

STADES LARVAIRES ET JUVÉNILES
DE *TRITODYNAMIA ATLANTICA* (TH. MONOD)
(=*ASTHENOGNATHUS ATLANTICUS* TH. MONOD)
ET POSITION SYSTÉMATIQUE DE CE CRABE.

par

Charles Bocquet

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris.

Résumé

Le développement larvaire de *Tritodynamia atlantica* comprend 5 stades zoé et 1 stade mégalope, dont les principaux caractères différenciels sont décrits. La connaissance de ces stades larvaires conduit à séparer *T. atlantica* des Pinnotheridae et à ranger ce crabe dans les Goneplacidae, où il pourrait trouver place dans la sous-famille des Rhizopinae.

J'ai publié en 1963, dans ces mêmes Cahiers, quelques informations, complémentaires de celles de Th. Monod (1932, 1956), sur la morphologie du crabe *Tritodynamia atlantica* (Th. Monod) (= *Asthenognathus atlanticus* Th. Monod) et sur les caractères qui différencient cette espèce des deux autres *Tritodynamia* (*inaequipes* et *hexagonum*) précédemment décrites.

Je me propose d'exposer ci-dessous les observations que j'ai pu faire à Roscoff sur le cycle de développement de *T. atlantica* et de remédier ainsi à notre méconnaissance, totale jusqu'ici, des stades larvaires du genre *Tritodynamia*.

Les *Tritodynamia* ont été classées, depuis qu'est parue la monographie de Tesch sur les Goneplacidae et les Pinnotheridae, parmi les Pinnotheridae, dans une sous-famille des Asthenognathinae ou des Tritodynamiinae. Mais, par certains caractères importants, les zoés et la mégalope de *T. atlantica* diffèrent catégoriquement des stades larvaires correspondants de Pinnotheridae incontestables ; cet argument nouveau oblige à discuter une fois encore de la position systématique du genre *Tritodynamia* et conduit à rattacher ce crabe aux Goneplacidae.

A) Matériel, méthode d'élevage, chronologie du développement.

a) Trois femelles grainées de *T. atlantica* ont été récoltées à Térénez, l'une en juin 1950, les deux autres le 18 août 1951. Les éclosions de zoés ont eu lieu tout au début de juillet 1950 pour la première femelle et, respectivement les 19 et 25 août, pour les deux autres.

C'est à partir des zoés libérées le 19 août 1951 qu'a été suivi le développement complet de *T. atlantica*, depuis la première zoé jusqu'au cinquième stade crabe.

b) Les zoés ont été simplement réparties par groupes d'une vingtaine dans des cristallisoirs de 500 cm³, remplis aux 2/3 d'eau de mer à laquelle était ajoutée une nourriture appropriée. Aucun dispositif d'aération, de circulation ou de brassage de l'eau n'a été mis en œuvre, mais les cristallisoirs ont été maintenus dans une enceinte totalement obscure jusqu'à l'apparition du premier stade crabe (1). En effet, si les bacs d'élevage sont laissés dans une pièce normalement éclairée, les zoés, extrêmement sensibles au moindre gradient de lumière, se confinent, en raison de ce phototactisme et aussi de leurs exigences respiratoires, dans quelques centimètres cubes seulement du volume d'eau, si grand soit-il, mis à leur disposition : elles y végètent quelque temps et finissent par mourir. Surveillancez chaque jour, les larves étaient changées de bac après chaque mue. Les zoés I et II ont été nourries avec des Diatomées ; les zoés plus âgées et les mégalopes ont en outre reçu un appoint régulier de larves de *Sabellaria* et de blastules ou de gastrules d'oursin. Les stades crabes semblent s'être contentés de lambeaux de manteau de moule ou d'huître.

c) Dans ces conditions, le cycle de développement de *T. atlantica*, qui compte pourtant parmi les moins condensés qu'on connaisse, se poursuit rapidement, avec beaucoup de régularité, comme en témoigne la chronologie suivante :

zoés I	:	19 août (1951)
zoés II	:	20 août
zoés III	:	31 août
zoés IV	:	6 septembre
zoés V	:	11 septembre
mégalopes	:	16 septembre
crabe I	:	2 octobre
crabe II	:	13 octobre
crabe III	:	3 novembre
crabe IV	:	20 novembre
crabe V	:	12 décembre

(1) Ces conditions sont identiques à celles qui m'ont permis de suivre le développement larvaire d'*Achaeus cranchi* Leach (1954). Dans une note parue en 1955, Forest et Zariquez Alvarez ont montré que deux espèces d'*Achaeus* : *cranchi* Leach et *gordonae* Forest et Zariquez Alvarez étaient présentes sur nos côtes. Il n'est donc pas inutile de préciser ici que la femelle grainée à partir de laquelle j'ai étudié le cycle d'un *Achaeus* appartenait sans doute possible, en fonction des données récentes des carcinologues cités ci-dessus, à l'espèce *cranchi* Leach.

45 jours se sont ainsi écoulés entre l'éclosion des premières zoés et l'apparition du premier stade crabe.

B) Les zoés de *T. atlantica*.

Cinq stades zoé précèdent donc la mégalope chez *T. atlantica*. Le stade pré-zoé, sûrement très fugace, n'a pu être étudié, ni même décelé avec certitude.

Les descriptions qui suivent seront limitées aux seuls caractères qui peuvent présenter une valeur différentielle.

a) ZOÉ I.

La première zoé (fig. 1, A) possède une garniture complète d'épines céphalothoraciques, les épines rostrale et surtout dorsale étant très longues, les épines latérales, nettement incurvées ventralement (fig. 1, B), restant assez courtes.

La taille totale, évaluée entre les extrémités de l'épine rostrale et des pointes du telson, est de l'ordre de 1,9 mm, l'abdomen ayant une longueur de 1 mm environ ; la distance entre les pointes des épines rostrale et dorsale atteint approximativement 1,3 mm.

Les antennes (fig. 4, A), bien développées, dépourvues d'endopodite (comme c'est toujours le cas chez les zoés I), comportent un basipodite et un exopodite très pointu ; le processus épineux qui prolonge le basipodite dépasse légèrement le niveau distal de l'exopodite.

Maxillipèdes pourvus chacun de quatre soies natatoires.

L'abdomen (fig. 1, C) est formé de cinq segments et d'un telson en forme de fourche. Le premier segment abdominal ne porte aucune soie tergale. Les segments II et III montrent des protubérances latérales, celles du 2^e segment étant beaucoup plus importantes que celles du 3^e et étant, à l'inverse de ces dernières, dirigées vers l'avant. Le « telson » (fig. 1, D), bifurqué, est très caractéristique en raison de l'absence d'épines marginales à l'avant des branches de la fourche caudale ; il porte de chaque côté, à l'intérieur de cette fourche, trois soies, dont l'antérieure est pourvue de longues barbules spinuleuses qui, en général, s'enchevêtrent avec celles de la soie symétrique. L'ornementation en micro-spinules est précisée sur la figure.

La coloration d'ensemble est blanc-jaunâtre, l'assortiment en chromatophores étant assez riche. Les chromatophores présents peuvent être catalogués, conformément au code de Aikawa, de la manière suivante (les chromatophores marqués d'un astérisque ne sont pas visibles sur la fig. 1, A) :

I. Système primaire.

- 1 : supra-cérébral, juste au-dessus de l'œil, peu important.
- 2* : antennaire, sous-oculaire, peu visible.
- 3 et 4* : labral et mandibulaire.
- 7 : abdominaux, très développés sur chacun des segments abdominaux.

10 : sub-cardiaque, à la base postérieure de l'épine dorsale, la partie principale, pigmentée de brun, étant souvent accompagnée, dans la région basilaire de l'épine et du côté postérieur de celle-ci, de petits chromatophores rouges (jusqu'à 2) et jaunes (jusqu'à 3).

11 : post-cardiaque.

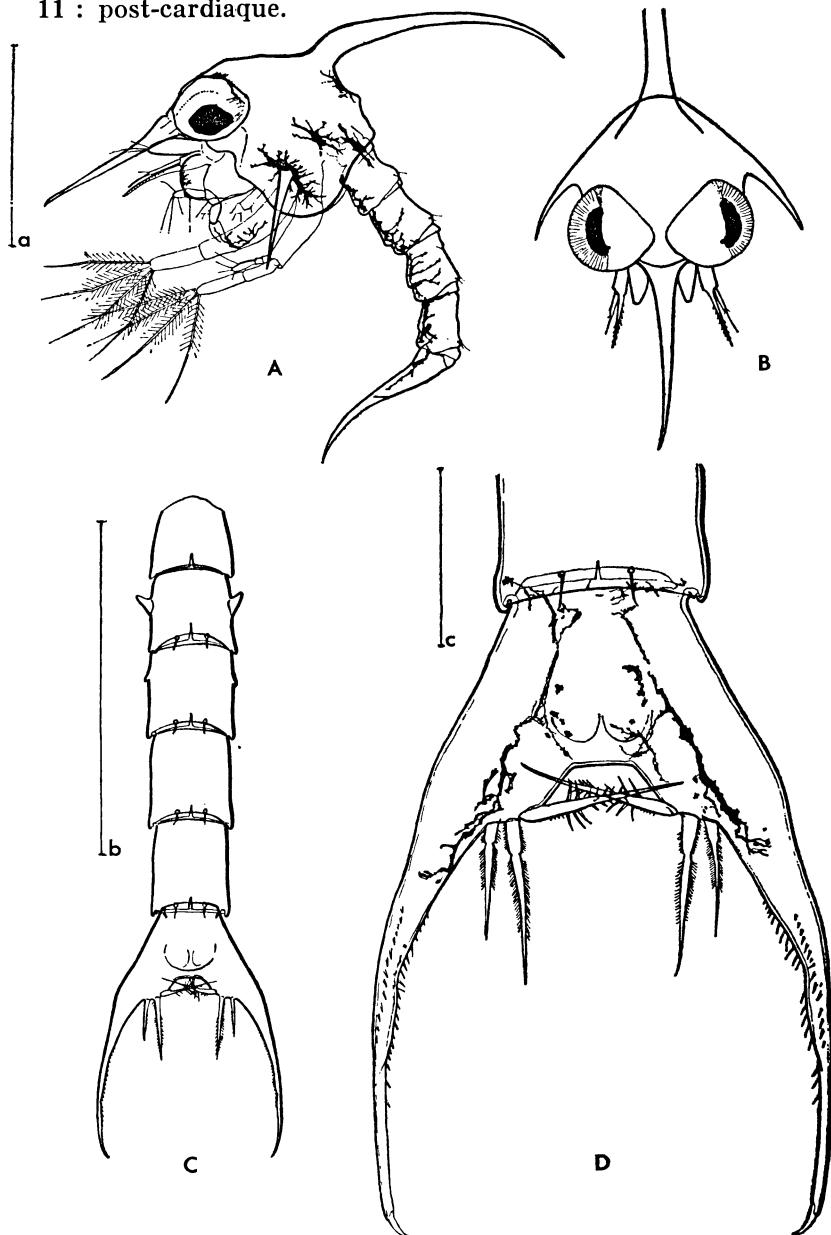


FIG. 1
Zoé I de *T. atlantica*.

A, vue d'ensemble, de profil ; B, vue de face ; C, abdomen ; D, détail de la fourche caudale.

Les traits d'échelle a et b représentent 0,5 mm ; le trait d'échelle c, valable pour le dessin D, représente 100 μ .

II. Système secondaire.

12 : central (« carapacial center »), entourant dorsalement la base de l'épine latérale.

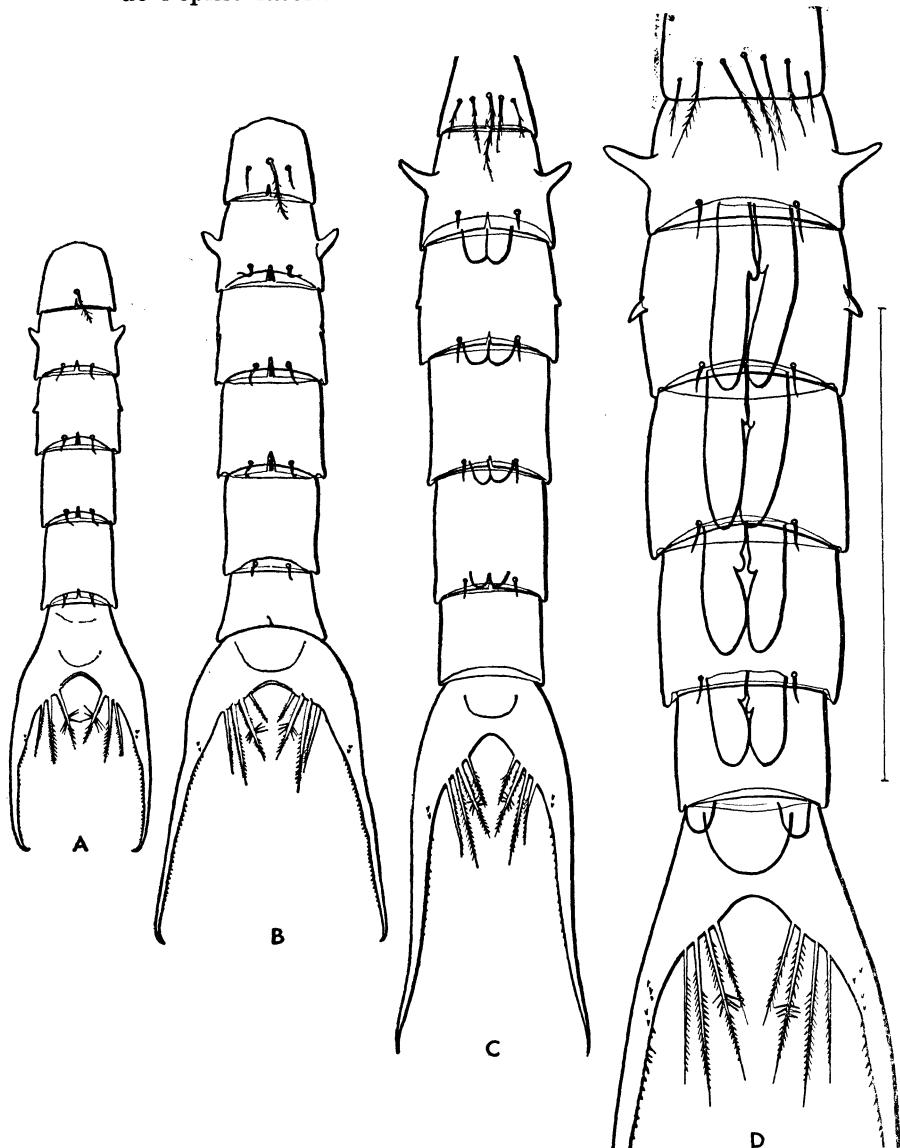


FIG. 2

Abdomen des zoés II (A), III (B), IV (C), V (D) de *T. atlantica*.
Face dorsale, les pléopodes des fig. C et D étant supposés vus par transparence.
Le trait d'échelle représente 1 mm.

13 : du maxillipède, sur le premier maxillipède.

14* : optique, peu important.

Il existe en outre un gros chromatophore dorsal sur le premier segment de l'abdomen.

b) ZOÉ II.

Distance entre les extrémités des épines rostrale et dorsale : 1,7 mm ; longueur de l'abdomen : 1,3 mm.

Maxillipèdes pourvus chacun de six soies natatoires. Antennes et abdomen (fig. 2, A) sans différence marquante avec ceux des zoés I, mais il existe une soie médio-dorsale plumeuse sur le premier segment abdominal et le telson montre, vers la base de chaque branche furcale, deux courtes épines. L'allongement de la partie proximale du « telson » annonce la différenciation du 6^e segment abdominal, qui s'individualisera au stade suivant.

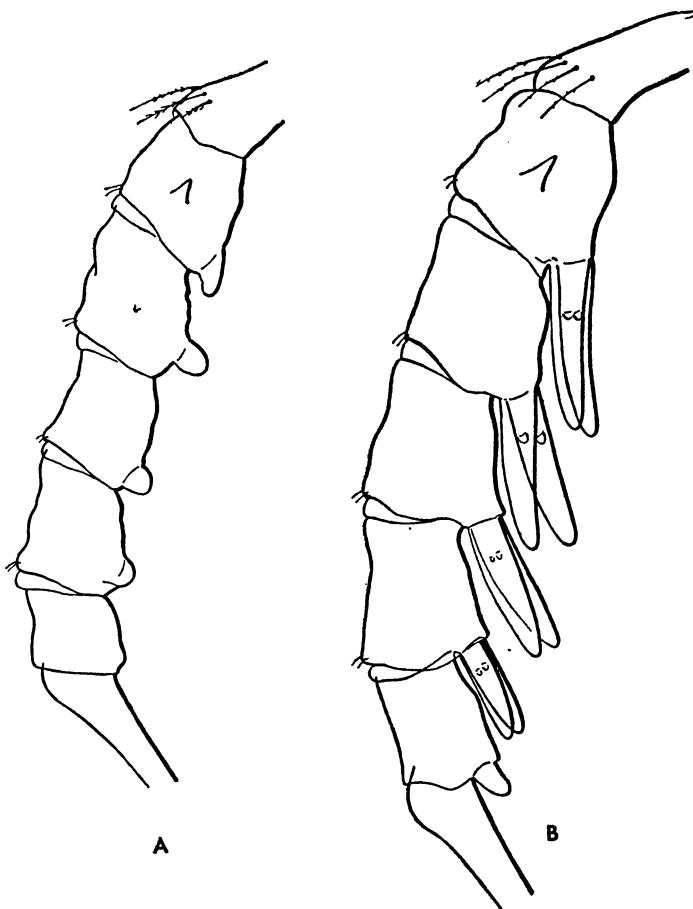


FIG. 3

Abdomen des zoés IV (A) et V (B) de *T. atlantica*. Vue latérale.
Même échelle que pour la fig. 2.

c) ZOÉ III.

Distance entre les extrémités des épines rostrale et dorsale : 2,4 mm ; longueur de l'abdomen : 1,7 mm.

Antennes encore dépourvues d'endopodite (fig. 4, B). Maxillipèdes portant chacun huit soies natatoires. L'abdomen présente sa segmen-

tation définitive ; son premier segment montre, de part et d'autre de la soie dorsale plumeuse du stade précédent, deux soies plus courtes ornées de rares barbules (fig. 2, B). Sur le telson est apparue une paire de soies additionnelles courtes, en position antérieure par rapport aux groupes de trois soies existant depuis le premier stade zoé.

d) ZOÉ IV.

Distance entre les extrémités des épines rostrale et dorsale : 3,1 mm ; longueur de l'abdomen : 2,2 mm.

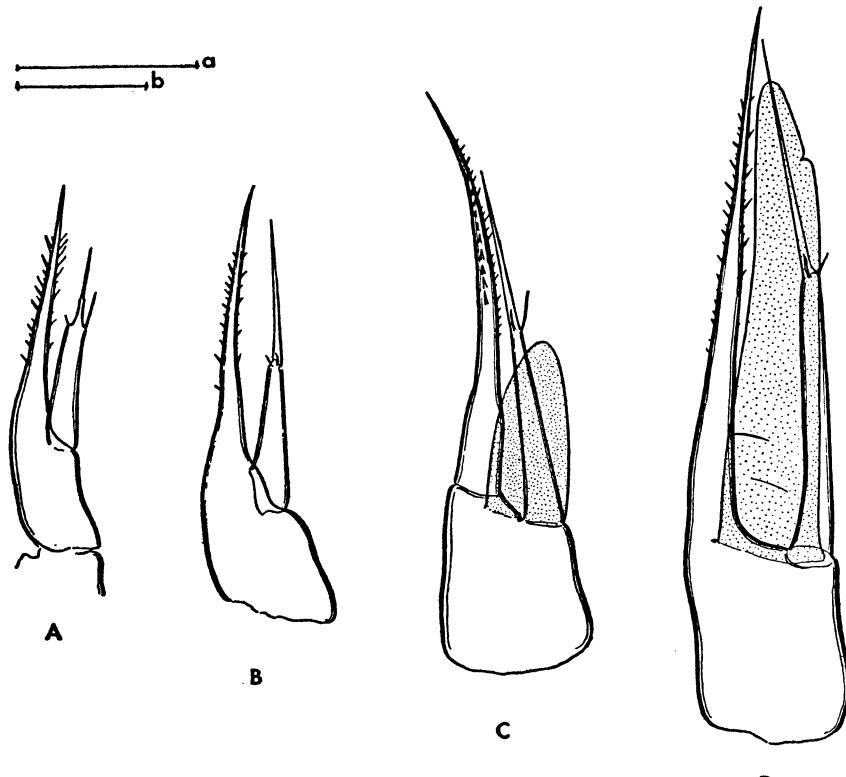


FIG. 4

Antennes des zoés I (A), III (B), IV (C), V (D) de *T. atlantica*.
Les traits d'échelle a et b représentent 100 μ ; a vaut pour le dessin A, b pour les trois autres dessins.

L'endopodite antennaire se développe, mais ne montre encore aucune trace d'articulation (fig. 4, C). Maxillipèdes pourvus chacun de dix soies natatoires. Le premier segment abdominal porte cinq soies plumeuses dorsales (fig. 2, C). Quatre paires de pléopodes sont présentes, sous forme de bourrelets uniramés (fig. 2, C et 3, A).

e) ZOÉ V.

Distance entre les extrémités des épines rostrale et dorsale : 3,8 mm ; longueur de l'abdomen : 3 mm.

L'endopodite antennaire, qui s'est considérablement allongé, au point d'atteindre presque la même longueur que l'exopodite, montre des indices d'articulations (fig. 4, D). Maxillipèdes pourvus chacun de douze soies. Le premier segment abdominal porte dorsalement sept soies plumeuses (fig. 2, D). Les quatre paires de pléopodes apparues au stade IV se sont beaucoup développées et possèdent un endopodite rudimentaire. Une cinquième paire d'appendices abdominaux est présente (fig. 2, D et 3, B).

C) La mégalope de *T. atlantica*.

La plus grande des deux mégalopes observées mesure 1,46 mm de longueur céphalothoracique, le céphalothorax atteignant 1,35 mm au niveau de sa plus grande largeur.

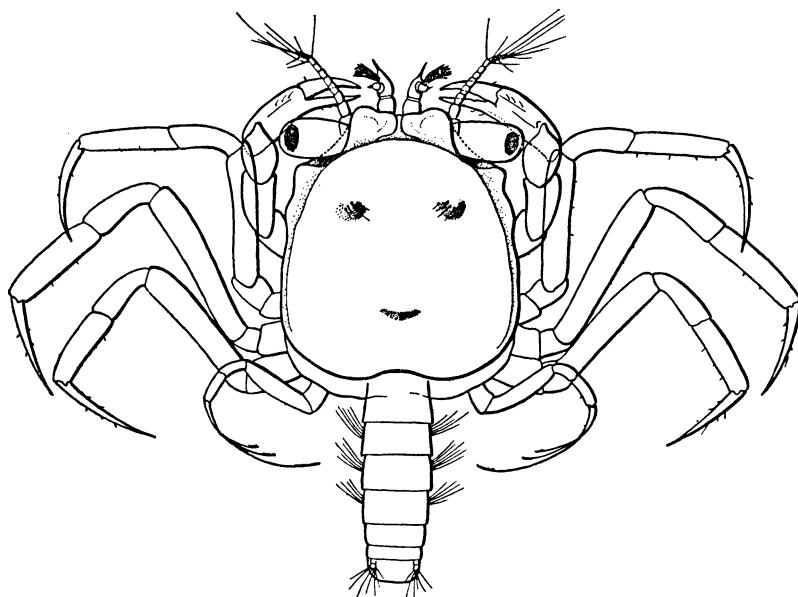


FIG. 5
Mégalope de *T. atlantica*. Vue d'ensemble.

Le rostre est présent sous forme d'une lamelle sub-rectangulaire. La carapace porte deux protubérances assez émoussées, garnies de quelques soies, en position assez antérieure, et une protubérance impaire transverse, moins marquée, vers son tiers postérieur. Les bords de cette carapace montrent, un peu à l'avant du niveau d'insertion des pinces, une forte ondulation. Le dactylopodite des péréiopodes de la dernière paire est garni de trois soies sensorielles, d'autant plus longues qu'elles sont plus distales. L'abdomen comprend six segments à l'avant du telson (fig. 5). La figure 6 représente quelques détails de cette mégalope.

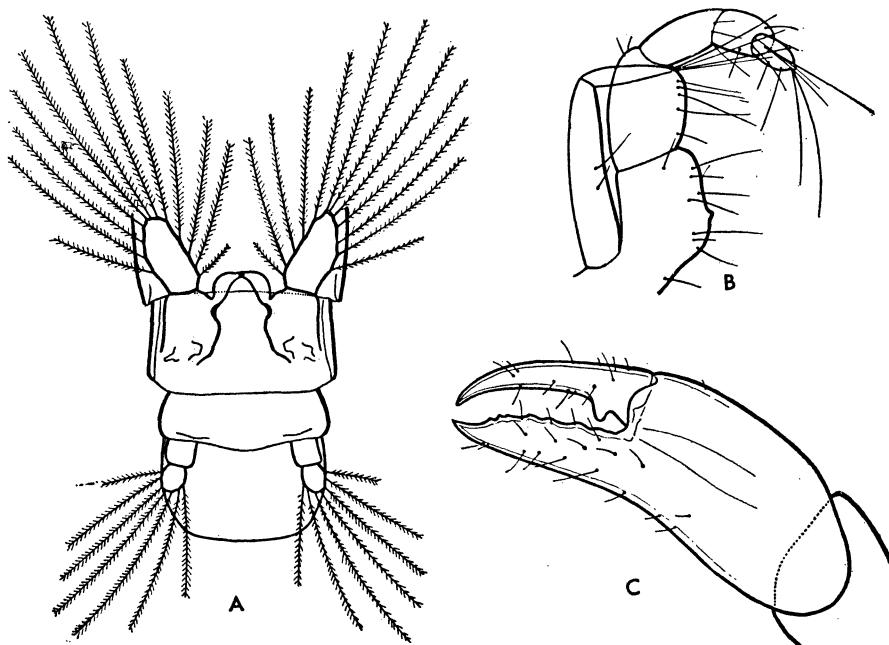


FIG. 6
Mégalope de *T. atlantica*.
A, région postérieure de l'abdomen ; C, pince.

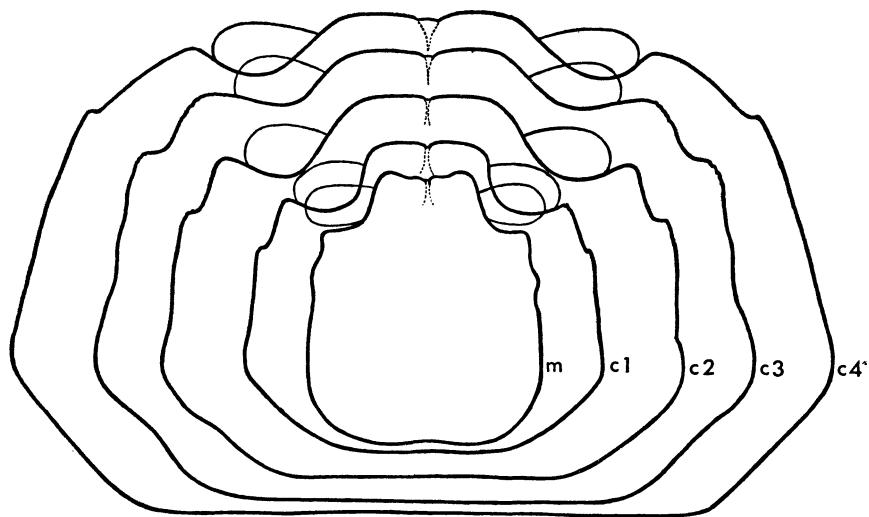


FIG. 7
Contours de la carapace de la mégalope et des quatre premiers stades crabes chez
T. atlantica.
m, mégalope ; c1, c2, c3, c4, stades crabes successifs.
Le trait d'échelle représente 1 mm.

D) Premiers stades crabes de *T. atlantica*.

Une seule série, mâle, de stades crabes juvéniles a été suivie. Le crabe V est mort juste après l'exuviation qui lui a donné naissance; sa taille n'a donc pu être précisée. Mais le crabe IV avait atteint des dimensions ($4,70 \times 2,85$ mm de largeur et longueur céphalothoraciques) tout à fait comparables à celle du mâle ($4,4 \times 2,8$ mm) d'après lequel Monod avait décrit l'espèce.

La figure 7 montre l'élargissement relatif très marqué de la carapace au cours du développement juvénile ; en coordonnées logarithmiques, les points représentant la largeur du céphalothorax en fonction de sa longueur s'alignent convenablement, pour la mégalope et les quatre premiers stades crabes, sur une droite de pente voisine de 1,5.

On remarquera en outre que l'ondulation marginale de la carapace de la mégalope est à l'origine de la petite dent antéro-latérale du crabe. Cette dent s'atténue progressivement au cours de la croissance, au point de n'être plus décelable chez les *T. atlantica* adultes ; sa présence ne saurait donc constituer, contrairement à ce qu'avait initialement proposé Monod, un bon caractère différentiel de l'espèce.

E) Position systématique du genre *Tritodynamia*.

A la suite de J.J. Tesch (1918), auteur de plusieurs monographies remarquables relatives aux Décapodes Brachyoures du Siboga, Th. Monod (1932, 1956), puis moi-même (1963) avons placé le genre *Tritodynamia* parmi les Pinnotheridae, dans une sous-famille des Asthenognathinae ou Tritodynaminae. En fait, Monod, rappelant les difficultés exprimées auparavant par Tesch, a souligné en 1956 les incertitudes qu'a toujours comportées l'attribution des *Tritodynamia* à la famille des Pinnotheridae : « Il n'est pas douteux qu'*Asthenognathus* est très voisin de certains Rhizopinés, par exemple *Chasmocarcinus*, auquel il devrait pouvoir être attentivement comparé. D'ailleurs, c'est tout le problème des limites entre les Gonoplacidés et les Pinnotéridés qui se trouve ainsi posé ; car on voit mal pourquoi *Asthenognathus* (et les Asthenognathinés) se trouvent placés dans les Pinnoteridés et par conséquent dans une autre famille que celle à laquelle appartiennent les Rhizopinés dont ils semblent parfois si proches. » Tesch avait en effet insisté sur le fait qu'il existe « a gradual shading, through the subfamilies *Pinnotherelinae* and *Asthenognathinae*, to the *Hexapodinae*, which are referable to the Gonoplacidae ». Traitant plus spécialement des Asthenognathinae (= Tritodynaminae), ce même auteur écrivait : « As has been remarked already *Pinnixa* and its allies nearly resemble some genera of the subfamily *Hexapodinae*, which belong to the Gonoplacidae. Perhaps a more direct link to the latter family, viz. to the *Rhizopinae*, is afforded by *Chasmocarcinops*, which much resembles *Camatopsis*; in these genera not only the carapace and the legs are very much alike, but the antennulae in both are not capable of being completely retracted, the basal joint completely filling up the antennular fossa.

A curious and much aberrant genus, *Hapalonotus* (= *Malacosoma*), with its globular and somewhat membranaceous carapace, connects the *Asthenognathinae* with the *Pinnotherinae*. It is not at all astonishing, then, that the limits of the present subfamily are differently drawn, according to personal opinion of authors : *Opisthopus* has been referred by Alcock to the *Pinnotherelinae*, *Tritodynamia* and *Voeltzkowia* by their original authors to the *Hexapodinae*, afterwards by Alcock and Nobili to the *Pinnotherelinae*, etc. »

J'ai choisi de rapporter ces longs propos, afin de bien montrer que les arguments fournis par l'étude des seuls crabes adultes laisse aux spécialistes les plus qualifiés une option quasiment subjective, quant à la place de *Tritodynamia* parmi les *Pinnotheridae* ou parmi les *Goneplacidae*.

Il semble que les caractéristiques larvaires de *Tritodynamia atlantica* permettent de formuler une réponse objective et sans équivoque au problème de la position systématique du genre *Tritodynamia*. En effet, les zoés de *Pinnotheridae*, quelle que soit la diversité de forme de leur telson, présentent toutes une réduction très remarquable de leurs antennes ; d'autre part, les mégaloïpes connues ne possèdent pas de soies sensorielles (« feelers ») sur leur dernière paire de pattes thoraciques (Lebour, 1928 ; Gurney, 1939 ; Sandoz et Hopkins, 1947). Or, le développement des antennes, chez les zoés de *T. atlantica*, est parfaitement normal, et les P5 de la mégaloïpe de ce crabe sont pourvues de soies sensorielles très développées, ce qui exclut toute possibilité de proche parenté entre *Tritodynamia* et les *Pinnotheridae*. Il suffit au contraire de se reporter aux descriptions classiques de Lebour pour être frappé par la ressemblance étroite qui existe entre les stades homologables (il y a respectivement 5 et 4 stades zoés chez *Tritodynamia* et *Goneplax*) de *T. atlantica* et de *Goneplax rhomboides*. Malgré notre ignorance encore grande des stades larvaires de trop nombreux *Pinnotheridae* et *Goneplacidae*, malgré les liens étroits qui semblent unir ces deux familles, il me paraît donc, à la suite de l'analyse des stades de développement de *T. atlantica*, que *Tritodynamia* doive être classée dans les *Goneplacidae* plutôt que dans les *Pinnotheridae*.

Il est plus délicat de décider de la sous-famille de *Goneplacidae* à laquelle doit être rattachée *Tritodynamia*. Il appartiendra aux carcinologues spécialistes de Brachyoures de résoudre ce problème, peut-être sur la base de comparaisons morphologiques très précises des stades crabes. Cependant, si l'on s'en tient à une définition stricte des *Hexapodinae* (quatrième paire de pattes marcheuses réduite à un tubercule ou complètement absente : voir Tesch, pp. 237-238), il est raisonnable d'attribuer *Tritodynamia*, comme le suggérait Monod, à la sous-famille des *Rhizopinae*. Remarquons d'ailleurs que les caractères biologiques de *T. atlantica* qui, dans le district de Roscoff, vit le plus souvent en commensalisme avec le *Terebellidae Amphitrite edwardsi*, concordent bien avec ceux que Tesch (p. 200) attribue aux représentants de cette sous-famille : « Almost all the *Rhizopinae* are of small size, a few millimeters in breadth, and the majority seems to seek shelter in coral stocks, worm tubes etc. ».

Summary

The larval development of the crab *Tritodynamia atlantica* consists of 5 zoeal stages and 1 megalopal stage. The principal differential characteristics of these stages are described here. An understanding of these larvae makes it necessary to withdraw *T. atlantica* from the Pinnotheridae and to refer it to the Gonoplacidae; it possibly belongs in the subfamily Rhizopinae.

Zusammenfassung

Die Larvenentwicklung von *Tritodynamia atlantica* umfaßt 5 Zoea-Stadien und 1 Megalope-Stadium, deren hauptsächliche unterscheidende Merkmale beschrieben werden. Die Kenntnis dieser Larvenstadien führt zu einer Trennung der *T. atlantica* von den Pinnotheridae und zur Einordnung dieser Krabbe in die Gonoplacidae, wo sie in der Unterfamilie der Rhizopinae zu stellen wäre.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AIKAWA, H., 1929. — On larval forms of some Brachyura. *Rec. Ocean. Works Japan*, II, pp. 17-55, 4 pls.
- BOCQUET, C., 1954. — Développement larvaire d'*Achaeus cranchii* Leach (Décapode Oxyrhynque). *Bull. Soc. Zool. France*, 79, pp. 50-56.
- BOCQUET, C., 1963. — Remarques morphologiques et systématiques sur le Crabe *Tritodynamia atlantica* (Th. Monod) (= *Asthenognathus atlanticus* Th. Monod) présent dans la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, IV, pp. 65-79.
- FOREST, J. et ZARIQUIEY ALVAREZ, R., 1955. — Sur les *Achaeus* de Méditerranée : *A. cranchi* Leach et *Achaeus gordonaë* sp. nov. *P. Inst. Biol. Apl.*, XX, pp. 63-76.
- GURNEY, R., 1939. — Bibliography of the larvae of Decapod Crustacea. *Ray Society*, 125, pp. 1-123.
- GURNEY, R., 1942. — Larvae of Decapod Crustacea. *Ray Society*, 129, pp. 1-306.
- LEBOUR, M.V., 1928. — Studies of the Plymouth Brachyura. II. The larval stages of *Ebalia* and *Pinnotheres*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 15, pp. 109-118, 2 pls.
- LEBOUR, M.V., 1928. — The larval stages of the Plymouth Brachyura. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, pp. 473-560, 16 pls.
- LEBOUR, M.V., 1931. — Further notes on larval Brachyura. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, pp. 93-96, 2 pls.
- MONOD, T., 1932. — Brachyura Marocana. I. - Pinnotheridae, avec la description d'*Asthenognathus atlantica* nov. sp. *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, XII, 4-6, pp. 142-155.
- MONOD, T., 1956. — Hippidae et Brachyura ouest-africains. *Mém. Inst. Franç. Afr. Noire*, 45, pp. 1-674.
- SANDOZ, M. et HOPKINS, S.H., 1947. — Early life history of the oyster crab, *Pinnotheres ostreum* (Say). *Biol. Bull.*, 93, pp. 250-258.
- TESCH, J.J., 1918. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. II. Gonoplacidae and Pinnotheridae. *Siboga-Expeditie*, Monogr. XXXIX C 1, Livr. 84, pp. 147-295, 12 pls (VII-XVIII).