

On the classification and phylogeny of the Thalassinidea: definition of the superfamily Axioidea, of the subfamily Thomassiniinae and two new genera (Crustacea Decapoda).

Michele de Saint-Laurent.

C. R. Acad. Sci. Paris 288: 1395-7 (1979).

In a first note published in 1973 on the systematics and phylogeny of Crustacea Decapoda Thalassinidea (1), we separate definitively the Upogebiidae from the Callianassidae, and proposed a relationship between the latter and the Axiidae, still very poorly known.

Research since then has revealed numerous new forms confirming the point of view expressed already. We propose in this new note to reunite the Axiidae and the Callianassidae in a larger group, the Axioidea which we diagnose. It includes:

1. Axiidae, in the course of revision, of which the numerous species are without doubt divided into several subfamilies.
2. Callianideidae, which includes besides Callianidea and Meticonaxius (included provisionally in 1973 in a subfamily of Callianassidae) several entirely new forms. The Callianideidae will be the object of a later study.
3. Callanassidae, for which we present today a diagnosis modified from that of 1973. It comprises more than 8 genera besides the 2 new genera Paracalliax and Thomassinia; we establish for the latter the Thomassiniinae.

Axioidea Huxley, 1879

Decapoda Reptantia with the epistome partially exposed (2). No thelycum in the female. Pereopods 1-5 with basis and ischium fused; P1 and P2 cheliform, P3 simple, P4 simple or subcheliform, P5 subcheliform or cheliform. Pleopods usually with appendix interna. Branchial formula variable. Maxilliped 1 always with a large foliaceous epipod.

Axiidae Huxley, 1879

Carapace more or less cylindrical, without linea thalassinica. Cervical groove marked. Rostrum well developed, extending as carinae on the gastric region. Often a suture on the exopod of the uropod, and almost always with epipods on the pereopods.

Callianideidae Kossmann, 1880

Carapace compressed laterally, without a linea thalassinica. Rostrum variable, cervical groove indistinct. No suture on the uropodal exopod. Typically with epipods on the pereopods.

Callianassidae Dana, 1852

Carapace more or less cylindrical, with ~~4~~ ^{lateral lines} membraneous (linea thalassinica) Cervical groove distinct. No suture on the uropodal exopod.

Subfamily Callianassinae Dana, 1852

No epipods on the pereopods. Posterior lobe of the maxilla² exopod (scaphognathite) regularly fringed with short setae, no long distal seta. This subfamily includes 8 genera known in 1973: Callianassa, Callichrus, Ctenocheles, Gourettia, Calliax, Callianopsis, Anacalliax, Calliapagurops, and

Paracalliax n.g. Carapace without marked oval, carinate rostrum, no cardiac protuberance. Pleonites 1 & 2 short, the first angled at the lateral corner. Pleopod 2 mostly foliaceous, like pleopods 2-5 (sic). Exopod of uropod not lobed.

?3

see de Saint Laurent & Le Coeff (79)

Type species: Paracalliax bollorei n. sp. Rostrum triangular; cervical groove feeble, situated near the anterior half of the carapace. Telson subquadrangular. Pereopods 1 dimorphic, lengths unequal, with a large triangular zone of short setae (a sensory organ?) on the mesial face of the carpus. Pereopod 3 propod without a ventral lobe.

Holotype: Female, 75 mm TL, region of the Arguin Bank (Mauritania) 20-100 m depth.

Subfamily Thomassininae n. subfamily

Epipods on pereopods 1-4. Posterior lobe of scaphognathite with a long distal seta.

Thomassinia n.g. Carapace without a marked oval; feeble cervical groove. Chelipeds different, lengths subequal. Pleopod 1 absent in male, pleopods 2-5 alike in both sexes. Maxilliped 3 with vestigial or no exopod, its dactyl semicircular. Exopod of uropod not lobed.

Thomassinia gebioides n. sp. Rostrum triangular, not carinate. Cervical groove very slightly marked. Ischium and merus of maxilliped 3 moderately dilated, without a crista dentata, the mesial edge furnished with a thick fringe of plumose setae. Pereopods 1 massive.

Holotype: Male, 8 mm TL, Tulear (Madagascar).

The genus includes, besides the type species of which we have numerous specimens from Madagascar, a closely related species from Tahiti. Callianasea minima Rathbun, 1906, and two other new species, belong to Thomassiniinae, but their small size and defective state of the few specimens known do not enable us to decide now whether these are classed in Thomassinia.

DISCUSSION.- The Axioidae resemble all those reptant decapods in which the first two pairs of pereopods are cheliform, and in which the third are not. The Axiidae, Callianideidae and Callianassidae share a surplus of characters, some in adult morphology, some in larval morphology. Their relationship with the other families (Thalassinidae, Upogebiidae, Laomediidae, Thalassinidae, themselves distinct, one from the other) is not clear. The last three families are distinguished from the Axioidae by the conformity of the anterior region of the cephalothorax, structure of the limbs, especially pereopods 2 which are never cheliform, and by larval morphology.

Characters of the Axiidae

(calcified integument,
carapace without a membraneous linea *thalassinica*,
developed rostrum,
cylindrical eyestalks,
abdomen with normal "macruran" form,
posterior lobe of the scaphognathite with a long distal seta,
pereopods 3-4 not fossorial,
branchial formula comprising epipods on pereopods and sometimes pleurobranchs)
in contrast to those of typical Callianassidae
(integument more or less decalcified,
presence of the linea thalassinica on the carapace,
reduced rostrum,
dorso-ventrally flattened eyestalks,
soft abdomen, with pleonites 1 and 2 greatly elongate,

scaphognathonite regularly fringed with short setae,
pereopods 3 and 4 enlarged and fossorial,
branchial formula comprising neither pleurobranchs nor epipods on the pereopods)
permit their easy non-ambiguous separation.

Callianidea and Meticonaxius share common traits with the Axiidae and Callianassidae which permitted us in 1973 to suggest a relationship between the two families. Meanwhile, the peculiar characters of the 2 genera lead us to reunite them in a third distinct family, Callianideidae. Discovery of Thomassinia and Paracalliax establish a new direct line between the Axiidae and the Callianassidae. In the long distal seta on the scaphognathite, and the epipods on the pereopods, typical characters of the Axiidae, Thomassinia approaches in effect members of this family: In Paracalliax, axiid characters are evident in the short, well calcified, first pleonite, with angular pleura, and in non fossorial pereopods 3 and 4. The two genera, in contrast, possess a linea thalassinica as in Callianassidae.

We have chosen, arbitrarily for the moment, this last character as a criterion to distinguish the two families. Its phyletic value is not always certain since it could be an adaptation for a fossorial way of life, liable to appear independently in different lines.

If the Axioidea can be considered today as a largely homogeneous natural group, the monophyly of the Callianassidae ought to be questioned. We hypothesized in 1973 that there exists a more evolved or more specialized branch, the Axioidea (a taxon not then established). More detailed study of the family and discovery of intermediate forms lead us now to think that its various genera, all, apparently at least, particularly adapted to burrowing, ought to originate from a distinct axiid form. Current research, and study of larval forms, very abundant in plankton samples, contribute without doubt to a better understanding the phyletic relationships in the group.

ZOOLOGIE. — *Sur la classification et la phylogénie des Thalassinides : définitions de la superfamille des Axiodea, de la sous-famille des Thomassiniinae et de deux genres nouveaux (Crustacea Decapoda). Note (*) de Michèle de Saint-Laurent, présentée par Théodore Monod.*



Diagnose de deux genres et espèces nouveaux de la famille des Callianassidae, *Paracalliax bollorei* et *Thomassinia gebiodes* et établissement pour l'un d'eux de la sous-famille des Thomassiniinae. Redéfinitions des Axiidae, des Callianideidae (rétablis au rang de famille) et des Callianassidae, et proposition, pour ces trois familles, de la superfamille des Axiodea.

Diagnosis of Paracalliax bollorei and Thomassinia gebiodes new genera and species of the family Callianassidae; creation, for one of them, of the subfamily Thomassiniinae; redefinitions of Axiidae, Callianideidae (ranked to the family level) and Callianassidae and proposal for the grouping of these families in the superfamily Axiodea.

Dans une première Note publiée en 1973 sur la systématique et la phylogénie des Crustacés Décapodes Thalassinides [1], nous séparions définitivement la famille des Upogebiidae de celle des Callianassidae, et laissons supposer une parenté entre cette dernière famille et celle, encore très mal connue, des Axiidae.

Les recherches effectuées depuis cette date et la découverte de nombreuses formes nouvelles confirment le point de vue exprimé alors; nous proposons dans cette nouvelle Note de réunir Axiidae et Callianassidae dans un groupement plus vaste, la superfamille des Axiodea, dont nous donnons une diagnose. S'y rattachent :

1° la famille des Axiidae, en cours de révision, dont les nombreuses espèces seront sans doute réparties dans plusieurs sous-familles;

2° la famille des Callianideidae, qui inclut en dehors des deux genres *Callianidea* et *Meticonaxius*, rattachés provisoirement en 1973 à une sous-famille des Callianassidae, plusieurs formes entièrement nouvelles; les Callianideidae feront l'objet d'une étude ultérieure;

3° la famille des Callianassidae, que nous présentons aujourd'hui avec une diagnose modifiée par rapport à celle de 1973; elle comprend en plus des huit genres définis alors les deux genres nouveaux *Paracalliax* et *Thomassinia* : nous établissons pour ce dernier la sous-famille nouvelle des Thomassiniinae.

Superfamille des **Axiodea** Huxley, 1879.

Décapodes Reptantia à épistome partiellement découvert [2]; pas de thelycum chez la femelle. Périopodes 1 à 5 avec basis et ischion fusionnés, les P1 et P2 chéeliformes, P3 simple, P4 simple ou subchéliforme, P5 subchéliforme ou chéliforme; pléopodes le plus souvent avec *appendix interna*. Formule branchiale variable; Pmx1 toujours avec un large épipodite foliacé.

Famille : **Axiidae** Huxley, 1879

Carapace plus ou moins cylindrique, sans ligne thalassinienne; sillon cervical marqué, rostre bien développé, se prolongeant par des carènes sur la région gastrique. Souvent une suture sur l'exopodite des uropodes, et presque toujours des épipodites sur les périopodes.

Famille : **Callianideidae** Kossmann, 1880

Carapace comprimée latéralement, sans ligne thalassinienne; rostre variable, sillon cervical indistinct. Pas de suture sur l'exopodite des uropodes. Typiquement des épipodites sur les périopodes.

Famille : **Callianassidae** Dana, 1852

Carapace plus ou moins cylindrique, pourvue de lignes latérales membraneuses (*linea thalassinica*); sillon cervical distinct. Pas de suture sur l'exopodite des uropodes.

Sous-famille : **Callianassinae** Dana, 1852

Pas d'épipodites sur les périopodes; lobe postérieur de l'exopodite de la maxille (scaphognathite) régulièrement frangé de soies courtes, sans longue soie distale.

Cette sous-famille inclut en plus des huit genres reconnus en 1973, à savoir : *Callianassa*, *Callichirus*, *Ctenocheles*, *Gourretia*, *Calliax*, *Callianopsis*, *Anacalliax* et *Calliapagurops*, le nouveau genre suivant :

Paracalliax gen. nov. Carapace sans ovale délimité; rostre caréné; pas de protubérance cardiaque. Segments abdominaux 1 et 2 courts, le premier à terminaison latérale anguleuse. P12 largement foliacé, semblable aux P12-P15. Exopodite des uropodes non lobé.

Espèce-type : **Paracalliax bollorei** sp. nov.

Rostre triangulaire; sillon cervical faible situé vers le tiers antérieur de la carapace; telson subquadrangulaire. P1 dimorphiques, de longueur subégale, avec sur la face mésiale du carpe une large zone triangulaire tapissée de soies courtes (organe sensoriel?). Propode des P3 sans dilatation ventrale.

Holotype : ♀ 75 mm de longueur totale; parages du banc d'Arguin (Mauritanie), entre 20 et 100 m de profondeur.

Sous-famille : **Thomassiniinae** subfam. nov.

Des épipodites sur les péréiopodes 1 à 4; lobe postérieur du scaphognathite avec une longue soie distale.

Thomassinia gen. nov. Carapace sans zone ovale délimitée; sillon cervical faible. Chélipèdes dissemblables, de longueur subégale. P11 absent chez le mâle, P12 à P15 semblables dans les deux sexes. Pmx3 à exopodite vestigial ou absent, son dactyle à contour semi-circulaire. Exopodite des uropodes non lobé.

Espèce-type : **Thomassinia gebioides** sp. nov.

Rostre triangulaire, non caréné; sillon cervical très peu marqué. Ischion et mérus de Pmx3 modérément dilatés, sans *crista dentata*, le bord mésial garni d'une épaisse frange de soies plumeuses. P1 massifs.

Holotype : ♂ 8 mm de longueur totale, Tuléar (Madagascar).

Le genre inclut, en dehors de l'espèce-type dont nous possédons de nombreux spécimens malgaches, une espèce très voisine, de Tahiti. *Callianassa minima* Rathbun, 1906, et deux autres espèces, nouvelles, appartiennent aux Thomassiniinae, mais la faible taille et l'état défectueux des rares spécimens connus ne permettent pas de préciser maintenant si elles peuvent être classées dans le genre *Thomassinia*.

DISCUSSION. — La superfamille des Axiioidea rassemble tous les Décapodes Reptantia dont les deux premières paires de péréiopodes sont chéeliformes, alors que la troisième ne l'est pas. Axiidae, Callianideidae et Callianassidae partagent au surplus de nombreux caractères, tant dans la morphologie des adultes que dans celle de leurs stades larvaires. Leur parenté avec les autres familles de Thalassinides, Upogebiidae, Laomediidae et Thalassinidae, n'apparaît pas clairement; elles-mêmes bien distinctes les unes des autres, ces trois dernières familles se distinguent des Axiioidea par la conformation de la région antérieure du céphalothorax, la structure des appendices, en particulier des P2 qui ne sont jamais chéeliformes, et par la morphologie larvaire.

Les différences opposant les Axiidae (téguments calcifiés, carapace dépourvue de lignes membraneuses, rostre important, pédoncules oculaires cylindriques, abdomen d'aspect « macrourien » normal, lobe postérieur du scaphognathite avec une longue soie distale, P3 et P4 non modifiés en appendices fouisseurs, formule branchiale comportant des épipodites sur les péréiopodes et parfois des pleurobranchies) aux Callianassidae typiques (téguments plus ou moins décalcifiés, présence de lignes « thalassiniennes » sur la carapace, rostre réduit, pédoncules oculaires comprimés dorso-ventralement, abdomen mou, aux segments 1 et 2 très allongés, scaphognathite régulièrement frangé de soies courtes, P3 et P4 élargis en palettes fouisseuses, formule branchiale ne comportant ni pleurobranchies, ni épipodites sur les péréiopodes) permettent apparemment de les séparer sans ambiguïté.

Les genres *Callianidea* et *Meticonaxius* offrent à la fois avec les Axiidae et avec les Callianassidae des traits communs qui nous permettaient dès 1973 de suggérer la parenté des deux familles. Cependant les caractères propres de ces deux genres nous ont conduite à les réunir dans une troisième famille distincte, celle des Callianideidae. La découverte des genres *Thomassinia* et *Paracalliax* établit un nouveau lien direct entre les Axiidae et les Callianassidae. Par la longue soie distale du scaphognathite et par les épipodites des péréiopodes, caractères habituels des Axiidae, *Thomassinia* se rapproche en effet des membres de cette famille; chez *Paracalliax*, les caractères axiens s'observent au niveau du premier segment abdominal, court, bien calcifié et aux pleurons anguleux, et de la conformation des P3 et P4, à propodes non modifiés en palettes fouisseuses [3]. Les deux genres possèdent par contre la ligne latérale membraneuse (*linea thalassinica*) présente chez les Callianassidae.

Nous avons choisi, arbitrairement pour l'instant, ce dernier caractère comme critère de distinction entre les deux familles; sa valeur phylétique n'est toutefois pas certaine car il peut s'agir d'une adaptation à des mœurs fouisseuses, susceptible d'apparaître indépendamment dans des lignées différentes.

Si l'on peut aujourd'hui considérer l'ensemble des Axioidea comme un groupe naturel d'une grande homogénéité, le monophylétisme des Callianassidae doit être remis en question; nous avons émis l'hypothèse en 1973 qu'il s'agissait d'un rameau plus évolué ou plus spécialisé des Axioidea (taxon alors non établi); l'étude plus détaillée de la famille et la découverte de formes aux caractères intermédiaires nous amènent maintenant à penser que les divers genres qui la composent, tous, apparemment au moins, particulièrement adaptés à la vie dans des terriers, peuvent avoir pour origine des formes axiidiennes distinctes. Les recherches en cours, et l'étude des stades larvaires, très abondants dans les récoltes planctoniques, contribueront sans nul doute à une meilleure compréhension des rapports phylétiques dans l'ensemble du groupe.

(*) Remise le 14 mai 1979.

[1] M. DE SAINT-LAURENT, *Comptes rendus*, 277, série D, 1973, p. 513.

3 [2] M. DE SAINT-LAURENT et P. LE LÉUEFF, *Rés. scient. Camp. Calypso*, (11) (*Ann. Inst. océanogr. Monaco*, 55, 1979 (sous presse).

2 [3] M. DE SAINT-LAURENT, *Bull. Inst. natn. scient. techn. Océanogr. Pêche Salammbô* (sous presse).

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes),
Muséum national d'Histoire naturelle
et Laboratoire de Carcinologie et d'Océanographie biologique,
École pratique des Hautes Études, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.