

Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

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

23894

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

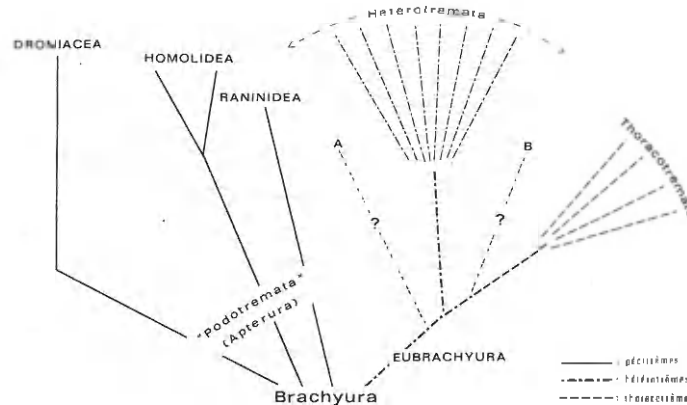
Aucune forme véritablement intermédiaire correspondant à la figure E de cet auteur [2], 221, n'a jamais été observée chez les Brachyours. Mais l'orifice génital est assez fréquemment situé chez les Décapodes Carides et Pénéides sur la membrane articulaire coxo-sternale ([5], 289; [6], 1515), et c'est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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

(*) Remise le 5 mai 1980.

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

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

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

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

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

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

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

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