'a plus de rebord. Les vulves, très larges, s'ouvrent sur les flancs de la cavité abdominale, pas très loin du rebord de la cavité, de l'endroit où s'applique le bord externe de l'abdomen. Elles sont totalement recouvertes par l'abdomen. Il semble qu'il y ait un opercule immobile (cf. HARTNOLL, 1968a).

Dans le genre *Acanthocyclus*, et plus précisément chez *A. albatrossis* dont nous avons sous les yeux de nombreux spécimens femelles, l'appareil d'accrochage existe tant que la cavité abdominale est individualisée, avec un bord net la limitant. Nous l'avons observé à une taille de 17,8 × 20,5 mm.

1. RYAN (1967b, p. 717) indique que, chez le premier stade crabe, la femelle de *Portunus sanguinolentus* se reconnaît à la présence des orifices des oviductes s'ouvrant sur le 6^e sternite thoracique, latéralement par rapport à l'abdomen. Progressivement, chez les femelles juvéniles, les orifices « migrent » sous l'abdomen, de façon concomitante à l'élargissement de ce dernier et à la formation d'une vaste dépression sternale.



Lorsque la cavité abdominale est représentée par la totalité du plastron sternal, formant une pente douce à partir de la base des coxae jusqu'à l'axe céphalothoracique, et lorsque l'abdomen, élargi, recouvre la presque totalité de ce plastron (par exemple chez une femelle de 18×21 mm, à peine plus grande que la précédente), le crochet auquel doit s'accrocher l'abdomen est obsolète.

Les vulves sont relativement peu éloignées de l'axe céphalothoracique et du fond évasé de la cavité abdominale ; elles sont évidemment recouvertes par l'abdomen. Chez les jeunes femelles à cavité abdominale triangulaire et bien délimitée, encore munies d'un appareil d'accrochage de l'abdomen, les vulves apparaissent en position interne par rapport au crochet sternal, ce qui est le contraire de ce que l'on voit chez *Bellia* (fig. 12 A-C). Nous figurons ici la disposition observée chez une femelle adulte, cotype de 18×21 mm d'*A. albatrossis* (fig. 12 F), dont les orifices s'ouvrent sur le sternite 6, lequel proémine fortement, postérieurement à la vulve.

Dans le genre *Heterozius*, l'appareil d'accrochage de l'abdomen offre chez la femelle la même disposition que chez le mâle et paraît fonctionnel tant que l'animal possède une cavité abdominale triangulaire, à bords délimités (par exemple chez une femelle de $7,7 \times 11$ mm). Lorsque les bords de cette cavité s'effacent et que tout le plastron reçoit l'abdomen élargi, le crochet disparaît, ainsi que la fossette correspondante. Une femelle ovigère de petite taille (12×16 mm) porte encore au milieu du plastron excavé les contours de la cavité abdominale triangulaire, mais il n'y a déjà plus d'appareil d'accrochage.

Chez *Heterozius*, les orifices génitaux femelles sont toujours cachés par l'abdomen. Chez les femelles immatures, ils s'ouvrent sur les flancs de la cavité abdominale, pas loin du rebord sur lequel s'applique le bord de l'abdomen et juste en dessous du crochet, encore présent, du dispositif d'accrochage. Chez les femelles adultes (fig. 12 E), les vulves apparaissent dans une position assez latérale par rapport à l'axe céphalothoracique et le sternite qui les porte présente une proéminence latérale, externe par rapport à la vulve.

11. — Pléopodes sexuels mâles.

Chez les quatre genres de Belliidae, les pléopodes sexuels offrent une organisation semblable, hormis des différences affectant les proportions et la courbure. Il y a similitude dans l'orientation et la disposition, ainsi qu'une ornementation comparable.

Dans le genre *Bellia*, chez lequel l'abdomen est très réduit en longueur et élargi, surtout dans sa partie proximale, le pl1 ♂ (fig. 13 A, B) est extrêmement court et trapu. Il n'occupe en longueur qu'une faible partie de la cavité abdominale et ne s'étend que sur un peu plus de la moitié du sternite 7. Le pléopode 1 offre une base très épaisse, s'infléchit et se termine par un apex corné, oblique par rapport à l'axe de l'appendice et bilobé à l'extrémité (malheureusement le sommet des pléopodes paraît abîmé sur l'holotype de *Bellia*). Des soies longues, épaisses et plumeuses garnissent l'appendice, surtout sur la face sternale et les bords.

FIG. 12 A-F. — Orifices génitaux femelles chez les Belliidae. (Les dessins du plastron sternal et de l'abdomen, y compris les sutures sternales cachées par ce dernier, ont été volontairement exécutés en traits pleins pour montrer plus clairement la position relative des diverses régions). Pilosité non représentée.

A, B, *Bellia picta*, ♀ $29 \times 25,4$ mm, [Tahiti] (MP-B2:2) : A, vue d'ensemble montrant la situation latérale des vulves, de part et d'autre de l'abdomen ($\times 4$) ; B, *id.*, détail de la vulve et du crochet du dispositif d'accrochage de l'abdomen, encore présent chez une femelle de cette taille ($\times 4,7$) ; C, *Bellia picta*, ♀ ovigère $39,5 \times 36$ mm, [Rio de Janeiro] (MP-B2098S) : vulve très élargie et crochet de l'appareil d'accrochage remplacé par une sorte de bourrelet (abdomen non représenté) ($\times 3,4$) ; D, *Corystoides abbreviatus*, syntype ♀ $13,5 \times 12,2$ mm, Rio de la Plata (MP-B3) : à cette taille, vulves déjà bien élargies et disparition du crochet de l'appareil d'accrochage de l'abdomen ; E, *Heterozius rotundifrons*, ♀ 17×23 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) : femelle à abdomen élargi et larges vulves, avec une proéminence latérale externe ; F, *Acanthocyclus albatrossis*, cotype ♂ 18×21 mm, Patagonie (MP-B7) : vulves, avec une forte proéminence en arrière de l'orifice.

a5, a6, a7, segments abdominaux 5 à 7 ; bo, bourrelet, ? vestige de l'appareil « bouton-pression » ; b.p., appareil d'accrochage (crochet) sur le sternite 5 ; l.m., ligne médiane ; st4, st5, st6, st7, st8, sternites 4 à 8 ; v, vulve.

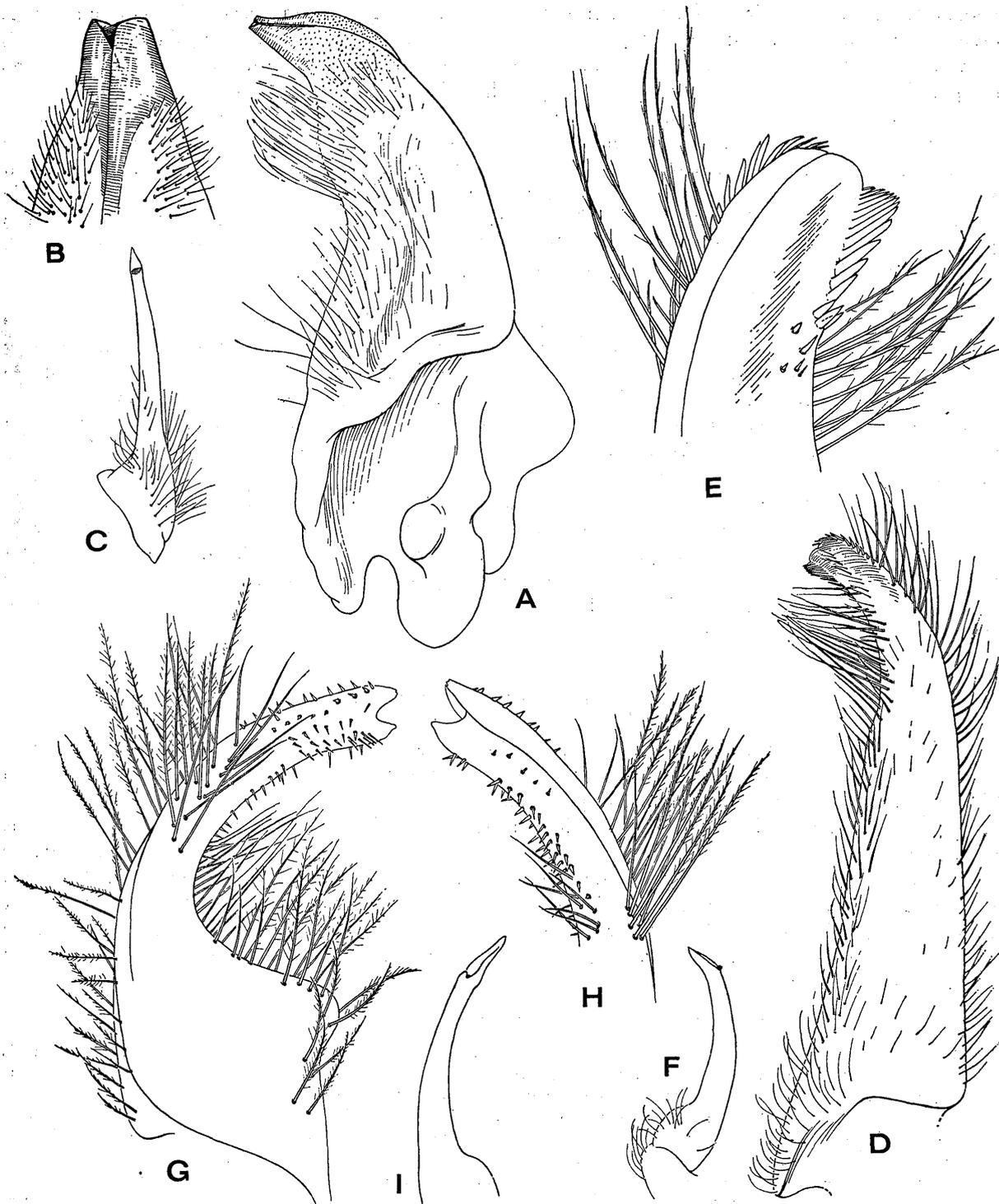


FIG. 13 A-I. — Pléopodes sexuels chez les Belliidae.

13 A-C, *Bellia picta*, holotype ♂ 50,5 × 45,5 mm, Pérou, Baie de Saint-Nicolas (MP-B1) : A, pl1 (× 24) ; B, *id.*, extrémité (× 24) ; C, pl2 (× 12) ; 13 D-F, *Corystoides abbreviatus*, syntype ♂ 20 × 18 mm, Rio de la Plata (MP-B3) : D, pl1 (× 24) ; E, *id.*, extrémité (× 72) ; F, pl2 (× 24) ; 13 G-I, *Heterozius rotundifrons*, ♂ 15,5 × 21,5 mm, Nouvelle-Zélande (MP-B13) : G, pl1 (× 29) ; H, *id.*, extrémité (× 36) ; I, pl2 (× 29).

Le pl2 ♂ (fig. 13 C) est du type court mais, étant donné la brièveté du pl1, son extrémité parvient presque à mi-hauteur de ce dernier. Le pédoncule est rectiligne et porte, dans son prolongement et sans limite bien visible au binoculaire, un petit lobe pointu.

Dans le genre *Corystoides*, le pl1 ♂ (fig. 13 D, E) est plus long que chez *Bellia* : son extrémité parvient à mi-hauteur du sternite 6. Il est loin d'être aussi trapu et épais que chez *Bellia* ; néanmoins, il est large, peu aminci vers l'extrémité qui s'infléchit sensiblement ; cette dernière, légèrement cornée, offre un aspect bilobé. Les longues soies plumeuses qui garnissent les bords s'étendent latéralement ; vers le sommet, elles font place à des soies cornées, accolées les unes aux autres.

Le pl2 (fig. 13 F) est court et occupe la base du pl1. Le pédoncule est incurvé, de même que le lobe terminal.

Les pl1 et pl2 figurés ici pour le genre *Corystoides* sont ceux d'un syntype de *C. abbreviatus*. Les syntypes de *C. chilensis* étant secs et fragiles, nous n'avons pu examiner les appendices sexuels. BOSCHI (1964, pl. 3, fig. k, l) a figuré les deux pléopodes sexuels de *C. chilensis*, lesquels semblent fort proches de ce que nous avons représenté.

Dans le genre *Acanthocyclus*, le pl1 ♂ s'étend sur toute la hauteur du sternite 6 et déborde même sur le sternite 5 ; notamment, chez *A. hassleri* (fig. 11 D, 14 D), le pl1 atteint le bouton du système d'accrochage de l'abdomen. Tout le tiers distal est infléchi et s'effile, s'amincit plus ou moins selon les espèces. Les soies plumeuses qui garnissent les bords sont plus nombreuses et plus longues sur le bord concave ; elles sont placées plus ou moins haut sur l'appendice selon les espèces. Toute la partie distale du pl1 ♂ est glabre, sinon munie de très petits tubercules.

Le pl2 est incurvé et se caractérise par un flagelle relativement long et très effilé, ce qui le distingue de *Corystoides* et de *Bellia*.

Nous figurons ici le pl1 chez *Acanthocyclus gayi* (fig. 14 G), *A. hassleri* (fig. 14 D) et *A. albatrossis* (fig. 14 E) ; le pl2 chez *A. gayi* (fig. 14 H) et *A. albatrossis* (fig. 14 F).

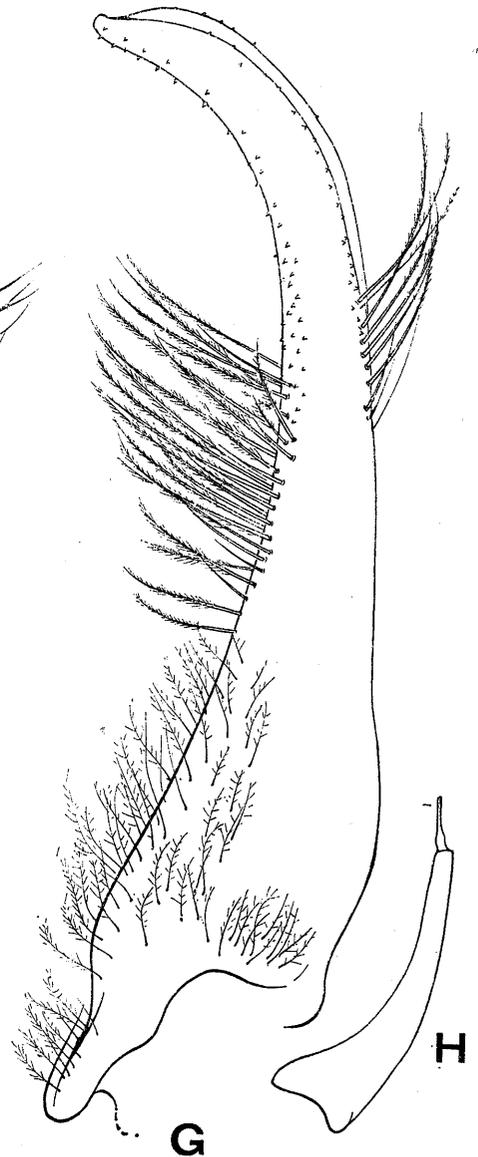
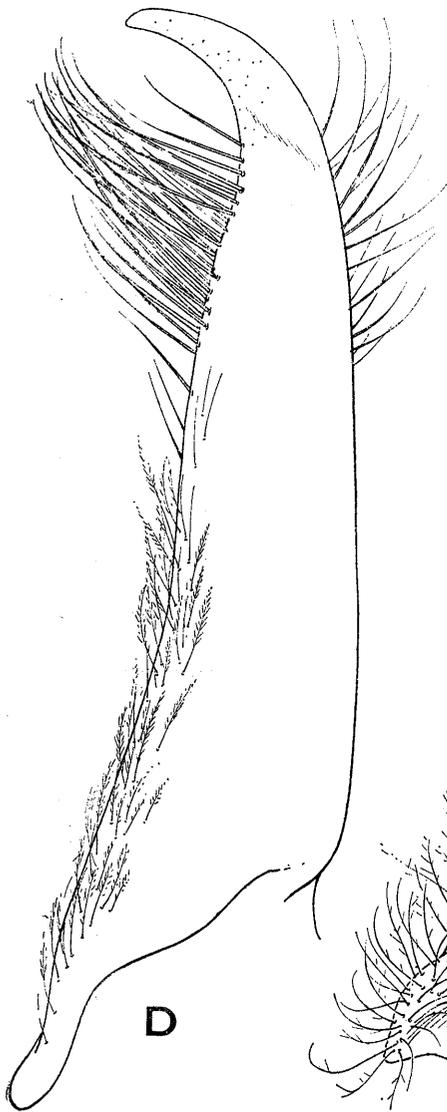
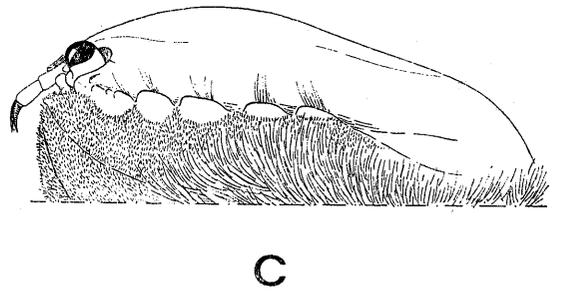
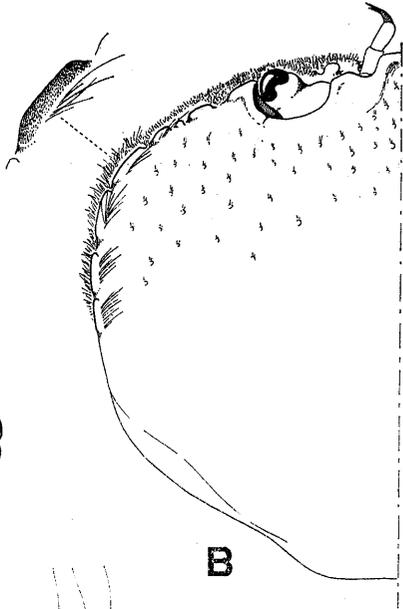
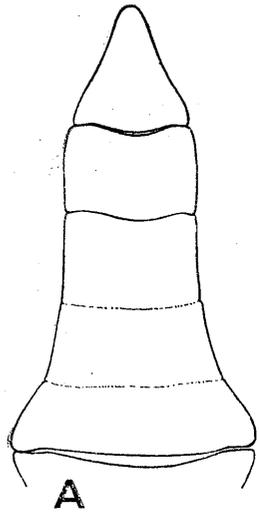
Chez *Heterozius rotundifrons*, dont BENNETT (1964, fig. 72) a donné un schéma des deux pléopodes, le plan d'organisation de ces appendices n'est pas véritablement différent de ce que l'on voit chez les genres précédents. Le pl1 ♂ (fig. 13 G, H) est relativement large et trapu et s'incurve fortement ; il porte de longues soies plumeuses ; l'extrémité distale, ornée de soies courtes et pointues, se termine par un lobe bifide. Le pl2 (fig. 13 I) est légèrement incurvé, avec un lobe terminal assez développé.

En définitive, il n'y a pas de dissemblance profonde entre les pléopodes des quatre genres de Belliidae. Bien sûr, le pl1 est beaucoup plus trapu et plus court chez *Bellia* que chez les trois autres genres ; les différences sont légères entre l'appendice mâle de *Corystoides* et celui des trois *Acanthocyclus* connus ; enfin, chez *Heterozius*, la morphologie du pl1 ne se sépare pas fondamentalement de celle observée chez *Corystoides*. Quant au pl2, il est d'un type sensiblement homomorphe chez les quatre genres.

CONCLUSIONS SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES BELLIIDAE

En apparence, la famille des Belliidae est hétérogène. Trois types de formes se distinguent très nettement : *Bellia* avec *Corystoides*, *Acanthocyclus*, *Heterozius*. Malgré la physionomie particulière de chacun de ces trois types et la difficulté d'en donner une définition morphologique générale, nous avons pu mettre en évidence les liens de parenté qui justifient leur réunion dans la même famille. Sans doute, il s'agit d'un groupe naturel. Branche évolutive particulière, cette famille tient son unité d'une origine commune et se caractérise par une diversification importante de ses représentants. On peut supposer que, à partir d'un même ancêtre, une bifurcation s'est opérée donnant, d'une part, le type *Bellia-Corystoides* et, d'autre part, *Acanthocyclus* et *Heterozius* qui, peut-être, ont un petit tronc commun (révélé par la carcinisation et la brachygnathie) mais qui, plus probablement, se développent comme deux lignées parallèles.

Bellia et *Corystoides* comportent des caractères morphologiques très spécialisés et gardent en



même temps certains traits primitifs par lesquels ils doivent être assez proches de l'ancêtre de la famille. Les modifications structurales très importantes de certains organes dans ce premier type est lié au mode de vie particulier, dans le sable. Ce rameau latéral est un petit cul-de-sac de l'évolution : les deux genres sont monospécifiques (ou presque, car chez *Corystoides* il y a peut-être deux espèces très affines) et sont strictement localisés en Amérique du Sud.

Le second type de cette famille, le genre *Acanthocyclus*, a évolué vers la forme cancérienne. Dans la genèse de sa morphologie actuelle et de sa divergence d'avec *Bellia* et *Corystoides*, l'un des facteurs décisifs fut son mode de vie non fouisseur. *Acanthocyclus* a en commun avec *Bellia-Corystoides* l'antenne réduite et l'antennule libre, non repliée, étendue en avant. Mais les antennules ne sont pas modifiées en tube respiratoire inhalant. La brachygnathie s'est installée. Le genre se compose de trois espèces cantonnées en Amérique du Sud, dans la même aire géographique que *Bellia* et *Corystoides*. Pour une future étude de la spéciation à l'intérieur du genre *Acanthocyclus*, il est utile de signaler que des spécimens des trois espèces sont fréquemment récoltés dans la même localité, voire dans le même biotope.

Le type *Heterozius* paraît être le plus éloigné de la forme ancestrale. La carcinisation est très accusée, la brachygnathie prononcée, il y a un fort élargissement du sternum thoracique, les antennules sont repliées dans des fossettes. Toutefois, est conservé un caractère qui semble archaïque, à savoir la structure de l'antenne, sa mobilité entraînant la non-clôture de l'orbite, son indépendance vis-à-vis des régions voisines.

L'organisation d'*Heterozius* est donc très originale : on trouve chez l'adulte une intrication de caractères qui rend difficile son classement systématique. Nous avons attiré l'attention sur les traits morphologiques qui justifient l'attribution de ce genre à la famille des Belliidae. Cela est confirmé par les caractéristiques larvaires. Au regard des faits que nous avons exposés, il apparaît qu'*Heterozius*, tout en ayant un lien de parenté indéniable avec les types précédents, s'est engagé dans une voie évolutive particulière. Genre monospécifique, il serait endémique de Nouvelle-Zélande (? et des îles Chatham), où il vit confiné dans un biotope particulier.

Une autre conception de ce petit groupe peut être envisagée.

En effet, le sternum thoracique de *Bellia* a toutes les sutures (4/5, 5/6, 6/7 et 7/8) interrompues, tandis que, chez *Corystoides*, les sutures 4/5 et 5/6 sont interrompues, la suture 6/7 est sensiblement continue, la suture 7/8 est complète. *Corystoides* se trouve donc à un état bien moins avancé que *Bellia*. Quant au caractère des sutures, *Acanthocyclus* offre à peu près la même conformation que *Corystoides*, dont le plastron est seulement moins élargi.

En revanche, *Heterozius*, hormis l'extrême élargissement de son plastron, ressemble à *Bellia* par l'interruption de toutes ses sutures, 4/5 à 7/8.

On peut donc envisager un premier rameau avec la filiation *Corystoides* → *Acanthocyclus*, et un deuxième avec la filiation *Bellia* → *Heterozius*.

L'unité du groupe étant démontrée, le problème se pose de sa place et de son rang dans la hiérarchie taxonomique.

Si l'on conserve le schéma général de la classification de BALSS (1957), le groupe quadripartite étudié ici doit être rangé dans les Brachygnatha. BALSS (*ibid.*, p. 1633, 1635) avait fait de ces Crabes

FIG. 14 A. — Abdomen mâle (segments 2 à 7) d'*Acanthocyclus gayi*, ♂ 15,5 × 17 mm, Chili (MP-B6, ex 2096S) (× 7,5).

FIG. 14 B, C. — Bord antéro-latéral de la carapace chez *Acanthocyclus hassleri*, ♂, Chili, Curaumilla (MP-B12) : B, vue dorsale de la carapace (× 4,5) ; C, vue de profil (× 4,5).

FIG. 14 D-H. — Pléopodes sexuels dans le genre *Acanthocyclus* Lucas.

D, *A. hassleri*, ♂ 24 × 27 mm, Callao (MP-B11, ex 2087S) : p11 (× 20) ; E, F, *A. albatrossis*, ♂ 15 × 17,3 mm, Valparaiso (MP-B8) : E, p11 (× 30) ; F, p12 (× 30) ; G, H, *A. gayi*, ♂ 15,5 × 17 mm, Chili (MP-B6, ex 2096S) : G, p11 (× 30) ; H, p12 (× 30).

une sous-famille : Acanthocyclinae, à l'intérieur des Atelecyclidae. Nous contestons l'appartenance aux Atelecyclidae, avec lesquels ils n'ont guère de rapports.

Le rang de superfamille est proposé ici, et les Bellioidea prennent place dans les Brachygnatha aux côtés des Brachyrhyncha et des Oxyrhyncha. La subordination des Bellioidea aux Brachygnatha n'est proposée que pour des raisons de commodité taxonomique et sans préjuger de la parenté réelle, la tribu des Brachygnatha (au sens de BALSS) se présentant, dans la classification actuelle, comme une unité artificielle, dont tous les membres n'ont pas nécessairement des liens phylogéniques.

*DEUXIÈME PARTIE***TROIS SOUS-FAMILLES DE XANTHIDAE
(Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock)**

FAMILLE DES XANTHIDAE DANA, 1851

SOUS-FAMILLE DES POLYDECTINAE DANA, 1851

- Polydectinae Dana, 1851*c*, p. 127 ; 1852*b*, p. 81 ; 1852*c*, p. 150, 226 ; 1853, p. 1423.
 Richters, 1880, p. 149.
 Melioida Alcock, 1898, p. 177, 230.
 Polydectinae Klunzinger, 1913, p. 277 [181].
 Lybioida Serène, 1965*a*, p. 9, 12, 26, 37 ; 1968, p. 88.
 Polydectinae Serène, 1968, p. 88.

GENRES INCLUS

- Polydectus* H. Milne Edwards, 1837
Lybia H. Milne Edwards, 1834

HISTORIQUE

La sous-famille des Polydectinae a été établie par DANA en 1851 (1851*c*, p. 127) dans les Cancroidea Typica, famille des Cancridae, pour un genre très curieux, *Polydectus* H. Milne Edwards, 1837 (p. 145), dont la position systématique allait immédiatement faire l'objet de nombreuses propositions contradictoires et n'est pas encore bien définie aujourd'hui.

C'est LATREILLE (*in* J. MILBERT, 1812, p. 273, 274) qui, bien auparavant, avait fait connaître le premier représentant de ce genre, découvert à l'île Maurice. Il le nommait *Cancer cupulifer*, « Crabe cupulifère », en raison de la présence « près de la bouche de quelques petites éminences semblables à des cupules ou à des godets ». Cette description originale avait paru dans le « Voyage pittoresque à l'île-de-France, au Cap de Bonne-Espérance... », publié en 1812, d'après des notes fournies par LATREILLE (*ibid.*, p. 272). L'espèce *cupulifer* doit donc être datée de 1812. Or, H. MILNE EDWARDS (1837, p. 147), comme par la suite d'autres carcinologistes, lui attribueront à tort la date de 1825. En effet, dans l'Encyclopédie Méthodique (1825, vol. 10, p. 124), LATREILLE donne une longue description du Crabe « porte-cupules », qu'il rapporte au genre *Pilumnus*. Il signale : « quatre petites éminences en forme de disque plat, ovale [...], semblable à une cupule de lichen [...] Le test [...] tout encroûté, ainsi que les pieds d'une matière paroissant formée par un duvet [...] ; une substance peut-être gommeuse et glutinante, formant un empâtement à l'extrémité [des serres] ».

En érigeant le genre *Polydectus* pour le Crabe de LATREILLE, H. MILNE EDWARDS (1837, p. 145) ne lui reconnaît guère de caractères cancériens, ni dans la forme de la carapace, ni dans celle du cadre buccal et des mxp3, et il l'inclut dans les Corystiens près d'*Atelecyclus*, *Thia*, *Corystes*.

DANA (1851*c*, p. 127 ; 1852*b*, p. 81 et note ; 1852*c*, p. 150, 226) retrouve le genre *Polydectus* aux Tuamotu, à l'île Raraka, en eau peu profonde sous les pierres, mais il ne l'identifie pas au *P. cupulifer* de l'île Maurice et le nomme *P. villosus*. L'espèce est principalement caractérisée par le revêtement.

plumeux qui recouvre le corps, y compris les pattes, et par les doigts des mains. « The hands in the specimen procured were overgrown with a kind of sponge, which had grown around and enclosed the fingers » (DANA, 1852c, p. 227). Tout en s'interrogeant sur la place de ce genre si particulier, l'auteur américain en fait le type — comme on l'a vu — de la sous-famille des Polydectinae, subordonnée aux Cancridae et donc bien détachée des Corystidae. En 1853 (p. 1423), instaurant la famille des Xanthidae parallèlement à celle des Cancridae et des Eriphidae, DANA y fait entrer la sous-famille monogénérique des Polydectinae, en laquelle il voit des liens avec les Pilumnien.

RICHTERS (1880, pp. 149-151) fera faire un pas décisif dans la connaissance des Polydectinae. Trouvant à l'île Maurice des *Polydectus cupulifer* en même temps que des *Melia tessellata* (Latreille), il reconnaît chez ces deux types de Crabes des points communs nombreux qui justifient, d'après lui, leur réunion dans une même sous-famille, celle des Polydectinae de DANA. Selon RICHTERS, la ressemblance n'est pas limitée aux traits morphologiques (forme de la carapace, morphologie et position des antennes, cadre buccal, structure des pinces) mais porte aussi sur les caractères éthologiques très particuliers qui rendent ces Crabes si remarquables. En effet, RICHTERS est le premier auteur à faire observer que la « substance... gommeuse... formant un empâtement » à l'extrémité des doigts chez *cupulifer*, signalée par LATREILLE (Encycl. Méth., p. 124) et figurée dans l'Atlas de H. MILNE EDWARDS (in CUVIER, Règne Animal, 1837 et 1849, pl. 14, fig. 4), tout comme le « kind of sponge » vu par DANA (*loc. cit.*) entre les doigts de son *Polydectus villosus*, correspondent en réalité à une Actinie vivante tenue par les pinces. Et ce comportement, RICHTERS l'observe chez *Polydectus* et aussi chez *Melia*.

Cette autre espèce que RICHTERS rattache aux Polydectinae, c'est le *Grapsus tessellatus*, le « grapse damier » : une brève description, d'après des notes de LATREILLE, figure dans l'ouvrage de J. MILBERT déjà cité, qui contient aussi la première mention de *Cancer cupulifer*. Les deux espèces appartiennent à LATREILLE in J. MILBERT, 1812, et ont la même patrie, l'île Maurice.

A peu près au même moment où LATREILLE attribuait au « grapse damier » le nom générique de *Melia*, H. Milne Edwards (1834, p. 431 et note) fondait pour la même espèce celui de *Lybia*¹. Finalement, c'est la dénomination de *Lybia* qui allait être adoptée, *Melia* Latreille, 1827, étant préoccupé par *Melia* Billberg, 1820, genre d'Amphipode (cf. RATHBUN, 1904a, p. 102), lui-même déjà préoccupé par *Melia* Bosc in RISSO, 1812, également genre de Crustacé. En ce qui concerne la position systématique du genre, H. MILNE EDWARDS (*loc. cit.*) le rapprochait des Pilumnies mais aussi des Grapses. Quant à DANA (1852c, p. 228, 229 ; 1853, p. 1423), il lui reconnaissait un faciès grapsode, des mxp3 de Cancridae, mais, finalement, en raison des crêtes du cadre buccal, il devait l'incorporer aux Eriphidae Ozinae [*sic*] près de *Pilumnus* et *Pilumnoides*.

C'est donc RICHTERS (1880, p. 150) qui attire l'attention sur l'association Crabe-Actinie rencontrée chez les *Melia* : les Polydectinae, constitués par les deux genres *Polydectus* et *Melia* (= *Lybia*), présentent toutes les caractéristiques d'un groupe naturel.

En 1905, DUERDEN fait paraître le résultat de ses recherches sur le commensalisme et l'association pratiquement constante de *Melia tessellata* ou de *Polydectus cupulifer* avec des espèces d'Actinies. Dans ses pinces, qui ne servent plus à la préhension des aliments, le Crabe enserre une Anémone de mer : il tient étroitement la colonne du polype entre ses doigts denticulés et incurvés.

Suivant la même voie que RICHTERS, KLUNZINGER (1913, p. 277), qui met *Polydectus villosus* en synonymie avec *P. cupulifer* (*ibid.*, p. 281, 282), conserve les Polydectinae où sont réunis *Lybia* et *Polydectus* et, tout en mentionnant certaines analogies avec les Catométopes, les rapproche des Pilumninae.

Entre temps, plusieurs auteurs avaient adopté une démarche différente. ORTMANN (1893, p. 474, 476) réunit *Melia* à ses Oziidae, dans sa sous-famille hétérogène des Panopeinae. Pour sa part, ALCOCK (1898, p. 177, 230) classe *Melia* parmi les Xanthidae Hyperomerista dans la sous-famille des Eriphiinae et instaure, au voisinage des Eriphioida, Trapezioida, et Domecioida, l'alliance des Melioida, constituée du seul genre type.

1. Not *Lybius* Hermann, 1783 (Aves).

L'existence chez *Melia* d'un hiatus orbitaire incite BORRADAILE (1902, p. 249) à réfuter l'idée d'une proximité avec les Trapeziinae (pourtant suggérée par une certaine ressemblance dans le faciès et dans la coloration, ainsi que par un habitat similaire parmi les coraux) et à admettre *Melia* dans les Menippinae qui, à cette époque, comptaient le genre *Pilumnus*. Aucun de ces derniers auteurs n'envisage le cas du genre *Polydectus*.

En 1934, BALSS (1934b, p. 513) sera très explicite : il s'oppose à RICHTERS (*loc. cit.*) et à KLUNZINGER (*loc. cit.*) qui, selon lui, se sont laissés abuser par la ressemblance des pinces de *Polydectus* et de *Lybia*, alors qu'il s'agit d'un simple phénomène de convergence (« nous sommes en présence d'une transformation des pinces tendant à en faire des armes spécialement adaptées »), et il sépare les deux genres qui « n'ont entre eux rien de commun ». Pour BALSS, *Polydectus* est voisin d'*Halimede*, hypothèse déjà émise auparavant (par exemple par DANA, cf. 1852c, p. 227), tandis que *Lybia* (BALSS, *ibid.*, p. 514, 519) est un Pilumnien qui peut être rapproché de *Parapilumnus*. Il faut souligner que BALSS méconnaît quelque peu la pensée de RICHTERS et de KLUNZINGER qui, en réunissant *Lybia* et *Polydectus*, ne s'étaient pas fondés sur la seule structure des pinces et sur une éthologie similaire mais avaient étayé ce rapprochement de plusieurs caractères morphologiques, KLUNZINGER ayant même fourni une longue diagnose des Polydectinae. Dans la classification de BALSS (1957), la séparation est définitive : *Lybia* est attribué aux Pilumninae (p. 1652), et *Polydectus* aux Xanthinae (p. 1649).

A noter qu'en décrivant au voisinage de *Lybia* le genre *Prolybia*, WARD (1933b, p. 386) le situe dans les Menippinae.

Les auteurs récents ne semblent pas s'être beaucoup interrogés sur les affinités de *Lybia* et de *Polydectus*. Mentionnons toutefois que TWEEDIE (1950b, p. 125) et EDMONDSON (1962a, pp. 302-305) traitent côte à côte de *Lybia* et de *Polydectus*, près des *Domecia* et des *Trapezia*. De la même façon, dans les exposés faunistiques, l'étude des deux genres se situe généralement au voisinage de celle des autres Crabes coralliophiles.

En 1965 (1965a, p. 9, 12, 26, 37), SERÈNE crée, en remplacement de Melioida, le nom de Lybioida, nouvelle alliance des Pilumninae, et y rattache *Lybia* ainsi que le genre *Prolybia* Ward, 1933. En 1968 (p. 88), subordonnant ce groupe aux Pilumninae, SERÈNE considère les Lybioida comme composés d'un genre unique, *Lybia* ; le genre *Prolybia* devient synonyme du premier, suggestion précédemment émise par SAKAI (1967, p. 79). Dans l'essai de classification de SERÈNE (1968, p. 88), aux Pilumninae contenant les Lybioida fait immédiatement suite la sous-famille des Polydectinae (indiquée du reste avec un point d'interrogation), non rattachée aux Pilumniens et contenant le seul genre *Polydectus*.

Pour notre part, dès 1967 (1967c, p. 268, note), nous avons signalé la proximité de *Lybia* et de *Polydectus*.

Ces deux genres constituent un groupe naturel, les Polydectinae, qui se reconnaît à ses attributs aussi bien morphologiques que comportementaux.

Genre *Polydectus*¹ H. Milne Edwards, 1837

Polydectus H. Milne Edwards, 1837, p. 145.

Dana, 1851c, p. 127 ; 1852b, p. 81 ; 1852c, p. 150, 226 ; 1853, p. 1423.

Richters, 1880, p. 149.

Klunzinger, 1913, p. 281 [185].

Balss, 1934b, p. 513 ; 1957, p. 1649.

Hemming, 1958, p. 36.

Edmondson, 1962a, p. 216.

Guinot, 1967c, p. 268, note.

Serène, 1968, p. 88.

ESPÈCE TYPE. — *Cancer cupulifer* Latreille in J. MILBERT, 1812 (p. 273), par monotypie.

1. *Polydectus* Rafinesque, *Analyse de la Nature*, 1815, p. 142, est un genre de Mollusque *nomen nudum*.

ESPÈCE INCLUSE.

Polydectus cupulifer (Latreille, 1812) s. l. = *Cancer cupulifer* Latreille

Polydectus cupulifer (Latreille, 1812) s.l.

(Fig. 15 A-G, 17 A, 18 A, 19 A, 20 A-D ; pl. 2, fig. 8-11)

Cancer cupulifer (Crabe cupulifère) Latreille in J. MILBERT, 1812, p. 273 : île de France.

Pilumnus cupulifer (Pilumne ? porte-cupules), Latreille, Encycl. Méth., vol. 10, 1825 (1825-1828), p. 124 : île de France.

*Polydectus cupulifera*¹, H. Milne Edwards, 1837, pl. 146. Atlas in CUVIER, Règne Animal, 1837 et 1849, pl. 14, fig. 4.

Polydectus villosus Dana, 1852b, p. 81 ; 1852c, p. 227 ; 1855, pl. 13, fig. 3 a-e : Tuamotu.

Polydectus cupulifer, Richters, 1880, p. 149, pl. 15, fig. 17-20, pl. 16, fig. 1-8 : île Maurice.

Polydectus cupulifera, Duerden, 1905, p. 506-510 : Hawaii.

Polydectus cupulifer, Rathbun, 1906a, p. 866 : Hawaii ; Klunzinger, 1913, p. 281 [185]. pl. 7, fig. 8 : mer Rouge.

Polydectus cupulifer, Balss, 1934b, p. 513, 514 : région indo-pacifique ; Edmondson, 1946, p. 301 ; 1962a, p. 216, 217, 304, fig. 32, c, 34, a, b : Hawaii et îles de la Ligne ; Tweedie, 1950b, p. 125 : Cocos-Keeling ;

Tinker, 1965, p. 118, 1 photogr. : Hawaii ; Schmitt, 1965, p. 150 (cit.) ; Sakai, 1967, p. 71, 78 (cit.).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

1 ♀ 9,7 × 11,3 mm (spécimen dénudé), mer Rouge, M. Clot BEY, det. *Polydectus cupuliferus* (MP-B2898S).

1 ♀ ovigère 10,4 × 13 mm (spécimen non dénudé), Hawaii, Oahu, Hanauma Bay, C. E. CUTRESS coll., 18 June 1954, Cat. U.S.N.M. 99172 (pt.).

1 ♀, Honolulu, MORTENSEN Exp., April 1915, GUINOT det. (UZMC).

1 ♂, Oahu, Kahala, May 1931, C. H. EDMONDSON det. (BPBM-S3423).

1 ♀, Oahu, Waikiki, C. H. EDMONDSON det., Dec. 1927 (BPBM-S2765).

1 spécimen, Pearl and Hermes, DRANGA coll., C. H. EDMONDSON det. (BPBM-S2726).

1 ♂ 8,7 × 10 mm (spécimen en partie dénudé), Indische Archipel, Koepang, 5 December 1929, « Snelius » Exp. 1929-1930 (RMNH 7148).

ÉCOLOGIE ET ÉTHOLOGIE de *Polydectus*

Polydectus cupulifer a d'abord été reconnu, en 1812, à l'île Maurice. LATREILLE (1825, Encycl. Méth., p. 124) observe une substance gommeuse formant un empâtement à l'extrémité des doigts des pinces. Mais il n'est pas fait mention de l'environnement naturel qui abrite ce Crabe.

DANA (1852c, p. 227) indique pour *Polydectus villosus*, trouvé sous les pierres aux Tuamotu, une matière spongieuse entre les doigts des chélipèdes.

C'est RICHTERS (1880, p. 419) qui, retrouvant à l'île Maurice un *P. cupulifer* camouflé sous son épais tomentum, découvre l'Actinie tenue par les pinces du Crabe.

DUERDEN (1905, p. 506-507) signale aux Hawaii la présence d'un exemplaire de *Polydectus cupulifer* sous les mêmes blocs de coraux qui abritent de nombreuses *Lybia*. Autant *Lybia* est une espèce active, autant l'hirsute *Polydectus* est lent et paraît peu sensible aux stimuli. Les Actinies retenues par les pinces du Crabe seraient du genre *Phellia*, dont les spécimens vivent également fixés sur les coraux dans le biotope naturel de *Polydectus*. Selon DUERDEN, *Polydectus* ferait moins de mou-

1. Le genre étant masculin (cf. HEMMING, 1958, p. 36), le nom spécifique est *cupulifer*.

vements avec ses chélicères que *Lybia* et serait moins actif dans la capture des polypes nécessaires à garnir ses pinces.

RATHBUN (1906a, p. 866, 867) signale aussi *P. cupulifer* aux îles Hawaii, sous les pierres et parmi les coraux de la zone intertidale. D'après cet auteur, les Actinies sont fermement agrippées par les doigts bien dentés des pinces : « the sharp prehensile spines digging into the flesh ; usually the fingers are spread so as to seize opposite sides of the anemone, but in the case of the large one above mentioned [15 mm] the fingers of the crab are flexed and nip into a small bit of the anemone ».

KLUNZINGER (1913, p. 281, 282), pour la première fois, trouve l'espèce en mer Rouge, dans la zone à *Pocillopora* parmi les pierres, et constate n'avoir pas décelé de différences entre *Polydectus villosus* et *P. cupulifer*.

EDMONDSON (1946, p. 301, 302 ; 1962a, p. 216, 304, fig. 34, a, b) donne d'excellentes photos de *Polydectus* hawaïens, aux formes cachées par un revêtement de longs poils jaunes et avec une anémone serrée dans chacune des deux pinces. L'anémone transportée et utilisée comme instrument de défense serait *Sagartia pugnax* Verrill ; mais, en aquarium, en l'absence de *Sagartia*, *Polydectus* accepte de se saisir d'une anémone du genre *Teliopsis*, presque aussi grosse que lui. *Polydectus cupulifer* habiterait les îles Hawaii et les îles de la Ligne, sous les pierres, dans les interstices des rochers près de la côte et aussi à quelques mètres de profondeur.

Selon W. SCHMITT (1965, p. 150), le *Polydectus cupulifer* des Hawaii transporte habituellement *Telmatactis decora* (cf. la partie consacrée au commensalisme chez les Polydectinae).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE *Polydectus*

La consultation de la littérature carcinologique fait apparaître l'hiatus qui, curieusement, caractérise la distribution géographique de *Polydectus cupulifer*, espèce peut-être peu commune. Elle est connue, d'une part, de l'ouest de l'océan Indien (île Maurice, patrie d'origine), de mer Rouge et, d'autre part, du Pacifique (Tuamotu : *P. villosus* Dana ; Hawaii et Line island). Elle n'a été signalée qu'exceptionnellement dans d'autres régions : BALSS (1934b, p. 514) mentionne sans autre précision une femelle dans la région indo-pacifique et TWEEDIE (1950b, p. 125) fait état d'un *Polydectus* récifal aux îles Cocos-Keeling.

Nous pouvons confirmer la présence de *Polydectus cupulifer* dans l'archipel Indien à Koepang, « Snellius » Exped. (cf. matériel examiné).

Les carcinologistes pensent qu'il s'agit d'une espèce unique, qui vit aussi bien en mer Rouge et à l'île Maurice qu'aux îles Hawaii. Partout, *Polydectus* offre un épais revêtement tomenteux qui dissimule ses formes, d'où seuls émergent les tubercules cupuliformes du bord orbitaire et les dents armant les doigts des chélicères.

L'observation des spécimens en notre possession a montré que le nombre des dents des chélicères n'était pas constant, sauf chez les spécimens hawaïens. On pourrait supposer qu'il existe une spécialisation de *Polydectus* évoluant par populations géographiquement isolées. Les changements affecteraient certaines structures (doigts des pinces) sans pour autant, semble-t-il, modifier le comportement (Actinie tenue par les pinces). Du fait de notre matériel insuffisant, nous n'avons pu mettre ces variations en rapport avec d'autres différences (voir ci-après, ainsi que le chapitre consacré aux chélicères de *Polydectus* et des diverses espèces de *Lybia*).

Quoi qu'il en soit, pour *Polydectus* comme pour *Lybia*, il faut souhaiter une enquête éthologique très poussée.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE *Polydectus*

Polydectus cupulifer (pl. 2, fig. 8-11) est un Crabe remarquable non seulement par ses pinces modifiées pour la préhension d'une Anémone et la maintenance de celle-ci entre les doigts de la main, mais aussi par le revêtement très typique qui recouvre tout l'animal et par l'ornementation singulière

de la région orbitaire. Pour les autres caractères morphologiques, se reporter à la discussion sur les affinités avec le genre *Lybia*.

1. — Revêtement.

Le revêtement de *Polydectus* est si dense et si long qu'il recouvre tout l'animal, corps et pattes ; ce revêtement s'étend sur le devant et les côtés de la carapace, d'où la forme si curieuse que présente ce Crabe (pl. 2, fig. 8, 9, 11) (cf. EDMONDSON, 1962a, fig. 34 a, b). RICHTERS (1880, p. 150) donne comme mesures 18×26 mm pour un *Polydectus* encore recouvert de sa « fourrure de poils », et 12×14 mm pour le même, dénudé. On ne distingue que les fossettes antennulaires, les yeux et les ornements en forme de cupule. Les mêmes longs poils couvrent les pattes, et il n'en émerge que le dactyle nu, corné et aigu.

La carapace, une fois dénudée (pl. 2, fig. 10), laisse apparaître une lobulation assez accusée, avec des régions bien marquées, et un front saillant et arqué.

2. — Pinces.

Les pinces sont également revêtues d'un long et dense tomentum. Les chélipèdes (fig. 15) de *Polydectus* sont courts et trapus, épais, et non grêles et étroits comme chez *Lybia*. Le carpe est réduit, la main est courte, la portion palmaire est aussi large que longue. Le carpe et le propode sont dans le même plan, l'articulation à ce niveau ne provoquant pas, comme chez *Lybia*, une torsion marquée de la région distale de l'appendice. Les doigts sont relativement allongés, fortement écartés à leur base, et se terminent par une puissante pointe recourbée.

Nous avons constaté, dans la littérature et sur nos spécimens, des différences portant sur le nombre des dents, incurvées, qui arment les doigts des pinces. S'agit-il simplement de cas dus à la variabilité (l'un de nos spécimens, celui de Koepang, est différent à gauche et à droite) ou de dimorphisme sexuel ? Ou bien faut-il considérer ces différences comme spécifiques ou subsécifiques ? Notre matériel ne peut nous renseigner suffisamment.

Voici les différents types d'armature (sans compter les crochets terminaux des doigts) que nous avons relevés, à la fois sur nos échantillons et dans la littérature :

— Tous les spécimens hawaïens de notre matériel examiné (sur notre spécimen d'Honolulu de la collection MORTENSEN, les pinces manquent), notamment le spécimen ♀ ovigère $10,4 \times 13$ mm d'Oahu (USNM 99172) que nous figurons (fig. 15 C).

doigt mobile : 1 seule dent, médiane, fortement inclinée vers l'arrière.

doigt fixe : 2 dents, plus ou moins inclinées vers l'arrière.

— Spécimen ♀ $9,7 \times 11,3$ mm de mer Rouge (MP-B2898S) (fig. 15 D, E).

doigt mobile : 1 seule dent médiane.

doigt fixe : 3 dents, dans la partie distale.

— Spécimen ♂ $8,7 \times 10$ mm de l'archipel Indien, Koepang (RMNH) (fig. 15 A, B).

doigt mobile : 2 dents, dont la subdistale petite.

doigt fixe : asymétrie. Sur la pince droite (fig. 15 A), il y a 3 dents distales. Sur la pince gauche (fig. 15 B), le bord préhensile porte quatre dents : trois distales ayant la même disposition que sur la pince droite et, en plus, une quatrième, plus proximale.

— *P. villosus* Dana (d'après 1855, pl. 13, fig. 3 c) (cf. fig. 15 G) : une femelle des Tuamotu, île Raraka.

doigt mobile : 2 dents aigües.

doigt fixe : 3 dents de taille croissante et orientées dans la même direction.

— *P. cupulifer*, RICHTERS (1880, p. 150, pl. 16, fig. 6), sans doute une femelle, île Maurice (cf. fig. 15 F).

doigt mobile : 2 dents, la subdistale faible.

doigt fixe : 3 dents, dans la partie distale, irrégulièrement orientées.

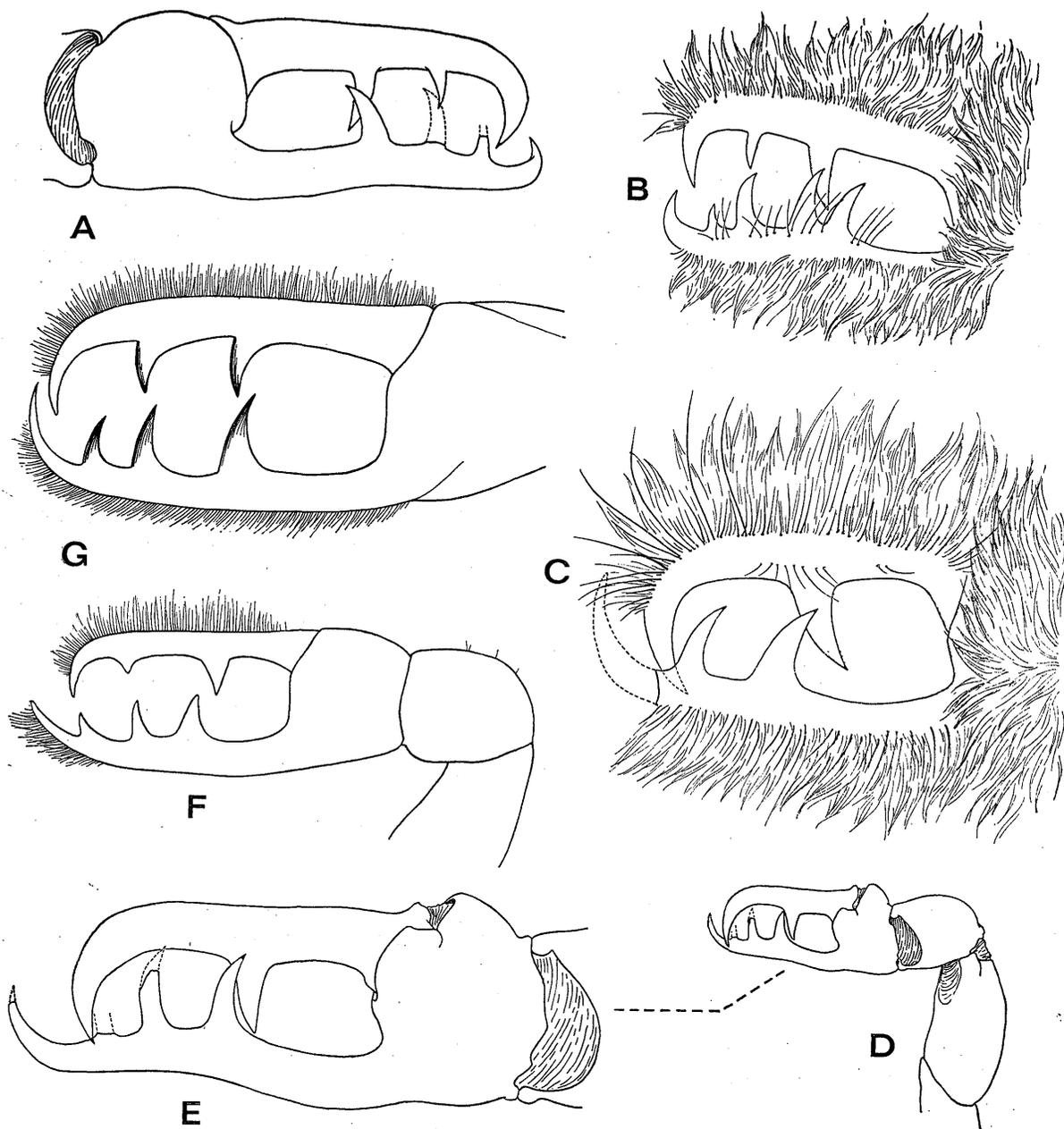


FIG. 15 A-G. — Chélipèdes chez *Polydectus cupulifer* (Latreille).

15A, 15B : pinces droite et gauche, ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang (RMNH) : A, propode et doigts du chélipède droit (pilosité non représentée) (× 15) ; B, doigts de la pince gauche (pilosité représentée) (× 15) ; 15C : doigts de la pince gauche (pilosité représentée), ♀ ovig. 10,4 × 13 mm, Oahu (USNM 99172) (× 15) ; 15D, E : chélipède gauche (× 7,5) et pince gauche grossie (× 16,5) (pilosité non représentée), ♀ 9,7 × 11,3 mm, mer Rouge, M. Clot BEY (MP-B2898S) ; 15F : pince de *Polydectus cupulifer* (Latreille), sans doute ♀ (d'après RICHTERS, 1880, pl. 16, fig. 6), île Maurice ; 15G : pince, ♀ de *Polydectus villosus* Dana (d'après DANA, 1855, pl. 13, fig. 3c), Tuamotu.

3. — *Cupules orbitaires.*

Émergeant de l'épais revêtement, trois gros tubercules cupuliformes, lisses, saillants et à surface concave ou aplatie, ornent le bord orbitaire (pl. 2, fig. 9). L'une de ces éminences, fortement spatulée, se situe à l'angle exorbitaire et est visible en vue dorsale. Les deux autres sont infra-orbitaires : l'une, plus petite et à peu de distance de la première ; l'autre, plus grande, à l'angle orbitaire interne, touchant et même recouvrant légèrement l'article basal antennaire (fig. 17 A). Sur le bord supra-orbitaire, de l'extérieur vers l'intérieur, se trouvent une dent serrulée puis une petite dent pointue.

Les ornements fongiformes de la région oculaire de *Polydectus* rappellent ceux qui ornent certaines espèces d'*Halimede* dans la zone orbitaire ainsi que sur le bord antéro-latéral, la carapace, les pinces. C'est cette ressemblance, ainsi que quelques similitudes dans les régions frontale, antennulaire et antennaire, qui ont incité DANA (1852c, p. 227) et BALSS (1934b, p. 514) à rapprocher *Polydectus* du genre *Halimede*. De tels ornements se rencontrent aussi chez certains *Parapilumnus* mais c'est, là aussi, une simple convergence.

Genre *Lybia* H. Milne Edwards, 1834

- Melie* (vernac.) Latreille, 1825, p. 269 (avec référence à *Grapsus tessellatus* [sic] Latreille, Encycl. Méth., pl. 305, fig. 2).
Melia Latreille in A. A. BERTHOLD, 1827, p. 255 (avec, en note, référence à *Grapsus tessellatus* Latr., Encycl. Méth., pl. 305, fig. 2).
 Mélie, *Melia* Latreille, 1828, p. 705 [dans la suite alphabétique de l'Encyclopédie Méthodique, après Trichodactyle].
 Mélie (*Melia*) Latreille, 1829, p. 43, note.
Melia H. Milne Edwards, 1834, p. 431 ; Atlas, in CUVIER, Règne Animal, 1837 et 1849, p. 60, note.
Lybia H. Milne Edwards, 1834, p. 431, note 2.
Melia Dana, 1851c, p. 122, 128 ; 1852c, p. 229, 242 ; 1853, p. 1423.
 Ortmann, 1893, p. 474, 476.
 Alcock, 1898, p. 76, 230.
 Borradaile, 1902, p. 249.
Lybia Rathbun, 1904a, p. 102.
Lybia Nobili, 1906c, p. 295, 296 (clef).
 Klunzinger, 1913, p. 278 [182].
Melia Bouvier, 1915, p. 89-93.
Lybia Balss, 1934b, p. 519 ; 1938a, p. 70.
 Ward, 1939, p. 10.
 Barnard, 1950, p. 247, 248.
 Balss, 1957, p. 1652.
 Hemming, 1958, p. 34.
 Edmondson, 1962a, p. 216, 302-304.
 Sakai, 1965b, p. 162 ; 1967, p. 77-80.
 Serène, 1965a, p. 26 ; 1968, p. 88.
 Guinot, 1967c, p. 268, note, et p. 274.

ESPÈCE TYPE. — *Grapsus tessellatus* Latreille in J. MILBERT, 1812 (p. 275), par monotypie.

ESPÈCES INCLUSES

- Lybia tessellata* (Latreille, 1812)
Lybia leptochelis (Zehntner, 1894)
 **Lybia caestifera* (Alcock, 1898)
 **Lybia pugil* ? (Alcock, 1898) (? = *L. leptochelis*)
Lybia denticulata Nobili, 1906
Lybia plumosa Barnard, 1947 (= *L. aff. plumosa* Guinot, 1964)
 **Lybia hatagumoana* Sakai, 1961
Lybia edmondsoni Takeda et Miyake, 1970
 **Lybia australiensis* (Ward, 1933) : transférée du genre *Prolybia* dans le genre *Lybia*

Lybia tessellata (Latreille, 1812)

(Fig. 17 D, 18 E, 19 C, 20 E-H, 22 D ; pl. 2, fig. 6)

- Grapsus tessellatus* (grapse damier) Latreille in J. MILBERT, 1812, p. 275 : île de France.
Grapsus tessellatus [sic], Latreille, Atlas, Hist. Nat., Encycl. Méth., 1818, pl. 305, fig. 2 (la légende de la planche se trouve p. 4). [LATREILLE cite cette planche dans BERTHOLD, cf. ci-dessous].
 Melie Latreille, 1825, p. 269 (avec, en note, référence à *Grapsus tessellatus* [sic] Latr., Encycl. Méth., pl. 305, fig. 2).
Melia Latreille in A. A. BERTHOLD, 1827, p. 255 (avec, en note, référence à *Grapsus tessellatus* Latreille, Encycl., Méth., pl. 305, fig. 2).
Melia tessellata [sic] (Mélie damier), Latreille, Encycl. Méth., vol. 10, 1828 (1825-1828), p. 705.
Grapsus tessellatus [sic]... « type d'un autre nouveau genre, Mélie (*Melia*) ... », Latreille, 1829, p. 43, note.
Melia (= *Lybia*) *tresselata* [sic] (Mélie damier), H. Milne Edwards, 1834, p. 431 et note, pl. 18, fig. 8, 9 : île de France ; Atlas in CUVIER, Règne Animal, 1837 et 1849, p. 60, note, pl. 15, fig. 3, 3a.
Melia tessellata, Dana, 1852c, p. 242 ; 1855, pl. 14, fig. 1a-d : île Wake.
Melia tessellata, Hoffmann, 1874, p. 39 : île Maurice, La Réunion.
Melia tessellata, Richters, 1880, p. 140, 150, pl. 16, fig. 19-22 : île Maurice.
Melia tessellata, A. Milne Edwards, 1862, p. 5 : La Réunion.
Melia tessellata, de Man, 1888, p. 326 : Amboine.
Melia tessellata [sic], Ortmann, 1893, p. 476 : Maldives, Nouvelle-Guinée.
Melia tessellata [sic], Borradaile, 1900, p. 580 : Rotuma.
Melia tessellata, Borradaile, 1902, p. 250, fig. 49 : Maldives, Minikoi.
Lybia tessellata [sic], Rathbun, 1904a, p. 102 ; 1911, p. 236 : Salomon, Saya de Malha, Amirantes, Coetivy.
Melia tessellata, Lenz, 1905, p. 358 : Aldabra.
Lybia tessellata, Nobili, 1906c, p. 269 (clef).
Melia tessellata, Calman, 1909b, p. 705 (cit.) : île Christmas (océan Indien).
Lybia tessellata, Pesta, 1911, p. 51, pl. 3, fig. 5 : Upolu et Amboine, Fidji, Célèbes.
Lybia (*Melia*) *tessellata*, Klunzinger, 1913, p. 280 [184] (cit.).
Melia tessellata [sic], Bouvier, 1915, p. 86 : île Maurice.
Lybia tessellata [sic], Edmondson, 1923, p. 21 (? *pro parte*) ; 1925, p. 40 : ? Wake.
Melia tessellata [sic], Finnegan, 1931, p. 647 : Marquises.
Lybia tessellata [sic], Balss, 1938a, p. 71 : Gilbert ; Miyake, 1939a, p. 218 (cit.) ; Ward, 1939, p. 10 : Samoa ; Tweedie, 1950b, p. 125 : Cocos-Keeling.
Lybia tessellata, Barnard, 1950, p. 249, fig. 46, a, b : non signalé en Afrique du Sud.
Lybia tessellata [sic], Holthuis, 1953b, p. 23 : Mariannes, Gilbert, Tuamotu.
Lybia tessellata, Sankarankutty, 1961b, p. 121, 131, fig. 2, A, B : Minikoi ; Guinot, 1964c, p. 100 : Aldabra ; Sakai, 1965b, p. 162 ; 1967, p. 77, 78 : Japon ; Suzuki et Kurata, 1967, p. 89, 90, 100, 102, fig. 7 : Japon.
 Cf. *Lybia tessellata* [sic], Takeda et Miyake, 1970b, p. 11-15 (notamment p. 15) : Tahiti, îles Ryu-Kyu.
 nec *Lybia tessellata* [sic], Rathbun, 1906a, p. 866 : Hawaï ; Edmondson, 1925, p. 40 ; 1946, p. 302, fig. 181, b ; 1962a, p. 303, fig. 33 : Hawaï ; Tinker, 1965, p. 116, 1 photogr. = *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, 1970.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

Nombreux spécimens ♂ et ♀, île Maurice, récifs de Grand-Port, M. CARIÉ 1913, BOUVIER det. *Melia tessellata* (MP : 3 échantillons).

1 ♂, île Maurice, Le Chaland, Paul CARIÉ 1913, BOUVIER det. *Melia tessellata* (MP).

2 spécimens, île Maurice, Le Chaland, M. CARIÉ 1913, Corail rose, 28.9.12, BOUVIER det. *Melia tessellata* (MP).

1 ♀, île Maurice, Le Chaland, P. CARIÉ coll., oct. 1911, BALSS det. *Lybia tessellata* (MP).

Nombreux spécimens, île Maurice, Port Louis, CARIÉ 1913, BOUVIER det. *Melia tessellata* (MP : 2 échantillons).

Nombreux spécimens, île Maurice, Paul CARIÉ 1913, BOUVIER det. *Melia tessellata* (MP : 2 échantillons).

1 spécimen, île de France, M. MARIE 883-87, GUINOT det. *Lybia tessellata* (MP).

1 ♂, île Bourbon, M. MAILLARD, det. *Melia tessellata* (MP-B2652S).

1 ♀ ovig., île Bourbon, M. MAILLARD, det. *Melia tessellata* (MP-B2651S).

1 ♂, océan Pacifique, M. A. EDWARDS, det. *Melia tessellata* (MP-B2653S).

4 ♂, 2 ♀, 2 ♀ ovigères, Aldabra, sous les pierres, « Calypso » coll. 3-6-1954, GUINOT det. (cf. 1964c, p. 100) (MP).

REMARQUES. — La liste de références que nous donnons est sujette à caution puisque l'identification des spécimens n'a pas été vérifiée. Il faudra examiner plus spécialement les *Lybia tessellata* du Pacifique, car elles pourraient représenter en fait *L. edmondsoni* Takeda et Miyake, 1970. Cela est valable aussi pour les *Lybia tessellata* de l'océan Indien, rien ne s'opposant, en effet, à ce que *L. edmondsoni*, pour l'instant reconnue comme typiquement hawaïenne, s'étende hors de cette région du Pacifique. D'après TAKEDA et MIYAKE (1970b, p. 11-15, fig. 1-6), sur 17 spécimens hawaïens, un seul appartiendrait à *L. tessellata*, tous les autres à *L. edmondsoni*. Les deux espèces peuvent donc cohabiter, mais aux Hawaï l'espèce de LATREILLE paraît être bien plus rare (voir sous *L. edmondsoni*). Les *Lybia* des régions proches des Hawaï devront donc être examinées très soigneusement.

C'est, en premier lieu, le patron de coloration qui permet de distinguer les deux espèces : *L. tessellata*, qui porte bien son nom de « Mélie damier », offre un réseau coloré tessellé, avec de larges polygones ; *L. edmondsoni* montre un labyrinthe de fines lignes et quelques grandes taches claires (cf. la photographie donnée par TINKER, 1965).

La figure de DANA (1855, pl. 14, fig. 1), où l'on voit bien le réseau coloré, polygonal, d'une *Lybia* de l'île Wake, n'est pas essentiellement différente de ce que l'on voit sur le dessin avec notes de couleur donné par RICHTERS (1880, pl. 16, fig. 19) pour une *tessellata* de l'île Maurice, donc topotypique. La *Lybia* de l'île Wake serait donc bien *tessellata* (cf. le chapitre sur les patrons de coloration dans le genre *Lybia*).

Les différences spécifiques entre *L. tessellata* et *L. edmondsoni* sont très légères (voir sous *L. edmondsoni*) ; à l'intérieur du genre *Lybia*, où se distinguent des groupes d'espèces, la proximité de ces deux espèces (forme générale, régions frontale et buccale, plastron sternal, pléopodes sexuels) est incontestable. *L. edmondsoni*, si elle est vraiment confinée aux Hawaï, pourrait être considérée comme une espèce ayant évolué séparément dans une aire restreinte, les deux espèces étant devenues secondairement sympatriques, par extension de l'aire de *L. tessellata* dans le Pacifique nord.

La répartition de *L. tessellata* est très vaste, depuis l'océan Indien oriental jusqu'à Tahiti, aux Marquises et même aux Hawaï. C'est, de loin, la plus commune des espèces du genre *Lybia*.

***Lybia leptochelis* (Zehntner, 1894)**

(Fig. 16 C, c, 21 E, F, 22 C ; pl. 2, fig. 2)

Ceratoplax leptochelis Zehntner, 1894, p. 174, pl. 7, fig. 9 : Amboine.

Melia leptochelis, Tesch, 1918, p. 202, 203 (cit.).

? *Lybia leptochelis*, Balss, 1938a, p. 71 : Fidji.

Lybia leptochelis, Barnard, 1947, p. 364 ; 1950, p. 251, fig. 46, c-e : Delagoa Bay ; McNae et Kalk, 1958, p. 82 : île Inhaca ; Sakai, 1967, p. 78 (cit.) ; Serène, 1968, p. 88 (cit.).

nec *Lybia leptochelis*, Balss, 1934b, p. 519 : Madagascar = *Lybia plumosa* Barnard, 1947 (cf. *infra*).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

Holotype, ♂ 3 × 4 mm, Amboine, Voyage BEDOT et PICTET, ZEHNTNER det. *Ceratoplax leptochelis* (MHNG).

REMARQUES. — *Lybia leptochelis* est une espèce peu connue : depuis sa découverte par ZEHNTNER en 1894 (*loc. cit.*) à Amboine, seul BARNARD (*loc. cit.*) en aurait retrouvé deux exemplaires, dans la Baie Delagoa. Les *L. leptochelis* signalées par BALSS (*loc. cit.*) à Madagascar et déposées dans nos collections (cf. pl. 2, fig. 3) nous paraissent plutôt identifiables à *L. plumosa* BARNARD. Nous ne connaissons pas l'identité exacte de la *Lybia* des Fidji rapportée à *leptochelis* par BALSS en 1938 (*loc. cit.*).

L. leptochelis et *L. plumosa* sont des espèces fort proches.

Nous avons pu examiner l'holotype mâle de *Lybia leptochelis* (pl. 2, fig. 2), conservé au Muséum de Genève, mais nous n'avons pas eu la possibilité de le confronter au type de *Lybia plumosa* (pl. 2, fig. 4), d'Afrique du Sud, ni à du matériel topotypique de *plumosa*. La comparaison serait du reste malaisée du fait de la très petite taille du type de *L. leptochelis*. BARNARD, qui a eu sous les yeux en 1947 et 1950 (*loc. cit.*) l'une et l'autre forme, base leur distinction sur deux caractères souvent difficiles à observer, parfois contestés, à savoir la pilosité et la coloration. Le corps est recouvert d'un tomentum typique, très dense et plumeux chez *L. plumosa*, plus rare chez *L. leptochelis*. Chez cette dernière, ZEHNTNER (*loc. cit.*, p. 176) a pourtant signalé « un duvet très court de la couleur générale du corps » et « en outre sur le front, sur les sternites, sur l'abdomen et sur les pattes ambulatoires une pubescence laineuse composée de poils très forts, frisés et souvent un peu épaissis à l'extrémité ». BARNARD constate chez les *Lybia leptochelis* sud-africaines des touffes de poils plumeux sur la carapace. Des touffes de soies ornent en effet la carapace de l'holotype de *L. leptochelis*.

La carapace de *L. plumosa*, laquelle se reconnaît à son faciès hirsute, poilu, n'offre pas de réseau coloré. Par contre, chez *L. leptochelis*, BARNARD (1950, p. 251, cf. fig. 46, c) indique : « Pale buff, rather dirty or greyish over most of carapace except the centres of the ocelli, antero-lateral lobes clear with a pinkish tinge, black lines (more distinct in ♀ than in ♂) along lobes and around ocelli, on eyes, proximal third of flagellum of ant. 2, mandibles, epistome, and pterygostomial region ». ZEHNTNER (*ibid.*) avait noté, dans la description originale, une coloration jaune blanchâtre uniforme, sauf sur le flagelle des antennes qui serait rougeâtre.

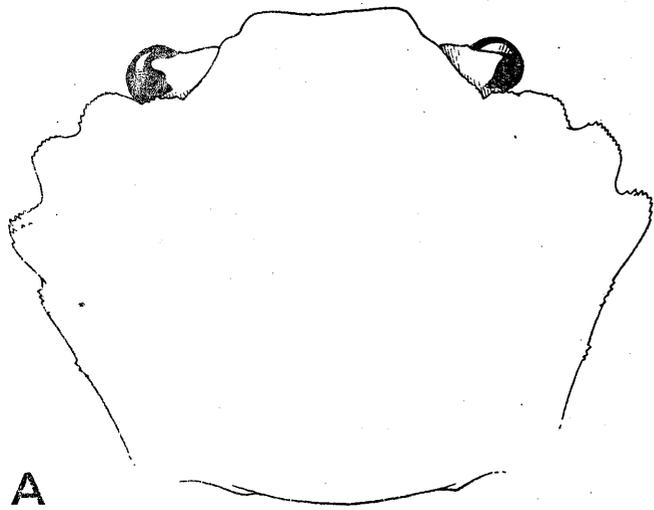
En ce qui concerne ces deux caractères, nous ne pouvons que constater : aucune coloration sur l'holotype (totalement décoloré) de *L. leptochelis*, espèce qui serait pubescente mais non abondamment poilue comme *L. plumosa* ; pas de coloration sur les *L. plumosa*, dont la carapace et les pattes s'ornent de la dense pilosité brun-jaune qui a suscité le nom spécifique de cette espèce.

Il existe certainement une différence de proportions entre la carapace de *L. leptochelis* et celle de *L. plumosa*, la première étant relativement plus large que la seconde : voir les dessins, fig. 16, où nous montrons, côte à côte, l'holotype de *L. leptochelis* (fig. 16 C, c) et deux *Lybia* de Madagascar que nous identifions à *L. plumosa*, un jeune et un adulte (fig. 16 A, a et 16 B, b). Les dents du bord antéro-latéral, quoique assez proches, diffèrent, notamment en ce qui concerne la dent exorbitaire, qui est plus longue, en forme de lobe et nettement tronquée chez *L. plumosa* (cf. la figure de BARNARD, 1950, fig. 46, b, et la correction du même auteur en 1955, fig. 13 d, ainsi que nos illustrations fig. 16 A, a). Le bord antéro-latéral porte au total trois lobes ou dents chez *L. plumosa* (cf. fig. 18 F), deux chez *L. leptochelis* (sans compter l'indentation postérieure chez l'une et l'autre espèce).

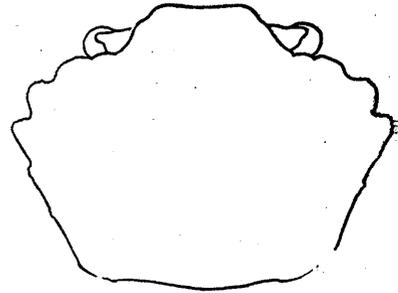
Étant donné la différence de taille des espèces considérées, il est difficile de reconnaître avec précision des différences dans les dimensions et proportions des pattes ambulatoires. Si l'on compare les proportions des pattes chez les deux espèces, elles apparaissent similaires ; par ordre croissant de taille, on a : p2, p5 (à peu près équivalents), ensuite p3, puis p4. Néanmoins, chez *L. plumosa*, les appendices ambulatoires semblent relativement plus forts et plus robustes, avec toujours un mérus très

FIG. 16 A-C, a-c. — Comparaison du contour des carapaces chez l'holotype de *Lybia leptochelis* (Zehntner) et chez *L. plumosa* Barnard, jeune et adulte, ramenées à la même taille (fig. A, B, C) et à un même grossissement (× 6,3) (fig. a, b, c).

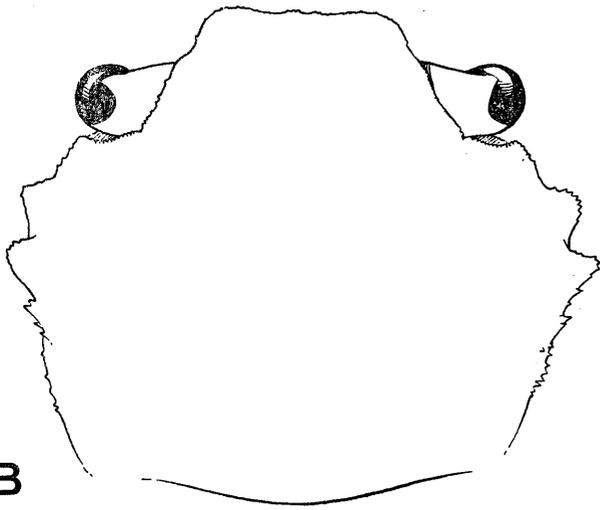
A, a, *Lybia plumosa*, ♂ adulte 5 × 6,6 mm, Fort-Dauphin (MP) : A (× 14) ; B, b, *Lybia plumosa*, juv., Madagascar, côte ouest, CROSNIER coll. et det. (MP) : B (× 19) ; C, c, *Lybia leptochelis*, holotype ♂ 3 × 4 mm, Amboine, Voyage BEDOT et PICTET (MHNG) : C (× 22).



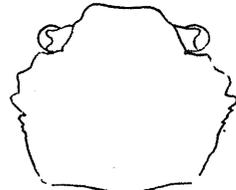
A



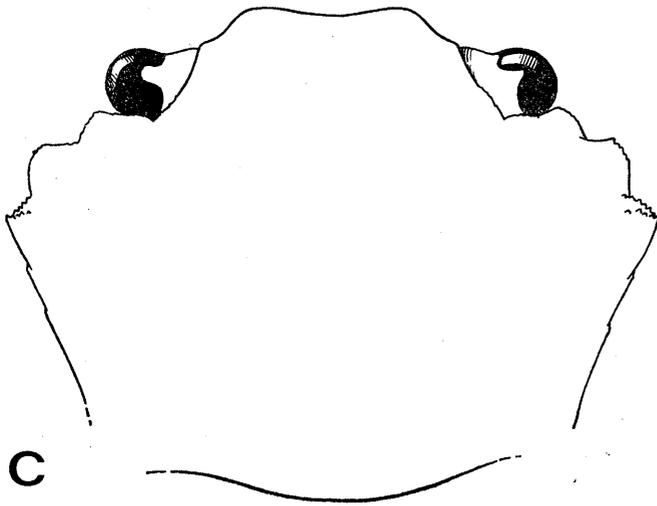
a



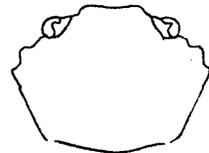
B



b



C



c

élargi, un propode fort et poilu, un dactyle épais ; p2 apparaît assez développé. Chez *L. leptochelis*, les pattes seraient plus fines, surtout le propode, lequel porte comme tous les autres articles une certaine pubescence et quelques touffes de soies sur les bords ; en outre, p2 serait relativement plus grêle.

L'holotype de *L. leptochelis*, dont les mains sont dépourvues d'Actinies, offre — comme l'a indiqué ZEHNTNER (*loc. cit.*, p. 176) — un espace lancéolé entre les bords préhensiles des doigts ; ceux-ci sont armés de 9 dents étroites, aiguës, presque toutes dirigées vers l'arrière. ZEHNTNER (*loc. cit.*, pl. 7, fig. 9 b) en donne une image assez bonne, quoique le nombre des spinules y soit exagéré. Nous redonnons un dessin du chélipède de *L. leptochelis* (fig. 22 C), car il semble bien que ce soit un caractère différentiel d'avec *plumosa* (fig. 22 F), où les doigts paraissent plus droits, sauf à leur extrémité, très incurvée, et portent un nombre inférieur de spinules (pas plus de 7, semble-t-il). Tout cela demande naturellement une vérification sur un matériel plus important.

BALSS (1934b, p. 519) qui, selon nous, a confondu son matériel de Madagascar identifié *leptochelis* avec la *L. plumosa* qu'allait décrire plus tard BARNARD (cf. *supra*), a placé la *Melia pugil* Alcock, 1898 (p. 231 : Ceylan ; Illustr. « Invest. », pl. 38, fig. 5) en synonymie avec *L. leptochelis* (Zehntner). Cette même démarche *pugil* = *leptochelis* a été suivie par RATHBUN (1911, p. 236 : Saya de Malha, Amirantes) et également par BARNARD (1947, p. 364 ; 1950, p. 251), lorsqu'il a retrouvé l'espèce de ZEHNTNER en Afrique du Sud et décrit *L. plumosa*. Les auteurs récents, tel SAKAI (1967, p. 78), continuent à identifier *L. pugil* à *L. leptochelis*. Il est un fait que la *L. pugil* figurée par ALCOCK ressemble à *leptochelis*. Voir sous *Lybia pugil*.

La répartition de *L. leptochelis* serait : Amboine, Afrique du Sud (Natal).

**Lybia pugil* ? (Alcock, 1898)

(Pl. 19, fig. 6)

Melia pugil Alcock, 1898, p. 231 ; Illustr. « Invest. », pl. 38, fig. 5 : Ceylan.

Lybia pugil, Rathbun, 1911, p. 236 : Saya de Malha, Amirantes.

Melia pugil, Bouvier, 1915, p. 91, 92 (*cit.*).

Cf. Balss, 1934b, p. 519 ; Barnard, 1950, p. 251 ; Sakai, 1967, p. 78, 79 ; Serène, 1968, p. 88 : ? = *L. leptochelis* (Zehntner).

REMARQUES. — Cette espèce est considérée par les auteurs récents comme un synonyme de *L. leptochelis* (Zehntner, 1894). BALSS (1934b, p. 519) n'a pas précisé les raisons pour lesquelles il identifie *pugil* à l'espèce de ZEHNTNER. Du reste, ce que BALSS, à ce moment, tenait pour *L. leptochelis* serait, selon nous, *L. plumosa*. On ne connaît les caractères distinctifs de *pugil*, donnés par ALCOCK lors de la diagnose originale, que par rapport à la *L. caestifera* du même auteur, espèce au sujet de laquelle subsistent des incertitudes (cf. SAKAI, 1967, p. 77-78). SAKAI (*ibid.*) fait remarquer que les marques colorées sur la carapace de *Lybia caestifera* seraient les mêmes que chez la *Lybia leptochelis* figurée par BARNARD en 1950.

A remarquer chez *Lybia pugil*, représentée par ALCOCK et ANDERSON dans les Illustrations de l'« Investigator », que les pattes ambulatoires sont fortes, notamment les p2 aussi robustes que p5 (au lieu de plus grêles chez *caestifera*). Chez *L. leptochelis* figurée par ZEHNTNER (1894, pl. 7, fig. 7), les p2 semblent plutôt grêles. Il y aurait là raison à ne pas identifier si facilement *pugil* à *leptochelis*. Chez *L. pugil*, comme chez *leptochelis*, les p4 paraissent très puissants, ce qui serait, par contre, en faveur de la réunion des deux espèces.

Ce qui nous fait hésiter à identifier *pugil* à *L. leptochelis*, c'est la carapace représentée plus lobulée dans Illustr. « Investig. » (cf. notre pl. 19, fig. 6) qu'elle ne l'est chez *L. leptochelis* (pl. 2, fig. 2). ALCOCK (*loc. cit.*, p. 232) écrit au sujet de la face dorsale : « the regions though as well defined are not nearly so much broken up into tubercles », cela par rapport à *L. caestifera*, espèce au contraire aréolée et tuberculée. On peut penser d'après la figure d'ALCOCK et ANDERSON que, si *pugil* = *leptochelis* apparaît trop lobulée, c'est parce que l'auteur a peut-être tenu compte des taches colorées, des ocelles, comme on le voit sur la figure de *leptochelis* par BARNARD (1950, fig. 46, c).

Nous préférons laisser *Lybia pugil* (Alcock) provisoirement séparée de *L. leptochelis*, l'identité des deux espèces n'étant pas assurée. Il serait très intéressant de retrouver des *Lybia* sur les côtes indiennes et de les identifier.

**Lybia caestifera* (Alcock, 1898)

(Pl. 19, fig. 5)

Melia caestifera Alcock, 1898, p. 231 ; Illustr. « Invest. », pl. 38, fig. 4 : Ceylan.

? *Lybia caestifera*, Rathbun, 1906a, p. 866 : Hawaii ; ? 1907, p. 60 : Tahiti.

? *Melia caestifer*, Bouvier, 1915, p. 87 : île Maurice.

? *Lybia caestifera*, Balss, 1924a, p. 11 : mer Rouge.

Lybia caestifera, Edmondson, 1962a, p. 302, 303-304, fig. 32b (d'après RATHBUN) ; Sakai, 1967, p. 77, 78-79 : Japon ; Kurata, 1967, p. 84-85, fig. 1 : Japon ; Serène, 1968, p. 88 (cit.).

nec *Lybia caestifera*, Klunzinger, 1913, p. 278 [182], pl. 7, fig. 7 (mer Rouge) = *Lybia australiensis* (Ward, 1933), *vide* SAKAI, 1967, p. 78.

REMARQUES. — Cette espèce, décrite en même temps que *Lybia pugil* (Alcock) et, comme cette dernière, originaire de Ceylan, est en fait peu connue. La liste de références ci-dessus n'est présentée qu'à titre indicatif, puisque nous n'avons examiné aucun matériel de *L. caestifera*.

RATHBUN (*loc. cit.*) n'est pas tout à fait sûr de l'identification à *L. caestifera* de son spécimen hawaïen de la côte de Molokai. EDMONDSON (*loc. cit.*) n'a pas retrouvé l'espèce aux Hawaii et ne la cite que d'après RATHBUN. Selon SAKAI (*loc. cit.*), la *Lybia caestifera* de KLUNZINGER, 1913, serait en réalité *Lybia australiensis* (Ward) (*cf. infra*).

Les spécimens pouvant être référés avec certitude à *L. caestifera* (Alcock) (*cf. pl. 19, fig. 5*) sont donc rares, et c'est pourquoi la découverte récente de cette espèce au Japon — si c'est bien elle — est intéressante : l'article de KURATA (*loc. cit.*), en japonais, est illustré d'une figure caractéristique. SAKAI (*loc. cit.*) incline à penser que la *Lybia* japonaise pourrait bien être l'espèce d'ALCOCK. Il y a trois dents antéro-latérales sur la *L. caestifera* typique de Ceylan, quatre (mais avec la 4^e dent petite, vestigiale) sur le spécimen vu par SAKAI. Envisageant, d'après la figure donnée dans les Illustr. « Invest. », que l'on peut distinguer une 4^e dent vestigiale chez *L. caestifera*, SAKAI pense qu'il existe peut-être réellement une 4^e dent chez l'espèce d'ALCOCK, ce qui lui permet d'identifier le matériel japonais à *L. caestifera*. Or, ALCOCK avait principalement basé sa distinction de *caestifera* et de *pugil* sur la présence de 3 lobes antéro-latéraux chez la première, au lieu de 4 (3 dents, plus une indentation) chez la seconde. Sur les figures de l'« Investigator », remarque-t-on, à tout le moins, une indentation (? 4^e dent vestigiale de SAKAI) chez *caestifera*, un 4^e lobe chez *pugil*.

Lybia denticulata Nobili, 1906

(Fig. 17 B, 18 C, 19 B, 21 G-I, 22 A, B ; pl. 2, fig. 1)

Lybia denticulata Nobili, 1906a, p. 408 ; 1906c, p. 294, pl. 8, fig. 6 : mer Rouge ; Klunzinger, 1913, p. 278 [182], 280 [184] (cit.) ; Sakai, 1967, p. 78 (cit.) ; Serène, 1968, p. 88 (cit.).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

2 syntypes, ♂ 9 × 10 mm¹, ♀ 7,3 × 8,4 mm, mer Rouge, D^r JOUSSEAUME 1897 (MP).

REMARQUES. — Une étude détaillée de cette espèce est fournie plus loin dans la discussion des affinités du genre *Lybia* et du genre *Polydectus*.

Nous donnons une photographie de l'ensemble de l'animal (pl. 2, fig. 1), de la face ventrale, moitié antérieure (fig. 17 B), du cadre buccal avec la lacinie de mxp1 (fig. 18 C), du sternum thoracique (fig. 19 B), du chélicépède (fig. 22 A, B) et des pl1 ♂ (fig. 21 G-H) et pl2 ♂ (fig. 21 I).

Lybia denticulata n'est connue que de mer Rouge.

1. NOBILI (1906c, p. 294) donne des dimensions inverses, à savoir 10 mm de long et 9 mm de large ; pourtant, dans son texte, il indique bien : « la carapace est un peu plus large que longue ».

Lybia plumosa Barnard, 1947

(Fig. 16 A, a, B, b, 17 C, 18 B, F, 21 A-D, 22 F ; pl. 2, fig. 3-5)

- Lybia plumosa* Barnard, 1947, p. 364 ; 1950, p. 252, fig. 46, f : Natal, Umtwalumi ; 1954a, p. 126 ; 1955, p. 4, fig. 13 d : Durban Bay et Delagoa Bay ; 1958, p. 4 : île Mozambique.
- Lybia leptochelis*, Balss, 1934b (nec Zehntner, 1894), p. 519 : Madagascar (Ankify, Nosy-Bé) ; McNae et Kalk, 1958, p. 88 : île Inhaca.
- Lybia* aff. *plumosa*, Guinot, 1964a, p. 20, fig. 5 a-c, 6 : côte de Somalie (Hafun).
- Lybia plumosa*, Sakai, 1967, p. 80 (cit.) ; Serène, 1968, p. 88 (cit.).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

- Holotype, ♀ 6,5 × 9 mm, Natal, Umtwalumi, T. A. STEPHENSON coll. (SAM-A10847).
- 1 ♂ 6 × 75 mm, Moçambique, Delagoa Bay, BARNARD det. (SAM-A10848).
- 1 ♂, 1 ♀, Moçambique, Jangamo, (SAM-A13530).
- 1 ♀ ovig. 8,7 × 12 mm, Madagascar, Ankify, MILLOT leg. (739), BALSS det. *Lybia pugil* = *Lybia leptochelis* (cf. 1934b, p. 519) (MP).
- 1 ♀ ovig., Madagascar, récifs de Nosy-Bé, G. PETIT leg. (282), BALSS det. *Lybia pugil* = *Lybia leptochelis* (cf. 1934b, p. 519) (MP).
- 1 ♂ 5 × 6,6 mm, 1 ♀ 5,6 × 7,5 mm, Madagascar, Fort-Dauphin, Mission R. DECARY, mai 1932 : comparés à l'holotype par D. GUINOT en 1968 (MP).
- 1 juv., Madagascar, côte ouest, CROSNIER coll. et det. (MP).

REMARQUES. — La photographie que nous publions ici de l'holotype ♀ de *Lybia plumosa* (pl. 2, fig. 4) donne une image différente du dessin figuré par BARNARD (1950, fig. 46, f) : sur la photographie, le corps semble moins étroit, les régions de la carapace plus marquées, ce qui lui confère une physionomie plus proche de *L. leptochelis* (Zehntner) (cf. BARNARD, *ibid.*, fig. 46, c). En 1955 (fig. 13 d), BARNARD a représenté la carapace de *Lybia plumosa* « more correctly drawn than in fig. 46 f in Barnard 1950 » : cette représentation se rapproche davantage de la réalité, sans toutefois reproduire, à notre avis, l'aspect réel de ce Crabe. En 1964 (*loc. cit.*), n'ayant pas encore vu l'holotype de *plumosa*, nous avons, dans le doute, identifié comme aff. *plumosa* un spécimen de Somalie. Bien que nous n'ayons pas pu confronter au cours de la présente révision cet échantillon au type de *L. plumosa*, nous référons notre aff. *plumosa* (cf. le pl1 ♂ figuré fig. 21 D) à l'espèce de BARNARD.

Le matériel du Muséum à Paris, sur lequel nous avons fondé notre étude de *L. plumosa*, provient de diverses régions de Madagascar (cf. pl. 2, fig. 3). Du reste, nous identifions à *L. plumosa* des *Lybia* de Nosy-Bé et d'Ankify déterminées *leptochelis* par BALSS (1934b, p. 519). *L. leptochelis* (Zehntner, 1894) et *L. plumosa* Barnard, 1947, sont en effet deux espèces fort voisines, qui cohabitent en Afrique du Sud (cf. sous *L. leptochelis* et pl. 2, fig. 2) et qui se distinguent surtout par la pilosité, très dense chez *L. plumosa*, plus rare chez *L. leptochelis*, et par le patron de coloration, ocellé chez *L. leptochelis*, absent chez *L. plumosa*.

La répartition de *L. plumosa* serait : Afrique du Sud, Natal, île Mozambique, Somalie, Madagascar.

***Lybia hatagumoana** Sakai, 1961

(Fig. 20 K, 22 G ; pl. 19, fig. 7)

- Lybia hatagumoana* Sakai, 1961, p. 142, fig. 2 a-d : Japon (Sagami Bay) ; 1965b, p. 162, pl. 80, fig. 1 : Sagami Bay ; 1967, p. 77, 80 ; Serène, 1968, p. 88 (cit.).

REMARQUES. — Cette espèce, décrite par SAKAI (*loc. cit.*) de la baie de Sagami au sud de Tokyo, n'est connue que par trois spécimens. Nous n'avons pas pu l'examiner.

L. hatagumoana, dont nous reproduisons ici (pl. 19, fig. 7) le dessin publié par SAKAI (1965b, pl. 80, fig. 1), se caractérise par une carapace subcirculaire, granuleuse, aréolée, dépourvue de pilosité (SAKAI ne la mentionne point et il ne figure des soies que sur les pattes ambulatoires); par un bord antéro-latéral armé de deux petits lobes granuleux et denticulés; par les péréiopodes granuleux; par les pattes ambulatoires (cf. fig. 22 G) fortes et longues, avec p2 presque aussi long que p3 et p4. Sur la figure donnée par SAKAI (1961, fig. 2 c, d) l'extrémité, particulière, du p1 ♂ (fig. 20 K) n'est pas bifide, ce qui distingue *hatagumoana* de toutes les autres espèces de *Lybia*. Il faut noter toutefois que, dans une certaine position de l'appendice, l'aspect bilobé de l'apex n'apparaît pas chez certaines *Lybia*, où les lobes sont subégaux. Nous n'avons pas de représentation de la face ventrale de la carapace, ni des mxp3, ni du sternum thoracique.

***Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, 1970**

(Fig. 18 D, 20 I, J, 22 E; pl. 2, fig. 7)

Lybia tessellata, Rathbun (nec Latreille), 1906a, p. 866 : Hawaii; Edmondson, 1923, p. 21 : Hawaii; 1925, p. 40 : Hawaii; 1946, p. 302, fig. 181, b : Hawaii; 1962a, p. 303, fig. 33 : Hawaii; Tinker, 1965, p. 116, 1 photogr. : Hawaii.

Lybia edmondsoni Takeda et Miyake, 1970b, p. 11-15, fig. 1-6 : Hawaii.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

1 ♂ paratype 6,8 × 8,8 mm, Hawaii, S.W. Oahu, 40-350 feet depth, Brock « Makua », 8-8-1949 [BPBM-S5526 (pt ♂)].

1 ♂ 10 × 13 mm, Hawaii, Oahu, Kawela Bay, July 6 1924, EDMONDSON det. *Lybia tessellata* (BPBM-S504).

1 ♀ 9,5 × 12,5 mm, Hawaii, O. DEGENER, sept. 1929 (Acc. 108395 USNM) (coll. USNM en cours d'étude, n° 56).

REMARQUES. — En 1906 (1906a, p. 866), RATHBUN observait sur la carapace de trois spécimens hawaïens conservés dans le formol une ornementation colorée non sous forme de polygones, comme on l'indique généralement pour *tessellata*, mais une surface couverte, à l'exception de 6 plages blanches irrégulières (2 antérieures, 4 postérieures), d'un labyrinthe de lignes fines entourant des lignes encore plus fines et plus courtes.

La photographie donnée par TINKER (1965) d'une *Lybia* hawaïenne offre une très belle image de ce labyrinthe de fines réticulations que l'on distinguait déjà sur les figures des *Lybia* identifiées à *L. tessellata* par EDMONDSON (1946, fig. 181, b; 1962a, fig. 33).

Depuis plusieurs années déjà, nous avons décelé de légères différences entre une *Lybia* hawaïenne en cours d'étude (USNM) et la *Lybia tessellata* si commune dans l'Indo-Pacifique, lorsque nous avons appris l'existence d'une *L. edmondsoni* Takeda et Miyake, 1970. Ces deux auteurs ont en effet séparé une *Lybia* typiquement hawaïenne, caractérisée par un patron de coloration distinct de celui de *L. tessellata*. Pour l'instant, *L. edmondsoni* serait endémique des îles Hawaii, où se trouverait toutefois aussi, mais rarement, la vraie *L. tessellata*. Le matériel examiné de Tahiti et des îles Ryukyu par les auteurs japonais ne révèle pas la présence de *L. edmondsoni*, seulement celle de *L. tessellata*. Les auteurs japonais ne font pas mention des *Lybia* des îles Palmyre, Fanning et Wake identifiées par EDMONDSON (*loc. cit.*). Il serait intéressant de préciser l'aire d'extension de *L. edmondsoni* ou son confinement aux îles strictement hawaïennes et de confirmer la cohabitation des deux espèces avec, dans l'affirmative, la localisation des populations.

Les différences entre *L. edmondsoni* et *L. tessellata* sont minimes. Les caractères fondamentaux sont les mêmes (cf. *infra*, la discussion sur les divers types de *Lybia*). Chez *L. edmondsoni*, les crêtes de la région antérieure de la face dorsale sont plus marquées et s'étendent transversalement sur toute la largeur de la carapace; la région antéro-latérale est aussi plus rugueuse que chez *L. tessellata*. Le

bord supra-orbitaire, qui forme une concavité chez *tessellata*, descend au contraire en pente douce chez *edmondsoni*. Le cadre buccal est similaire chez les deux espèces, avec présence de crêtes endostomiennes, mais chez *L. edmondsoni* (fig. 18 D) la lacinie de mxp1 est plus échancrée que chez *L. tessellata* (fig. 18 E), où celle-ci semble remonter aussi plus en avant.

Le premier pléopode mâle est également très voisin chez les deux espèces, aussi bien par la forme que par l'ornementation. Toutefois, chez *L. edmondsoni* (fig. 20 I, J), la frange distale de longues soies plumeuses est nettement séparée en deux parties alors que, chez *L. tessellata* (fig. 20 E-G), elle est pratiquement continue. Comme chez *tessellata* (fig. 19 C), le plastron sternal de *L. edmondsoni* est court et large ; il s'élargit notamment en avant des p1. Les pattes ambulatoires ont à peu près les mêmes proportions chez les deux espèces. Quant aux chélicèdes, ils semblent différer par le nombre des dents qui arment le bord préhensile des doigts, ce nombre étant un peu plus élevé chez *edmondsoni* (10 à 12 selon TAKEDA et MIYAKE, *loc. cit.*) que chez *tessellata* (jusqu'à 9 dents).

REMARQUES SUR LE GENRE *Prolybia* WARD, 1933 = *Lybia* H. MILNE EDWARDS 1834

Prolybia Ward, 1933b, p. 386.

Prolybia Balss, 1957, p. 1653.

Prolybia Serène, 1965a, p. 26.

= *Lybia* in SAKAI, 1967, p. 79.

= *Lybia* in SERÈNE, 1968, p. 88.

Le genre a été décrit pour une espèce récoltée en Australie (New South Wales, Port Jackson), vivant parmi les Bryozoaires et tenant dans ses pinces une Actinie vivante. C'est SAKAI (1967, p. 79) qui a fait remarquer combien le petit holotype ♀ (7 mm de large) australien ressemblait à la *Lybia cästifera* décrite de mer Rouge par KLUNZINGER (1913, p. 278 [182], pl. 7, fig. 7) et qui, finalement, a rapporté la *caestifera* de mer Rouge à *australiensis* : chez les deux formes, carapace étroite, trois dents antéro-latérales, pattes ambulatoires relativement fortes, notamment la première qui n'est pas plus courte ni plus grêle que les suivantes. En même temps, SAKAI identifiait *Prolybia* à *Lybia*.

En l'absence de tout matériel, il nous est difficile, là encore, de nous prononcer sur le plan spécifique et même sur le plan générique. Certaines des différences mentionnées par WARD pour justifier l'établissement de *Prolybia*, sont à notre avis sans valeur (proportions de la carapace, bord antéro-laréral). Plus intéressantes sont les mentions de mxp3 plus larges, d'un épistome beaucoup plus court chez *Prolybia*. La figure de la face ventrale d'*australiensis* (WARD, 1933b, pl. 21, fig. 4) nous montre en effet un cadre buccal large, avec mxp3 trapus et très proches du front.

En ce qui concerne les pattes ambulatoires indiquées comme plus courtes et plus épaisses chez *Prolybia* que chez *Lybia*, nous faisons remarquer ailleurs les variations observées à l'intérieur du genre *Lybia*.

Nous reconnaissons (cf. *infra*) des groupes d'espèces dans le genre *Lybia*. Ainsi, un petit groupe est formé par *Lybia tessellata* et *L. edmondsoni* ; *L. plumosa* et *L. leptochelis* en constituent un autre ; *L. denticulata* est intermédiaire entre *Polydectus cupulifer* et les *Lybia*.

**Lybia australiensis* (Ward, 1933)

(Pl. 19, fig. 8)

Prolybia australiensis Ward, 1933b, p. 386, pl. 21, fig. 3, 4 : New South Wales (Port Jackson).

Lybia cästifera, Klunzinger (*nec* Alcock, 1898), 1913, p. 278 [182], pl. 7, fig. 7 [*fide* SAKAI, 1967, p. 78, 79] : mer Rouge.

Lybia australiensis, Sakai, 1967, p. 79 (*cit.*) ; Serène, 1968, p. 88 (*cit.*).

REMARQUES. — L'identification par SAKAI (1967, p. 79) à la *Prolybia australiensis* Ward, 1933, de la *Lybia* de mer Rouge déterminée *cästifera* par KLUNZINGER (*loc. cit.*) repose surtout sur les propor-

tions du corps : la carapace est étroite, le bord antéro-latéral porte trois dents, la première paire de pattes ambulatoires est forte, avec un propode épais (au lieu d'être la plus grêle des pattes ambulatoires comme on l'observe sur la *L. caestifera* type figurée par ALCOCK, Illustr. « Invest. », pl. 38, fig. 4).

La répartition géographique serait : Australie, peut-être la mer Rouge. Pour l'instant, *australiensis* demeure la seule *Lybia* connue des côtes australiennes.

BIOTOPE DES POLYDECTINAE

Il n'est pas certifié par la littérature que toutes les espèces de *Lybia* soient localisées dans les récifs coralliaires. Les renseignements manquent. Néanmoins, il apparaît que le biotope préféré des *Lybia* soit le récif de corail. D'après BORRADAILE (1902, p. 250, fig. 49), les *Lybia tessellata* habitent les branches vivantes des arborescences coralligènes auxquelles elles se tiennent par leurs pattes grêles. Aux îles Cocos-Keeling, TWEEDIE (1950b, p. 125) signale *L. tessellata* « under coral fragments in shallow pools ».

D'après DUERDEN (1905, p. 497), les *Lybia* capturées aux Hawaii (ce serait donc *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake) ont été trouvées à la face inférieure des blocs morts de coraux et n'habiteraient pas parmi les coraux vivants. Les profondeurs de capture sont variables : *Lybia tessellata*, surtout entre 20 et 40 m (d'après BOUVIER, 1915, p. 91) ; *L. hatagumoana*, à 85 m. A noter pour *L. australiensis* : l'unique spécimen connu a été récolté à Port Jackson sous un gros rocher, parmi les Bryozoaires, au-dessous de la ligne des hautes mers.

L'habitat du genre *Polydectus* est bien précisé en ce qui concerne les îles Hawaii : sous les pierres et entre les fentes des rochers près de la côte ou à faible profondeur (cf. EDMONDSON, 1946, p. 302). Ce serait donc une forme récifale (cf. RATHBUN, 1906a) aux Hawaii, tout comme en mer Rouge où on la trouve sous les pierres dans la zone à *Pocillopora* (cf. KLUNZINGER, 1913).

PREUVES ÉTHOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES DE L'UNITÉ DU GROUPE *POLYDECTUS-LYBIA*

RICHTERS (1880, p. 149-151), qui a donné droit d'asile dans les Polydectinae de Dana, à côté de *Polydectus*, au genre *Lybia* (= *Melia*), fait ressortir les affinités unissant des deux genres : similitudes éthologiques et ressemblances morphologiques. L'argumentation concernant l'unité de structure des deux genres est bien étayée, en même temps que sont bien mises en valeur les différences qui séparent *Polydectus cupulifer* et *Lybia tessellata*. Plusieurs parties, notamment les pièces buccales, de *Polydectus* sont soigneusement figurées par cet auteur (*ibid.*, pl. 15, fig. 17-20, pl. 16, fig. 1-8).

Nous sommes pleinement de l'avis de RICHTERS. En ayant recours aux caractères morphologiques classiques ainsi qu'à d'autres non encore utilisés chez ces animaux (par exemple, plastron sternal et pléopodes sexuels), nous allons essayer de dégager les divers traits de *Lybia* et de *Polydectus*, et de justifier, à notre propre point de vue, l'union des deux genres dans le groupement des Polydectinae.

Mais avant d'aborder les problèmes des différences anatomiques, il nous paraît utile de dire quelques mots sur le mode de vie des diverses espèces de *Lybia* et de *Polydectus cupulifer*, notamment sur un aspect de leur comportement, à savoir leur association avec une Actinie, tenue entre les doigts des chélicères.

On a prouvé par l'observation et l'expérimentation que les comportements obéissent aux mêmes règles d'hérédité que les structures anatomiques. On sait maintenant qu'il existe des comportements stéréotypés qui caractérisent un groupe taxonomique déterminé. Par le degré de similitude dans les comportements, on peut établir des relations phylétiques. Et, grâce aux filiations et parentés reconnues dans le cadre de la morphologie comparée, on peut vérifier la réalité des bases héréditaires du comportement et la valeur de certaines affinités éthologiques. Une fois révélés, les aspects évolutifs du comportement se conjuguent à l'évolution des structures. La sélection naturelle agit aussi au niveau des réac-

tions complexes aux stimuli du milieu, l'ensemble du comportement pouvant être la résultante de plusieurs pressions sélectives.

On comprend donc comment nous avons été amenée, après avoir été frappée par les similitudes dans le comportement des *Polydectus* et des *Lybia*, à prendre en considération leur parenté phylétique et, une fois sur cette voie, à la prouver au travers d'une analyse morphologique.

L'association Crabe-Actinie est constatée régulièrement chez les *Lybia* comme chez les *Polydectus*. Rares sont les cas où ces Crabes sont capturés avec les deux chélicèdes vides ou une main nue. Sur trois exemplaires de *Lybia hatagumoana*, SAKAI (1965b, p. 162-163) signale pourtant un spécimen dénué d'Actinies et un autre nanti — fait amusant — d'un petit Nudibranche. Dans certaines localités hawaïennes, *Polydectus* peut transporter de petites Holothuries (cf. *infra*). Mais ce sont sans doute là des cas exceptionnels.

Depuis les travaux de DUERDEN (1905), peu de renseignements nouveaux ont été apportés sur les rapports des deux partenaires, sur la spécificité du commensal ainsi que sur le mécanisme, la signification et le caractère adaptif de ce comportement. Seul, W. SCHMITT (1965) a donné quelques intéressants compléments. Aussi bien pour DUERDEN que pour SCHMITT, La *Lybia* hawaïenne étudiée est très certainement *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake et non *Lybia tessellata* (Latreille).

D'ordinaire, chez les Brachyours, la pince est le principal appareil de préhension. Chez les Polydectinae, elle a un rôle modifié : préhension certes, mais restreinte à un usage très spécialisé. Chez les *Lybia* et *Polydectus*, le chélicède n'a pas le pouvoir de saisir la nourriture ou des débris. C'est un instrument particulièrement, voire exclusivement, apte à agripper une Actinie : le polype n'est pas attaché, pas fixé ; il est tenu activement entre les dents des doigts de la main. Même en l'absence du polype commensal, la pince ne recouvre pas la fonction préhensible habituelle aux autres Crabes. En présence de stimuli, la réponse réflexe des chélicèdes nus est similaire à celle des chélicèdes munis d'Actinies (DUERDEN, 1905, p. 503, 504). SCHÄFER (1954, p. 57, 62) constate que chez *Lybia* la pince a abandonné sa « fonction primaire » pour y substituer celle d'assurer la « symbiose avec une Actinie ».

En accord avec leur fonction spécialisée et limitée, destinés plus à tenir qu'à saisir fréquemment, les chélicèdes des Polydectinae sont profondément modifiés morphologiquement (fig. 15, 22). Les deux appendices sont toujours, semble-t-il, identiques, et il n'y aurait pas de dimorphisme sexuel dans la conformation. Dans l'ensemble, faibles, grêles et minces, ils possèdent une portion palmaire généralement peu développée. Les doigts se terminent par une griffe recourbée en dedans et sont aptes à croiser fortement, notamment à l'extrémité ; ils portent sur leur bord interne un nombre variable de dents aiguës, en crochet, placées plus ou moins obliquement de telle sorte qu'elles peuvent enserrer parfaitement l'Anémone. Très mobiles, les chélicèdes apparaissent comme bien conformés pour manier les polypes qu'ils brandissent en avant, dans une posture défensive ou agressive. Le fait que le Crabe tienne ses pinces en avant pourrait aussi avoir pour but d'empêcher le Cnidaire de se fixer à la carapace du Crustacé. Le rôle essentiel du chélicède serait de porter à la vue ou au contact de l'adversaire l'Actinie, utilisée comme arme grâce à ses cellules urticantes. On donne parfois aux *Lybia* le nom de « Crabes boxeurs » car elles semblent littéralement boxer, et en tous sens, leur adversaire avec leurs petites pinces ainsi armées. RATHBUN (1906a, p. 866) rapporte : « This crab held little sea anemones one in each claw and presented them in a boxing attitude whenever teased or approached by another crab ».

W. SCHMITT (*loc. cit.*, p. 149) s'interroge sur « what order of intelligence » dirige ce comportement du Crabe. Il y a, certes, d'abord une manœuvre défensive à l'aide des Actinies brandies par les pinces, mais cela n'exclut pas la fuite quand le danger représenté par le prédateur devient trop grand, la *Lybia* se réfugiant alors dans les interstices des coraux. A notre avis, on peut parler de manifestation « d'intimidation », comme cela existe chez de nombreux Arthropodes. Cette association Crabe-Actinie aurait donc un véritable effet protecteur pour le Crustacé.

D'après DUERDEN (*loc. cit.*), chez les *Lybia* hawaïennes le commensalisme n'est pas réduit à un seul genre d'Actinie : il peut s'agir de *Bunodeopsis* ou de *Sagartia* ; l'espèce n'est pas mentionnée.

Dans les observations faites en aquarium, on a vu que le Crabe abandonnait un petit polype au profit d'un plus grand et qu'il opérât ainsi, de sélection en sélection, jusqu'au moment où il se

trouvait pourvu d'Actinies de bonne taille. Il est curieux de voir comment la petite *Lybia* peut détacher un gros *Bunodeopsis* solidement fixé par sa base au substrat. Elle utilise la 1^{re} paire de pattes ambulatoires. L'Actinie saisie ne semble généralement pas souffrir de l'opération. C'est encore la 1^{re} paire de pattes ambulatoires qui aiderait à disposer le polype sur la pince, de façon à ce que le disque oral et les tentacules soient dirigés vers le haut. Tout cela terminé, l'Actinie épanouit rapidement ses tentacules. W. SCHMITT (1965, p. 148, fig. 66) précise qu'il arrive que, dans le but de procurer un polype à l'une de ses pinces, la *Lybia* prélève un fragment sur l'Anémone portée par l'autre pince ou bien sur une Anémone fixée, trop grosse pour être transportée en entier ; les fragments grandiront, les Cnidaires bénéficiant du pouvoir de régénération que l'on sait (une partie du disque tentaculaire oral doit rester sur le fragment prélevé).

A première vue, l'Anémone, devenue outil du Crabe, semble prisonnière entre ses pinces. Peut-elle se rendre libre ? Si oui, que devient-elle ? Comment se développe-t-elle ? L'association, qui est manifestement un avantage pour le Crabe, présente-t-elle un intérêt pour le Cnidaire ? Et, dans ce cas jusqu'à quel point y-a-t-il interdépendance ? Une autre question est de savoir à quel stade, après la mégalope, le jeune Crabe s'empare d'une Actinie.

Les *Lybia* peuvent se nourrir de débris divers en s'aidant de leurs maxillipèdes externes et aussi de la 1^{re}, de la 2^e ou 3^e paire de pattes ambulatoires ; jamais les chélicèdes ne prendraient part à ces opérations.

D'après DUERDEN, qui l'a observée en aquarium, la *Lybia* s'alimente largement aux dépens de l'Anémone, en s'appropriant, semble-t-il, la plus grande part de la nourriture capturée grâce au commensal. SCHMITT (1965, p. 149) ajoute que le petit Poisson, vivant mais immobilisé par les cellules urticantes du Cnidaire, tombe au fond de l'eau où il est « cueilli » par la première paire de pattes ambulatoires du Crabe.

En conclusion, DUERDEN incline à penser que le profit ne serait pas mutuel dans l'association Crabe-Anémone et que les avantages du commensalisme seraient beaucoup plus en faveur du Crustacé, même si l'Anémone a le profit d'être transportée dans une eau mieux oxygénée en raison des mouvements de son hôte et de venir au contact de proies plus nombreuses et plus variées.

Il serait intéressant de savoir si les Actinies saisies par les *Lybia* peuvent vivre indépendamment du Crabe. Duerden est prudent dans ses affirmations : le commensalisme ne serait essentiel ni pour les *Bunodeopsis* ni pour les *Sagartia* dont les polypes vivent entre les doigts des *Lybia*. Néanmoins, il semble que la morphologie des polypes de *Bunodeopsis* soit adaptée à une telle association avec le Crabe : « They are active polyps with long tentacles which are usually expanded to their full extent, and in the absence of a sphincter muscle the column is incapable of overfolding the tentacles » (DUERDEN, *ibid.*, p. 508). Une réunion accidentelle de ces deux organismes aurait été transformée par la sélection naturelle en un comportement inné, renforcé par la modification structurale du Crabe très certainement, de l'Actinie peut-être. Ce dernier point reste à étudier.

Phellia, l'Actinie commensale de *Polydectus* aux îles Hawaii, existerait — toujours d'après DUERDEN (*loc. cit.*, p. 506) — indépendamment du Crabe puisqu'on en trouve des individus accrochés sous les pierres et les blocs de coraux dans le biotope même du Crustacé. *Polydectus* (pl. 2, fig. 8, 9, 11), déjà camouflé par son épais revêtement de soies, fait montre de peu d'activité avec ses chélicèdes et, en cas d'attaque, il ne semble pas les brandir agressivement comme les *Lybia*. Nous montrons ailleurs que la morphologie des p1 est un peu différente chez *Polydectus* (voir sous *Polydectus* et *infra*).

EDMONDSON (1946, p. 301-302) indique qu'aux îles Hawaii l'Actinie généralement choisie comme commensale est *Sagartia pugnax*. Mais, en captivité, *Polydectus* accepte d'autres espèces de *Sagartia* et même des anémones (*Tealiopsis nigrescens*) presque aussi grosses que lui. « When a suitable anemone is found, the crab backs up to it and pulls the actinian loose by using its hind legs and rolling the anemone forward under its body until a chela can seize it. The search is then continued for a second anemone for the crab's other pincer. » (cf. EDMONDSON, 1962a, p. 217, fig. 34, a). *Polydectus* est présenté ici comme une espèce fort laborieuse pour garnir ses pinces.

SCHMITT (1965, p. 150) publie plusieurs observations menées sur des *Polydectus* hawaïens. Ce serait un Crabe paresseux (« sluggish »), plus enclin à se cacher et à faire le mort qu'à brandir ses chélicèdes comme des armes. En fait, *Polydectus* bénéficie d'une double protection : au repos, il est pro-

tégé par son épais manteau de soies et, si besoin est, il se défend bien à l'aide de ses Anémones. Cependant, l'observateur cité par SCHMITT n'a jamais vu ce Crabe utiliser les polypes urticants pour attaquer des proies et se nourrir de celles-ci. Habituellement, *Polydectus* transporte, selon cet auteur, l'Anémone *Telmatactis decora* ; dans quelques localités, il peut s'emparer d'autres espèces de *Telmatactis* et même utiliser parfois de petites Holothuries.

La substitution du Cnidaire par un autre Invertébré (Nudibranche comme on l'a vu chez *Lybia hatagumoana*, Holothurie chez *Polydectus cupulifer*) pose le problème de l'adaptation secondaire d'un comportement inné.

L'acquisition d'un tel comportement chez les deux genres de Crabes, *Lybia* et *Polydectus* et, corrélativement, la transformation de la première paire de périopodes thoraciques, est un phénomène fort intéressant du point de vue de la phylogenèse. Le cas est plus complexe que celui des Pagures qui, associés à une Actinie, l'ont simplement fixée sur leur coquille. On peut mieux comparer le comportement de la *Lybia* à celui du *Diogenes* porteur d'une Sagartia qui, fixée à sa pince gauche, obture l'orifice de la coquille et en défend l'entrée, lorsque le Pagure est retiré au fond de sa coquille.

Chez les *Lybia*, le commensalisme a amené une réduction de la taille des chélicèdes, une structure particulière de la main et des doigts, une grande mobilité de ces appendices. Corrélativement à cette mobilité, on peut observer une orientation spéciale des articles distaux, l'articulation carpe-propode imprimant une torsion de façon à ce que la main et les doigts se présentent dans un certain plan, lequel permettra une position adéquate du polype commensal.

Chez *Polydectus*, les modifications sont un peu différentes : les pinces sont plus courtes et trapues, la mobilité à l'articulation carpe-propode semble moins développée (ce serait à vérifier) : cela est peut-être lié au comportement moins agressif de ce Crabe qui brandirait, moins que les *Lybia*, ses pinces garnies d'Actinies.

La forme particulière des doigts peut être mise directement en rapport avec la préhension des Actinies. Les dents en crochet de part et d'autre du bord préhensile sont parfaitement disposées et placées les unes par rapport aux autres pour maintenir en place le polype. Néanmoins, il existe chez certains Crabes des doigts du même type : par exemple chez *Iphiculus spongiosus* Adams et White, Leucosiidae aux doigts très longs et armés de dents de taille inégale, dont les plus longues se croisent, rappelant bien ce que l'on voit chez les Polydectinae. DANA (1851c, p. 127, note) avait noté cette ressemblance, ainsi que d'autres traits communs, et suggérait qu'*Iphiculus* était un *Polydectus*.

Chez les Polydectinae, les fonctions préhensiles habituelles, qui ne peuvent être assumées par les chélicèdes, complètement modifiés et utilisés exclusivement pour la saisie et le maniement des polypes, sont assurées par la première paire de pattes ambulatoires (et, en partie peut-être aussi, par les suivantes). Les mxp3 jouent certainement un rôle important.

Il faut bien distinguer dans le comportement des Polydectinae, d'une part, une posture défensive ou d'intimidation face au prédateur possible, très accusée chez les *Lybia*, plus atténuée chez *Polydectus*, qui est déjà protégé par son épais manteau de soies ; d'autre part, le bénéfice que peut retirer le Crabe sur le plan alimentaire, ce qui serait prouvé chez les *Lybia*, non observé chez *Polydectus*.

RESSEMBLANCES MORPHOLOGIQUES ENTRE *LYBIA* ET *POLYDECTUS*

Les traits similaires entre le genre *Polydectus* et le genre *Lybia* ne proviennent pas à notre avis d'une affinité éthologique qui aurait opéré sur les structures par convergence mais, plutôt, résultent d'une parenté phylogénétique, d'une même origine.

Au premier abord, *Polydectus* (pl. 2, fig. 8, 9, 11), couvert de toutes parts par son épais revêtement de soies, est bien différent de toutes les espèces de *Lybia* connues (pl. 2, fig. 1-7 ; pl. 19, fig. 5-8). Mais, une fois ce Crabe dénudé (pl. 2, fig. 10), non seulement la face dorsale de la carapace — dans une certaine mesure — mais aussi la région fronto-antenne-orbitaire, le sternum thoracique, les pléopodes sexuels laissent apparaître de nombreux points communs avec le genre *Lybia*.

Polydectus, *Lybia*, ainsi que *Prolybia* que nous unissons à *Lybia*, constituent, selon nous, un groupe naturel, aux affinités certaines. Il est du reste difficile de décider des coupures au sein de ce groupe des Polydectinae. *Polydectus* est sans nul doute un genre à part, en raison de certains caractères originaux ; par ailleurs, à l'intérieur du genre *Lybia* se distinguent plusieurs types d'organisations, sans qu'il soit pour l'instant bien possible d'introduire des divisions intermédiaires, de dissocier l'ensemble (par exemple de considérer l'existence d'un genre *Prolybia* Ward). Même au cours d'un examen rapide, des différences importantes, autres que l'ornementation, éloignent *Lybia denticulata* (pl. 2, fig. 1) de *L. tessellata* (pl. 2, fig. 6), et il apparaît que les deux espèces ne sont pas au même niveau évolutif. Par contre, *L. tessellata* et *L. edmondsoni* (pl. 2, fig. 7), extrêmement proches, sont au même niveau d'évolution.

Nous aborderons la question en ne traitant au départ que de *Polydectus cupulifer*, de *Lybia denticulata*, de *L. tessellata* et de *L. edmondsoni*, seules espèces dont l'identification nous paraisse sûre et que nous ayons pu observer longuement. Dans une deuxième phase, nous passerons en revue la plupart des caractères morphologiques en tenant compte aussi bien des espèces précitées que des formes non examinées, et cela en nous référant à la littérature.

A certains égards, *Lybia denticulata* apparaît presque plus proche de *Polydectus cupulifer* que de *Lybia tessellata* - *L. edmondsoni*, notamment par la forte saillie de toute la région frontale. L'étroite avancée du front qui, chez *Polydectus* (fig. 17 A), reçoit ventralement les antennules repliées très obliquement et proéminentes, existe aussi chez *L. denticulata* (fig. 17 B) où, néanmoins, les antennules sont plus allongées et repliées dans un espace moins restreint. Dans les deux cas, le premier article antennulaire est très développé et occupe une large place.

Chez *Lybia tessellata* (fig. 17 D) et chez *L. edmondsoni*, le faciès est bien différent, la région frontale étant peu proéminente (le front est un peu rabattu) et s'intégrant au contour de l'ensemble de la carapace ; par ailleurs, toute cette région est élargie et les antennules, repliées obliquement, sont pratiquement au niveau des pédoncules oculaires.

Malgré ces dissemblances, il n'en demeure pas moins que la structure de l'antenne, sa disposition ainsi que ses rapports avec les régions voisines sont les mêmes chez *Polydectus cupulifer*, *Lybia denticulata* et *L. tessellata* - *L. edmondsoni*. Nous n'avons pas pu vérifier si l'antenne était sétifère chez nos *Polydectus cupulifer*, comme elle l'est chez les espèces de *Lybia*. A noter, chez *Polydectus*, l'article urinaire apparemment très saillant.

La disposition du cadre buccal est similaire chez *Polydectus*, où celui-ci est étroit et allongé (fig. 17 A, 18 A), et chez *Lybia denticulata* où il s'élargit légèrement (fig. 17 B, 18 C). Étant donné que chez *Polydectus* le cadre buccal s'approche davantage du front, l'épistome est plus petit dans ce genre que chez *Lybia denticulata* ; par ailleurs, l'épistome apparaît plus déprimé chez *Polydectus cupulifer*, du fait de la saillie que constituent les bords surélevés du cadre buccal. Cela mis à part, les bords antérieurs du cadre buccal s'avancent très obliquement en formant une convexité accusée, sauf au centre où, au contraire, les bords s'inclinent en une profonde concavité, limitée de part et d'autre par une échancrure.

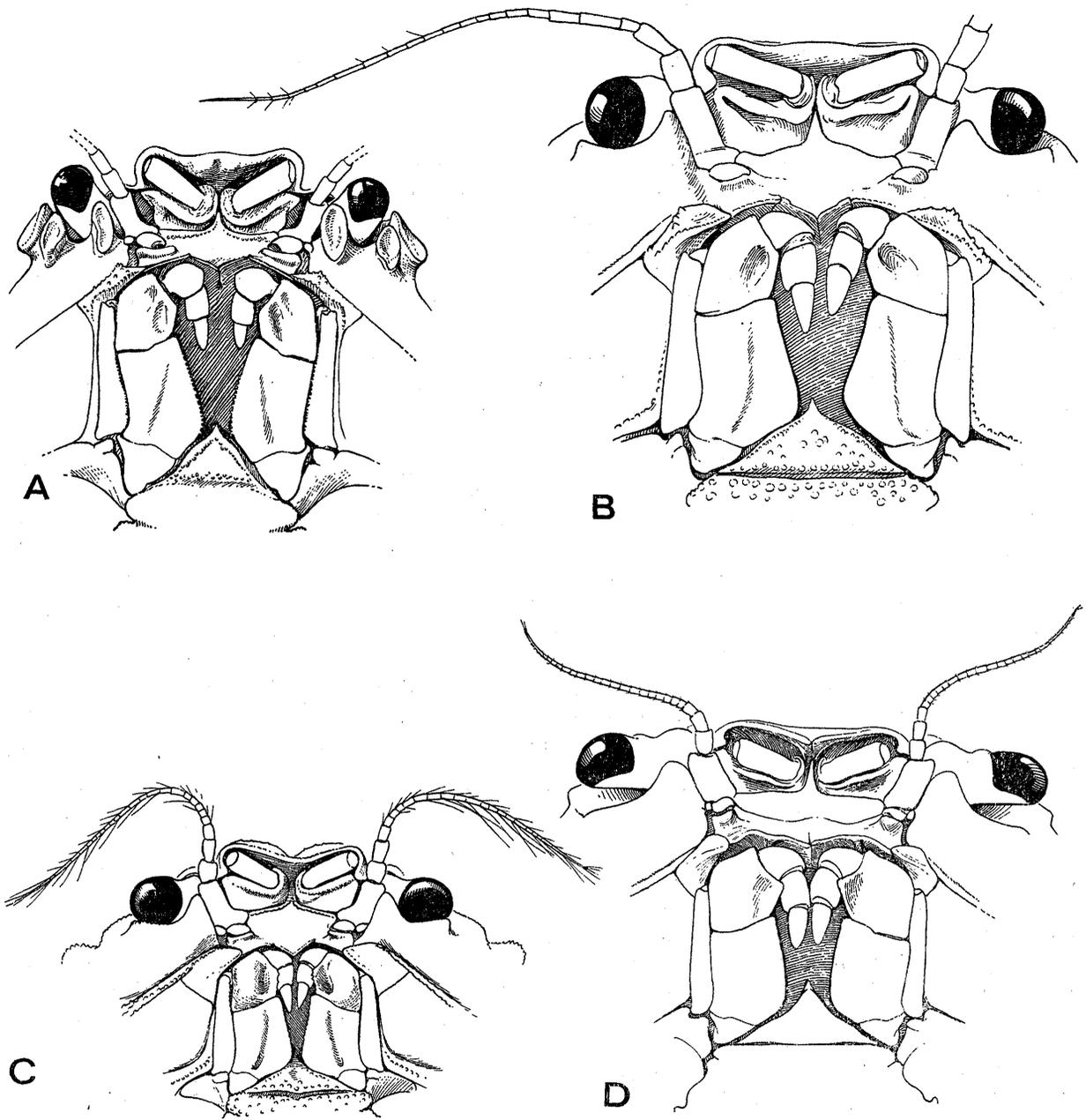


FIG. 17 A-D. — Région antérieure de la carapace, face ventrale, chez les Polydectinae. (Pilosité non représentée).

A, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH) (× 9) ; B, *Lybia denticulata* Nobili, syntype ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, D^r JOUSSEAUME 1897 (MP) (× 13,5) ; C, *Lybia plumosa* Barnard, ♂ 5 × 6,6 mm, Fort-Dauphin, mission R. DECARY 1932 (MP) (× 12) ; D, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12 mm, île Maurice, M. CARIÉ 1913, BOUVIER det. (MP) (× 8).

Chez *Lybia tessellata* (fig. 17 D, 18 E) et, de même, chez *L. edmondsoni*, le bord antérieur du cadre buccal forme une courbe régulière, juste un peu sinueuse. Dans la diagnose du genre *Melia* par DANA (1852c, p. 242), il est bien notifié : « The buccal area is nearly square, being a very little broader than long ». L'épistome est large, quadratique.

En ce qui concerne les maxillipèdes externes, il y a, là encore, plus de similitudes entre *Polydectus cupulifer* et *Lybia denticulata* qu'entre cette dernière et *L. tessellata-L. edmondsoni*. Pour ce caractère comme pour d'autres, *Polydectus* représente un type d'organisation particulier ; le groupement *L. tessellata-L. edmondsoni* est un type qui en semble dérivé, par suite d'un élargissement et d'un raccourcissement de toute la région fronto-buccale ; *L. denticulata* paraît représenter un type intermédiaire.

Très étroits et longs chez *Polydectus*, avec un fort hiatus entre eux, les maxillipèdes externes le sont un peu moins chez *Lybia denticulata*. Chez *L. tessellata-L. edmondsoni*, le cadre buccal, quadrangulaire, est recouvert par des mxp3 courts et larges, peu écartés l'un de l'autre, avec ischion et mérus dans le prolongement l'un de l'autre.

En soulevant les mxp3, on distingue bien l'endostome qui, chez *Lybia tessellata* (fig. 18 E)-*L. edmondsoni* (fig. 18 D), est très large et se trouve partagé en deux par une crête fort nette. DANA (1852c, p. 242) écrit pour *Melia* : « the palate has the two ridges of the Eriphidae » et il les figure parfaitement pour sa *Lybia* de l'île Wake (1855, pl. 14, fig. 1 b). Ce peut donc être aussi bien, quant à ce caractère, *L. tessellata* que *L. edmondsoni*. Ces crêtes endostomiennes sont absentes chez *Polydectus cupulifer* (fig. 18 A) et chez *L. denticulata* (fig. 18 C). Conséquemment, chez *tessellata*, la lacinie des mxp1 est réduite et n'occupe que la fraction externe du cadre buccal. Chez *Polydectus* et chez *L. denticulata*, la lacinie est développée et occupe presque toute la largeur de l'endostome, laissant seulement en avant un large espace.

Le sternum thoracique offre le même plan général chez *Polydectus* et les espèces de *Lybia* étudiées. A noter en particulier : le sillon qui délimite nettement les sternites soudés des mxp1 — mxp2 ; en arrière, la dépression qui représente la suture limitant le sternite des mxp3 ; le tracé des différentes lignes de suture ; la forme allongée de l'épisternite 7 ; la ligne médiane présente au niveau des sternites 7 et 8. Toutefois, là encore, on peut établir une série morphologique. La voici : tout d'abord, *Polydectus cupulifer* (fig. 19 A), où le plastron sternal est très allongé, très étroit, notamment en avant où il forme un écusson s'enfonçant entre les mxp3 ; puis, *Lybia denticulata* (fig. 19 B), où le plastron est moins long, plus large, notamment en avant, au niveau des p1 ; enfin, *L. tessellata* (fig. 19 C) et *L. edmondsoni*, où tout le sternum thoracique s'est considérablement élargi et raccourci, la région antérieure notamment.

La forme de l'abdomen suit pratiquement la même évolution morphologique : étroit et long chez *Polydectus*, avec un telson en ovale très allongé et avec les sutures entre les segments 3-4-5 encore marquées ; plus court, avec un telson arrondi chez *L. denticulata* ; enfin, très curieusement élargi chez *L. tessellata-L. edmondsoni*, où les deux segments postérieurs s'évasent et où le telson est transversalement elliptique.

L'appareil « bouton-pression » est disposé de semblable façon chez *Polydectus* et chez les *Lybia* examinées.

Un fait remarquable qui souligne bien la parenté phylétique de *Polydectus* et des *Lybia* est la communauté de structure des pléopodes sexuels. Le pl1 ♂ est presque droit ou plus ou moins incurvé, mais il se termine généralement par deux lobes bien distincts, garnis d'épines ou de soies, ce qui, dans une certaine position, donne un aspect bifide à l'apex. Il est donc instructif de comparer le pl1 ♂ de *Polydectus cupulifer* (fig. 20 A-C) à celui des diverses espèces de *Lybia* : *L. denticulata* (fig. 21 G, H), *L. tessellata* (fig. 20 E-G), *L. edmondsoni* (fig. 20 I, J), *L. plumosa* (fig. 21 A, B, D), *L. leptochelis* (fig. 21 E, F).

Le pl2 est court, non sigmoïde, dans le genre *Polydectus* (fig. 20 D) comme chez les diverses *Lybia* où nous l'avons observé (fig. 20 H, 21 C, I).

En ce qui concerne les chélipèdes, ils offrent une conformation très singulière chez les Polydectinae. Ils sont particulièrement mobiles, généralement fins et grêles chez *Lybia*, plus courts et avec la main large chez *Polydectus*. Les doigts, dans tous les cas, sont allongés, styloïformes, fortement recourbés à l'extrémité, et portent sur le bord préhensile des dents aiguës, en crochet, aptes à bien saisir et à maintenir l'Anémone qui vit transportée par les chélipèdes du Crabe. La pince doit demeurer le plus souvent fermée et ne s'ouvrir qu'exceptionnellement ; l'écartement des doigts est limité. Chez certaines espèces de *Lybia*, comme *L. denticulata*, les doigts croisent fortement et le polype doit être presque comprimé par ceux-ci en même temps que réellement « coincé » entre les dents du bord préhensile.

Chez *Polydectus*, l'écart entre les doigts est plus grand et un plus large espace semble offert au Cnidaire. Nous étudierons ci-après et figurons les diverses formes de pinces (cf. fig. 15 A-G, 22 A-G).

Après ce bref aperçu des traits morphologiques de *Polydectus cupulifer*, de *Lybia denticulata*, de *L. tessellata* et de *L. edmondsoni*, plusieurs points nous paraissent acquis. Et tout d'abord, présence de mêmes caractères essentiels : *Polydectus*, qui offre des caractères originaux en même temps que des traits tout à fait typiques des *Lybia*, ne peut guère être éloigné de *Lybia denticulata*, qui semble former le passage à *L. tessellata* et à *L. edmondsoni*. Ces deux dernières se distinguent notamment par l'effacement de la saillie frontale, par le raccourcissement et l'élargissement de la région buccale et du plastron sternal et, enfin, par l'existence de crêtes endostomiennes.

On peut considérer la série morphologique suivante :

Polydectus cupulifer → *Lybia denticulata* → *Lybia tessellata* - *Lybia edmondsoni*

Par ses caractères fondamentaux, *L. plumosa* ne serait pas très éloignée de *Lybia denticulata*, mais on dénote déjà un raccourcissement de la carapace, ce qui placerait cette espèce entre *L. denticulata* et le groupe *L. tessellata*-*L. edmondsoni*.

EXAMEN DE QUELQUES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES PARTICULIERS

Nous nous proposons maintenant de reprendre l'étude morphologique des Polydectinae en prenant en considération les autres espèces de *Lybia* dont, souvent, les caractères fondamentaux (plastron sternal par exemple) ne sont pas décrits. On aura ainsi une idée de la variété morphologique des Polydectinae. Cette révision — malheureusement fondée en grande partie sur les données de la littérature, sans recours aux types ni aux spécimens décrits — permettra peut-être d'apprécier la diversité et en même temps l'homogénéité de ce petit groupe naturel et d'en mieux identifier les espèces.

1. — Carapace.

Nue, lisse ou seulement un peu granuleuse (*L. tessellata*) ou rugueuse (*L. edmondsoni*) sur les bords antérieurs ; non aréolée (sauf quelques lignes, plus marquées chez *L. edmondsoni*) ; seulement quelques touffes de soies caractéristiques

L. tessellata (pl. 2, fig. 6)

L. edmondsoni (pl. 2, fig. 7)

Finement granuleuse, ceci surtout visible à la loupe binoculaire ; très faibles traces de lobulation ; pilosité éparsée sur la carapace et non pas en touffes caractéristiques

L. denticulata (pl. 2, fig. 1) (très facilement reconnaissable à son front étroit et saillant)

Rugueuse ou tuberculeuse, légèrement pubescente postérieurement et latéralement ; régions nettement définies et aréolées (d'après ALCOCK, 1898)

**L. caestifera* (pl. 19, fig. 5)

Surface lisse mais nettement partagée en champs distincts par des sillons peu profonds, surtout dans la région antérieure ; tout le corps revêtu d'un duvet très court

L. leptochelis (typique) d'après ZEHNTNER, 1894

A notre avis, après examen de l'holotype ♀ de *L. leptochelis*, la carapace apparaît fort peu sculptée (pl. 2, fig. 2)

Granuleuse sur les bords antéro-latéraux ; régions bien marquées, plus ou moins tuberculées (tubercules avec 2-3 soies plumeuses) ; soies plumeuses sur les bords postéro-latéraux et postérieur

**L. leptochelis* d'après BARNARD, 1947 et 1950 (matériel du Natal) et autres auteurs

Modérément (mais, semble-t-il, nettement d'après les figures données par SAKAI) aréolée ; certaines aréoles remarquablement convexes et recouvertes de granules (d'après SAKAI, 1961 ; 1965b ; 1967)

**L. hatagumoana* (pl. 19, fig. 7)

Garnie de longs poils en touffes (cf. WARD, 1933)

**L. australiensis* (pl. 19, fig. 8)

Recouverte d'un tomentum plumeux, avec touffes caractéristiques, apparence velue ; régions faiblement définies d'après BARNARD, 1950 (toutefois, cf. notre pl. 2, fig. 3-5) ; surface localement granuleuse, surtout vers les bords antéro-latéraux (sans doute plus granuleuse chez les petits spécimens) ; un tubercule très net entre le 2^e et le 3^e lobe antéro-latéral

L. plumosa (holotype : pl. 2, fig. 4) [dans la clef de BARNARD, 1950, c'est la « carapace sparseley furred (*leptochelis*) ou « denseley furred » (*plumosa*) qui permet de distinguer les deux espèces. En plus, toujours selon BARNARD, pas de « colour pattern » chez *L. plumosa*]

Carapace et pattes revêtues d'un tomentum long et épais d'où n'émergent que les « cupules » du bord orbitaire. Dénudée, carapace relativement bien aréolée

Polydectus cupulifer (pl. 2, fig. 8-11)

2. — Bord antéro-latéral.

Pas de dent sur le bord antéro-latéral, lequel est denticulé

L. denticulata (pl. 2, fig. 1)

Une dent antéro-latérale

L. tessellata (pl. 2, fig. 6)

L. edmondsoni (pl. 2, fig. 7)

Deux lobes, y compris l'exorbitaire (le 1^{er} est exorbitaire et tous deux sont granuleux et avec les bords denticulés)

**L. hatagumoana* (pl. 19, fig. 7)

Deux lobes après l'angle exorbitaire qui forme un lobe tronqué

**L. australiensis* (pl. 19, fig. 8)

Trois dents antéro-latérales (ALCOCK, 1898), une 4^e dent très petite (SAKAI, 1967)

**L. caestifera* (pl. 19, fig. 5)

Trois lobes antéro-latéraux, y compris l'exorbitaire (ZEHNTNER, 1894), plus un denticule postérieur (BARNARD, 1947 et 1950). En effet, il y aurait en arrière chez *L. plumosa* une indentation ou même un lobe denticulé ; sur l'holotype de *L. leptochelis* (pl. 2, fig. 2), à peine une indentation, avec quelques granules

L. leptochelis : lobe exorbitaire très peu marqué

L. plumosa (pl. 2, fig. 3-5) : trois lobes, dont le premier, large, est tronqué, plus un denticule. Quatre lobes, ou bien ? trois dents plus une indentation

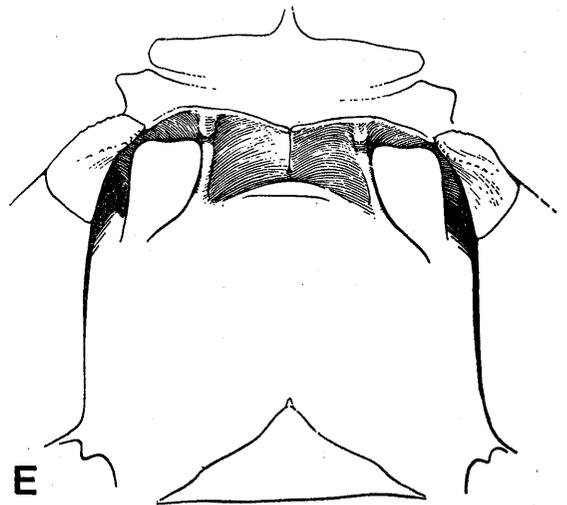
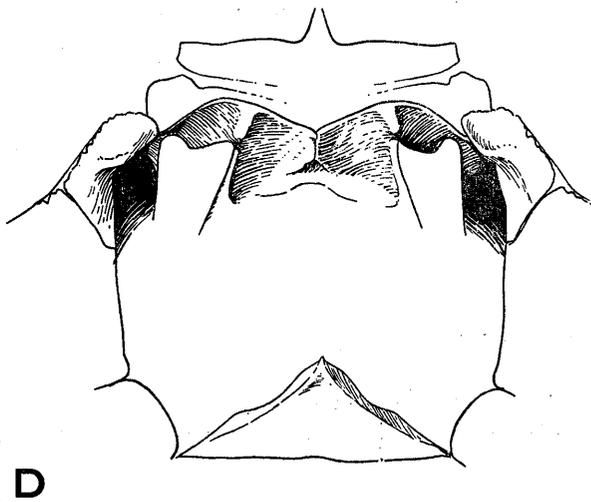
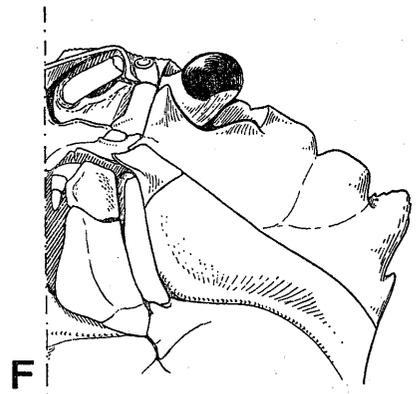
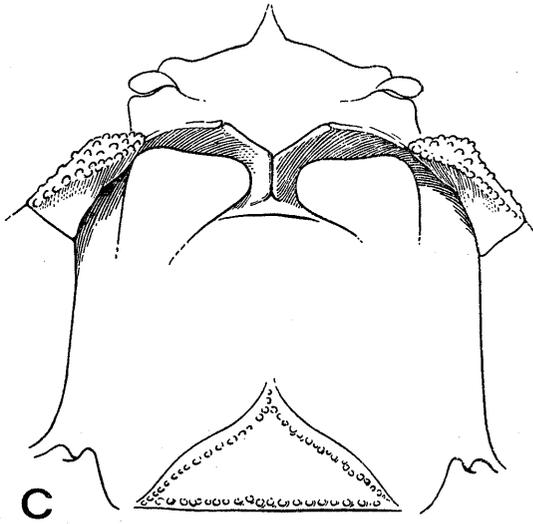
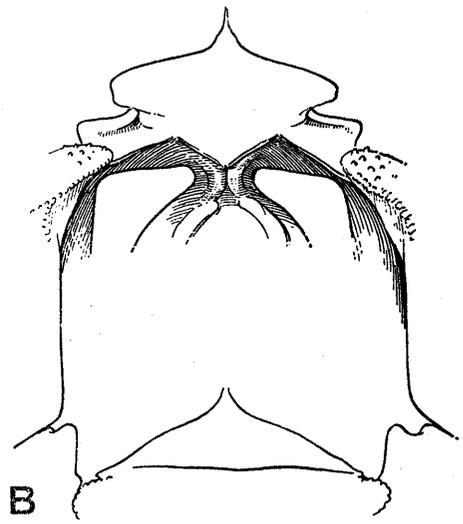
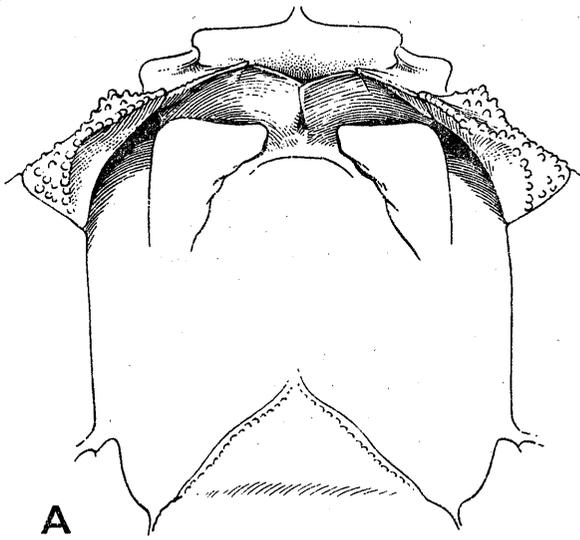
**L. pugil* (pl. 19, fig. 6)

Un tubercule cupuliforme à l'angle exorbitaire

Polydectus cupulifer (pl. 2, fig. 8-11)

3. — Cadre buccal, *mxp3* et lacinie de *mxp1*.

Pour le cadre buccal et ses dépendances ainsi que pour le plastron sternal, nous limiterons nos remarques aux espèces que nous avons examinées, la littérature ne donnant pas ou pas assez d'indications sur ces régions pour permettre de classer les espèces.



Polydectus cupulifer (fig. 17 A, 18 A).

Cadre buccal à bords tranchants et soulevés, obliques, convergeants vers l'avant, donc tout l'ensemble rétréci antérieurement et s'avancant fortement vers le front, d'où un épistome petit et enfoncé.

Mxp3 très étroits et allongés ; mérous peu développé ; large hiatus entre eux.

Pas de crêtes endostomiennes.

Lacinie de mxp1 courte, laissant en avant un large espace et s'étendant latéralement de façon à laisser un espace entre elle et la ligne médiane.

Lybia denticulata (fig. 17 B, 18 C)

Bord antérieur du cadre buccal non arrondi mais au contraire irrégulier, obliquement découpé, avec une forte convexité latérale et une concavité médiane, impaire.

Mxp3 convergeant vers l'avant, étroits et allongés, laissant entre eux un large hiatus.

Pas de crêtes endostomiennes, pas de délimitation en deux parties (sauf sur le bord antérieur du cadre buccal qui porte une nette échancrure).

Lacinie de mxp1 très étendue et haute, occupant presque toute la largeur de l'endostome.

L. plumosa (fig. 17 C, 18 B, 18 F), *L. leptochelis*

Cadre buccal resserré en avant comme chez *L. denticulata*, avec le bord antérieur fortement découpé.

Pas de crêtes endostomiennes.

Lacinie de mxp1 se rétrécissant dans sa partie interne, remplissant tout l'espace endostomien, comme chez *L. denticulata*, sauf la partie antérieure angulaire.

Lybia tessellata (fig. 17 D, 18 E), *L. edmondsoni* (fig. 18 D)

Cadre buccal quadrangulaire, élargi en avant et non convergeant antérieurement, à bords seulement un peu sinueux.

Mxp3 relativement larges, courts, laissant entre eux un hiatus peu important.

Palais divisé en deux par les crêtes endostomiennes accusées, ménageant de part et d'autre deux canaux.

Lacinie de mxp1 n'occupant que le canal externe, limitée, petite. Chez *L. edmondsoni*, lacinie bien échancrée.

4. — *Plastron sternal.**Polydectus cupulifer* (fig. 19 A)

Plastron sternal allongé, étroit sur toute sa longueur et se rétrécissant nettement en avant de l'insertion des p1 ; s'enfonçant profondément entre les mxp3 où il forme un écusson bien marqué.

Sternites soudés des mxp1-mxp2 séparés du sternite des mxp3 par un sillon au tracé très net ; en outre, sternite des mxp3 lui-même séparé du sternite des p1 par une échancrure

FIG. 18 A-E. — Région buccale et lacinie de mxp1 (mxp3 et mxp2 soulevés) chez les Polydectinae.

A, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH) (× 14) ; B, *Lybia plumosa* Barnard, ♂ 5 × 6,6 mm, Fort-Dauphin, mission R. DECARY 1932 (MP) (× 26,6) ; C, *Lybia denticulata* Nobili, syntype ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, D^r JOUSSEAUME 1897 (MP) (× 14) ; D, *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, paratype ♂ 6,8 × 8,8 mm, Hawaii, S.W. Oahu [BPBM-S5526 (pt♂)] (× 11,7) ; E, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12,3 mm, île Maurice, BOUVIER det. (MP) (× 13,2).

FIG. 18 F. — *Lybia plumosa* Barnard, holotype ♀ 6,5 × 9 mm, Natal, Umtwalumi (SAM-A10487) : face ventrale, côté gauche (× 10).

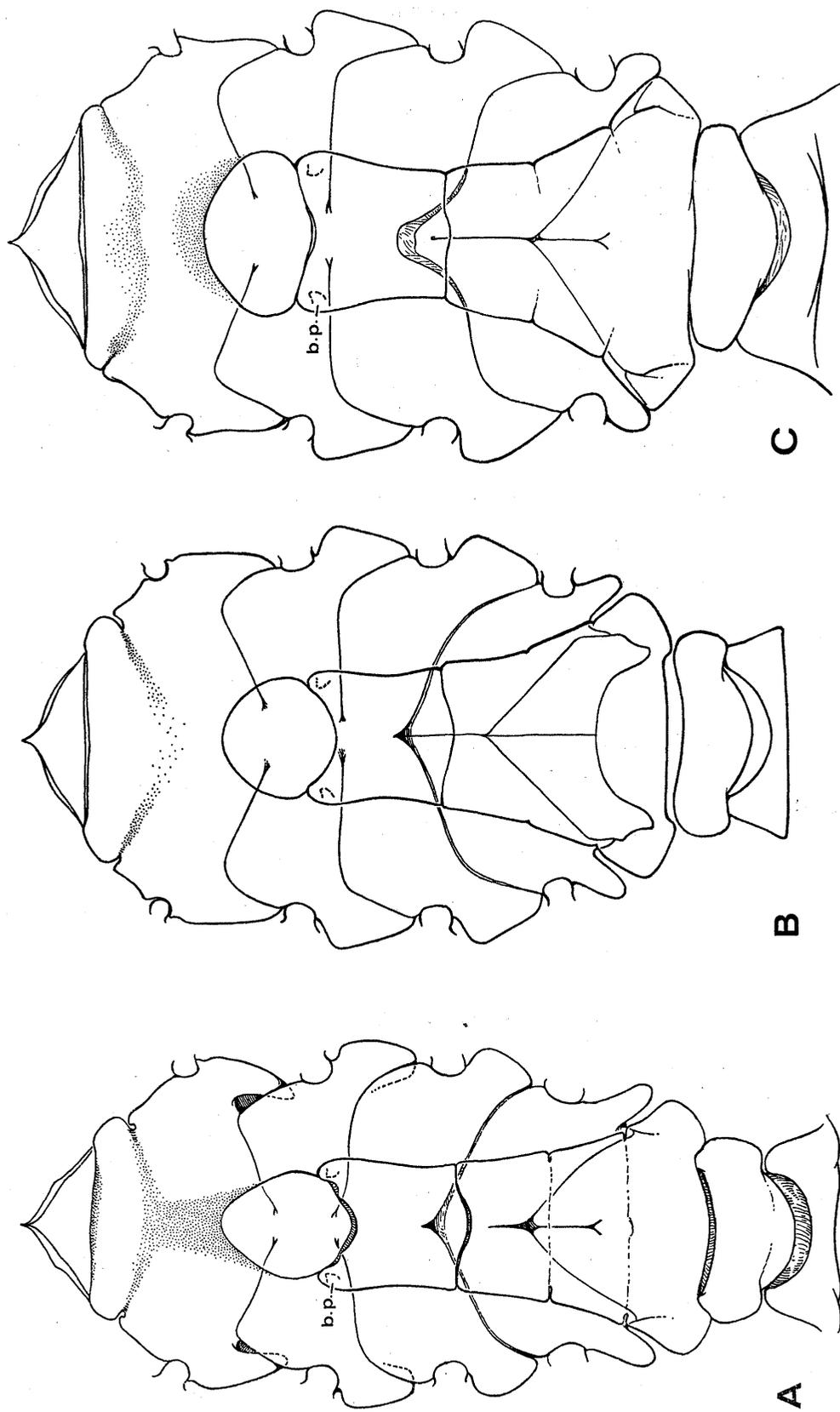


FIG. 19 A-C. — Plastron sternal mâle chez les Polydectinae.

A, *Polydectus cupuli/er* (Latreille), ♂ 8,7 × 10 mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH) (× 12,5); B, *Lybia denticulata* Nobili, syntype ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge, Dr. Jousseau 1897 (MP) (× 12,5); C, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10 × 12 mm, île Maurice, M. Carré 1913, Bouvier det. (MP) (× 12,5).

b.p., crochet de l'appareil « bouton-pression » sur le sternite 5.

latérale profonde qui se prolonge sur le sternum par une large dépression. De la disposition de ces sternites antérieurs on a une impression d'emboîtement du sternite des p1 sous celui des p2 (l'épisternite 4 passe sous le sternite 5) et du sternite 5 sous le sternite 6. A noter l'espace « vide » au niveau de l'épisternite 4.

Limite des épisternites non marquée.

Sutures séparant les sternites 6-7 et 7-8 se rejoignant au centre ; ligne médiane en partie présente à ce niveau.

Cavité abdominale assez profonde, étendue en avant, incomplètement remplie par l'abdomen mâle qui ne la cache pas en avant.

Abdomen mâle avec les sutures entre les segments 3-4-5 encore visibles. 6^e article abdominal couvrant tout le sternite 6, les avancées postéro-externes de ce segment empiétant largement sur le sternite 5. Telson allongé, ovalaire.

Bouton de l'appareil « bouton-pression » très saillant, pointu, sur le sternite 5, en avant de la suture. Fossette parfaitement ménagée dans l'avancée latéro-externe du 6^e segment abdominal.

Chez notre femelle ovigère de *Polydectus* (Hawaii : Oahu), la ponte et les pléopodes sont complètement cachés et protégés par l'abdomen qui couvre une cavité abdominale bien limitée, creusée. La pilosité recouvre le tout et on ne distingue pas qu'il s'agit d'une femelle ovigère.

Lybia tessellata (fig. 19 C) et *L. denticulata* (fig. 19 B)

Plastron sternal plus allongé et étroit chez *Lybia denticulata* que chez *L. tessellata*.

Chez *Lybia denticulata*, présence, comme chez *Polydectus*, d'un écusson assez marqué, avec une 1^{re} suture nette limitant les premiers sternites soudés et avec une 2^e suture marquée latéralement par une échancrure prononcée puis, sur le plastron, par une dépression.

Chez *Lybia tessellata*, plastron plus court, comme tassé, surtout entre les p1 ; 1^{re} suture antérieure nette ; à peine une faible dépression prolongeant l'échancrure et correspondant à la suture limitant le sternite des mxp3 de celui des p1.

Limite des épisternites non marquée.

Sutures séparant les sternites 6-7 et 7-8 se rencontrant au centre ; à ce niveau, ligne médiane chez *Lybia denticulata* et *L. tessellata*.

Chez *L. denticulata*, cavité abdominale peu creusée. Abdomen mâle voisin de celui de *Polydectus* : allongé (articles 3-4-5 fusionnés, avec sutures légèrement visibles sur le dessus et marquées sur les côtés par une petite encoche) ; article 6 long, s'étendant sur tout le sternite 6 et venant latéralement enserrer le telson, sur le sternite 5. Telson arrondi.

« Bouton-pression » certainement fonctionnel : bouton sur le sternite 5, un peu en avant de la suture et assez latéralement dans la cavité abdominale.

Chez *L. tessellata*, cavité abdominale plus profonde que chez *L. denticulata*. Abdomen mâle avec les articles 3-4-5 soudés (traces des sutures à peine visibles sur les côtés). Article 6 long, étroit à la base, s'étendant sur toute la longueur du sternite 6 et un peu sur le sternite 5. Telson large et court, surbaissé, semi-ovalaire. « Bouton-pression » comme chez *L. denticulata*.

En conclusion, chez les deux *Lybia* examinées, le sternum thoracique montre que *L. denticulata*, proche de *Polydectus*, forme le passage entre ce genre et *L. tessellata*.

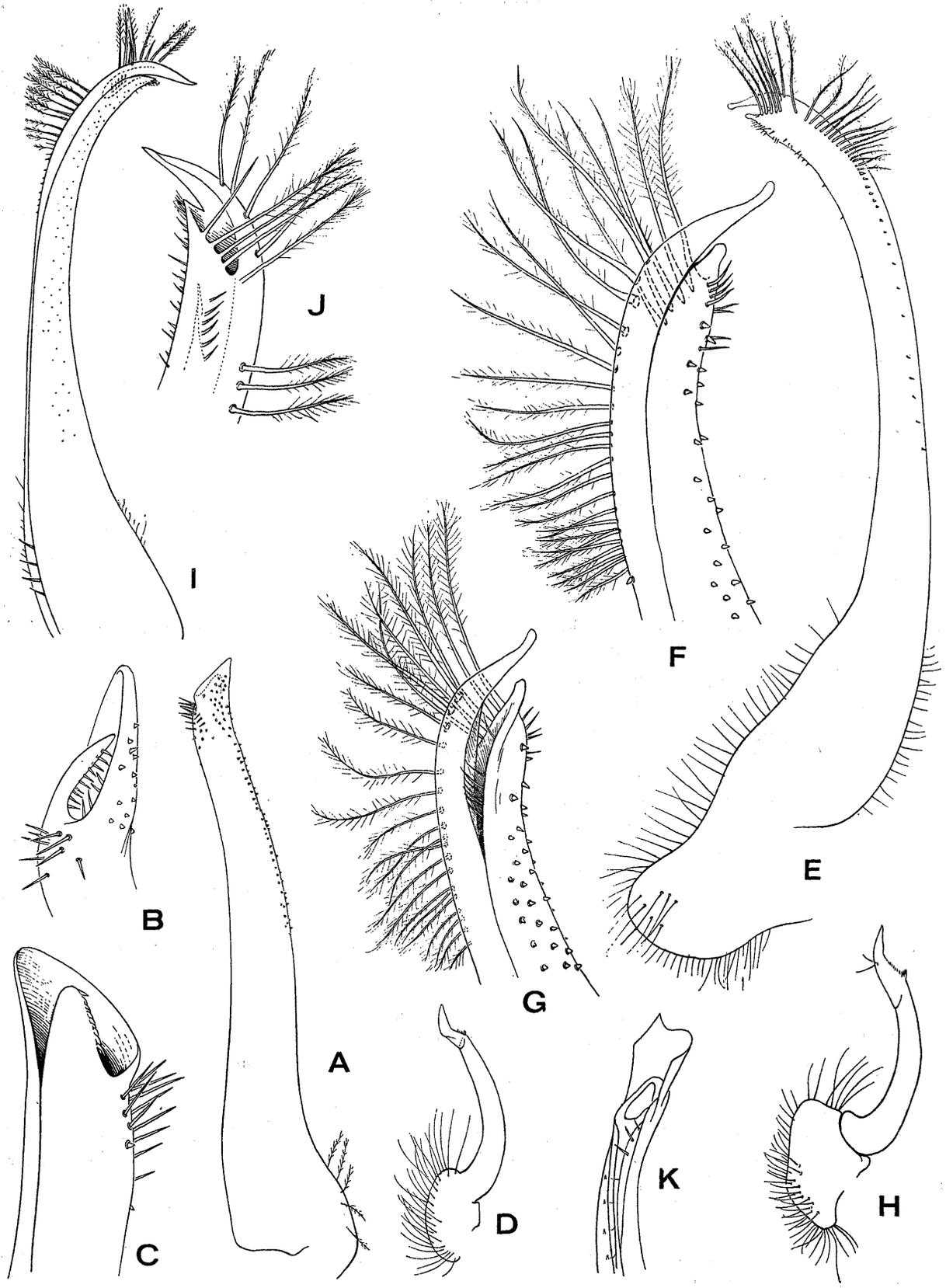
Chez *Polydectus* : plastron sternal étroit, surtout entre les p4, à peine élargi entre les p1, avec écusson antérieur très accusé.

Chez *Lybia* : plastron sternal moins étroit, élargi, cela apparaissant nettement entre les p1 et p2 ; écusson moins accusé et s'enfonçant moins entre les mxp3, néanmoins bien distinct chez *L. denticulata*. A noter encore, chez *Lybia* comme chez *Polydectus*, la forme étroite et allongée de l'épisternite 7 qui est caractéristique, en forme de languette.

Nous suggérons donc de considérer, quant à ce caractère, la série suivante :

Polydectus → *Lybia denticulata* → *L. tessellata*

Les caractéristiques du plastron sternal de *Lybia edmondsoni* sont similaires à celles de cette même région chez *L. tessellata*.



Il conviendra maintenant de placer les autres espèces de *Lybia* dans cette série. *Lybia plumosa* et *L. leptochelis* paraissent faire un passage entre *L. denticulata* et *L. tessellata*, mais cela est à vérifier sur de plus grands et plus nombreux spécimens.

5. — Pléopodes sexuels mâles.

Le premier pléopode sexuel est d'un type constant chez *Polydectus cupulifer* et chez les espèces de *Lybia* (où il est connu et figuré) sauf, semble-t-il, chez *L. hatagumoana*. L'apex se termine par deux lobes laissant entre eux une ouverture plus ou moins béante, traversée par des soies issues de la face interne de l'un et l'autre lobe.

Nous avons déjà noté que, vu sous un certain angle, l'apex ne montre pas son aspect bilobé, bifide. Ceci explique la physionomie parfois trompeuse du premier appendice sexuel : par exemple, le pl1 ♂ de la *L. leptochelis* figuré par BARNARD (1950, fig. 46, e) ne présente pas une extrémité bifide, alors que cette dernière (fig. 21 F, G) présente en réalité les deux lobes apicaux caractéristiques, comme chez *L. plumosa* (cf. BARNARD, 1954a, p. 126).

Polydectus cupulifer

Les pléopodes sexuels du genre *Polydectus* n'étaient pas connus et nous les figurons ici. Le pl1 ♂ est assez trapu, présentant sous un certain angle un apex pointu, obliquement tronqué (fig. 20 A) ; en fait, il y a deux lobes apicaux, dont l'un sensiblement plus long (fig. 20 B, C) ; quelques épines sont situées dans l'ouverture ; quelques soies un peu plus longues dans la région subapicale.

Lybia tessellata

Le pl1 ♂ a déjà été figuré par BARNARD (1950, fig. 46, b) et par SANKARANKUTTY (1961b, fig. 2, A, B). Nous l'illustrons à nouveau ici. L'appendice (fig. 20 E) est très incurvé, caractéristique avec ses longues soies plumeuses terminales formant une frange pratiquement continue ; l'un des deux lobes est très allongé, étroit et incurvé (fig. 20 F, G).

Lybia denticulata

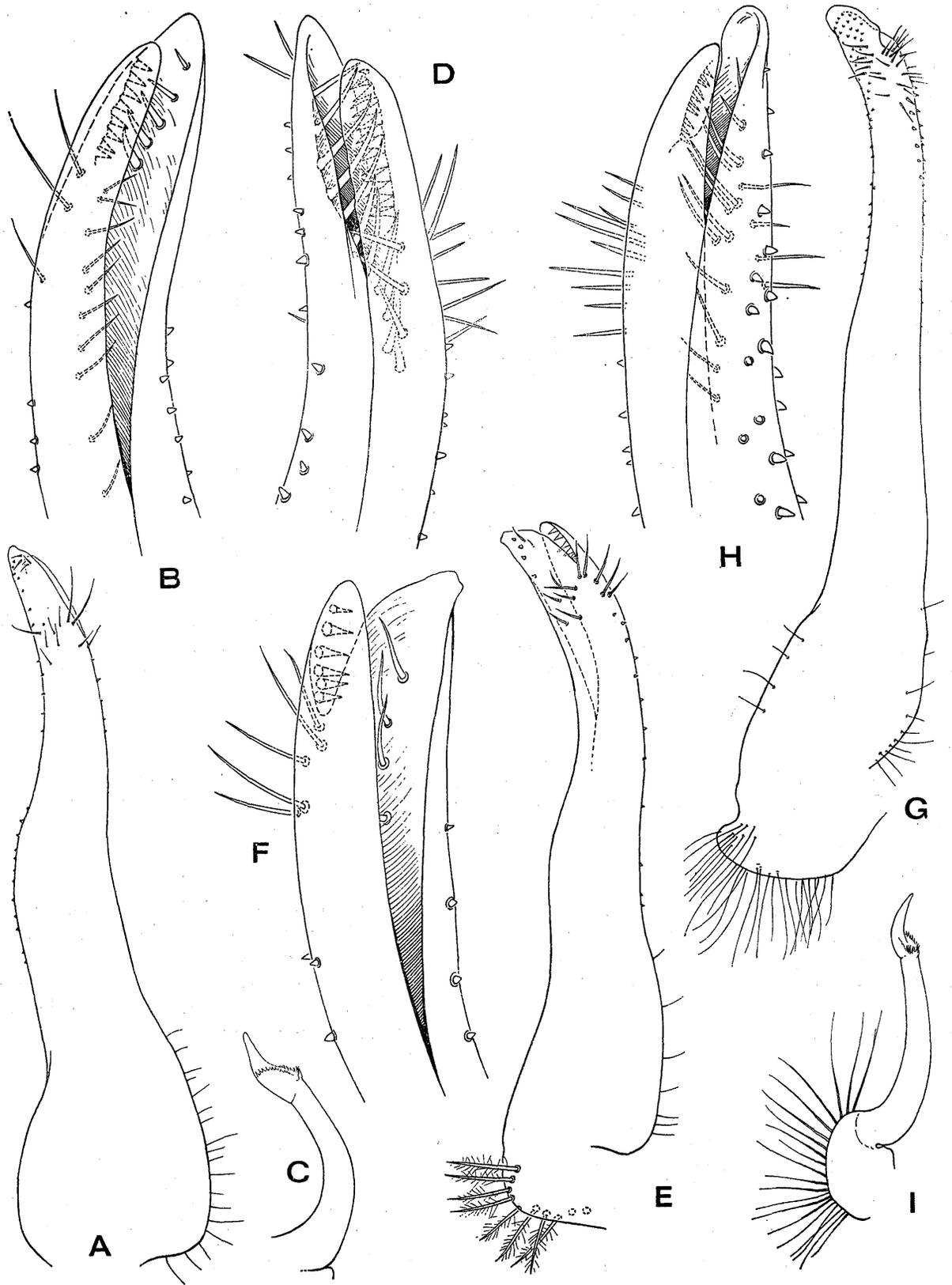
Les pléopodes sexuels n'étaient pas connus jusqu'à présent. Nous les figurons ici. Le pl1 ♂ (fig. 21 G) est assez épais, à peine incurvé, avec un apex large ; les deux lobes sont subégaux (fig. 21 H) ; quelques courtes soies subapicales ; quelques tubercules apicaux.

Lybia plumosa

Nous figurons ici les pléopodes sexuels d'après un spécimen malgache de Fort-Dauphin mesurant $5 \times 6,6$ mm. Pl1 (fig. 21 A, B) assez trapu, sinueux, à extrémité large, bilobée, les deux lobes paraissant subégaux. Quelques rares soies assez longues, en arrière de l'apex (cf. BARNARD, 1954a, p. 126). Cet appendice est très proche de celui que nous avons figuré chez *Lybia* aff. *plumosa* (GUINOT, 1964a, fig. 5 a-c) d'après un spécimen de Somalie, plus grand (8×10 mm), dont le pléopode offre une ornementation plus développée, notamment des soies beaucoup plus longues, s'entrecroisant dans l'ouverture (cf. fig. 21 D).

FIG. 20 A-K. — Pléopodes sexuels mâles des Polydectinae.

20 A-D, *Polydectus cupulifer* (Latreille), ♂ $8,7 \times 10$ mm, Indische Archipel, Koepang, « Snellius » Exp. (RMNH) : A, pl1 ($\times 26$) ; B, *id.*, extrémité ($\times 50$) ; C, autre vue de l'apex ($\times 80$) ; D, pl2 ($\times 26$) ; 20 E-H, *Lybia tessellata* (Latreille), ♂ 10×12 mm, île Maurice, M. CARIÉ 1913, BOUVIER det. (MP) : E, pl1, non monté en préparation ($\times 38$) ; F, *id.*, extrémité du pl1 non montée ($\times 102$) ; G, *id.*, extrémité du pl1 montée en préparation ($\times 50$) ; H, pl2 ($\times 38$) ; 20I, 20J, *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, holotype ♂ $6,8 \times 8,8$ mm, d'après TAKEDA et MIYAKE, 1970, fig. 4, 6 : I, pl1 ($\times 53$) ; J, *id.*, extrémité ($\times 133$) ; 20K, *Lybia hatagumoana* Sakai, holotype ♂ $4,5 \times 4,2$ mm, Japon, Sagami Bay : apex ($\times 80$) du pl1, d'après SAKAI, 1961, fig. 2c.



Lybia leptochelis

BARNARD (1950, fig. 46, e) en a figuré le pl1 ♂ : l'appendice est coudé à mi-hauteur, légèrement sinueux, à extrémité large ; quelques soies subapicales ; la forme bilobée de l'apex n'apparaît pas, mais cela est sans doute dû à l'orientation de l'appendice. En effet, sur nos figures (fig. 21 E-F) du pl1 de l'holotype mâle, les deux lobes distaux existent et sont subégaux comme chez *L. denticulata* et *L. plumosa*.

On ne sait rien des pléopodes sexuels de *L. pugil*, considérée par les carcinologistes comme synonyme de *L. leptochelis*.

**Lybia caestifera*

SAKAI (1967, p. 79) ne figure pas les appendices sexuels mais indique que le pl1 de la *L. caestifera* japonaise est « deeply bifid ».

**Lybia hatagumoana*

Le pl1 ♂ figuré par SAKAI (1961, fig. 2 c, d) ne ressemble apparemment pas à celui des autres *Lybia*. Il est coudé dans le tiers proximal, puis incurvé ; l'apex porte une petite expansion pointue (cf. fig. 20 K).

**Lybia australiensis*

Pléopodes sexuels non connus.

Lybia edmondsoni

Le premier pléopode sexuel, figuré par TAKEDA et MIYAKE (1970b, fig. 4-6), est extrêmement voisin de celui de *L. tessellata* et indique la proximité systématique de ces deux espèces.

Le pl1 ♂, incurvé, se termine par un « petit bec » (TAKEDA et MIYAKE, *ibid.*, p. 14) et porte sur un bord deux franges espacées de soies plumeuses, l'une terminale, l'autre subterminale, ce qui le distingue du pl1 de *L. tessellata*. En fait, comme chez la plupart des *Lybia*, l'apex est bifide par suite de la présence de deux lobes (cf. fig. 20 I, J), ici de longueur inégale, comme chez *L. tessellata* ; le lobe le plus allongé semble plus pointu que chez *L. tessellata*.

Le deuxième appendice sexuel est d'un type sensiblement homomorphe, aussi bien chez les espèces de *Lybia* que chez *Polydectus cupulifer*. Il est du type xanthien (xanthinien), non sigmoïde (non pilumnien).

Il est figuré ici chez *Polydectus cupulifer* (fig. 20 D), chez *Lybia tessellata* (fig. 20 H), *L. denticulata* (fig. 21 I) et *L. plumosa* (fig. 21 C).

6. — Chélipèdes et pattes ambulatoires.

Les chélipèdes de *Polydectus* et de *Lybia* sont — comme on l'a vu — profondément modifiés. Les observations en aquarium ont montré le rôle important de la première paire de pattes ambulatoires,

FIG. 21 A-I. — Pléopodes sexuels des Polydectinae.

21 A-C, *Lybia plumosa* Barnard, ♂ 5 × 6,6 mm, Fort-Dauphin, mission R. DECARY 1932 (MP) : A, pl1 monté en préparation (× 57) ; B, *id.*, extrémité montée (× 144) ; C, pl2 (× 57) ; D, *Lybia plumosa*, ♂ 8 × 10 mm, Somalie, Hafun, E. NINNI coll., GUINOT det. *Lybia* aff. *plumosa* (cf. 1964a, fig. 5) : apex (× 167) ; 21E, 21F, *Lybia leptochelis* (Zehntner), holotype ♂ 3 × 4 mm, Amboine (MHNG) : E, pl1 monté en préparation (× 100) ; F, *id.*, extrémité montée en préparation (× 215) ; 21 G-I, *Lybia denticulata* Nobili, syntype ♂ 9 × 10 mm, mer Rouge. D^r JOUSSEAUME 1897 (MP) : G, pl1 monté en préparation (× 28) ; H, *id.*, extrémité montée (× 144) ; I, pl2 (× 28).

notamment pour décoller de son substrat l'Actinie, futur commensal, et éventuellement pour la pré-hension des aliments (cf. le chapitre sur le commensalisme).

Les remarques suivantes sur les périopodes thoraciques sont fondées sur notre propre matériel ou, à défaut, sur les données de la littérature.

Lybia tessellata (fig. 22 D ; pl. 2, fig. 6)

Chélipèdes grêles, armés d'un grand nombre de dents (environ 9) incurvées sur le bord pré-hensile des doigts.

Pattes ambulatoires moins fines et surtout plus longues, avec notamment un dactyle très allongé.

P2 presque de même longueur que p5 (un peu plus court).

P3 plus longue que p2.

P4 de beaucoup la plus longue.

Par ordre croissant de taille : p2 — p5 — p3 — p4.

Lybia edmondsoni (fig. 22 E ; pl. 2, fig. 7)

Périopodes dans l'ensemble tout à fait comparables à ce que l'on observe chez *L. tessellata*. Toutefois, semble-t-il, chélipèdes un peu moins grêles, avec main courte et large ; doigts longs avec sur le bord pré-hensile de nombreuses dents (10-12 selon TAKEDA et MIYAKE ; 10 et 11 sur notre figure 22 E), dont la taille va croissant de la partie distale vers la partie proximale.

Dans l'ordre croissant de taille : p2 — p5 — p3 — p4.

Lybia denticulata (d'après les types décrits par NOBILI en 1906) (fig. 22 A, B ; pl. 2, fig. 1)

Espèce remarquable par la longueur et la minceur de ses appendices, notamment le propode et le dactyle très allongés.

Les chélipèdes « sont grêles et presque deux fois aussi longs que la carapace » (NOBILI, 1906c, p. 295). La main est très longue. Le bord pré-hensile du doigt fixe porte trois dents ; celui du doigt mobile, également trois (fig. 22 A, B).

« Les pattes ambulatoires sont très longues et très grêles, deux fois et demie aussi longues que la largeur de la carapace » (NOBILI, *ibid.*).

P2 de longueur similaire à p5.

P3 de longueur similaire à p4.

Lybia leptochelis (fig. 22 C ; pl. 2, fig. 2)

D'après ZEHNTNER (1894, p. 176) : chélipèdes « très faibles et très grêles [...] Main grêle, non comprimée [...] ; doigts très longs et grêles, plus longs que la portion palmaire [...] Les bords pré-hensiles laissent un espace lancéolé entre eux et sont armés de 8 à 10 spinules dentiformes dirigées en arrière ». Nous comptons 9 spinules sur les doigts de l'holotype (cf. fig. 22 C).

« Pattes ambulatoires beaucoup plus fortes et beaucoup plus longues que les pattes antérieures » (*ibid.*).

A noter, d'après la figure de ZEHNTNER (*ibid.*, pl. 17, fig. 9), la finesse de p2, la robustesse de p4. Notre examen du petit holotype mâle de *L. leptochelis* nous permet de confirmer ces caractères.

Par ordre croissant de taille : p2 — p5 — p3 — p4.

Lybia plumosa (fig. 22 F ; pl. 2, fig. 3-5)

Chélipèdes assez grêles. Le bord pré-hensile des doigts porte un assez grand nombre de dents (7 sur l'exemplaire figuré) inclinées et à apex aminci.

Autres pattes assez courtes, un peu fortes, recouvertes d'une très dense pilosité plumeuse. L'appendice de beaucoup le plus développé est p4, avec mérus et propode puissants ; dactyle épais.

P3 à peu près de même taille, un peu plus fort, toutefois, que p5.

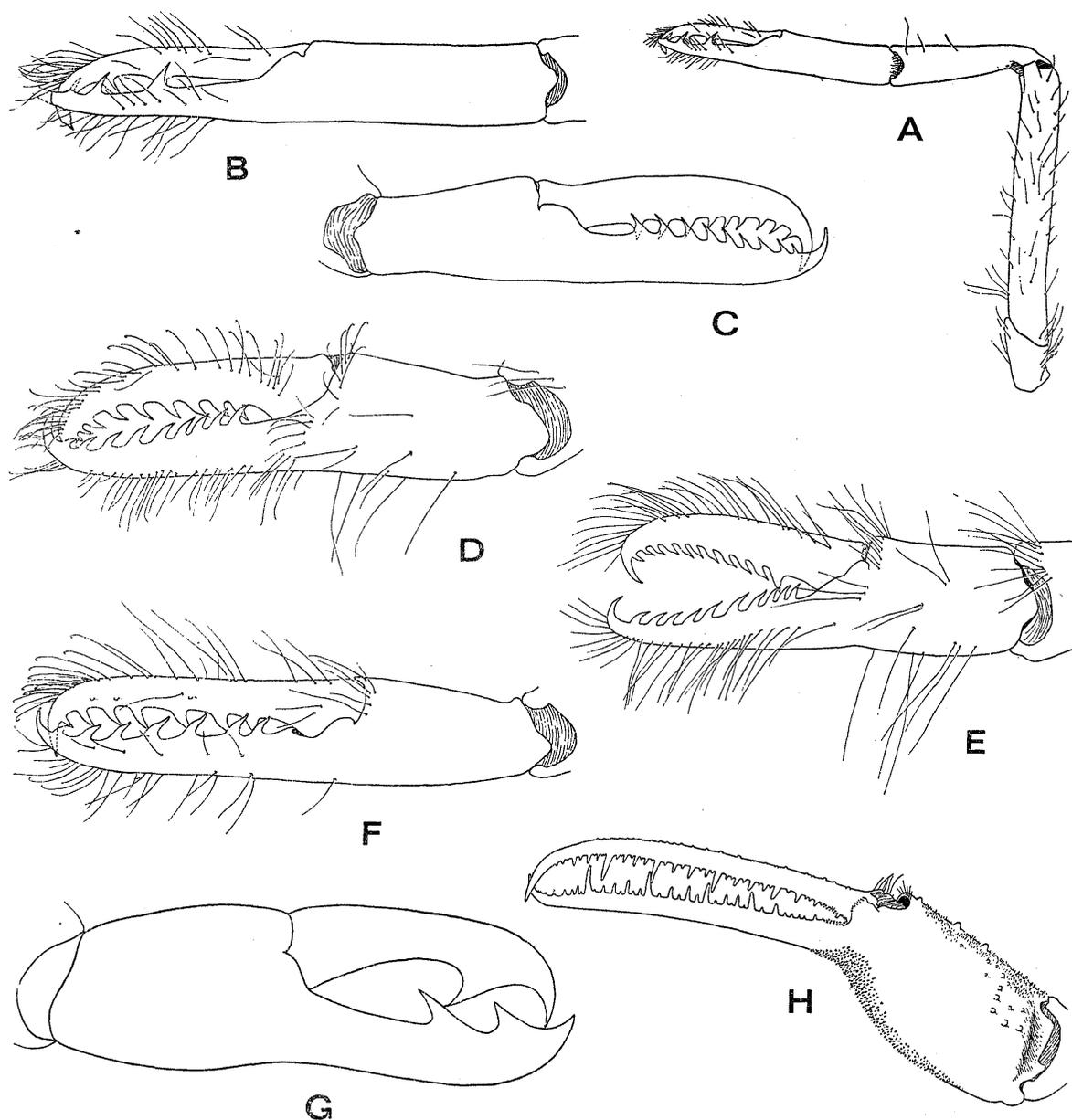


FIG. 22 A-G. — Chélipèdes de diverses espèces de *Lybia*.

22 A, B, *Lybia denticulata* Nobili, pince gauche ($\times 6$) et détail du propode et des doigts ($\times 12,5$) : syntype ♂ 9×10 mm, mer Rouge, D^r JOUSSEAUME 1897 ; C, *Lybia leptochelis* (Zehntner), pince droite : holotype ♂ 3×4 mm, Amboine (MHNG) ($\times 44$) ; D, *Lybia tessellata* (Latreille), pince gauche, ♂ 10×12 mm, île Maurice, récifs de Grand-Port, BOUVIER det. ($\times 12$) ; E, *Lybia edmondsoni* Takeda et Miyake, pince gauche, paratype ♂ $6,8 \times 8$ mm, Hawaii, S.W. Oahu [BPBM-S5526 (pt♂)] ($\times 13$) ; F, *Lybia plumosa* Barnard, pince gauche, ♂ $5 \times 6,6$ mm, Fort-Dauphin, Mission DECARY ($\times 27,5$) (pilosité représentée partiellement, sur les doigts) ; G, *Lybia hatagumoana* Sakai, pince (? de l'holotype ♂) d'après SAKAI, 1961, fig. 2b, Japon, Sagami Bay.

FIG. 22 H. — Pour comparaison avec le genre *Lybia*, chélipède gauche du Leucosiidae *Iphiculus spongiosus* Adams et White, ♂, mer Rouge, NOBILI det. ($\times 8,8$).

Par ordre croissant de taille : p2 — p5 — p3 — p4.

A ce même type d'appendices thoraciques (sauf la pilosité) que *L. plumosa* (et aussi *L. leptochelis*) semble appartenir la *Lybia pugil* figurée dans *Illustr. « Invest. »* (pl. 38, fig. 5) : pour cette espèce, par ordre croissant de taille : p2 — p5 — p3 — p4.

**Lybia caestifera* (d'après ALCOCK, *Illustr. « Invest. »*, pl. 38, fig. 4) ; cf. pl. 19, fig. 5.

Chélipèdes très fins.

P2 la plus grêle, et de loin, de toutes les pattes ambulatoires.

Par ordre croissant de taille : p2 — p3 — p5 — p4.

**Lybia hatagumoana* (d'après SAKAI, 1961 et 1965) ; cf. pl. 19, fig. 7

Comme chez *L. tessellata*, les pattes ambulatoires sont plus longues que les chélipèdes.

Les chélipèdes sont minces, avec les doigts légèrement écartés dans la région proximale. Le bord préhensile du doigt fixe porte deux dents inclinées vers l'arrière ; celui du doigt mobile, une seule dent, incurvée (cf. fig. 22 G).

P3 et p4 subégales.

P2 et p5 également subégales et un peu plus petites que les précédentes (toutefois sur la figure de Sakai, 1961, fig. 2 a, p2 semble un peu allongée).

Par ordre croissant de taille : p2 — p5 — p3 — p4.

**Lybia australiensis* (d'après WARD, 1933b, p. 386) ; cf. pl. 19, fig. 8

Les chélipèdes ne semblent pas très grêles.

P2 puissantes, avec propode épais.

En fait, toutes les pattes sont assez fortes (à la différence de *L. tessellata*, par exemple). Pour WARD (*loc. cit.*), la brièveté et l'épaisseur des pattes ambulatoires distinguent le genre *Prolybia* de *Lybia* et constituent l'un des caractères originaux du genre *Prolybia*.

Polydectus cupulifer (fig. 15 ; pl. 2, fig. 8)

Pattes, comme le corps, couvertes d'un tomentum très dense qui masque l'individualité des appendices. Chélipèdes non grêles, très courts, notamment carpe et main ; doigts au contraire très longs, écartés à leur base, pouvant ménager un large espace entre les dents des deux bords préhensiles : voir sous *Polydectus cupulifer* et les figures 15 A-G.

P2 et p5 subégales.

P4 : la plus longue et la plus épaisse.

Par ordre croissant de taille : p2, p5 — p3, p4.

PATRONS DE COLORATION DANS LE GENRE *LYBIA* H. Milne Edwards

Les marques colorées s'atténuent, s'altèrent rapidement dans l'alcool, aussi est-il difficile d'utiliser ce caractère. Il faut dire cependant quelques mots à ce sujet, car on s'en sert pour la détermination spécifique des *Lybia*.

Le patron de coloration de *L. tessellata* (Latreille), le « Crabe damier », est assez bien connu et consiste sur la carapace en un réseau de larges polygones. Selon BORRADAILE (1902, p. 249, cf. fig. 49), « its translucent legs are ringed with dark purple, and lines of the same color mark out the body into polygonal fields which are coloured pale pink or brown and lemon yellow. »

D'après BARNARD (1950, p. 251, fig. 46, a), *L. tessellata* est « creamy, with narrow orange or reddish bands forming polygonal patterns on carapace ; abdomen with a longitudinal line on each side of segments 1-4, a transverse line on base of 6th, and a curved line on 7th segment ; legs banded

with narrow lines. » On peut consulter la figure en couleur de RICHTERS (1880, pl. 16, fig. 19), où l'on distingue bien le faciès tessellé de ce Crabe.

TWEEDIE (1950b, p. 125) indique pour les *Lybia tessellata* des îles Cocos-Keeling : « Off-white with thin black lines on the carapace forming a reticulated pattern some of whose spaces are filled in with pink or pinkish brown. Limbs light pinkish brown with thin black rings ».

L'espèce récemment séparée de *L. tessellata*, *L. edmondsoni* Takeda et Miyake, typiquement hawaïenne, est marquée de jaune, de rose et de brun ; sa face dorsale est couverte d'un labyrinthe de lignes irrégulières foncées, à l'exception de taches claires antérieures et postérieures (voir la photographie de TINKER, 1965, p. 117).

Une espèce couverte d'un tomentum dense comme *Lybia plumosa* n'aurait pas de « colour pattern » (cf. BARNARD, 1950, p. 249, clef). Ce trait permettrait de la distinguer de *L. leptochelis* (Zehntner), caractérisée par une carapace « chamois clair, grisâtre sur sa plus grande partie sauf au centre des ocelles qui ornent la face dorsale ; les lobes antéro-latéraux clairs avec une nuance rosâtre ; des lignes noires (plus distinctes chez les femelles que chez les mâles) le long des lobes et autour des ocelles, sur les yeux, sur le tiers proximal du flagelle antennaire, sur les mandibules, l'épistome et la région ptérygostomienne ».

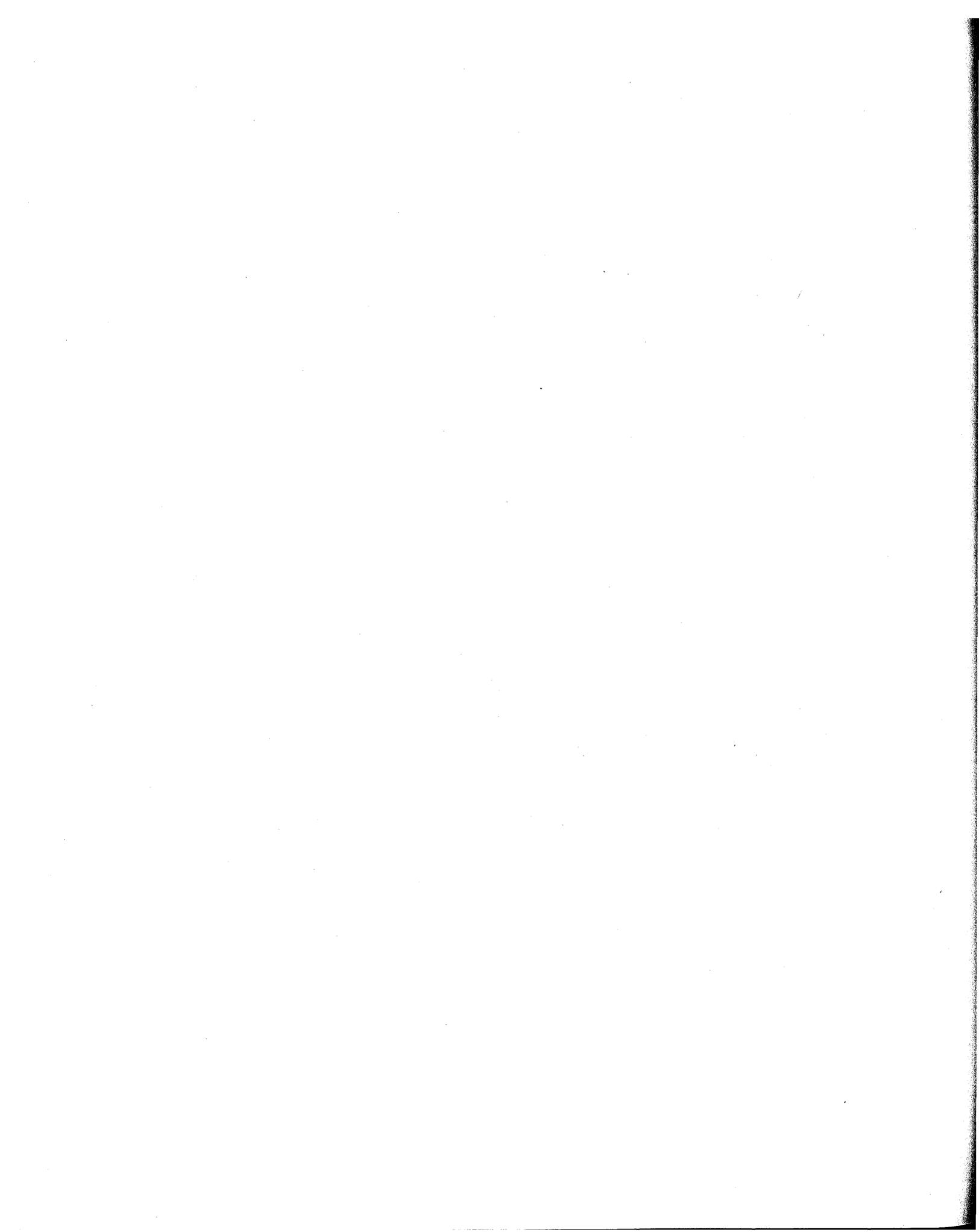
Chez une *L. caestifera* (Alcock) japonaise, SAKAI (1967, p. 79) observe les mêmes taches et filets de couleur que chez la *L. leptochelis* décrite et figurée par BARNARD (1950, p. 251, fig. 16, c).

La photographie que publie KURATA (1967, fig. 1) d'une *L. caestifera* également du Japon nous montre bien en effet, sur un fond uni, des taches claires et les lobes antéro-latéraux très pâles cerclés de lignes noires, tout comme les pédoncules oculaires.

SAKAI (1965b, pl. 80, fig. 1) publie une aquarelle de *L. hatagumoana* Sakai, 1961, où l'on distingue un réseau de polygones de taille inégale : les plus petits rosâtres (au centre ; sur les bords se devine du bleu) et cerclés de lignes noires ; les plus grands brunâtres.

POSITION SYSTÉMATIQUE DES POLYDECTINAE DANA

Nous avons vu dans l'historique des Polydectinae que les genres *Lybia* et *Polydectus* sont attribués aux Xanthidae *sensu* Balss et rapprochés tantôt des Pilmuninae, tantôt des Menippinae, tantôt des Xanthinae. Les Polydectinae occupent très certainement une place à part parmi les Xanthidae et leurs affinités pourront être précisées seulement lorsque l'étude des autres familles xanthoïdes aura été menée à bien.



SOUS-FAMILLE DES TRICHIINAE DE HAAN, 1841

- Trichidea de Haan, 1841, p. 109 ; 1849, p. v, XIII, XIV ; cf. Dana, 1852c, p. 50, 53, 69, 70, 136.
 Trichiidae Ortmann, 1893, p. 419.
 Trichiinae Alcock, 1899, p. 5, 96.
 Trichiidae Borradaile, 1903, p. 426.
 Trichiidae Balss, 1922c, p. 100 ; cf. 1957, p. 1631 ; Urita, 1926, p. 2. Cf. Bouvier, 1942, p. 39.
 Actaeinae (*pro parte*) + Parthenopinae (*pro parte*) Serène, 1965a, p. 20, 24.
 Zalasiinae Serène, 1968, p. 62 ; Holthuis et Sakai, 1970, p. 90, 287 ; Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 11, 77 ; Takeda et Miyake, 1969b, p. 474 ; Takeda, 1973d, p. 117.
 Cf. Guinot, 1966-1967, p. 839 ; 1967b, p. 559 ; 1971a, p. 1065, 1070.

GENRES INCLUS

- Trichia* de Haan, 1839 (= *Zalasius* Rathbun, 1897)
Banareia A. Milne Edwards, 1869 (= *Banareiopsis* Ward, 1936)
Calvactaea Ward, 1933
 †*Palaeotrichia* gen. nov.

HISTORIQUE

C'est pour le seul genre *Trichia* composé d'une unique espèce, *T. dromiaeformis*, qu'il était en train de décrire, que DE HAAN (1841, p. 109 ; 1849, p. v, XIII, XIV) a instauré une famille spéciale, les Trichidea, dans la section des Brachygnatha, divisée en trois autres familles : les Cancroidea (nos Corystoidea et nos Brachyrhyncha actuels), les Majacea (nos Oxyrhyncha) et les Dromiacea. Pour l'établissement des Trichidea, DE HAAN se fonde sur plusieurs caractères, notamment sur l'un de ceux qui servent de base à son système, à savoir la forme des maxillipèdes ; selon DE HAAN, les Trichidea rappellent sur ce point les Dromiacea. On peut remarquer que DE HAAN mentionne quelques caractéristiques du système endophragmal de *Trichia*.

DANA (1852c, p. 50, 53, 69, 70, 136) ne reprend pas le nom de Trichidea. Il attribue le genre *Trichia* aux Parthenopinae et le considère comme faisant la transition entre ces derniers et les Dromiacés.

POUR ORTMANN (1893, p. 419), la famille des Trichiidae, qui change donc de désinence, appartient au groupe des Cyclométopes et prend place dans les Parthenopini qui, outre les Trichiidae, comptent les Parthenopidae et les Cheiragonidae (c'est-à-dire *Telmessus*, etc.). Mais ORTMANN envisage aussi l'idée que *Trichia* pourrait bien être un Xanthidae et plus précisément un Etisinae.

ALCOCK (1899, p. 5, 96) institue une sous-famille des Trichiinae, qui se situe dans les Cancridae aux côtés des Cancrinae, Thiinae, Atelecyclinae, etc., tout en entrevoyant la nécessité de recourir à une famille distincte pour le genre *Trichia*.

BORRADAILE (1903, p. 426, 427) pense que les Trichiidae doivent constituer une famille distincte et ajoute (1907, p. 481, note) que *Trichia* est « quelque part dans le voisinage » de la famille des Atelecyclidae.

BOUVIER (1942, p. 39) partage sensiblement le même avis puisqu'il voit des affinités entre *Trichia* et *Kraussia*, c'est-à-dire avec les Corystoidea et plus particulièrement avec les Atelecyclidae Thiinae, mais il avoue que l'on est loin d'être fixé sur la place du petit groupe formé par *Trichia dromiaeformis* de Haan et *T. australis* Baker.

BALSS (1922c, p. 100) prend tout d'abord le parti d'ALCOCK et tient les Trichiidae pour apparentés ou subordonnés aux Cancridae ; plus tard, en découvrant et en établissant l'espèce nouvelle *Zalasius sakaii* (1938b, p. 48-51), il revient à l'idée émise auparavant que *Zalasius* pourrait être un Oxyrhynque. Pour BALSS, le genre *Zalasius* est un genre aberrant, dont il ne peut définir exactement le statut malgré des recherches parmi les Crabes fossiles.

Pour HALE (1927a, p. 142), le genre *Trichia*, pour McNeill et Ward (1930, p. 374), le genre *Zalasius*, puisque le nom de DE HAAN a été abandonné à la suite des remarques de RATHBUN (1897a, p. 166), est un Parthenopidae. D'après ces auteurs, ce n'est pas un vrai Brachyrhynque ; par contre, il peut être comparé au genre *Thyrolambrus*, en dépit de différences dans la forme.

A cette époque, la plupart des carcinologistes ne maintiennent plus un groupe distinct pour accueillir le genre *Zalasius*. SAKAI (1938a, p. 343) traite du genre avec les Parthenopidae. Dans sa classification de 1957 (p. 1631), BALSS range avec un certain doute *Zalasius* parmi les Oxyrhyncha de la famille des Parthenopidae, tout comme SERÈNE en 1965 (1965a, p. 20). Le désaccord entre les carcinologistes, anciens et récents, souligne bien l'ambiguïté systématique de *Trichia* = *Zalasius*. Quoi qu'il en soit, le genre continue à n'être rapproché d'aucun genre connu.

Pour la première fois en 1967 (GUINOT, 1966-1967, p. 839), nous avons fait connaître notre conception selon laquelle le genre *Zalasius* offre une parenté directe avec le genre *Banareia* A. Milne Edwards, genre de Xanthidae généralement considéré comme proche, voire synonyme, d'*Actaea* de Haan, avec *Banarelopsis* Ward et avec l'*Actaea palmeri* Rathbun. Sans lui donner de nom, nous avons (1967b, p. 559) fait état du groupe naturel constitué par *Zalasius*, *Banareia*, *Banarelopsis*, *Actaea palmeri*, auquel était ajouté le genre *Calvactaea* Ward (cf. aussi GUINOT 1971a, p. 1065, 1070). Ayant pris connaissance de nos conclusions, le Dr Serène (1968, p. 62) a créé un nom, celui de Zalasiinae, pour le groupement que nous avons isolé de façon très explicite et que nous nous proposons de désigner. SERÈNE, qui se réfère à notre publication dans sa liste des Brachyours indo-pacifiques, place ses Zalasiinae parmi les *incertae sedis* à la suite des Parthenopidae, avec l'indication « ? Xanthidae (GUINOT 1967-1968) ». En publiant une clef des *Zalasius*, SERÈNE et LOHAVANIJAYA (1973, p. 77, 78) reconnaissent notre priorité dans la découverte de ce groupement, qu'ils indiquent sous le titre « ? Parthenopidae-Zalasiinae ».

En 1970 (p. 90), HOLTHUIS et SAKAI font mention des Trichidea de Haan avec la notation « = Zalasiinae (? Xanthidae) Guinot ».

L'appellation de Zalasiinae est adoptée par TAKEDA et MIYAKE (1969b, p. 474) qui placent la sous-famille dans la famille des Parthenopidae. En 1973 (1973d, p. 117), TAKEDA, qui utilise le nom de Zalasiinae Serène, 1968, approuve notre classification puisqu'il réunit *Zalasius*, *Banareia* et *Calvactaea*, et rappelle ce que nous écrivions en 1966-1967 (*loc. cit.*), à savoir les liens avec les Xanthidae. Mais l'auteur japonais place la sous-famille dans les Parthenopidae et, ainsi, le genre *Banareia* se se trouve bizarrement inclus dans les Oxyrhyncha.

Il importe de rectifier dès à présent deux points :

1) La dénomination de Zalasiinae, basée sur *Zalasius*, n'est pas correcte. Le nom de *Trichia* créé par DE HAAN étant valide et ayant priorité (cf. *infra*), le groupement établi à partir de ce genre doit être basé sur le nom de *Trichia*.

2) L'établissement du groupement Zalasiinae par SERÈNE et son classement non expliqué au voisinage des Parthenopidae (? Xanthidae) ne sont pas conformes à nos intentions primitives ni à nos notes préliminaires de 1966-1967 (*loc. cit.* ; cf. aussi GUINOT, 1971a, p. 1065). Nous montrons ici comment on peut présumer que les *Banareia* sont issues de Crabes du type *Trichia*. De ce fait, le groupement constitué par *Trichia*, *Banareia* et *Calvactaea* prend place dans les Xanthidae, si l'on s'en tient à la classification de BALSS, 1957.

JUSTIFICATION DE LA NOMENCLATURE UTILISÉE ET DATE DU GENRE *Trichia* de Haan

Le genre *Trichia* de Haan a vu le jour dans le volume Crustacea de la « Fauna Japonica » de Ph. F. von SIEBOLD, qui a été livré en plusieurs fascicules dont la parution s'est échelonnée sur diverses

années. Les dates de publication, pendant longtemps mal connues et source de nombreuses confusions, ont été recherchées par HOLTHUIS (1953a, p. 36-47) et figurent dans le bel ouvrage d'HOLTHUIS et SAKAI (1970, p. 77) sur l'histoire de la Zoologie japonaise. On s'aperçoit alors d'une erreur non relevée jusqu'à présent. Le genre *Trichia* est depuis toujours attribué à DE HAAN, 1841 : en effet, le texte où sont décrits le genre *Trichia* puis l'espèce *T. dromiaeformis* a bien paru en 1841 (les pages 109 et 110 appartiennent au fascicule 5 publié en 1841). Par contre, d'après HOLTHUIS, il faut dater de 1839 la planche 4 où est illustré le genre *Trichia* avec une espèce nominale incluse, *T. dromiaeformis*, ainsi que la planche 29 qui montre l'espèce, formellement désignée, en entier (corps avec sa toison de soies et carapace dénudée) ; la planche 4 et la planche 29 ont paru avant le texte correspondant, c'est-à-dire dans le fascicule 4, publié en 1839. En conséquence, le genre *Trichia* de Haan tout comme son espèce type, *T. dromiaeformis* de Haan, parfaitement figurés sur les planches et nommément désignés avant la parution du texte, doivent porter la date de la première désignation et illustration, c'est-à-dire 1839.

Pour comprendre l'intérêt de ce changement de date, 1839 au lieu de 1841, il faut se pencher sur l'histoire des changements de nomenclature qu'a subi le genre de DE HAAN.

Adopté durant un certain temps, le nom de *Trichia* a été récusé par RATHBUN en 1897 (1897a, p. 166), qui propose en remplacement le nom de *Zalasius*. Selon RATHBUN, *Trichia* de Haan est inutilisable parce que préoccupé par *Trichius* Fabricius, 1775, genre de Coléoptère. Mais l'argument de RATHBUN n'est pas valable, car *Trichia* ne doit pas être considéré comme homonyme du genre *Trichius*. Le Code de Nomenclature (1964, p. 52, article 56a) spécifie que « même si la différence entre deux noms du groupe genre ne porte que sur une seule lettre, ces deux noms ne doivent pas être considérés comme homonymes »¹. C'est pourquoi *Trichia* est tout aussi valide que *Trichius*.

HALE (1927a, p. 142) ne retient pas le nom de *Zalasius* Rathbun et conserve celui de *Trichia* de Haan. McNEILL et WARD (1930, p. 375, note) soulignent que, pour la raison indiquée plus haut, le nom de *Trichia* n'est pas préoccupé par *Trichius* ; néanmoins, ils rejettent l'appellation de *Trichia* au profit de *Zalasius*.

IREDALE (1930, p. 175) qui ignore, semble-t-il, l'existence de la dénomination *Zalasius* et qui a eu sous les yeux un manuscrit de McNEILL où il est question d'un Crabe du genre *Trichia* (il s'agit sans doute de l'article mentionné ci-dessus) s'aperçoit que *Trichia* de Haan est préoccupé par *Trichia* Hartmann, 1840, un genre de Mollusque. Le nom de *Macneillena* est donc substitué par IREDALE pour désigner le genre de Crabe. Dans ce cas, l'objection est valable : les deux genres sont bien homonymes. Les carcinologistes n'utiliseront pas pour autant le nom de *Macneillena* mais auront recours à l'appellation plus ancienne de *Zalasius*, en fait rarement utilisée entre la date de parution de l'article de RATHBUN (1897) et 1930.

S'il a 1841 pour date de parution, le nom générique de *Trichia* de Haan est bien préoccupé par *Trichia* Hartmann, 1840. En vertu de la loi de priorité, c'est le deuxième qui est valide. Mais nous avons montré précédemment que *Trichia* de Haan devait être daté de 1839. C'est donc le genre de Crabe qui a priorité sur le genre de Mollusque et, au contraire, ce dernier qui devient homonyme du premier.

En résumé :

1. — La date du genre de Crabe appelé *Trichia* par DE HAAN, avec *T. dromiaeformis* pour espèce nommément désignée, est 1839 et non 1841.
2. — En conséquence, *Trichia* de Haan, 1839, a priorité sur le genre *Trichia* Hartmann, 1841. *Macneillena* Iredale, 1930, devient donc inutile.
3. — *Trichia* de Haan, 1839, n'est pas homonyme du genre *Trichius* Fabricius, 1775, ce qui nous conduit à rejeter le nom de *Zalasius* Rathbun, 1897.

1. On peut à cet égard faire remarquer que, dans la même note, RATHBUN (1897a, p. 165) élimine *Trapezia* Latreille, 1825, sous prétexte qu'il est préoccupé par *Trapezium* Humphrey, 1797, et suggère d'utiliser à la place *Grapsillus* McLeay, 1838. Le nom de *Grapsillus* ne sera pas conservé par les carcinologistes, et RATHBUN elle-même emploiera par la suite le nom de *Trapezia* Latreille.

4. — Le nom de *Trichia* ne peut être considéré comme un nom oublié, BOUVIER (1942, p. 39) faisant appel à cette seule dénomination dans un paragraphe consacré aux Crabes de ce genre. Cette appellation peut donc être utilisée.

5. — La dénomination sous-familiale *Zalasiinae* proposé par SERÈNE en 1968 (p. 62) n'est pas adéquate. En effet, la catégorie taxonomique fondée sur le genre type *Trichia* sera formée d'après le nom de *Trichia*, et non d'après celui de *Zalasius*, et deviendra, selon le rang qui lui est attribué, *Trichiinae*, *Trichiidae*, etc., appellations qui reviennent à DE HAAN.

Le Dr L. B. HOLTHUIS, auquel nous avons fait part de ces rectifications, nous a informé (*in litt.*, octobre 1973) qu'il les approuvait, la date de publication du genre *Trichia* de Haan étant bien 1839, ce qui entraîne sa validité.

SYNOPSIS DES ACQUISITIONS TAXONOMIQUES NOUVELLES

Il nous paraît utile d'exposer au préalable un résumé de quelques conceptions nouvelles et des résultats originaux de nos recherches.

1. — Le genre *Trichia* de Haan, notamment *T. sakaii* (Balss), est étroitement apparenté à une espèce fossile du Tertiaire inférieur d'Allemagne connue sous le nom de † *Psammocarcinus multispinatus* Noetling. Nous sommes donc amenée à créer pour cette dernière la dénomination de † *Palaeotrichia* gen. nov. Ce genre reçoit également une espèce voisine, appelée jusqu'ici † *Psammocarcinus laevis* Noetling. Le choix du nouveau nom se justifie par les affinités morphologiques qui laissent supposer que le genre oligocène † *Palaeotrichia* est l'ancêtre des *Trichia* actuelles.

2. — En étudiant quelques caractères morphologiques fondamentaux, on peut établir pour chacun d'eux un classement sériel exprimant le niveau évolutif des espèces du genre *Trichia*. La réalité phylogénique de ces séries est confirmée par le fait qu'elles coïncident, c'est-à-dire que la dérivation des espèces est la même pour tous les caractères envisagés. On aboutit à la filiation dont les éléments essentiels sont les suivants :

$$Trichia\ sakaii \rightarrow T.\ dromiaeformis \rightarrow T.\ horiui$$

A la base se trouve l'espèce *T. sakaii*, tellement proche de † *Palaeotrichia* qu'on peut la considérer comme un fossile vivant.

En ce qui concerne les trois autres espèces de *Trichia*, on arrive à la conclusion que *T. australis* et *T. imajimai* doivent être proches de la forme primitive ; *T. indica* (que nous ne connaissons pas bien) est peut-être au voisinage de *T. horiui*.

3. — Le genre *Trichia*, traditionnellement rangé dans les Parthenopidae, est en réalité apparenté au genre *Banareia* A. Milne Edwards et au genre *Calvactaea* Ward, qui font partie des Xanthidae *sensu* Balss, 1957. La ressemblance entre *Trichia* et les deux genres xanthiens avait échappé à l'attention des carcinologistes parce que les formes primitives de *Trichia* présentent en effet un faciès bien à part. Mais la comparaison des formes les plus évoluées, telles que *T. horiui*, avec les espèces du genre *Banareia* amène à voir dans ces dernières une continuation phylogénique du genre *Trichia*. Ainsi se trouvent rapprochés des Crabes qui, dans la systématique, se trouvaient classés, les uns dans les Oxyrhyncha, les autres dans les Brachyrhyncha.

4. — Dans le genre *Banareia* se produit un foisonnement d'espèces qui, tout en étant phylogéniquement proches et présentant certains traits fondamentaux identiques, se distinguent par des types d'organisation qu'il est raisonnable d'interpréter comme des niveaux d'évolution divers. Bien que d'aspect hétérogène, c'est un groupe naturel. Il s'est diversifié d'une manière si complexe qu'il n'est pas possible d'y reconstituer les séries de filiation. Pour cette raison, nous avons préféré ne pas fragmenter le genre et avons seulement indiqué l'existence de groupes d'espèces.

Banareia villosa Rathbun et *B. banareias* (Rathbun), dont ni le statut ni les caractères morphologiques n'étaient connus de façon précise, peuvent être conservées dans le genre *Banareia* malgré la présence de certains traits peu représentatifs de ce genre. C'est aussi avec une certaine réticence

que nous suivons SERÈNE (1961-1962, p. 692) en incluant dans *Banareia* l'*Actaea parvula* (Krauss), espèce atypique.

5. — L'espèce sud-américaine *Actaea palmeri* Rathbun n'appartient pas au genre *Actaea* de Haan et doit être rattachée aux Trichiinae. Nous l'incluons dans le genre *Banareia*, où elle occupe une place un peu marginale, tant par son faciès particulier (nodules en forme de framboises) et la morphologie du premier pléopode sexuel que par sa distribution géographique.

6. — Le genre *Banareioopsis* Ward est laissé en synonymie avec le genre *Banareia*. Si *Banareioopsis* était par la suite regardé comme distinct de *Banareia*, quatre espèces devraient y être attribuées : *australis*, l'espèce type de *Banareioopsis*, *inconspicua*, *odhneri* et *balssi* sp. nov., qui pour l'instant ne constituent qu'un groupe d'espèces. Il n'est toutefois pas complètement exclu que l'on soit amené à considérer *australis* comme synonyme d'*inconspicua*, qui a priorité.

7. — L'analyse des caractères morphologiques pris isolément montre que certains peuvent être rangés en séries traduisant l'évolution à l'intérieur des Trichiinae : forme de la carapace et face dorsale, front, antennes, cadre buccal et maxillipèdes externes, sternum thoracique. En revanche, d'autres traits morphologiques se retrouvent avec une constance certaine chez toutes les espèces étudiées : morphologie de l'abdomen mâle, des pinces, pilosité et coaptation qui confèrent à la plupart des Trichiinae un habitus spécial. La disposition des pléopodes, très particulière, est également stable.

8. — Les genres *Trichia*, *Banareia* (incluant *Banareioopsis*), *Calvactaea* constituent un groupe naturel auquel nous attribuons le rang de sous-famille et que nous désignons par le nom de Trichiinae de Haan.

9. — Les Trichiinae sont en rapport étroit avec les Xanthidae *sensu* BALSS, 1957. Du reste, le genre *Banareia* et le genre *Calvactaea* ont toujours été associés aux Xanthidae les plus typiques, *Banareia* ayant même été longtemps immergé dans la synonymie d'*Actaea* de Haan. Des dispositions primitives prédominent chez *Trichia sakaii*, qui n'a nullement un habitus de Xanthidae ; elles sont remplacées par d'autres caractères chez *T. hori* où émerge une structure nettement xanthienne. L'aboutissement en est l'organisation typiquement de Xanthidae du genre *Banareia* et du genre *Calvactaea*. L'évolution des Trichiinae se présente comme un raccourci du processus évolutif général des Brachyours.

10. — Les Trichiinae ont une répartition indo-pacifique. Le genre *Trichia* semble plus spécialement confiné dans la mer de Chine, sur les côtes japonaises, en Australie, mais s'étend, avec *T. indica*, dans l'océan Indien, au voisinage de Ceylan. Le genre *Banareia*, qui compte un plus grand nombre d'espèces, est connu de la côte est-africaine et de mer Rouge jusque dans les îles du Pacifique. Le genre *Calvactaea*, principalement japonais et australien, se répandrait jusqu'à Ceylan. L'examen des aires de distribution des Trichiinae fait apparaître la mer de Chine, les eaux japonaises et la région australienne comme le centre de dispersion des espèces. Une seule espèce se distingue : c'est *Banareia palmeri*, qui habite l'océan Atlantique sur la côte américaine, de la Floride au Brésil.

11. — Un point très important concerne l'écologie des *Banareia* et de *Calvactaea*. Il s'agit, dans la plupart des cas, de formes récifales associées aux Cnidaires, très souvent à des Alcyonaires. Il semble que le commensalisme soit la règle chez ces Crabes, qui vivent dans les branches des Alcyonaires, dans des anfractuosités à la base des Coraux mous, à l'intérieur même du Corail, voire dans des loges. On a signalé aussi une association avec des Éponges, avec des Mollusques.

L'écologie des *Trichia* est moins bien connue. Aucun cas de commensalisme n'a été relevé. On peut néanmoins se demander si les *Trichia* n'ont pas les mêmes particularités éthologiques que les *Banareia* : leur habitus identique, c'est-à-dire le corps couvert d'un épais revêtement de soies et les pinces analogues, toujours avec des doigts cultriformes, font songer à un mode de vie similaire, dans un biotope spécial.

Genre † *Palaeotrichia* gen. nov.

ESPÈCE TYPE. — † *Psammocarcinus multispinatus* Noetling, 1885.

ESPÈCES INCLUSES.

*† *Palaeotrichia multispinata* (Noetling, 1885) (= † *Psammocarcinus multispinatus* Noetling)

*† *Palaeotrichia laevis* (Noetling, 1885) (= † *Psammocarcinus laevis* Noetling)

DIAGNOSE.

Carapace aussi longue ou plus longue que large (sans compter la forte dent épibranchiale). Front tridenté. Bord supraorbitaire découpé, et orné de deux dents très pointues. Bord latéral pourvu de tubercules, dont l'un, à peu près à mi-hauteur, est plus saillant et dirigé transversalement. Face dorsale parcourue par des sillons extrêmement profonds, relativement peu nombreux, au tracé caractéristique : au milieu, un massif scindé par un sillon transversal et correspondant à l'aire mésogastrique et aux aires métagastriques, au-dessous à l'aire urogastrique, puis, postérieurement, à l'aire cardiaque et à l'aire intestinale. Latéralement, l'aire protogastrique, l'aire hépatique ; et, enfin, la vaste région branchiale, divisée par un sillon oblique très marqué. Ornementation de la face dorsale pouvant consister en tubercules saillants (*multispinata*).

REMARQUES.

Du genre fossile † *Psammocarcinus*, édifié par A. MILNE EDWARDS (1860, p. 277 ; 1861, p. 151) pour recevoir une espèce primitivement attribuée au genre *Portunus*, † *P. hericarti* Desmarest, 1822, nous séparons deux espèces décrites du Tertiaire (Nummulitique) d'Allemagne du Nord, à savoir † *Psammocarcinus multispinatus* Noetling, 1885, et † *P. laevis* Noetling, 1885. Alors que l'espèce de DESMAREST se présente comme un Portunidé des plus probables et peut constituer pour les paléontologistes le type d'une sous-famille portunienne, les † *Psammocarcininae* Beurlen, 1930 (p. 355) (cf. BALSS, 1957, p. 1638 ; GLAESSNER, 1969, p. 513), les deux espèces découvertes par NOETLING offrent des caractères qui leur sont propres et qui, à notre avis, les distinguent nettement. Pour ces deux Crabes fossiles nous proposons donc de former une nouvelle division générique sous le nom de † *Palaeotrichia*, qui indique ses affinités avec le genre actuel *Trichia* de Haan, 1839 (= *Zalasia* Rathbun, 1897).

C'est surtout l'espèce dénommée *multispinatus* par NOETLING (1885, p. 138, pl. 3, fig. 1-4) qui rappelle le genre *Trichia*, et principalement *T. sakaii* (Balss, 1938b, p. 48, fig. 1 a, b, pl. 2, fig. 1, 2). L'espèce fossile (fig. 23 B), de l'Oligocène inférieur (Lattorfien), possède une carapace de contour sub-circulaire, presque aussi longue que large, des tubercules sur le bord latéral, avec une forte dent épibranchiale dirigée latéralement, des sillons dorsaux peu nombreux mais fort marqués et au tracé très caractéristique, une aréolation particulière soulignée par la présence de tubercules en petit nombre mais proéminents, un front étroit et saillant : tous ces caractères reproduisent, presque trait pour trait, ceux de *sakaii* (fig. 23 A ; pl. 3, fig. 1-3, 7). On peut noter, toutefois, que le bord frontal, incomplet sur certains spécimens, semble être tridenté, ainsi qu'on le voit sur la reconstitution de l'animal fossile (NOETLING, *ibid.*, pl. 3, fig. 4) ; il est quadrilobé chez *T. sakaii*.

Il est bien dommage que les pinces de *multispinatus* ne soient pas connues. Si, chez le fossile, les doigts des chélipèdes se révélaient cultriformes, aucun doute ne subsisterait quant aux affinités de *multispinatus* et de *sakaii*. La dernière paire de pattes ambulatoires est absente chez *multispinatus* et, bien sûr, si l'on découvrait un spécimen pourvu d'une p5 en forme de palette natatoire, il faudrait réviser notre opinion, c'est-à-dire accepter l'appartenance de ce fossile aux Portuniens.

Cela dit, les similitudes sont si frappantes entre *multispinatus* et *Trichia sakaii* que nous sommes

tentée de regarder ce dernier comme le représentant actuel de la forme fossile. La lobulation inhabituelle, si rarement observée chez les Brachyours et en tout cas non portunienne à notre avis, justifierait presque à elle seule le rapprochement de ces Crustacés.

La deuxième espèce fossile décrite par NOETLING (1885, p. 141, pl. 3, fig. 5-7) est † *Psammocarcinus laevis*, également de l'Oligocène inférieur d'Allemagne du Nord. Cette espèce diffère de *multispinatus* notamment par sa carapace relativement plus allongée et presque lisse sur la face dorsale ; mais, comme chez *multispinatus*, le bord latéral est armé de tubercules dont l'un, plus fort et transverse, se situe à peu près à mi-hauteur. Le tracé des sillons sur la face dorsale est similaire à celui de *multispinatus* et de *Trichia sakaii*.

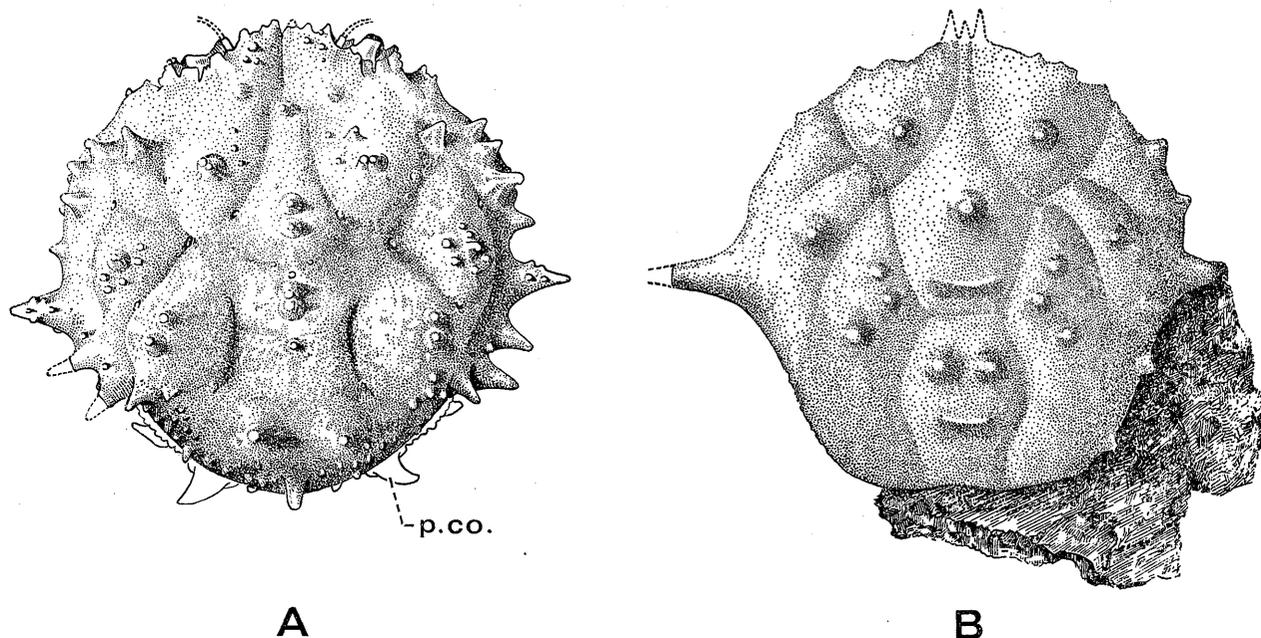


FIG. 23 A-B. — Le genre actuel *Trichia* de Haan et son ancêtre présumé, † *Palaeotrichia* gen. nov.

A, *Trichia sakaii* (Balss), ♀ dénudée, 14 × 16 mm, South China Sea, Exp. « Naga » ; B, † *Palaeotrichia multispinata* (Noetling), Oligocène (Lattorfien) d'Allemagne du Nord, d'après NOETLING, 1885, pl. 3, fig. 1-3, sous le nom de † *Psammocarcinus multispinatus* Noetling.
p.co., protubérances des coxae de p5.

En conséquence, nous retirons *multispinatus* et *laevis* du genre *Psammocarcinus* et les plaçons dans le genre *Palaeotrichia* que nous créons à leur intention. Le genre *Palaeotrichia* prend place dans les Trichiinae.

La découverte d'une forme fossile remontant à l'Oligocène, qui serait l'ancêtre du genre *Trichia* et, en tout premier lieu, de *T. sakaii*, dont la carapace apparaît presque inchangée, confirme notre hypothèse, basée sur l'étude des espèces actuelles, que *sakaii* est un Crabe doté de caractères archaïques, un Crabe primitif qui s'est perpétué jusqu'à nous. Avec ses deux espèces, *Palaeotrichia* apparaît comme le premier représentant connu de la lignée des Trichiinae et c'est à partir de ce genre que nous étudierons l'évolution du groupement (cf. fig. 35).

Il est clair que la découverte de l'ancêtre de *Palaeotrichia* éclairerait d'un jour nouveau la question complexe de l'origine d'un grand groupe de Crabes xanthiformes.

***† Palaeotrichia multispinata** (Noetling, 1885)

(Fig. 23 B)

Psammocarcinus multispinatus Noetling, 1885, p. 138, pl. 3, fig. 1-4 : Oligocène (Lattorfien) d'Allemagne du Nord ; Glaessner, 1929, p. 350 (cit.).

***† Palaeotrichia laevis** (Noetling, 1885)

Psammocarcinus laevis Noetling, 1885, p. 141, pl. 3, fig. 5-7 : Oligocène (Lattorfien) d'Allemagne du Nord ; Glaessner, 1929, p. 350 (cit.).

Genre *Trichia* de Haan, 1839

- Trichia* de Haan, 1839, pl. H, pl. 29, fig. 4 ; 1841, p. 109.
 Dana, 1852a, p. 50, 53, 136.
 Ortmann, 1893, p. 419.
- Zalasius* Rathbun, 1897a, p. 166 : nom nov. pro *Trichia* de Haan préoccupé par *Trichius* Fabricius, 1775.
- Trichia* Alcock, 1899, p. 96.
 Borradaile, 1903, p. 426 ; 1907, p. 481, note.
 Balss, 1922c, p. 100.
 Hale, 1927a, p. 142.
- Zalasius* McNeill et Ward, 1930, p. 374.
- Macneillena* Iredale, 1930, p. 175 : nom. nov. pro *Trichia* de Haan préoccupé par *Trichia* Hartmann, 1840.
- Zalasius* Balss, 1935c, p. 128 ; 1938b, p. 48.
 Sakai, 1938a, p. 343.
- Trichia* Bouvier, 1942, p. 39.
- Zalasius* Balss, 1957, p. 1631.
 Sankarankutty, 1966, p. 351.
 Serène, 1965a, p. 20 ; 1968, p. 62.
- Zalasius* Takeda et Miyake, 1969b, p. 474, 476.
- Trichia* = *Zalasius* Holthuis et Sakai, 1970, p. 90, 287.
- Zalasius* Guinot, 1966-1967, p. 839 ; 1967b, p. 559 ; 1971a, p. 1065, 1070.
 Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 77 (clef).
 Takeda, 1973d, p. 121.

ESPÈCE TYPE. — *Trichia dromiaeformis* de Haan, 1839, par monotypie.

ESPÈCES INCLUSES.

	Nom originel
<i>Trichia dromiaeformis</i> de Haan, 1839	
<i>Trichia australis</i> Baker, 1906	
<i>Trichia sakaii</i> (Balss, 1938)	<i>Zalasius sakaii</i>
<i>Trichia hori</i> (Miyake, 1940)	<i>Zalasius horii</i>
* <i>Trichia indica</i> (Sankarankutty, 1966)	<i>Zalasius indica</i>
<i>Trichia imajimai</i> (Takeda et Miyake, 1969)	<i>Zalasius imajimai</i>

HISTORIQUE.

L'histoire du genre *Trichia* = *Zalasius* se confond avec celle des Trichidea de Haan, 1841 = *Zalasiinae* Serène, 1968 (voir l'historique des Trichiinae).

Le genre a été une énigme pour la plupart des carcinologistes. En bref, rappelons que ceux-ci l'ont tour à tour complètement séparé des autres groupes de Brachyours (DE HAAN, 1841 ; 1849), considéré comme intermédiaire entre *Parthenope* et *Dromia* (DANA, 1852c), rapproché des Xanthidae, plus précisément des Etisinae (ORTMANN, 1893, qui cependant place les Trichiidae dans les Cyclométopes Parthenopini à la suite de *Telmessus*), ou encore rangé dans les Cancridae aux côtés des Cancrinae, Thiinae, etc. (ALCOCK, 1899 ; BALSS, 1922c) ou bien au voisinage des Atelecyclidae (BORRADAILE,

1907) et plus spécialement des Thiinae (BOUVIER, 1942, qui conclut à un contact avec les Corystoidea), ou enfin rattaché aux Oxyrhyncha Parthenopidae (HALE, 1927a; McNEILL et WARD, 1930; BALSS, 1938b). Ainsi, le genre *Trichia* s'est trouvé incorporé aux Parthenopidae (SERÈNE, 1968, p. 62; SERÈNE et LOHAVANIJAYA, 1973, p. 77; TAKEDA et MIYAKE, 1969b, p. 474, 476; TAKEDA, 1973d, p. 121).

C'est en 1967 (1966-1967, p. 839) que nous avons fait ressortir les affinités du genre *Zalasius* = *Trichia* avec le genre *Banareia* A. Milne Edwards et envisagé l'établissement d'un petit groupe de Crabes composé de ces deux genres, ainsi que de *Banareiopsis* Ward, d'*Actaea palmeri* Rathbun et du genre *Calvactaea* Ward (cf. GUINOT 1966-1967, p. 839; 1967b, p. 559; 1971a, p. 1065, 1070). Notre idée de rapprocher le genre *Trichia* des Xanthidae a reçu l'assentiment de SERÈNE (1968) et de TAKEDA (1973d) qui reconnaissent la filiation proposée dans nos notes préliminaires mais qui, hésitant sur la place à donner à ces Crabes, les maintiennent encore de préférence dans les Parthenopidae.

Trichia dromiaeformis de Haan, 1839¹

(Fig. 24 C, 25 C, 29 A, B; pl. 4, fig. 1-4)

Trichia dromiaeformis de Haan, 1839, pl. H et pl. 29, fig. 4; 1841, p. 110 : Japon; Ortmann, 1893, p. 419 :

Tokiobai; Balss, 1922c, p. 100 : Nagasaki; Urita, 1926, p. 2 : Tokiobai.

Cf. Hale, 1927a, p. 143 (sous *Trichia dromiaeformis australis*) : Queensland.

Zalasius dromiaeformis, Rathbun, 1897a, p. 166; McNeill et Ward, 1930, p. 375, pl. 59, fig. 6, 7 : Queensland;

Sakai, 1934, p. 300 : Japon (Nagasaki, Amakusa).

Cf. Balss, 1935c, p. 128, 129 (cit.); 1938b, p. 50 (cit.).

Zalasius dromiaeformis, Sakai, 1938a, p. 343, pl. 40, fig. 1, 2 : Kii Peninsula, Nagasaki, Amakusa.

Cf. Buitendijk, 1939, p. 266 (redescription des types; pas le spécimen de Kafal; cf. *infra*).

Cf. Miyake, 1940b, p. 157 [27], pl. 1, fig. 2 : Amakusa; Miyake *et al.*, 1962, p. 128.

Zalasius dromiaeformis, Chang, 1963, p. 14, pl. 2, fig. 4 : îles Pescadores; Serène, 1968, p. 62 (liste).

Cf. Sankarankutty, 1966, p. 351, pl. 1, fig. 1, 2 (cit.).

Cf. Takeda et Miyake, 1969, p. 476; Takeda, 1973d, p. 121 (cit.).

Trichia dromiaeformis = *Zalasius dromiaeformis*, Holthuis et Sakai, 1970, p. 90, 287.

Zalasius dromiaeformis, Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 77 (clef).

? nec *Trichia dromiaeformis*, Thallwitz, 1891, p. 54 (Timor); *vide* Balss, 1935c, p. 129.

nec *Trichia dromiaeformis*, Horii, 1916, p. 25 (Palaos) = *Trichia horiii* (Miyake, 1940b, p. 27, pl. 1, fig. 1).

nec *Zalasius dromiaeformis*, Buitendijk, 1939, p. 266 (Kafal) = *Trichia horiii* (Miyake). Cf. *infra*.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

Forme du Japon :

1 ♂ 43 × 48,7 mm (dénudé et à l'ornementation un peu émoussée), 1 ♂ 41,3 × 47 mm (à l'état sec; partiellement dénudé), Japon, Kii Minabe, T. SAKAI det. *Zalasius dromiaeformis* et leg. 1974 (MP).

1 ♀ (à l'état sec), Japon (USNM 45899). [Détermination à revoir].

Forme d'Australie (Queensland) :

1 ♀ 39 × 45 mm environ (à demi dénudée), Australie, Queensland, Port Denison, Bowen Harbour, E. H. RAINFORD coll. Oct. 1922, McNEILL et WARD det. *Zalasius dromiaeformis* (cf. 1930, p. 375-376) (AM-P5983).

1 ♀ 43 × 59 mm environ (non dénudée), Australie, Queensland, Port Denison, Queen's Beach, E. H. RAINFORD coll. July 1925, McNEILL et WARD det. *Zalasius dromiaeformis* (cf. 1930, p. 375-376, pl. 59, fig. 6, 7) (AM-P8072).

1. Pour la date de *Trichia dromiaeformis* de Haan : 1839 et non 1841, voir le paragraphe consacré à la date de parution du genre *Tricha* et à la nomenclature adoptée ici.

REMARQUES.

Le genre *Trichia* de Haan (= *Zalasius* Rathbun) a été établi par DE HAAN pour recevoir une espèce singulière, de grande taille, originaire du Japon, à savoir *T. dromiaeformis* de Haan. Les figures originales (DE HAAN, 1839, pl. 29, fig. 4) semblent excellentes : sur le spécimen femelle encore revêtu de son épais tomentum ne se distingue aucune ornementation, seuls sont visibles certains sillons qui laissent deviner la lobulation de la face dorsale ; le mâle dénudé, chez lequel les premiers segments abdominaux sont absents, montre une carapace granuleuse. SAKAI (1938a, p. 343, pl. 40, fig. 1, 2) a fourni une nouvelle description ainsi qu'une illustration remarquable de *dromiaeformis* : sur la photographie du mâle débarrassé de son revêtement de soies, on aperçoit mieux la forte granulation qui orne la face dorsale de l'espèce.

En identifiant au Crabe japonais des spécimens australiens du Queensland, McNEILL et WARD (1930, p. 375, pl. 59, (fig. 6, 7) font remarquer que leur matériel est conforme aux figures de DE HAAN, sauf en ce qui concerne la présence, sur le premier segment abdominal, de deux gros lobes saillants et granuleux. Or, ces deux lobes, visibles postérieurement en vue dorsale, sont tout à fait caractéristiques de *Trichia dromiaeformis* : ils ont notamment été bien observés par BALSS (1922c, p. 100). On ne les distingue pas sur les dessins de DE HAAN (*loc. cit.*) : chez la femelle figurée, l'abondante pilosité dissimule les contours ; chez le mâle, le premier segment abdominal qui les porte manque, ainsi que l'indique le pointillé représenté sur la figure de l'exemplaire dénudé. BUITENDIJK (1939, p. 266), qui a revu les types de *dromiaeformis*, confirme que, en effet, on ne peut voir les lobes en question chez le type mâle de DE HAAN, un spécimen sec, puisque l'abdomen est incomplet, mais assure que ces lobes sont présents et bien développés chez le type femelle, conservé en alcool.

A noter que le *Zalasius* indonésien de Kafal déterminé *dromiaeformis* par BUITENDIJK (*ibid.*) n'est pas l'espèce de DE HAAN (BUITENDIJK remarque pourtant bien que les lobes du premier segment abdominal sont absents sur son spécimen) et s'apparente à une espèce décrite un an plus tard, le *Zalasius horii* Miyake, 1940, dépourvu en effet de lobes abdominaux. Cf. sous *Trichia horiii* (Miyake) et pl. 4, fig. 9.

Donc, aussi bien au Japon qu'en Australie, *dromiaeformis* offre deux lobes proéminents et granuleux sur le premier segment de l'abdomen.

En 1906 (p. 115, pl. 3, fig. 1), BAKER découvre la deuxième espèce du genre *Trichia*. Ce Crabe nouveau, originaire d'Australie sur la côte méridionale au sud d'Adélaïde, BAKER le nomme *T. australis*. Par la suite, tantôt considérée comme une simple variété de l'espèce japonaise, tantôt regardée comme la forme juvénile de *dromiaeformis* et même mise tout simplement en synonymie avec l'espèce de DE HAAN, *Trichia australis* est mal connue. Elle est tout à fait distincte de *dromiaeformis* mais la comparaison des deux espèces n'a pas été faite de façon très poussée.

HALE (1927a, p. 143) qui, le premier, mentionne la présence de *dromiaeformis* sur le littoral du Queensland, c'est-à-dire l'extension de l'espèce du Japon jusqu'en Australie, indique avec peu de justesse, à notre avis, les traits qui doivent permettre de séparer *australis* (*ibid.*, p. 142, fig. 145) de *dromiaeformis*. Le fait est qu'il y a cohabitation de *dromiaeformis* (forme du Queensland, cf. *infra*) et d'*australis* dans les eaux australiennes, la première habitant sur la côte est-australienne, la seconde localisée sur la côte de l'Australie du Sud.

McNEILL et WARD (*loc. cit.*) signalent plusieurs captures de *dromiaeformis* à Port Denison (Queensland) mais ajoutent peu de précisions sur les caractères qui séparent l'*australis* Baker de *dromiaeformis* de Haan. Cf. sous *Trichia australis* Baker. Au sujet des *dromiaeformis* du Queensland, cf. *infra*.

Une *Trichia* des îles Palaos a été rapportée à tort à *dromiaeformis* par HORII en 1916 (p. 25) : MIYAKE (1940b, p. 27) a créé pour celle-ci un nom nouveau, *Zalasius horii*, ou plutôt *horiii* ; cf. sous ce nom. MIYAKE donne une figure de chacune des deux espèces (holotype de *horii* : *loc. cit.*, pl. 1, fig. 1 ; une *dromiaeformis* du Japon, Amakusa : pl. 1, fig. 2) et souligne certains de leurs traits distinctifs. Chez *horiii*, la carapace est beaucoup plus élargie et plus déprimée que chez *dromiaeformis* ; les proportions de la carapace sont bien différentes chez *dromiaeformis* où la longueur est seulement un peu

moins grande que la largeur. Toujours selon MIYAKE, chez *dromiaeformis*, la face dorsale est ornée à la fois de granules et de tubercules, alors que chez *horiui* elle ne porte que des granules ; pareillement, de nombreux tubercules garnissent le sternum thoracique et l'abdomen de *dromiaeformis*, alors que ces régions ont une surface lisse (seulement granuleuse) chez *horiui*.

Tout récemment, à propos des Crabes des îles Palaos, TAKEDA (1973d, p. 121) a énuméré à peu près les mêmes caractères pour distinguer *horiui* de *dromiaeformis*. Cf. sous *Trichia horiui* (Miyake).

Si l'on considère les autres références à *dromiaeformis*, on remarque que cette espèce a été assez rarement signalée : seulement par ORTMANN (1893, p. 419) de la baie de Tokyo, par BALSS (1922c, p. 100) de Nagasaki, par SAKAI (1934, p. 300 ; 1938a, p. 343) du Japon, et par CHANG (1963, p. 14, pl. 2, fig. 4) des îles Pescadores, à l'ouest de Formose.

En décrivant, de la baie de Palk en Inde, *Zalasia indica*, premier *Zalasia* (= *Trichia*) découvert dans cette partie de l'océan Indien, SANKARANKUTTY (1966, p. 351) donne des figures comparatives de *dromiaeformis* (*ibid.*, pl. 1, fig. 1, 2), de *horiui* (*ibid.*, pl. 1, fig. 3) et de son espèce nouvelle, *indica* (*ibid.*, pl. 1, fig. 4).

La dernière espèce décrite dans le genre *Trichia*, *T. imajimai* (Takeda et Miyake, 1969b, p. 474, fig. 2, pl. 17, fig. D) a, selon ses auteurs japonais, *dromiaeformis* comme plus proche parent. Ce n'est pas notre avis : on a oublié de comparer *imajimai* à *T. australis* Baker, deux espèces pourtant si ressemblantes qu'on pourrait les confondre à première vue. Cf. sous *T. imajimai* (Takeda et Miyake).

Voyons maintenant les références rapportées de façon erronée à *dromiaeformis*.

Il y a tout d'abord celle de HORII, 1916, déjà cité plus haut : = *T. horiui* (Miyake, 1940).

Par ailleurs, le spécimen de Timor identifié à *dromiaeformis* par THALLWITZ et cité dans une simple liste en 1891 (p. 54) est, selon BALSS (1935c, p. 129), une autre espèce, l'*australis* de BAKER. Nous montrons dans le présent travail que, sous ce nom d'*australis*, BALSS a confondu non seulement deux espèces mais aussi deux genres : une *Banareia* (cf. sous *B. balssi* sp. nov.) et une *Trichia* qui est non pas *australis* mais *horiui* (cf. sous *T. horiui*). L'identité de la *Trichia* de THALLWITZ, que nous n'avons pas eu en notre possession, ne peut donc être devinée d'après les assertions de BALSS, toutes les suppositions étant permises, et ne sera trouvée que grâce à l'examen de l'échantillon qui serait déposé au Musée de Dresde.

Enfin, comme nous l'avons mentionné plus haut, il convient de rectifier une détermination de BUITENDIJK (1939, p. 266) : son *Zalasia dromiaeformis* indonésien, que nous avons sous les yeux, est une espèce bien distincte de *dromiaeformis*. Cf. sous *T. horiui* (Miyake) et pl. 4, fig. 9.

DESCRIPTION (basée sur les deux spécimens japonais cités dans le matériel examiné).

Espèce de grande taille. Carapace seulement un peu moins longue que large. Animal (pl. 4, fig. 1, 3) entièrement couvert d'une épaisse et longue pilosité qui dissimule les contours. Étroite coaptation de la carapace avec les péréiopodes et des différentes pattes entre elles, le bouclier céphalothoracique et les appendices formant une masse compacte, globuleuse, d'où seuls émergent l'extrémité porcellanée des doigts des chélicères et l'ongle du dactyle des pattes ambulatoires. Des sillons sur le tomentum de la face dorsale, qui correspondent aux principaux sillons interlobulaires de l'animal dénudé.

Face dorsale (pl. 4, fig. 4) convexe, distinctement sculptée, avec des régions bien délimitées par des sillons très caractéristiques, larges et profonds, sauf dans la région médiane où ils sont superficiels.

Région 3M obscurément tripartite, avec l'aréole impaire mésogastrique faiblement délimitée des deux petites aréoles paires métagastriques, elles-mêmes peu distinctement séparées de l'aire urogastrique, laquelle est vaste et saillante. Un sillon très net entre cette dernière et une zone déprimée qui passe sans discontinuité aux deux bosses proéminentes, ornées d'une pointe tuberculée, représentant l'aire cardiaque. Celle-ci non séparée de l'aire intestinale, indivise, étendue, également saillante. Aire protogastrique formée d'une vaste branche interne, convexe, et d'une branche externe plus réduite ; un tubercule vers le bord externe. 1M, 2F, 1F fusionnés, formant une aire indivise, allongée. 2L très saillant, tuberculiforme. 3L également tuberculiforme. 6L proéminent. 5L formant une aréole saillante, allongée, disposée obliquement.

Toutes les régions couvertes de granulations arrondies, de taille inégale. Une série de grosses punctuations très caractéristiques à l'intersection ou sur le trajet de certains sillons.

Bord antéro-latéral (pl. 4, fig. 4) extrêmement long, non incisé, ne rejoignant pas l'angle exorbitaire. Une dent marquée à sa jonction avec le bord postéro-latéral, qui forme un lobe granuleux se prolongeant sur la région branchiale ; à ce niveau un net élargissement de la carapace. Tout le long du bord antéro-latéral, des granules devenant plus gros et plus tuberculiformes en arrière.

Front extrêmement avancé, très étroit, formant une espèce de rostre quadridenté, profondément excavé ventralement pour recevoir les fossettes antennulaires. Bord supraorbitaire en forme de V, la branche interne rectiligne, séparée par une profonde fissure de la branche externe, bilobée.

Antennules repliées presque longitudinalement, à peine obliques.

Article basal antennaire (fig. 24 C1) à base élargie et avec un gros tubercule granuleux antérieur ; du côté interne, son bord antérieur largement soudé au front ; l'hiatus entre le front et la dent infraorbitaire entièrement occupé par une mince avancée du bord antéro-externe qui vient ensuite rejoindre le front, de sorte que le 3^e article de l'antenne apparaît comme « enchâssé » entre ce dernier et le rebord sous-frontal ; ainsi, l'orbite est complètement close. Entre la base de l'article antennaire (bord externe) et la base de la dent infraorbitaire interne, un petit hiatus.

Bord infraorbitaire garni de trois dents : la dent infraorbitaire interne, une dent médiane suivie d'une fissure très nette, et la dent exorbitaire.

Cadre buccal (fig. 24 C) allongé et étroit, rempli en avant par les mxp3 ; en arrière (au niveau de l'ischion), un large hiatus dans lequel pénètre l'écusson très développé que forme la partie antérieure du sternum thoracique. Bord antérieur du cadre buccal formant deux petites crêtes surélevées, limitées latéralement par une encoche. Mxp3 fortement déclives en avant de l'articulation ischio-méris, c'est-à-dire méris très incliné par rapport à l'ischion. Mxp3 longs et étroits, pédiformes. Ischion à base rétrécie, avec un fort bourrelet le long du bord interne et avec une avancée antéro-interne très prononcée, bordée de granules pointus. Méris très long, étroitement coapté avec les parties correspondantes ; quelques tubercules arrondis sur le bord interne. Exopodite de forme singulière, sinueux et incurvé, avec une carène tuberculée sur presque toute son étendue.

Plastron sternal (fig. 25 C) formant un écusson développé et très saillant qui pénètre profondément entre les mxp3. Episternites délimités par un sillon marqué. Sur le sternite 4, en avant du telson, un sillon longitudinal au fond d'une rainure bordée par des nodules tuberculés. Sous l'abdomen (mâle), sutures entre les sternites 4-5 et 5-6 se terminant par des dépressions accusées. Ligne médiane présente au niveau du sternite 7 (sur une grande partie) et du sternite 8. Cavité abdominale profondément excavée. Surface du sternum assez abondamment granulée et ornée, en plus, de nodosités granuleuses.

Crochets de l'appareil « bouton-pression » situés assez bas, tout près de la ligne de suture séparant les sternites 5-6.

Abdomen mâle (fig. 25 C) avec les segments 3-4-5 soudés. Bords de l'abdomen extrêmement sinueux et étroitement coaptés avec les parties correspondantes du sternum. La surface de l'abdomen munie localement de granules et de nodosités. Premier segment abdominal uniformément granuleux et se prolongeant latéralement par deux gros lobes qui sont visibles en vue dorsale. Ces deux lobes également présents sur le premier segment de l'abdomen de la femelle.

P11 ♂ (fig. 29 A, B) allongé, orné de soies subterminales, avec l'apex¹ aminci et effilé, logé dans une rainure, mais non recouvert à son extrémité par le telson.

Pour la morphologie des chélipèdes et des pattes ambulatoires, se reporter à la description et aux figures de SAKAI (1938a, p. 343, pl. 40, fig. 2). Voir aussi les figures de DE HAAN (1839, pl. 29, fig. 4). A noter surtout les doigts cultriformes des pinces (pl. 4, fig. 2).

REMARQUES SUR LES *dromiaeformis* D'AUSTRALIE (Queensland).

Nous avons examiné deux spécimens du Queensland (cf. matériel examiné) qui font partie des échantillons mentionnés et figurés par McNEILL et WARD (1930, p. 375, pl. 59, fig. 6, 7).

Chez la femelle partiellement dénudée (pl. 4, fig. 3) de Bowen Harbour, la carapace montre des petites nodosités correspondant à des groupes de tubercules et de granules ; les saillies tuberculiformes de la face dorsale sont plus marquées que chez nos *dromiaeformis* du Japon (pl. 4, fig. 4), les dents orbitaires sont plus aiguës, les saillies coniques des chélipèdes (pl. 4, fig. 2) plus pointues ; par ailleurs, le lobe postéro-latéral porte quatre tubercules très accusés et non des granules de taille à peu près

1. Les seuls mâles de *dromiaeformis* en notre possession sont des spécimens secs dont les appendices sexuels sont en mauvais état, détachés ou incomplets. La figure que nous en donnons (fig. 29 A, B) est donc imparfaite.

uniforme comme c'est le cas chez nos *dromiaeformis* japonaises. Chez l'autre *dromiaeformis* (pl. 4, fig. 1) du Queensland, de Queen's Beach, le lobe postéro-latéral porte aussi des granules et des tubercules.

Ces différences entre notre matériel japonais et notre matériel australien sont minimes et concernent seulement l'ornementation. Elles méritaient pourtant d'être signalées et devront être vérifiées sur un grand nombre de spécimens.

RELATIONS SYSTÉMATIQUES.

Trichia dromiaeformis offre une carapace relativement étroite et aux régions bien marquées, ce qui l'apparente à *T. sakaii* (Balss) (pl. 3, fig. 1-3), espèce chez laquelle le corps est également peu élargi et au contraire allongé et où des sillons sculptent de façon particulière la face dorsale. Les mêmes sillons, des ponctuations aux mêmes emplacements, une lobulation similaire existent chez *dromiaeformis* et chez *sakaii*. Mais d'importantes différences séparent les deux espèces : le contour subcirculaire de la carapace, la présence de nombreux tubercules sur la face dorsale, le sternum, le bord antéro-latéral terminé par une dent spiniforme distinguant immédiatement *sakaii* de *dromiaeformis*. Cf. sous *T. sakaii* (Balss).

Un caractère particulier à *T. dromiaeformis*, qui la différencie de toutes les autres *Trichia*, est l'existence de deux lobes granuleux sur le premier segment de l'abdomen. Un autre trait de *dromiaeformis* est le lobe accusé que forme, en s'élargissant, la carapace, postérieurement à la dent située très bas à la terminaison du bord antéro-latéral. Cette crête se trouve, mais moins marquée, chez *T. horiui* (Miyake), espèce beaucoup plus large, faiblement aréolée, à l'ornementation consistant seulement en granules uniformes (il n'y a pas de nodosités tuberculiformes chez *T. horiui*). Voir sous *T. horiui* (Miyake).

Pour les caractères distinctifs de *T. australis* Baker et de *T. imajimai* (Takeda et Miyake), voir sous ces noms.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIE.

Trichia dromiaeformis est connue des eaux japonaises, dans plusieurs localités : baie de Tokyo, Kii Peninsula, Nagasaki, Amakusa. SAKAI (1938a, p. 344) indique un biotope vaseux à une profondeur de 100 mètres. La présence de *dromiaeformis* est également signalée dans le détroit de Formose, aux îles Pescadores (CHANG, 1963, p. 14). Enfin, *dromiaeformis* se retrouve, avec peut-être de petites différences morphologiques, en Australie sur les côtes du Queensland, comme le prouve la capture de quatre spécimens dans la zone intertidale (cf. HALE, 1927a, p. 143 ; McNEILL et WARD, 1930, p. 376 ; et présent travail).

FIG. 24 A-D. — Face ventrale, moitié antérieure, dans le genre *Trichia* de Haan. (La pilosité n'a pas été représentée).

A, *Trichia horiui* (Miyake), ♂ 56,4 × 76 mm, Japon, Yoron Island, T. SAKAI det. *Zalasius horii* (Coll. T. SAKAI) (× 1,5) ; B, *Trichia australis* Baker, holotype ♂ 18,7 × 20 mm, South Australia, Port Willunga (SAMA-C1191) : le mérus et le palpe des deux mxp3 sont absents ; C, *Trichia dromiaeformis* de Haan, forme d'Australie, ♀ 39 × 45 mm, Queensland, Port Denison, Bowen Harbour, McNEILL et WARD det. *Zalasius dromiaeformis* (AM-P5983) (× 2) ; C1, article basal antennaire vu par en dessus (× 4) ; *Trichia sakaii* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, Rte 2.521, 12-8-70, SERÈNE det. *Zalasius sakaii* (ION 46676).

FIG. 24 E-H. — Région sous-hépatique. (La pilosité n'a pas été représentée).

E, *Trichia horiui* (Miyake), ♂ 31 × 41,5 mm, Western Australia, BALSS det. *Zalasius australis* (ZMH) (× 1,3) ; F, *Banareia subglobosa* (Stimpson), ♂ 20,8 × 27,4 mm, Haiphong, N. ZARENKOV coll. (MP) (× 2,3) ; G, *Banareia nobilii* Odhner, ♀ ovigère 12 × 18 mm, Djibouti, JOUSSEAUME coll. 1897, NOBILI det. *Actaea kraussi*, ODHNER det. *Actaea nobilii* (MP) (× 4,8) ; H, *Banareia kraussi* (Heller), holotype ♀ 17 × 24,5 mm, mer Rouge (NHMW) (× 3).

Trichia australis Baker, 1906

(Fig. 24 B, 26 B, 28 B ; pl. 3, fig. 9-11)

Trichia australis Baker, 1906, p. 115, pl. 3, fig. 1, 1a, 1b : Australie méridionale (Port Willunga).Cf. Balss, 1922c, p. 100 (sous *Trichia dromiaeformis* de Haan).*Trichia dromiaeformis australis*, Hale, 1927a, p. 142, fig. 145 (cit.).Cf. McNeill et Ward, 1930, p. 375, pl. 59, fig. 5 : Australie méridionale (Port Willunga) [2^e spécimen connu après l'holotype et déterminé par HALE ; topotypique].*Zalasius australis*, Serène, 1968, p. 62 (liste) ; Takeda, 1973d, p. 121 (cit.) ; Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 78 (clef).nec *Zalasius australis*, Balss, 1935c, p. 128 = *Trichia horiii* (Miyake) et *Banareia balssi* sp. nov. (voir sous ces noms).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

Holotype ♂ 18,7 × 20 mm, South Australia, Port Willunga (SAMA-C1191). [BAKER, *loc. cit.*, indique une longueur de 18 mm.]

HISTORIQUE ET SYNONYMIE.

BAKER (1906, p. 115, pl. 3, fig. 1) a établi *Trichia australis* d'après un spécimen relativement petit, de 20 mm de large, et récolté sur la côte sud-australienne près d'Adélaïde, à Port Willunga. Une seule autre espèce de *Trichia* était connue à ce jour : l'espèce type du genre, *T. dromiaeformis* de Haan, 1839, originaire du Japon, mais BAKER ne précise pas les caractères distinctifs d'*australis* par rapport à *dromiaeformis*. C'est sans doute pourquoi l'espèce de BAKER sera généralement méconnue.

Balss (1922c, p. 100) pense que le petit spécimen mâle type d'*australis* représente la forme juvénile de *dromiaeformis*, Crabe de grande taille. Dans son ouvrage sur les Crustacés d'Australie du Sud, HALE (1927a, p. 142, fig. 145) cite *Trichia australis* comme la variété sud-australienne de *dromiaeformis* et publie une photographie de l'holotype. Selon HALE, chez *dromiaeformis* l'ornementation se compose de tubercules de taille moins uniforme, les espaces interrégionnaires de la face dorsale sont plus larges, les nodosités des chélicèdes plus développées et les pattes sont plus lisses. McNEILL et WARD (1930, p. 375, pl. 49, fig. 5), qui rapportent la capture dans la même localité, à Port Willunga, d'un deuxième spécimen, une femelle, de *Zalasius australis*, se réfèrent à HALE pour maintenir *australis* comme la variété méridionale de *dromiaeformis*, laquelle se trouve non seulement au Japon mais aussi en Australie, plus au nord qu'*australis*, à savoir sur les côtes du Queensland. BAKER ne mentionnait pas de revêtement plumeux chez *australis* ; néanmoins, d'après McNEILL et WARD (qui rapportent les observations de HALE), l'holotype mâle porte des soies, en partie cassées, et le deuxième échantillon d'*australis*, s'il n'est pas aussi poilu que *dromiaeformis*, offre une pilosité plus développée que l'holotype.

En 1935 (1935c, p. 128), croyant retrouver l'espèce de BAKER, BALSS admet la validité d'*australis* et lui identifie trois spécimens. Nous avons examiné deux d'entre eux, conservés au Musée de Hambourg. Il ne s'agit en aucun cas de la *Trichia australis* Baker : 1) le spécimen mâle d'Australie occidentale, un mâle de 31 × 41,5 mm s'apparente à *T. horiii* (cf. sous ce nom et pl. 4, fig. 8) ; 2) la femelle de Nosy-Bé, un gros Crabe de 28,5 × 41 mm, à la carapace tomenteuse parsemée de touffes de soies, appartient non pas au genre *Trichia* mais au genre *Banareia* et représente une espèce nouvelle, *Banareia balssi* sp. nov. (voir sous ce nom et pl. 6, fig. 8-10). Les conclusions de BALSS concernant l'espèce de BAKER ont à leur origine une confusion entre plusieurs espèces et même entre deux genres : elles ne peuvent donc être prises en considération.

En 1938 (1938a, p. 343), SAKAI n'inclut pas *australis* dans la synonymie de *dromiaeformis*. En 1969 (1969b, p. 476), lors de l'établissement d'un nouveau *Zalasius*, *Z. imajimai*, TAKEDA et MIYAKE n'attribuent que quatre espèces au genre *Zalasius* (= *Trichia*) et ignorent la forme sud-australienne, qu'ils tiennent sans doute pour synonyme de *dromiaeformis*. Par contre, plus récemment, TAKEDA (1973d, p. 121), suivant BALSS (1935), suggère qu'*australis* pourrait être une espèce valide.

En définitive, *australis* n'est connu que par deux spécimens, tous deux de Port Willunga, et semble être une espèce rare. Les renseignements sur sa morphologie sont insuffisants et l'analyse de ses caractères distinctifs ne porte que sur *Trichia dromiaeformis*.

REMARQUES.

Nous avons pu examiner l'holotype de *Trichia australis* qui est actuellement déposé au South Australian Museum, à Adelaïde, grâce à l'obligeance du D^r W. ZEIDLER, conservateur des Invertébrés marins de cette institution.

L'étude du type, un mâle visiblement débarrassé de son tomentum, montre tout d'abord qu'*australis* est tout à fait différente de *dromiaeformis* et ne peut être considérée comme une sous-espèce de cette dernière. Les traits que HALE (1927a, p. 143) indique pour distinguer *dromiaeformis* d'*australis* ne nous paraissent pas correspondre à la réalité et peuvent, à notre avis, induire en erreur.

En deuxième lieu, ce qui saute aux yeux, c'est l'extraordinaire ressemblance entre *T. australis* et la plus récemment décrite des *Trichia*, *T. imajimai* (TAKEDA et MIYAKE, 1969b, p. 474, fig. 2, pl. 17, fig. D), que, lors de son établissement, les auteurs japonais ont complètement omis de comparer avec l'espèce sud-australienne. Dans nos notes manuscrites anciennes, nous faisons déjà état des similitudes, non perçues jusqu'à ce jour, entre *australis* et *imajimai* et de la nécessité de confronter les deux formes, qui risquaient d'être synonymes. L'examen comparatif, qui est aujourd'hui possible, nous confirme à quel point est en effet étroite la proximité entre la forme d'Extrême-Orient et la forme sud-australienne. Toutefois, il existe entre les deux formes, ou tout au moins entre les deux spécimens que nous avons observés conjointement, certaines différences qui permettent à *imajimai* de demeurer valide.

REDESCRIPTION DE L'HOLOTYPE.

Trichia australis est manifestement une espèce à pilosité très développée, comme toutes les autres *Trichia*. La photographie de l'holotype publiée par HALE (1927a, fig. 145) puis par McNEILL et WARD (1930, pl. 59, fig. 5), ainsi que par nous-même dans le présent travail (pl. 3, fig. 9-11), nous montre un Crabe dénudé. Malgré le brossage, des soies très nombreuses mais en grande partie cassées demeurent sur tout l'animal, qui, à l'état normal, est sans aucun doute couvert d'un tomentum épais, comme *T. imajimai* (pl. 3, fig. 4-6), et offre le même faciès que cette dernière. Sur l'animal non brossé ne doivent émerger de ce revêtement que les plus gros granules tuberculiformes de la face dorsale et des pinces.

Les principaux caractères de *T. australis* sont énumérés ci-dessous.

Corps étroit, avec la région frontale saillant en avant. Face dorsale profondément sculptée. Deux sillons antéro-postérieurs extrêmement accusés, qui délimitent de part et d'autre un massif unique, fortement convexe, formé par la fusion des régions gastrique et cardiaque. Les deux aires protogastriques proéminentes, passant sans discontinuer à la région frontale, séparées par un sillon peu profond de l'aire mésogastrique laquelle est réunie aux aires métagastriques (cf. fig. 26 B). En arrière de celles-ci, un sillon incomplet, s'interrompant aux fossettes gastriques, de sorte que l'aire urogastrique est en son milieu réunie à l'aire métagastrique. Un sillon entre l'aire urogastrique et la vaste aire cardiaque impaire, renflée, suivie d'une zone rétrécie puis élargie le long du bord postérieur. Une aire hépatique saillante. Région branchiale extrêmement proéminente, avec une aire externe (5L) vaste, disposée obliquement, et une aire interne (6L) plus réduite, séparées par un sillon marqué.

Sur la face dorsale, des granulations de taille irrégulière, arrondies et perliformes, souvent fortes ; des granules plus saillants ou des amas de granulations proéminents en certains endroits, à savoir un gros granule impair mésogastrique, deux amas de granules de part et d'autre de la région cardiaque, un gros granule saillant à la base de chaque aire protogastrique, une saillie granuleuse sur chaque aire hépatique, et une autre sur 6L.

Front très étroit, s'avancant pour former quatre petits lobes subégaux, défléchis, l'échancrure médiane étant petite et les encoches latérales décrivant un sinus arrondi très profond. Bord supraorbitaire avec deux dents granuleuses accusées.

Bord antéro-latéral très long, ne rejoignant pas l'angle exorbitaire, et paraissant armé de trois lobes granuleux qui ne sont pas au même niveau : le premier épais, situé très loin de l'angle exorbitaire dont il est séparé par une nette concavité ; le 2^e, plus dorsal (n'appartenant pas en fait au bord antéro-latéral), pointu ; le troisième fort, saillant latéralement et suivi par une crête granuleuse qui se prolonge sur la région branchiale.

Disposition générale des antennules, des antennes, des orbites (complètement closes) sensiblement comme chez *dromiaeformis*. A noter l'article basal antennaire étroit et allongé, le bord infra-orbitaire avec des dents peu marquées.

Cadre buccal (fig. 24 B) allongé, rétréci antérieurement. Bord antérieur avec deux petites fissures latérales ; au milieu, un orifice très net provenant de l'accolement incomplet des deux crêtes qui le séparent de l'épistome.

Mxp3 très étroits, notamment à la base de l'ischion, pédiformes, convergeant vers l'avant où ils ferment presque complètement le cadre buccal, et très écartés à la base, où s'implante le large écusson du plastron sternal. Étroite coaptation du cadre buccal, des diverses parties de celui-ci entre elles et aussi avec les parties contiguës correspondantes.

Ischion très aminci proximale ; une avancée antéro-interne saillant obliquement ; un bourrelet granuleux le long du bord interne. Méris allongé ; bord externe concave ; bord interne peu éloigné de l'axe longitudinal. Palpe conformé et replié de telle façon qu'il demeure en partie caché. Exopodite très incurvé. Ornementation des mxp3 consistant en de nombreux granules de taille variable.

Plastron sternal étroit et allongé ; un écusson antérieur très large. Episternites délimités par un sillon.

Sur le sternite 4, un sillon longitudinal au fond d'une dépression limitée en arrière par deux granulations symétriques. Ligne médiane présente au niveau du sternite 8 ; au niveau du sternite 7, un hiatus médian.

A la surface du sternum, des granulations peu uniformes, souvent grosses et arrondies, ne se groupant pas en nodosités tuberculiformes ; seulement, un amas un peu saillant, symétriquement de part et d'autre, à la base du sternite 4.

Crochet de l'appareil « bouton-pression » peu éloigné de la suture séparant les sternites 5-6 ; en avant, une dépression fort nette qui reçoit les angles postéro-externes du telson.

Abdomen mâle avec les segments 3-4-5 soudés, le tracé des sutures étant décelable sur les côtés. Un tubercule médian sur le segment 2 ; sur le segment 3, trois saillies côte à côte, la médiane avec un granule central marqué ; sur les segments 4 et 5, une saillie médiane, chacune avec un gros tubercule ; sur le segment 6, un gros tubercule.

P11 ♂ assez forts ; leur extrémité logée dans une rainure profonde de la cavité abdominale ; l'apex non recouvert par l'abdomen et débordant beaucoup de celui-ci (fig. 28 B), donc non protégé, sauf par la pilosité. Sur l'holotype, extrémité des deux appendices mâles absente, ceux-ci ayant certainement été mutilés au cours de l'opération de broissage du Crabe.

Chélicèdes (pl. 3, fig. 10, 11) assez courts, subégaux ; main plutôt trapue. Des granulations perliformes disséminées, formant quelques amas sur le carpe et près du bord supérieur du propode ; sur le reste de la main, granulations serrées. Doigts cultriformes ; à la base du doigt fixe, un sillon large et profond ; au-dessus, un sillon plus réduit.

RELATIONS SYSTÉMATIQUES.

Comme nous l'avons déjà vu, *T. australis* ne peut être confondue avec *T. dromiaeformis* de Haan, qui est sans doute une espèce de plus grande taille. *Australis* se distingue de *dromiaeformis* surtout par les proportions du corps ; par la carapace différemment sculptée, avec deux sillons antéro-postérieurs qui creusent une profonde entaille de part et d'autre des régions gastriques et cardiaque lesquelles forment un massif unique, très en relief ; par l'ornementation ; par le bord antéro-latéral tuberculé ;

par les dents orbitaires moins pointues ; par les deux lobes médians du front qui ne forment pas deux dents spiniformes comme chez *dromiaeformis* ; par l'article basal antennaire cylindrique et étroit ; par la forme des crêtes limitant en avant le cadre buccal ; par les mxp3 granuleux sur presque toute leur surface (lisses, sauf sur les bords, chez *dromiaeformis*) ; par l'écusson antérieur du plastron sternal qui est moins long et, par contre, plus large ; par l'absence, ou presque, de grosses nodosités sur le plastron sternal du mâle ; par l'absence de lobes granuleux sur le premier segment abdominal.

L'espèce qui se rapproche le plus de *Trichia australis*, c'est *T. imajimai* (Takeda et Miyake) (pl. 3, fig. 4-6) qui offre le même faciès et a en commun avec *australis* la plupart des caractères, notamment un corps étroit, une sculpture accusée de la face dorsale, des sillons peu nombreux mais très profonds, fort caractéristiques, un bord antéro-latéral tuberculé, le premier segment abdominal dépourvu de lobes granuleux, etc. Les différences portent surtout sur l'ornementation, *imajimai* montrant des nodosités tuberculiformes plus grosses et formées de granules coalescents. Cf. sous *T. imajimai* (Takeda et Miyake).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Uniquement la côte de l'Australie méridionale, au sud d'Adélaïde (Port Willunga). Le biotope n'est pas connu.

*Trichia horiii*¹ (Miyake, 1940)

(Fig. 24 A, E, 25 A, 26 E, F, 27 B, 29 F-L ; pl. 4, fig. 5-9)

Trichia dromiaeformis, Horii (nec de Haan, 1839), 1916, p. 25 : Palaos [ouvrage non consulté].

Zalasius australis, Balss (nec Baker, 1906), 1935c, p. 129, *pro parte* : seulement le spécimen d'Australie occidentale.

Zalasius dromiaeformis, Buitendijk (nec de Haan, 1839), 1939, p. 266 : Indonésie (Misool Group : Kafal).

Zalasius horii Miyake, 1940b, p. 27, pl. 1, fig. 1.

Cf. *Zalasius horii*, Sankarankutty, 1966, p. 351, pl. 1, fig. 3 (cit.).

Zalasius horii, Serène, 1968, p. 62 (liste) ; Takeda, 1973d, p. 121 : [Palaos], Ryu-Kyu, Japon (Kagoshima Prefecture) ; Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 78 (clef).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

1 ♂ 56,4 × 76 mm (à l'état sec et partiellement dénudé), Japon, Amami Group, Yoron Island, T. SAKAI det. *Zalasius horii* (Coll. T. SAKAI).

1 ♂ 49 × 65 mm (dénudé), British Solomon Islands, Ysabel Island, Tunabuli Harbour, Reef at Government Stat., N. S. HEFFERNAN Dec. 1924, det. ? *Zalasius* (AM-P7615).

1 ♀ environ 46 × 61 mm (non dénudée), British Solomon Islands, Ysabel Island, Tunabuli Harbour, Reef at Government Stat., N. S. HEFFERNAN Dec. 1924, det. ? *Zalasius* (AM-P7616).

1 ♂ 19 × 24,5 mm (non dénudé), Western Australia, Broome, Entrance Point, intertidal on rocky reef, A. A. LIVINGSTONE coll. Aug. 1929, D. J. G. GRIFFIN det. *Zalasius dromiaeformis* (AM-P16028).

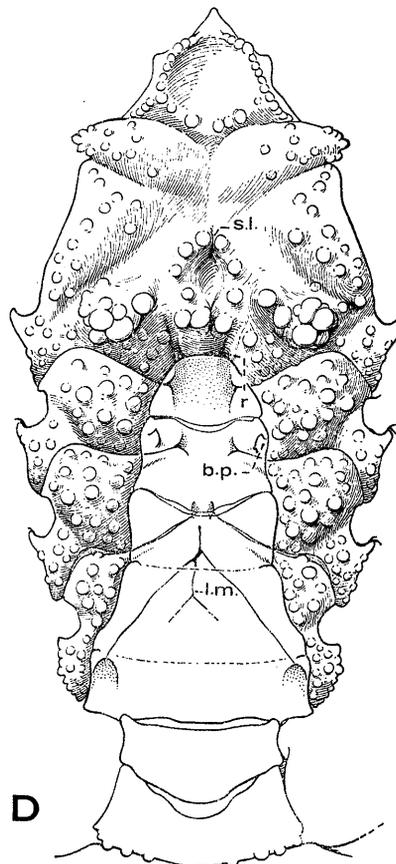
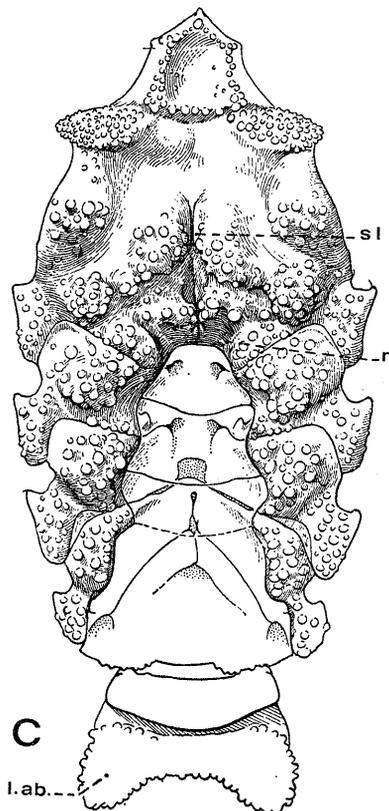
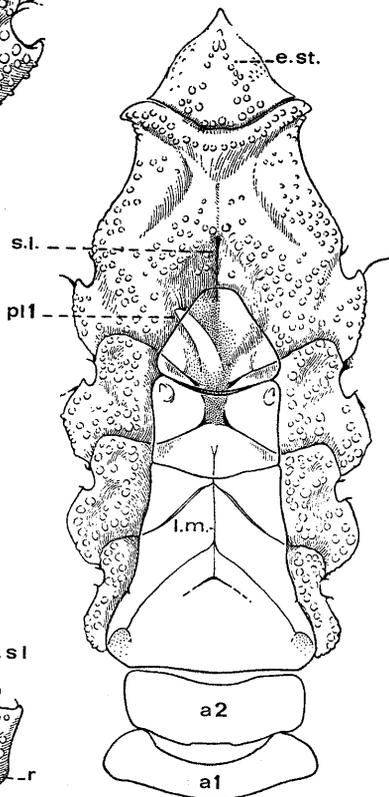
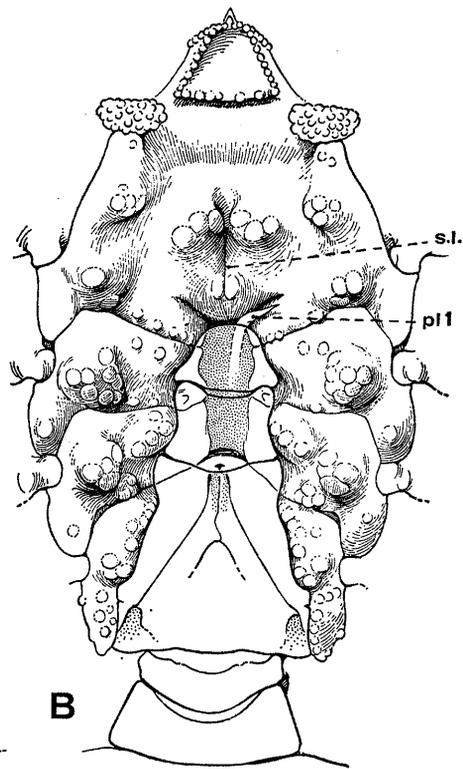
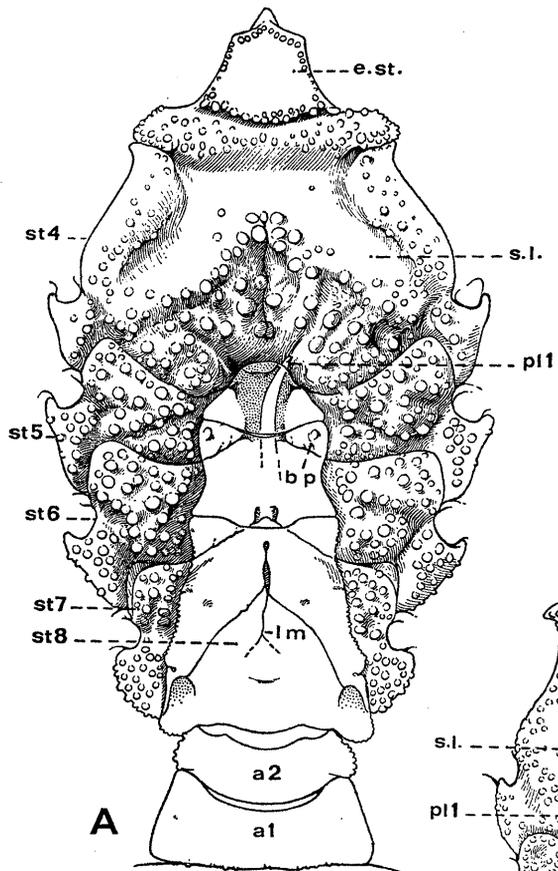
1 ♂ 22,3 × 30 mm (partiellement dénudé), Misool Group, Kafal, shore or reef, « Snellius » Expedition 1929-1930, BUITENDIJK det. *Zalasius dromiaeformis* (cf. 1939, p. 266) (RMNH).

1 ♂ 31 × 41,5 mm (partiellement dénudé), Western Australia, Hamburg S.W. Australia Exp., BALSS det. *Zalasius australis* (cf. 1935c, p. 129, *pro parte*) (ZMH).

REMARQUES.

Trichia horiii a été établie par MIYAKE en 1940 (1940b, p. 27, pl. 1, fig. 1) pour un Crabe des îles Palaos identifié par erreur à *Trichia dromiaeformis* de Haan par HORII en 1916 (p. 25). MIYAKE

1. Étant fondé sur le nom de l'auteur E. HORII, le nom spécifique doit être orthographié, après l'adjonction d'un i, *horiii*.



publie une bonne photographie de l'holotype, un très grand mâle de 61 mm de large, et précise les caractères qui distinguent *horiii* de *dromiaeformis*. Récemment, *T. horiii* a été retrouvée aux îles Ryūkyū et au Japon par TAKEDA (1973d, p. 121), qui discute des affinités entre les deux espèces.

Nous avons sous les yeux un magnifique exemplaire mâle de *Trichia horiii*, de 76 mm de large, provenant de l'île Yoron au sud du Japon, que le D^r T. SAKAI nous a aimablement prêté pour étude. Nous en publions ici une photographie (pl. 4, fig. 5) et en figurons la face ventrale, moitié antérieure (fig. 24 A), le plastron sternal (fig. 25 A) et le premier pléopode sexuel (fig. 29 F, G). Ce spécimen est conforme à la description et à la figure de MIYAKE (*loc. cit.*).

DESCRIPTION.

Corps recouvert d'un épais tomentum. Carapace extrêmement élargie.

Face dorsale (pl. 4, fig. 5) parcourue de sillons au tracé caractéristique, jalonnés par des punctuations situées à des emplacements qui sont typiques des Trichiinae. Principales régions de la face dorsale délimitées mais peu saillantes.

Dans la partie médiane de la carapace, aire mésogastrique nettement isolée ; en arrière, une zone presque indivise qui comprend les deux aréoles métagastriques et l'aire urogastrique, cette dernière étant elle-même faiblement séparée de l'aire cardiaque. Aire protogastrique incomplètement bipartite. 5L représenté par une aire étendue, arquée. Certaines régions, à savoir 2L, 1L, 3L, 4L, légèrement tuberculiformes. Toutes les aréoles couvertes de granulations de taille à peu près uniforme.

Front un peu avancé, défléchi, subdivisé en quatre lobes.

Bord antéro-latéral formant une courbe régulière, non incisé, granuleux ; un lobe postérieur peu marqué, se continuant par une crête granuleuse sur la région branchiale de la face dorsale.

Antennules repliées obliquement.

Article basal antennaire (fig. 24 A) élargi, réuni au front et s'appuyant largement sur la dent infra-orbitaire interne, sauf à la base où s'observe un petit hiatus. Orbites complètement closes ; flagelle antennaire comme « enchâssé » dans la partie proximale de l'article basal.

Région sous-hépatique (fig. 24 E) non sillonnée ; seulement une petite empreinte à mi-hauteur du bord antéro-latéral.

Cadre buccal allongé, rétréci dans la partie antérieure ; mxp3 parfaitement coaptés entre eux et avec les parties correspondantes du cadre buccal ; un large espace entre eux sur toute la longueur de l'ischion. Base des pattes-mâchoires externes occupée par le très large écusson antérieur du plastron sternal. Mxp3 (fig. 24 A) pédiformes, avec un ischion très allongé, aminci dans sa partie proximale et formant un rebord épais le long du bord interne ; une avancée très nette dans l'angle antéro-interne. Méris également étroit et allongé. Exopodite incurvé de façon caractéristique.

Plastron sternal (fig. 25 A) relativement large, toutefois rétréci au-dessus de l'articulation de la coxa de p1, puis s'étendant latéralement pour former une languette en avant des chélicères et se terminant par un écusson qui pénètre profondément entre les mxp3. De grosses granulations mais pas de tubercules à la surface du sternum. Episternites délimités par un sillon. Sur le sternite 4, en avant du telson, un sillon longitudinal creusé profondément. Ligne médiane présente sur les sternites 7 et 8. Pléopodes sexuels puissants, torsadés,

FIG. 25 (Figuration « développée »). — Plastron sternal mâle dans le genre *Trichia* de Haan (A-D) et le genre *Calvactaea* Ward (E). Tous les spécimens ont été dénudés. L'ornementation de l'abdomen n'a pas été figurée. [Les sutures sous-abdominales du plastron sternal ont été volontairement dessinées en traits pleins pour montrer plus clairement leur position relative].

A, *Trichia horiii* (Miyake), ♂ 56,4 × 76 mm (état sec), Japon, île Yoron, SAKAI det. et leg. (MP) (× 1,7) ; B, *Trichia sakaii* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, SERÈNE det. (MP) (× 3,5) ; C, *Trichia dromiaeformis* de Haan, ♂ 43 × 48,7 mm (état sec), Japon, Kii Minabe, SAKAI det. et leg. (MP) (× 2,2) : les nodules sont émoussés ; D, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, SAKAI det. (Coll. T. SAKAI) (× 4,5) ; E, *Calvactaea tumida* Ward, paratype ♂ 11 × 13,6 mm, New South Wales, Port Jackson (AM-P10632) (× 8).

a1, a2, segments abdominaux 1 et 2 ; b.p., crochet de l'appareil « bouton-pression » sur le sternite 5 ; e.st., écusson sternal ; l.ab., lobes du 1^{er} segment abdominal ; l.m., ligne médiane ; pl1, premier pléopode sexuel, avec apex logé dans une rainure et dépassant de l'abdomen ; r, rainure où se loge le pl1 ♂ ; s.l., sillon longitudinal médian sur le sternite 4 ; st4-st8, sternites 4 à 8.

effilés ; apex formant un lobe allongé et recourbé, logé dans une rainure pilifère de la cavité abdominale (cf. fig. 27 B) ; l'extrémité distale incomplètement protégée par le telson mais enfouie dans le tomentum.

P11 ♂ (fig. 29 F, G) orné de longues soies subterminales, précédées de soies plus courtes ; ornementation importante sur une grande partie de l'appendice et consistant en spinules aiguës et en petits tubercules.

Abdomen mâle avec les segments 3 à 5 soudés et sans protubérances sur le premier segment.

Chélicèdes (pl. 4, fig. 5) couverts de granulations irrégulièrement disposées, fines et peu nombreuses sur le carpe, plus grosses et plus serrées sur la main, surtout dans la partie inférieure. Quelques tubercules granuleux sur le carpe et sur le propode. Doigts cultriformes, avec trois grosses dents sur le bord préhensile dans la moitié proximale du doigt fixe ; dactyle granuleux le long du bord supérieur, lisse dans la moitié distale ; extrémité des doigts porcellanée.

Pattes ambulatoires granuleuses.

Cette description s'applique à notre *Trichia horiii* du Japon (île Yoron) mais convient aussi à deux échantillons indéterminés de grande taille des îles Salomon (île Isabelle), déposés à l'Australian Museum. Ces deux Crabes (pl. 4, fig. 6-7) sont tout à fait typiques. Chez le mâle qui a été dénudé (pl. 4, fig. 7), un sillon sépare nettement l'aire métagastrique de l'aire urogastrique, alors que ces deux régions sont à peine délimitées l'une de l'autre chez la *T. horiii* de l'île Yoron.

Un petit spécimen mâle, non dénudé, d'Australie occidentale, identifié à tort selon nous à *dromiaeformis*, semble également correspondre à cette description ; à noter cependant que, comparativement, la granulation apparaît plus grosse sur la carapace et que les élévations tuberculées des régions latérales de la face dorsale sont plus pointues.

SYNONYMIE.

A notre avis, il faut attribuer à *T. horiii* deux Crabes mal identifiés dans la littérature :

1. — Le *Zalasius dromiaeformis* de BUITENDIJK (1939, p. 266) d'Indonésie, Kafal. Ce petit spécimen mâle (pl. 4, fig. 9) offre une carapace élargie transversalement, un front peu saillant, une ornementation consistant en granulations régulières et non en tubercules, un premier segment abdominal dépourvu de protubérances. Ce ne peut être *dromiaeformis* et les caractères correspondent au contraire à *horiii*. Le bord latéral est très arqué et se continue postérieurement par une crête granuleuse accusée qui se prolonge sur la face dorsale dans la région branchiale. Les mxp3 (fig. 26 F) portent des granulations peu nombreuses. Le p11 (fig. 29 K, L) est orné de soies plumeuses dans sa partie sub-distale.

2. — Le *Zalasius australis* de BALSS (1935c, p. 129) *pro parte* : seulement le spécimen mâle d'Australie occidentale (l'autre spécimen, celui de Nosy-Bé, étant *Banareia balssi* sp. nov. (cf. pl. 6, fig. 8-10)). Il ne peut s'agir de la *Trichia australis* décrite par BAKER en 1906, qui se caractérise par une carapace beaucoup moins large, par une face dorsale profondément sculptée, par un front étroit et très saillant (cf. sous *Trichia australis*). Le spécimen australien de BALSS (pl. 4, fig. 8) a au contraire une carapace très large, un front peu proéminent, une face dorsale sans reliefs très marqués. Tous ces caractères l'apparentent à *horii*. L'aréolation dans la zone médiane de la carapace est bien définie et les différents lobules gastriques apparaissent plus distinctement séparés que chez le grand spécimen typique décrit plus haut de l'île Yoron au Japon. Chez le spécimen australien, la granulation est abondante dans les parties latérales de la face dorsale et les trois tubercules qui longent le bord antéro-latéral sont développés. Le bord de la carapace ne forme pas de façon nette une crête granuleuse qui revient sur la face dorsale. A l'inverse des mxp3 du spécimen indonésien (fig. 26 F), les mxp3 (fig. 26 E) sont très granuleux, surtout le mérus de l'endopodite et l'exopodite. Le p11 ♂ (fig. 29 J) se termine par un lobe allongé et porte des soies plumeuses, comme chez le spécimen de BUITENDIJK (fig. 29 K-L) et chez l'exemplaire japonais (fig. 29 F-G).

Ainsi, chez *Trichia horiii*, nous relevons des variations touchant l'aréolation de la face dorsale, plus précisément celle des diverses aires gastriques, l'abondance de la granulation, la crête postéro-latérale de la carapace, l'ornementation des mxp3. Nous figurons le p11 ♂ de *T. horiii* chez plusieurs individus (fig. 29 F-L) : les variations semblent minimales.

RELATIONS SYSTÉMATIQUES.

Trichia horiui est la plus grande des *Trichia* connues (jusqu'à 76 mm de large) et aussi celle qui possède la carapace proportionnellement la plus large, caractère qui la distingue immédiatement de *dromiaeformis* de Haan (pl. 4, fig. 1, 3, 4) et de *T. australis* Baker (pl. 3, fig. 9), espèces avec lesquelles on l'a confondue. L'ornementation uniforme, régulière, la carapace peu profondément sillonnée, aux aréoles non saillantes, éloignent *horiui* de *dromiaeformis*, ainsi que de *T. australis* et de *T. imajimai* (Takeda et Miyake) (pl. 3, fig. 4); cette dernière possède des nodosités sur le plastron sternal, lesquelles n'existent pas chez *T. horiui*. *Trichia horiui* se distingue aussi immédiatement de *dromiaeformis* (fig. 25 C) par l'absence de protubérances sur le premier segment abdominal.

D'après ce qu'écrivait SANKARANKUTY (1966, p. 352), la carapace de forme subcirculaire et l'absence de grosses granulations sur la face dorsale séparent *T. indica* (pl. 3, fig. 8) de *T. horiui*. *T. horiui* ne peut, bien sûr, être confondue avec *T. sakaii* (Balss) (pl. 3, fig. 1-3, 7), qui se singularise par la présence de nombreux tubercules pointus sur la face dorsale, sur les chélicédes, sur le sternum et sur l'abdomen.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIE.

Trichia horiui est présente aux îles Palaos (holotype), au Japon dans la Kagoshima Prefecture (TAKEDA, 1973d, p. 124) et à l'île Yoron (présent travail), aux îles Ryu-Kyu (TAKEDA, *ibid.*). Nos déterminations étendent sa répartition aux îles Salomon (île Isabelle), à l'Australie occidentale (notamment au nord, à Broome) et à l'Indonésie (cf. matériel examiné). La distribution de cette *Trichia* est donc relativement étendue.

L'habitat de *T. horiui* serait « shore or reef » en Indonésie (*in* BUITENDIJK, 1939, p. 266 : sous *Zalasius dromiaeformis*), ou la zone intertidale sur le récif en Australie nord-occidentale (présent travail).

***Trichia imajimai* (Takeda et Miyake, 1969)**

(Fig. 25 D, 26 A, 27 D ; pl. 3, fig. 4-6)

Zalasius imajimai Takeda et Miyake, 1969b, p. 474, fig. 2a, b, pl. 17, fig. D : mer de Chine orientale (îles Tsushima); Takeda, 1973b, p. 12, 14 (cit.); Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 78 (clef).

MATÉRIEL EXAMINÉ.

1 ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, T. SAKAI det. *Zalasius imajimai* (Coll. T. SAKAI).

REMARQUES.

Trichia imajimai (Takeda et Miyake, 1969b, p. 474, fig. 2 a, b, pl. 17, fig. D) est la dernière en date des espèces connues du genre *Trichia*. Elle a été décrite d'après deux spécimens mâles de la mer de Chine orientale, l'un ayant été plus précisément récolté au voisinage des îles Tsushima (cf. TAKEDA, 1973b, p. 12, 14).

C'est grâce à l'obligeance du D^r T. SAKAI que nous avons pu examiner un spécimen mâle de cette espèce, en provenance de la baie de Sagami sur la côte orientale du Japon.

DESCRIPTION.

Trichia imajimai se caractérise, comme toutes les *Trichia*, par l'épais revêtement de soies qui couvre complètement le corps, à l'exception de l'extrémité des doigts et de celle des grosses nodosités tuberculiformes

(« pinkish red or crimson » sur le vivant, d'après Takeda et Miyake, *loc. cit.*, p. 475) de la face dorsale, du bord antéro-latéral, du bord orbitaire, du plastron sternal et des chélicèdes. Le tomentum épouse les reliefs de la carapace et se trouve creusé de sillons caractéristiques.

Une fois dénudée, la carapace (pl. 3, fig. 4) qui est étroite, à peine moins longue que large, apparaît fortement sculptée par quelques sillons profonds, notamment par deux sillons antéro-postérieurs qui, de part et d'autre de l'axe médian délimitent l'ensemble des régions gastriques et la région cardiaque, lesquelles forment un massif unique, très en relief.

L'aréolation se présente ainsi (cf. fig. 26 A) : aire mésogastrique triangulaire, limitée en arrière par un sillon ; aires métogastriques et urogastrique pratiquement fusionnées et peu distinctement séparées de la région cardiaque, le sillon cervical étant partiellement obsolète car oblitéré au milieu par quelques granules ; aire protogastrique séparée de l'aire mésogastrique par un sillon marqué, mais moins profond que les sillons antéro-postérieurs ; aire 5L très étendue, extrêmement proéminente, dans une position oblique. 6L plus petit mais bien défini car limité de part et d'autre par un sillon profond ; aire hépatique petite mais saillante.

La face dorsale est ornée de granulations arrondies, de taille variable, souvent grosses (peu visibles sur la photographie publiée par TAKEDA et MIYAKE, *loc. cit.*, pl. 17, fig. D), dont certaines sont coalescentes et se groupent en nodules tuberculiformes, notamment sur 2L, vers le bord externe à la base de 2M, à la base de l'aire mésogastrique, sur 6L et, symétriquement, de part et d'autre de la région cardiaque. On observe aussi la présence de punctuations à des emplacements caractéristiques.

Le front, étroit et très avancé, s'infléchit en quatre lobes ornés de gros granules.

Le bord antéro-latéral très long, ne rejoignant pas l'angle exorbitaire, porte à des niveaux différents quatre lobes tuberculiformes, granuleux : le premier, réduit ; le 2^e, plus étendu et plus dorsal ; le 3^e, non plus marginal mais tout à fait dorsal, saillant et pointu ; le 4^e, sous forme d'une grosse saillie tuberculiforme pointant latéralement et suivi par une crête granuleuse qui se prolonge sur la région branchiale.

La disposition générale des antennules, des antennes, des orbites (complètement closes), ainsi que celle du cadre buccal et des mxp3 chez *Trichia imajimai* est sensiblement comme chez *T. australis* (fig. 24 B). A noter le bord infraorbitaire orné de dents tuberculiformes, l'article basal antennaire saillant et garni de gros granules.

Le plastron sternal (fig. 25 D) offre les mêmes caractéristiques fondamentales qu'*australis*, à savoir : écusson antérieur très large pénétrant profondément entre les mxp3 ; épisternites délimités par un sillon ; sur le sternite 4, un sillon longitudinal en avant du telson et surmonté par des tubercules ; ligne médiane présente sur la plus grande partie du sternite 7 (avec un hiatus longitudinal) et au niveau du sternite 8. Les crochets de l'appareil « bouton-pression » sont situés tout près de la suture séparant les sternites 5-6. Des nodosités sont présentes sur le plastron sternal de *T. imajimai* : deux principales, une de chaque côté, sur le sternite 4 (alors que, chez *dromiaeformis*, il y en a, en plus, au milieu du sternite 4 et aussi sur les côtés du sternite 5).

Au sujet des pléopodes sexuels de *Trichia imajimai*, nous pensons que TAKEDA et MIYAKE (*loc. cit.*, fig. 2a, b) en donnent une figure inexacte : avec leur apex tronqué et leurs soies plumeuses ni courtes ni longues, ces appendices ont du reste une allure curieuse. Nous supposons que, lors du brossage de l'holotype pour le dégager de son tomentum, les auteurs japonais ont abîmé la partie terminale du pléopode et cassé l'extrémité des soies, d'où cette image incomplète. Chez *Trichia imajimai*, comme chez *T. sakaii* (fig. 27 A), *T. horiui* (fig. 27 B) et comme dans l'ensemble des Trichiinae, le pl1 ♂, allongé, n'est pas recouvert dans sa partie apicale par l'abdomen. L'apex, qui est logé dans une rainure pilifère creusée dans la cavité abdominale (fig. 27 D), dépasse de l'abdomen et les soies plumeuses sont mêlées aux poils environnants. Cette partie distale, non protégée, du pléopode risque donc d'être coupée ou détériorée, notamment lors du brossage.

Auparavant, TAKEDA et MIYAKE (1968b, p. 556, fig. 2) avaient déjà publié une figure erronée du pl1 ♂ de *Calvactaea tumida* Ward. Chez cette espèce, l'extrémité du pléopode n'est pas bizarrement tronquée ni glabre, comme on le voit sur la figure des auteurs japonais mais est, au contraire, un peu effilée et garnie de longues soies : la partie distale a manifestement été mutilée et dessinée telle quelle.

Nous ne pouvons pas publier ici de figure des pléopodes sexuels de *Trichia imajimai* car, chez le spécimen mâle que nous avons sous les yeux, les deux appendices sexuels sont incomplets, l'extrémité ayant été endommagée.

Chez *Trichia imajimai*, les chélicèdes (pl. 3, fig. 5, 6) sont courts, trapus, granuleux ; de grosses nodosités tuberculiformes, tapissées de granules coalescents, garnissent le carpe et le bord supérieur de la main ; les doigts sont cultriformes.

RELATIONS SYSTÉMATIQUES.

TAKEDA et MIYAKE (*loc. cit.*) méconnaissent l'existence de *Trichia australis* Baker, aussi n'ont-ils pas l'idée de comparer leur espèce nouvelle, *imajimai*, à l'espèce sud-australienne, bien antérieure,

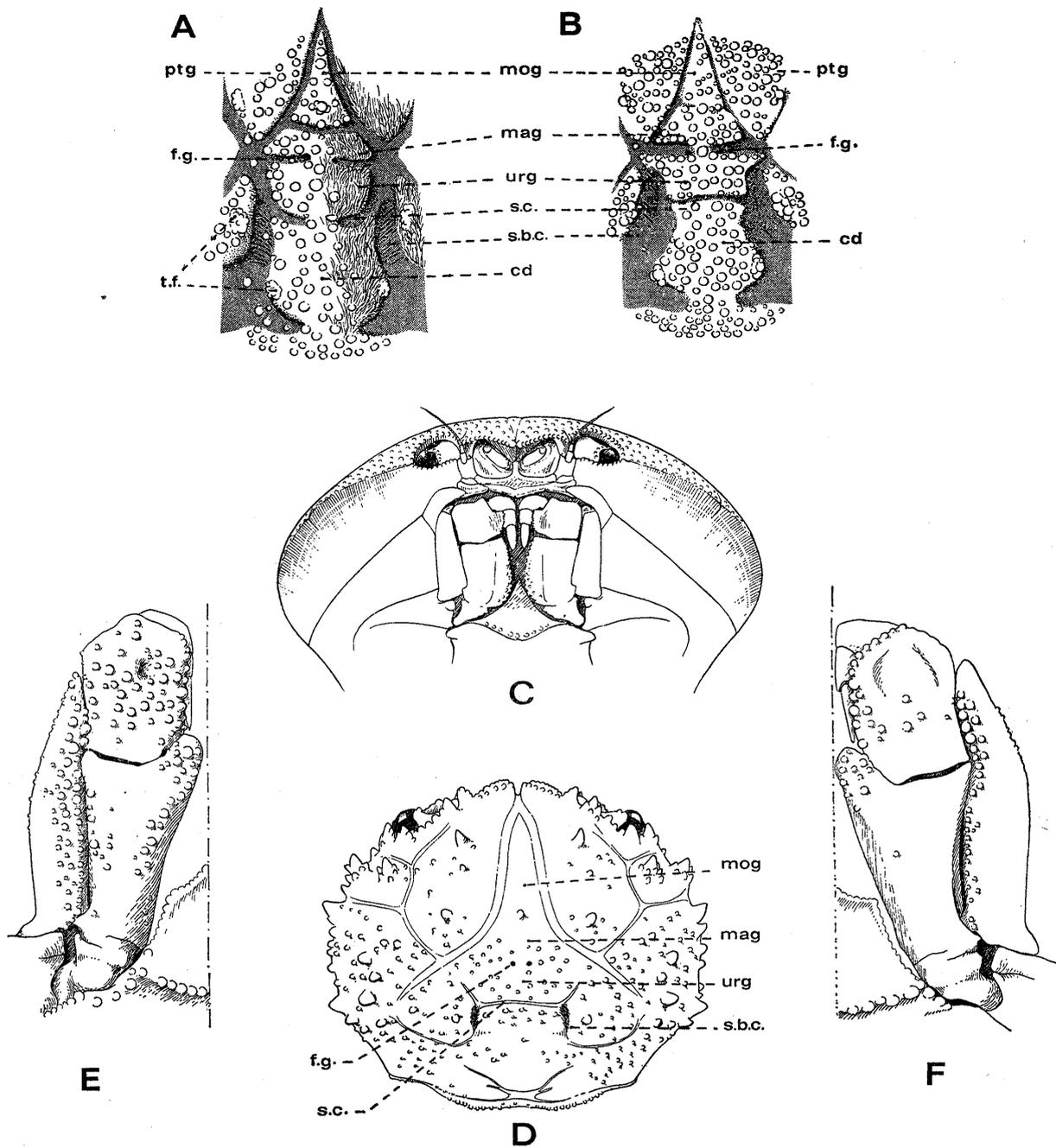


FIG. 26 A-B. — Détail de la face dorsale (régions gastriques et région cardiaque) chez deux espèces de *Trichia*.
 A, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, T. SAKAI det. *Zalasius imajimai* (Coll. T. SAKAI) (× 2,3) : pilosité figurée sur la partie droite ; sillons représentés en grisé ; B, *Trichia australis* Baker, holotype ♂ 18,7 × 20 mm, South Australia, Port Willunga (SAMA-C1191) (× 6) : pilosité non représentée.

FIG. 26 C. — *Calvactaea tumida* Ward, holotype d'*Atergatopsis* (?) *globosa* Balss, ♀ ovigère 19 × 25 mm, South-Western Australia (ZMH).

FIG. 26 D. — *Banareia* cf. *villosa* ? Rathbun, ♂ 7 × 8 mm, New South Wales, Sydney, 26/6/1973 (AM-P19974 pt.) (× 7,2) : représentation semi-schématique de la face dorsale, des principaux sillons et tubercules ; pilosité non représentée.

FIG. 26 E-F. — Mxp3 chez deux échantillons de *Trichia horiui* (Miyake). (Pilosité non représentée).
 E, ♂ 31 × 41,5 mm, Western Australia, BALSS det. *Zalasius australis* (ZMH) (× 4) ; F, ♂ 22,3 × 30 mm, Indonésie, Misool Group, Kafal, « Snellius » Exp., BUITENDIJK det. *Zalasius dromiaeformis* (RMNH) (× 6).

cd, aire cardiaque ; f.g., fossettes gastriques ; mag, aire métagastrique ; mog, aire mésogastrique ; ptg, aire protogastrique ; urg, aire urogastrique ; s.b.c., sillon branchiocardiaque ; s.c., sillon cervical ; t.f., tubercule en forme de framboise.

presque oubliée. *Trichia imajimai* ressemble à *australis* (pl. 3, fig. 9-11) de façon si frappante qu'à première vue on est tenté de les confondre. Les deux espèces ont en commun les proportions du corps, la sculpture de la carapace, la forme du front, le cadre buccal et les mxp3, la morphologie du plastron sternal.

Un examen attentif permet néanmoins de relever des différences. Elles concernent en premier lieu l'ornementation qui consiste en de grosses granulations perliformes : chez *imajimai*, celles-ci deviennent localement coalescentes et forment des nodosités tuberculiformes, un peu en forme de framboises ; chez *australis*, il y a exactement aux mêmes endroits (sur la face dorsale et les chélicèdes) des saillies analogues mais elles sont composées de granules non coalescents. De même, à la face ventrale, chez *imajimai* le plastron sternal, qui apparaît comme un peu plus sculpté, porte deux nodosités proéminentes sur le sternite 4 (ce qui rappelle un peu *dromiaeformis*) ; ces nodosités sont beaucoup plus réduites chez *australis*. La granulation de la pince est plus serrée chez *australis* que chez *imajimai*.

Certains détails de l'aréolation distinguent également les deux espèces, ou tout au moins les deux seuls spécimens que nous possédons. Chez *imajimai* (fig. 26 A), l'aire mésogastrique est complètement séparée de l'aire métogastrique, alors que chez *australis* (fig. 26 B) le sillon qui les sépare est incomplet, interrompu aux fossettes gastriques. Par contre, chez *imajimai*, aire urogastrique et aire cardiaque sont à peine délimitées l'une de l'autre, alors que chez *australis* il y a un sillon bien net entre ces deux régions.

Le bord antéro-latéral n'est pas identique. Tuberculé dans les deux espèces, il offre chez *imajimai* un petit lobe supplémentaire en avant (en plus des granules sous-hépatiques). Chez *imajimai*, le bord orbitaire (infra et supra) porte des dents tuberculiformes avec granulations coalescentes ; chez *australis*, ces dents sont moins saillantes et les granules demeurent détachés les uns des autres.

Il faudra examiner un important matériel des deux formes pour décider si les différences énumérées ci-dessus sont constantes et, dans l'affirmative, si elles sont d'ordre spécifique ou seulement subs spécifique. Dans l'état actuel, *imajimai* apparaît comme le représentant septentrional d'*australis*.

Les mêmes caractères (en plus des traits énumérés ci-dessus) qui distinguent *Trichia australis* de *T. dromiaeformis* de Haan, permettent de séparer *T. imajimai* de *T. dromiaeformis*. Cf. sous *Trichia australis* Baker.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIE.

Trichia imajimai vit dans la mer de Chine orientale : près des îles Tsushima, la localisation indiquée pour l'holotype (TAKEDA et MIYAKE, 1969b, p. 476) est de 115 m de profondeur, dans du sable grossier et coquillier ; le paratype a été capturé à 196 m. Dans le présent travail, nous signalons *imajimai* sur le versant pacifique du Japon, dans la baie de Sagami au sud de Tokyo.

**Trichia indica* (Sankarankutty, 1966)

(Pl. 3, fig. 8)

Zalasius indica Sankarankutty, 1966, p. 351, pl. 1, fig. 4 : Palk Bay ; Serène, 1968, p. 62 (liste) ; Serène et Lohavanijaya, 1973, p. 78 (clef).

REMARQUES.

L'espèce *Trichia indica* a été décrite par SANKARANKUTTY (1966, p. 351, pl. 1, fig. 4) pour une femelle de 33 × 37 mm, récoltée dans la baie de Palk au nord-ouest de Ceylan.

Il est dommage que SANKARANKUTTY, qui propose pour comparaison d'excellentes photographies de *T. dromiaeformis* de Haan (*ibid.*, pl. 1, fig. 1, 2) et de *T. horiii* (Miyake) (*ibid.*, pl. 1, fig. 3), ne fournisse pas une aussi bonne illustration de son espèce nouvelle. La photographie de l'holotype d'*indica* ne donne pas une image suffisante de cette *Trichia* indienne.

Comme les autres *Trichia*, *T. indica* est revêtue d'un épais manteau de soies. Le plastron sternal porte des tubercules, comme c'est le cas chez certaines *Trichia*. Les doigts des chélicères sont cultriformes, caractère rencontré chez tous les Trichiinae.

Un trait commun à tous les Trichiinae et qui se retrouve certainement chez *T. indica*, c'est la disposition particulière des premiers pléopodes sexuels mâles, dont l'apex, logé dans une rainure, n'est pas complètement recouvert par le dernier segment abdominal. SANKARANKUTTY (*ibid.*, p. 352) n'indique rien de tel mais fait allusion à un sillon profond sur le sternite 4 « between inner tubercles of either side through which project out the long pleopods ».

Selon SANKARANKUTTY, *indica* diffère des autres *Zalasius* « by the conspicuous absence of the coarse granulation on the carapace ». L'ornementation d'*indica* consiste en « few miliary granules » et ne ressemble donc pas à celle de *T. dromiaeformis* (pl. 4, fig. 3-4) qui se compose de gros granules, certains étant tuberculiformes, ni à celle de *T. sakaii* (Balss) (fig. 23 A ; pl. 3, fig. 1, 7) qui se caractérise par des élévations coniques. L'ornementation de *T. horiui* (pl. 4, fig. 5, 7-9) est peut-être celle qui se rapproche le plus de celle de *T. indica*, puisqu'elle consiste en granulations régulières ; elle serait seulement plus développée.

La carapace de *T. indica*, de contour subcirculaire, ne peut être confondue avec celle de *T. horiui* qui est très large. Le bord antéro-latéral, suivi postérieurement d'une crête qui se prolonge sur la région branchiale de la carapace est, semble-t-il, non incisé, comme chez *T. horiui*, et garni de tubercules.

Chez *Trichia indica*, le premier segment abdominal ne porte pas les deux lobes saillants que l'on rencontre chez *T. dromiaeformis*.

Trichia indica se distingue dès le premier coup d'œil de *T. australis* Baker et de *T. imajimai* (Takeda et Miyake) qui possèdent une carapace sculptée par de profonds sillons et des régions très en relief, surmontées de nodosités tuberculiformes.

En bref, *T. indica* diffère de toutes les *Trichia* connues et notamment de *T. horiui*, qui serait l'espèce la plus proche, par l'étroitesse de sa carapace et par l'absence d'ornementation.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Trichia indica, décrite de Ceylan, représente l'unique découverte du genre *Trichia* en Inde et dans cette partie de l'océan Indien, toutes les autres espèces connues étant plus orientales.

*Trichia sakaii*¹ (Balss, 1938)

(Fig. 23 A, 24 D, 25 B, 27 A, 28 C, D, 29 C-E ; pl. 3, fig. 1-3, 7)

*Zalasius sakaii*¹ [sic] Balss, 1938b, p. 48, fig. 1 a, b, pl. 2, fig. 1, 2 : Singapour.

Zalasius sakaii, Serène, 1968, p. 62 (liste) ; Serène et Lohavaniyaya, 1973, p. 78, pl. 20, A-B et 21, A-B : mer de Chine méridionale.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

1 ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, Rte 2 521, dans les chaluts de pêcheurs, fonds 20-30 m, sable vaseux et débris coquilliers, 12-8-1970, SERÈNE det. *Zalasius sakaii* (ION 46676).

1 ♂ 25 × 27,5 mm, Indonésie, Pantai Utar, récolte au chalut, 22 m, 6-6-1965, SERÈNE det. *Zalasius sakaii* 5-12-1971 (MP).

1 ♀ 14 × 16 mm, South China Sea, 09°03'N, 106° 26'E, 22 miles from Poulo Condore, Exp. « Naga », Naga S8, st.60-711, dredge, sand, 14-15 fath., September 8, 1960, SERÈNE et al. det. *Zalasius sakaii* (cf. 1973, p. 78).

1. L'espèce étant dédiée au Dr T. SAKAI, son nom doit être orthographié *sakaii*.

REMARQUES.

Trichia sakaii (Balss) est une espèce tout à fait singulière, remarquable par beaucoup de traits de sa morphologie, ce qui explique les prises de position très diverses des carcinologistes quant à sa situation taxonomique et, en conséquence, quant à celle des Crabes rattachés au genre *Trichia* = *Zalasius* (cf. historique).

L'espèce a été décrite d'après une femelle mesurant 28,5 × 30 mm, de la collection du Museum national de Singapour ; toutefois, le type ne se trouve pas dans cette institution (SERÈNE et al., 1973, p. 79). Ce spécimen est donc bien plus grand que la femelle de la mer de Chine orientale (Exp. « Naga ») mentionnée ici mais, par contre, offre une taille comparable à celle du mâle de la baie de Nhatrang cité dans le matériel examiné.

DESCRIPTION.

Les principaux traits de *Trichia sakaii* sont énumérés ci-après.

Épaisse et longue pilosité couvrant tout le corps, sauf l'extrémité des doigts des pinces et l'ongle corné du dactyle des pattes ambulatoires ; extrémité polie des tubercules de la face dorsale et des pinces émergeant çà et là du tomentum.

Carapace (pl. 3, fig. 1, 7) à peine moins longue que large, de forme subcirculaire, fortement bombée et profondément sculptée.

Lobulation de la face dorsale très particulière, caractéristique en raison de la présence de sillons élémentaires typiques, de tubercules associés à chaque aréole principale, et de ponctuations apparentes qui sont la marque d'insertions musculaires.

Ornementation (fig. 23 A) consistant en élévations tuberculées, c'est-à-dire en un seul tubercule ou en plusieurs tubercules (souvent, un principal) surmontant la partie saillante des divers lobules. Tubercules plus ou moins hauts, à extrémité porcellanée, toujours arrondie et dénuée de soies. Nombre et disposition des tubercules variables (cf. *infra*, variations).

Région 3M (aire mésogastrique + aires métagastriques) formant un massif indivis, un peu étiré antérieurement, marquée postérieurement par deux (petit spécimen ♀, Exp. « Naga ») ou trois (autres spécimens) tubercules impairs placés l'un au-dessous de l'autre et entourés ou non de granulations arrondies ; en avant, un tubercule impair. Entre la région 3M et la région urogastrique (4M), les deux fossettes gastriques très apparentes. Région urogastrique vaste, également tuberculée (principalement, deux tubercules impairs, dans l'alignement des précédents). En arrière du sillon cervical une bande étroite surmontée (petit spécimen ♀, Exp. « Naga ») ou non d'un tubercule central. Aire cardiaque consistant en deux saillies paires, chacune garnie d'un tubercule élevé. Aire intestinale se soulevant en un gros tubercule unique, médian. Entre ces diverses aires, des sillons à peine marqués, sauf le sillon cervical qui sépare la région urogastrique de la région cardiaque. Région protogastrique indivise, surmontée de 1-2 tubercules principaux et de quelques tubercules plus petits. Sur les côtés, aire hépatique subdivisée en trois aréoles, chacune surmontée d'un tubercule principal. Au-dessous, région branchiale antérieure divisée en deux aires par un sillon oblique très accusé : l'antérieure (épibranchiale) portant une saillie tuberculiforme centrale entourée de plusieurs autres tubercules ; la postérieure (mésobranchiale) très proéminente, tuberculiforme (un seul tubercule principal, ou un tubercule principal avec un tubercule plus petit en avant). Aire branchiale postérieure, ou métabranchiale, déprimée, garnie de grosses granulations arrondies.

Jalonnant les sillons et situées à des emplacements caractéristiques, des ponctuations très visibles (cf. fig. 23 A).

Front quadridenté, étroit et saillant, les deux pointes médianes s'avancant comme un rostre.

Bord supraorbitaire fendu par deux profondes encoches, l'interne étant la plus longue.

Armature du bord latéral consistant en tubercules analogues à ceux de la face dorsale. Bord antéro-latéral ne rejoignant pas l'angle exorbitaire ; tout d'abord, une zone inerte, puis des tubercules pointus (en nombre variable suivant les spécimens), de taille croissante jusqu'à une forte dent spiniforme pointant latéralement, elle-même tuberculée (dent épibranchiale). Le bord postéro-latéral, qui fait suite à cette dent, portant des tubercules développés et se prolongeant dorsalement sur la région branchiale.

Antennules pliées presque longitudinalement dans les fossettes.

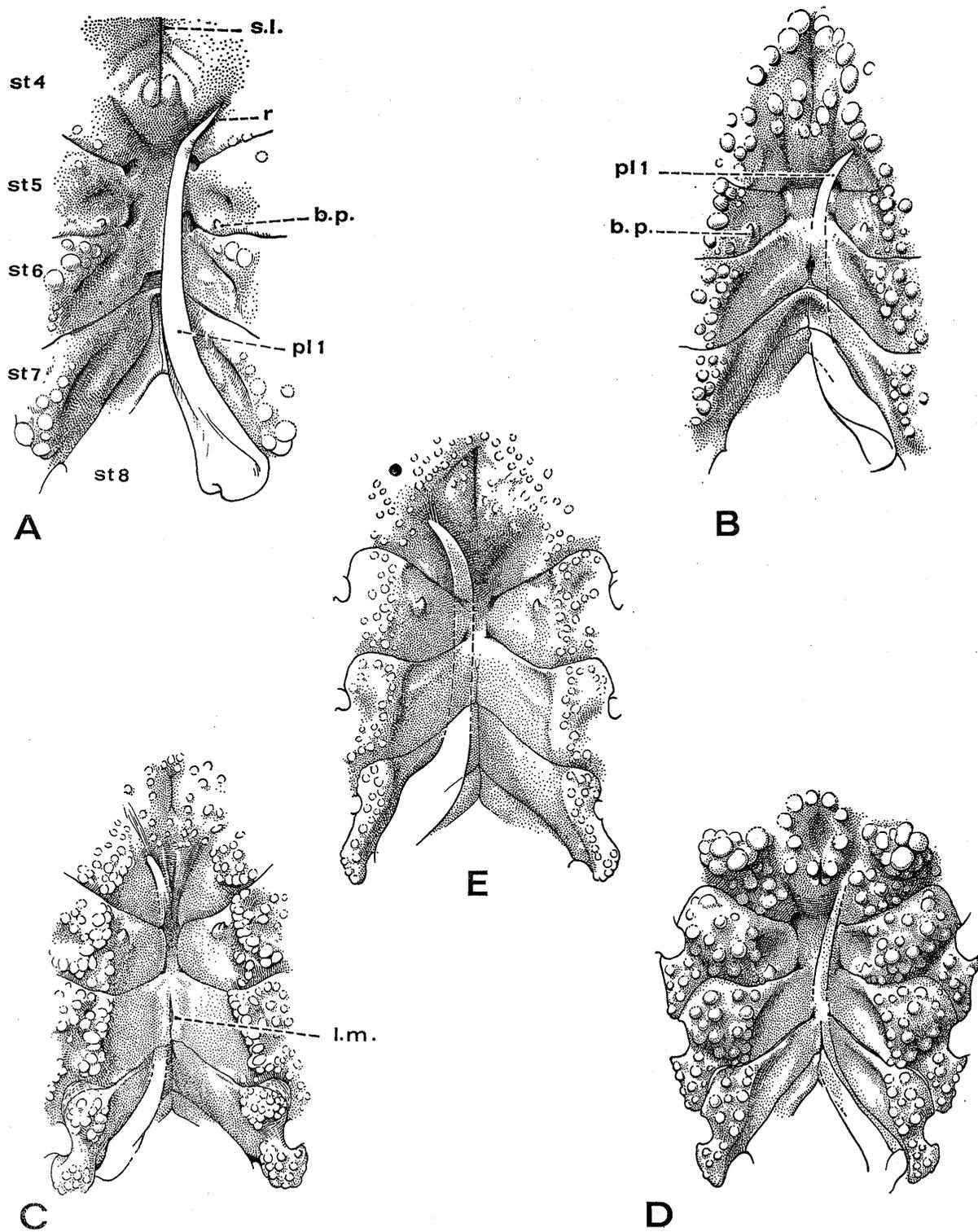


FIG. 27 A-E. — Cavité abdominale (abdomen enlevé) chez le mâle, sutures sternales et premier pléopode sexuel *in situ*, dont l'apex, logé dans une rainure, déborde du telson. (La pilosité n'a pas été représentée).

A, *Trichia sakaii* (Balss), ♂ 29 × 32 mm, Nhatrang Bay, SERÈNE det. (MP) (× 5,6) (soies terminales du pl1 non figurées); B, *Trichia horii* (Miyake), ♂ 31 × 41,5 mm, Western Australia, Hamburg S.W. Australia Exp., BALSS det. *Zalasia dromiaeformis* de Haan (ZMH) (× 3,6); C, *Banareia australis* (Ward), paratype ♂ 25 × 35 mm, Queensland, Lindeman Island (BM 1940.2.23.2) (× 4); D, *Trichia imajimai* (Takeda et Miyake), ♂ 24,3 × 27,3 mm, Japon, Sagami Bay, SAKAI det. (Coll. T. SAKAI) (× 4,8); E, *Calvactaea tumida* Ward, paratype ♂ 11 × 13,6 mm, New South Wales, Port Jackson (AM-P10632) (× 10,5).

b.p., crochet de l'appareil « bouton-pression » sur le sternite 5; l.m., ligne médiane; pl1, premier pléopode sexuel; r, rainure où se loge l'apex du pl1; s.l., sillon longitudinal médian du sternite 4; st4-st8, sternites 4 à 8.