

## Développement juvénile de *Pagurus bernhardus* L. (Crustacea, Decapoda).

Alberto Carvacho

Centro de Investigación Científica y Educación  
Superior de Ensenada (CICESE), Apartado 2732,  
Ensenada, B. C., México

**Résumé :** Le développement juvénile de *Pagurus bernhardus* a été étudié pendant une année par des élevages en laboratoire et des observations sur des populations naturelles dans la région intertidale de Roscoff, ce qui a permis de suivre le cycle de vie tout au long de 11 ou 12 stades. L'évolution morphologique est décrite et illustrée avec référence particulière à la glaucothoé et aux stades pagures I, IV et X.

La différenciation sexuelle se manifeste à partir de pagure IV ou V et la femelle acquiert d'abord ses caractères morphologiques définitifs (soies des pléopodes), puis atteint sa maturité. Chez le mâle, la différenciation morphologique dans les soies des pléopodes se continue bien après la maturité.

La comparaison avec le développement juvénile du diogénidé *P. sericeus* étudié par Provenzano et Rice (1966) montre que, en général, *P. bernhardus* est bien plus précoce dans l'acquisition de ses caractères définitifs, mais que cette précocité s'accompagne d'un développement larvaire remarquablement plus long.

**Abstract** - The early development of *Pagurus bernhardus* L. was studied during a year both under laboratory conditions and by sampling the natural population from the intertidal zone at the Aber in Roscoff. Eleven or twelve stages were identified in the life cycle of the species. Morphological changes are described and illustrated. Sexual differentiation appears at the 4th or 5th stage. Females reach all definitive morphological characters prior to ripeness. Males undergo further pleopodal differentiation long after ripeness. *Pagurus bernhardus* is noticeably more precocious than *Paguristes sericeus*, but the latter has a shorter larval development.

### INTRODUCTION

Le développement juvénile des Crustacés donne lieu à une série de formes préadultes chez lesquelles les caractères morphologiques de l'espèce ne sont pas encore définitifs. Il y a même des cas où des individus sexuellement mûrs continuent à modifier leurs caractéristiques physiques : par exemple, chez des crevettes du genre *Macrobrachium*, entre autres, l'identification de quelques espèces exige fréquemment l'étude d'animaux non seulement adultes du point de vue biologique (reproductifs), mais aussi suffisamment âgés pour que certains traits morphologiques utilisés par le systématien soient complètement développés. Chez les pagures, on connaît au moins le cas d'une espèce de *Clibanarius*, décrite par erreur comme nouvelle par Bouvier (1918), parce que cet auteur avait utilisé pour son étude des exemplaires pubères, dont certains en période de reproduction, mais de petite taille : en effet, les proportions des pédoncules oculaires — caractère sur lequel repose l'identification — continuent à se modifier lorsque la taille s'accroît (voir discussion dans Provenzano, 1960). A ces changements, parfois spectaculaires,

doivent s'ajouter les multiples variations liées au développement inégal des différentes parties du corps (croissance allométrique) ou, simplement, au fait que la croissance, très souvent indéfinie, peut conduire à la formation progressive de segments surnuméraires, notamment au niveau du flagelle antennaire.

Il est tout à fait naturel que, chez des animaux à croissance discontinue, certains moments constituent une étape particulièrement importante de leur cycle biologique. Ainsi, la mue de puberté, qui précède la maturité des gonades, donc la première reproduction, permet de distinguer la phase juvénile de la phase pubère. Mais entre l'apparition des caractères sexuels externes et la mue de puberté, plusieurs cycles d'intermue peuvent néanmoins s'écouler ; ceci a conduit Teissier à distinguer une phase prépubérale, qui débute avec l'ouverture externe des gonades et s'achève, naturellement, avec la mue préalable à la reproduction. Toutefois, la différenciation sexuelle, qui *extérieurement* se traduit par l'apparition des orifices génitaux, est un processus graduel qui se déroule au cours de la période juvénile ou protopagurienne (*sensu* Forest, 1954). Dans le cas de *Pagurus bernhardus*, cette phase correspond aux trois premiers stades pagures. Avec le quatrième pagure débute la période prépubérale ; quant à la maturité sexuelle, elle n'est atteinte qu'après la première année de vie benthique (Thompson, 1903, confirmé d'après nos observations à Roscoff), ce qui coïncide approximativement avec le neuvième ou le dixième stade pagure.

Chez les Pagurides, il est nécessaire d'insister sur quelques détails originaux qui correspondent au passage des stades larvaires aux stades juvéniles : ainsi, l'apparition de la post-larve (glaucothoé) ne marque pas seulement la transition de la vie pélagique à la vie benthique, mais aussi l'installation dans une coquille, qui n'entraîne pas, chez *P. bernhardus*, la perte de la symétrie abdominale. Par contre, le passage de la post-larve au premier stade pagure — qui ne correspond pas à des changements écologiques ou éthologiques remarquables — comporte l'acquisition brusque de la dissymétrie. La perte des appendices abdominaux du côté droit chez maintes espèces, comme *P. bernhardus*, se produit brusquement au cours de cette mue, bien qu'il soit possible de trouver exceptionnellement des exemplaires qui conservent des vestiges de pléopodes de ce côté.

Quelques données connues pour les Diogenidae (série pagurienne d'Ortmann, 1892) semblent confirmer une évolution plus rapide dans l'acquisition des caractères adultes dans ce groupe : la glaucothoé de *Diogenes* est davantage semblable à l'adulte que n'importe quelle glaucothoé de pagure, ce qui fait penser que le changement qui, d'habitude, s'opère entre la glaucothoé et le premier stade pagure, se produit dans ce cas là entre la dernière zoé et la post-larve (Dechance & Forest, 1958). Chez *Dardanus*, Forest (1954) distingue le sexe à partir du premier stade pagure. Pourtant, il n'est pas tout à fait établi que la précocité des caractères sexuels dénote des affinités (de Saint Laurent-Dechance, 1966) et il existe d'autres caractères qui semblent infirmer la prétendue précocité des *Diogenidae*, comme la persistance des pléopodes droits chez *Dardanus* (Forest, 1954) ou chez

*Paguristes sericeus* (Provenzano & Rice, 1966), ou même la lente modification des proportions de l'écusson thoracique et des pédoncules oculaires chez cette dernière espèce. Les données connues sur la période d'apparition des caractères sexuels permettent de supposer qu'elle est en rapport avec la phylogénie, mais ces données sont encore trop peu nombreuses — particulièrement pour les Paguridae — pour aboutir à des conclusions définitives à cet égard.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont été réalisées sur du matériel récolté à Roscoff. Une partie des échantillons a été obtenue de la région intertidale de l'anse de l'aber : on a collecté ainsi des stades glaucothoé et le premier stade pagure. Le reste a été élevé à partir de zoés du plancton, abondantes entre janvier et mars (Bodo *et al.*, 1965) ou nées au laboratoire. Les récoltes de glaucothoés dans le plancton ont été rares, mais il arrive souvent qu'on les trouve dans la zone intertidale à partir de la fin du mois d'avril, déjà installées dans leur coquille. Les élevages ont été maintenus tout au long de 15 mois environ. Six animaux ont été élevés pendant tout ce temps, et ont atteint le stade de 12<sup>e</sup> pagure. Les observations réalisées sur les premiers stades (pagures I à VI) ont été faites en deux saisons, et sur 50 animaux environ.

Les pagures ont été maintenus isolés dans des aquariums de 350 cc avec de l'eau circulante, et nourris périodiquement, de préférence avec des gonades de *Carcinus maenas*. Il est fort probable que les matériaux en suspension dans l'eau, qui décantent au fond du bac, sont une nourriture suffisante pour des animaux jeunes. Quelques-uns de ceux-ci n'ont pas été alimentés artificiellement et n'ont pu se nourrir que de ces matières, mais leur développement a été tout à fait normal. Les mesures et les observations ont porté seulement sur des mues et des animaux morts, conservés en alcool à 70 %.

Au bout d'une année, la taille des animaux maintenus en élevage était sensiblement identique à celle des animaux des populations naturelles de même âge, ce qui fait présumer que le développement a été normal.

Nos observations ont été continues jusqu'au 10<sup>e</sup> pagure, stade à partir duquel, selon toute probabilité, les animaux sont déjà mûrs, mais nous n'avons pas réussi à obtenir la pariade en laboratoire. Pour trois individus maintenus comme témoins, élevés dans les mêmes conditions et ayant mué au stade pagure I le même jour (22 mai 1972), les cycles d'intermue ont présenté une régularité manifeste : ils ont atteint le stade pagure X presque exactement au dixième mois, et avec une différence de 9 jours seulement entre le plus et le moins précoce : 19, 22 et 28 mars 1973.

La mortalité a toujours été insignifiante dans tous les élevages.

Nous avons considéré qu'il était suffisant d'étudier de façon plus complète la glaucothoé et les stades pagures I, IV et X. Ces quatre stades ont été figurés en détail, même si la glaucothoé a déjà été illustrée — de façon incomplète — par

divers auteurs (Rathke, 1840 ; G.O. Sars, 1870 ; Mc Donald *et al.*, 1957). La glaucothoé et le stade pagure I ont été décrits séparément, mais l'évolution ultérieure a été suivie caractère par caractère, afin de mettre en évidence les modifications morphologiques.

Cette étude a été complétée par une comparaison avec *Paguristes sericeus* A. Milne Edwards, espèce phylétiquement éloignée de *Pagurus bernhardus*, puisqu'il s'agit d'un Diogenidae, mais seul Paguride dont la morphologie juvénile ait été décrite et analysée stade par stade <sup>(1)</sup>.

Les caractères morphologiques dont nous avons suivi l'évolution sont ceux qui présentent la plus grande constance dans chaque stade :

*Longueur de l'écusson* : mesure réalisée sur le plan sagittal entre le bord frontal et le sillon cervical, c'est-à-dire jusqu'au bord postérieur de la région calcifiée du céphalothorax. Nous avons choisi cette façon d'exprimer la taille parce qu'elle peut être mesurée avec la plus grande précision du fait de la rigidité de cette région.

*Antenne 1* : les mesures sont exprimées en trois chiffres, qui représentent, respectivement : I, le nombre de segments de la partie basale élargie du fouet dorsal ; II, le nombre de segments minces terminaux du fouet dorsal ; III, le nombre de segments du fouet ventral (Fig. 3, d-f).

*Antenne 2* : nombre de segments du fouet, excepté le tout petit segment basal (Fig. 3c).

*Palpe du maxillipède III* : nous avons compté deux sortes de structures : le premier chiffre exprime le nombre de soies fortes et crochues du segment proximal, non marginales, et qui, de toute évidence, accrochent cette pièce au palpe du maxillipède II ; le deuxième chiffre est celui du nombre de soies marginales du segment distal. Pour les premiers stades, ce caractère paraît très constant.

*Pléopodes* : dans chaque pléopode nous avons compté les soies marginales de l'exopodite et l'endopodite.

Pour toutes les structures paires nous avons toujours mesuré les deux pièces à cause de la très fréquente dissymétrie.

Toutes les mesures et les observations que nous consignons sont seulement les moyennes calculées pour les quelque 45 pagures suivis au laboratoire tout au long de plusieurs stades. Dans tous les cas, d'autres observations ont aussi été faites sur du matériel provenant de populations naturelles.

Le travail de laboratoire, dont nous exposons ici une partie des résultats, a été fait entre les années 1971 et 1973. La mise au point définitive du manuscrit a été réalisée au cours de l'année 1984, à l'occasion d'un nouveau séjour à Paris et à Roscoff.

<sup>(1)</sup> La famille Diogenidae Ortmann, 1892 appartient à la Superfamille Coenobitoidea Dana, 1851, tandis que la famille Paguridae Latreille, 1803 se range dans la Superfamille Paguroidea Latreille, 1803.

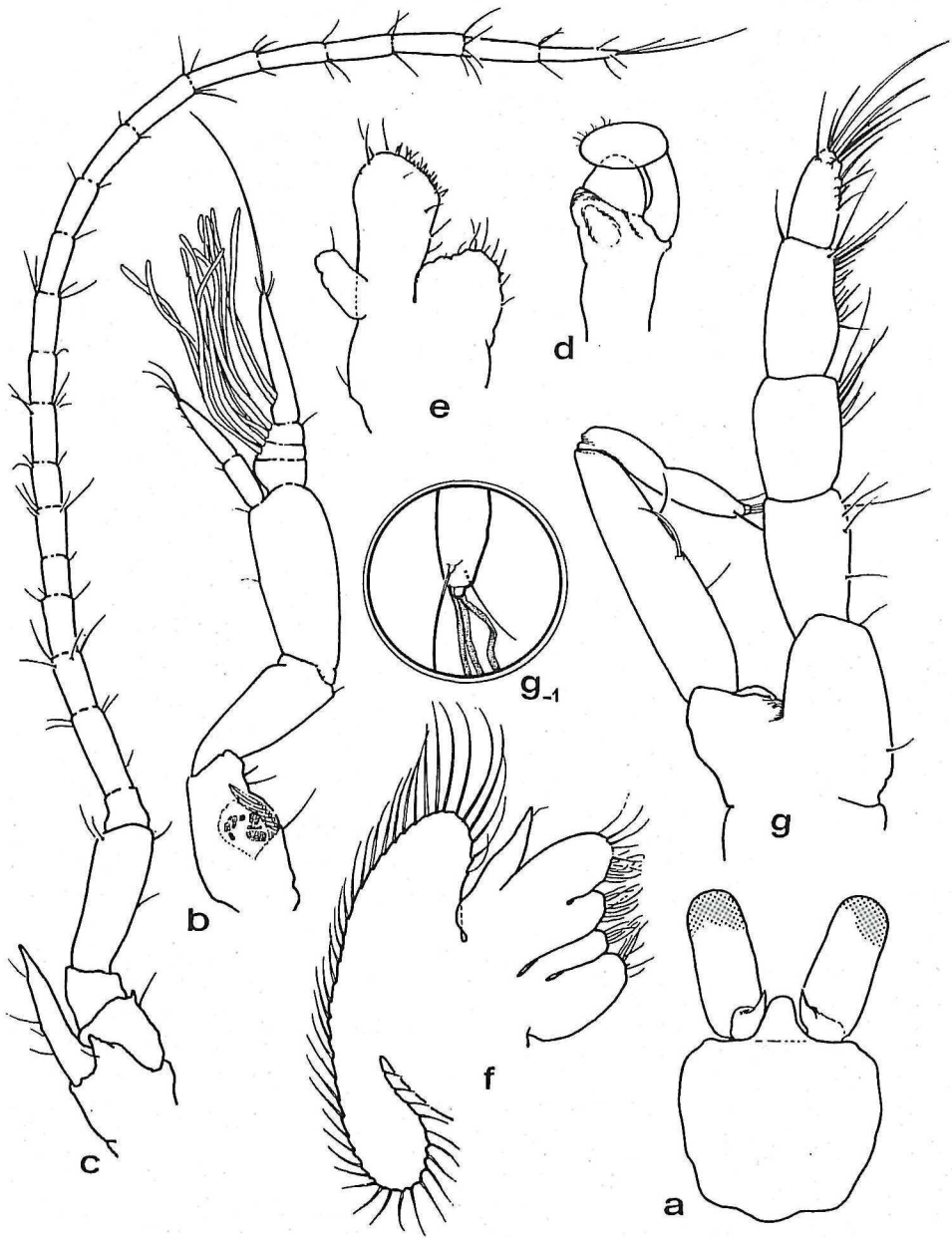


Fig. 1 - *Glaucothoé*

- a - écusson et pédoncules oculaires
- b - première antenne
- c - deuxième antenne
- d - mandibule
- e - maxillule
- f - maxille
- g - troisième maxillipède (g.1 = apex de l'exopodite)

## MORPHOLOGIE

Chez *P. bernhardus*, il est possible de constater une très grande variabilité individuelle. Un fait semblable a été consigné pour des espèces du genre *Paguristes* par Dechance (1963), et Provenzano et Rice (1966). Cette variabilité se manifeste très nettement si on compare des individus du même stade et soumis au même régime d'élevage, mais elle présente une certaine concomitance, notamment entre la taille et les caractères numériques. Ainsi, chez les individus les plus grands dans chaque stade, on observe aussi une chétotaxie et un nombre de segments des appendices qui correspondent aux chiffres maximum pour ce stade. Au contraire, si le spécimen a un nombre réduit de segments dans la première antenne, par exemple, on peut supposer que la deuxième antenne aura, elle aussi, un petit nombre de segments, que la densité des soies sera moindre et que la taille de l'animal sera petite.

Il semble, a priori, qu'il s'agisse fondamentalement d'un conditionnement génétique et non d'une conséquence du régime d'alimentation ou de la longueur du cycle d'intermue.

D'après nos observations, les cycles d'intermue peuvent être extraordinairement variables (tableau 1) : 12 à 28 jours pour le deuxième stade pagure, dans le même mois et avec le même régime d'élevage. Pourtant cette différence de précocité n'a pas son expression directe dans le développement de la taille, des segments ou de la chétotaxie. Par ailleurs, des animaux ayant un cycle d'intermue très long peuvent avoir le cycle suivant court et vice versa.

Il est cependant possible d'établir comme règle générale, d'après nos observations, que les individus qui commencent leur développement avec une grande taille retiennent ce caractère au long de plusieurs mues, probablement tout au long de leur vie, et que cette grande taille n'implique pas nécessairement un cycle d'intermue d'une longue durée.

Le développement des formes pré-pubères que nous avons étudié coïncide tout à fait avec ce qu'on connaît jusqu'à présent en ce qui concerne l'augmentation progressive du nombre de segments des antennes et les variations de la chétotaxie (tableau 1).

Le phénomène de l'allométrie s'exprime surtout dans la croissance différentielle du chélopède par rapport aux périopodes ambulatoires, mais il ne semble pas être particulièrement apparent dans les dix premiers stades. Les changements de la forme et des proportions des pédoncules oculaires ou de l'écusson thoracique ne sont pas, non plus, tellement notables et ils n'atteignent pas les niveaux connus pour d'autres espèces.

## DESCRIPTION DE LA GLAUCOTHOÉ

Le genre *Glaucothoé* a été créé par H. Milne Edwards (1830) pour des formes nageuses et symétriques, voisines des pagures, considérées pendant longtemps

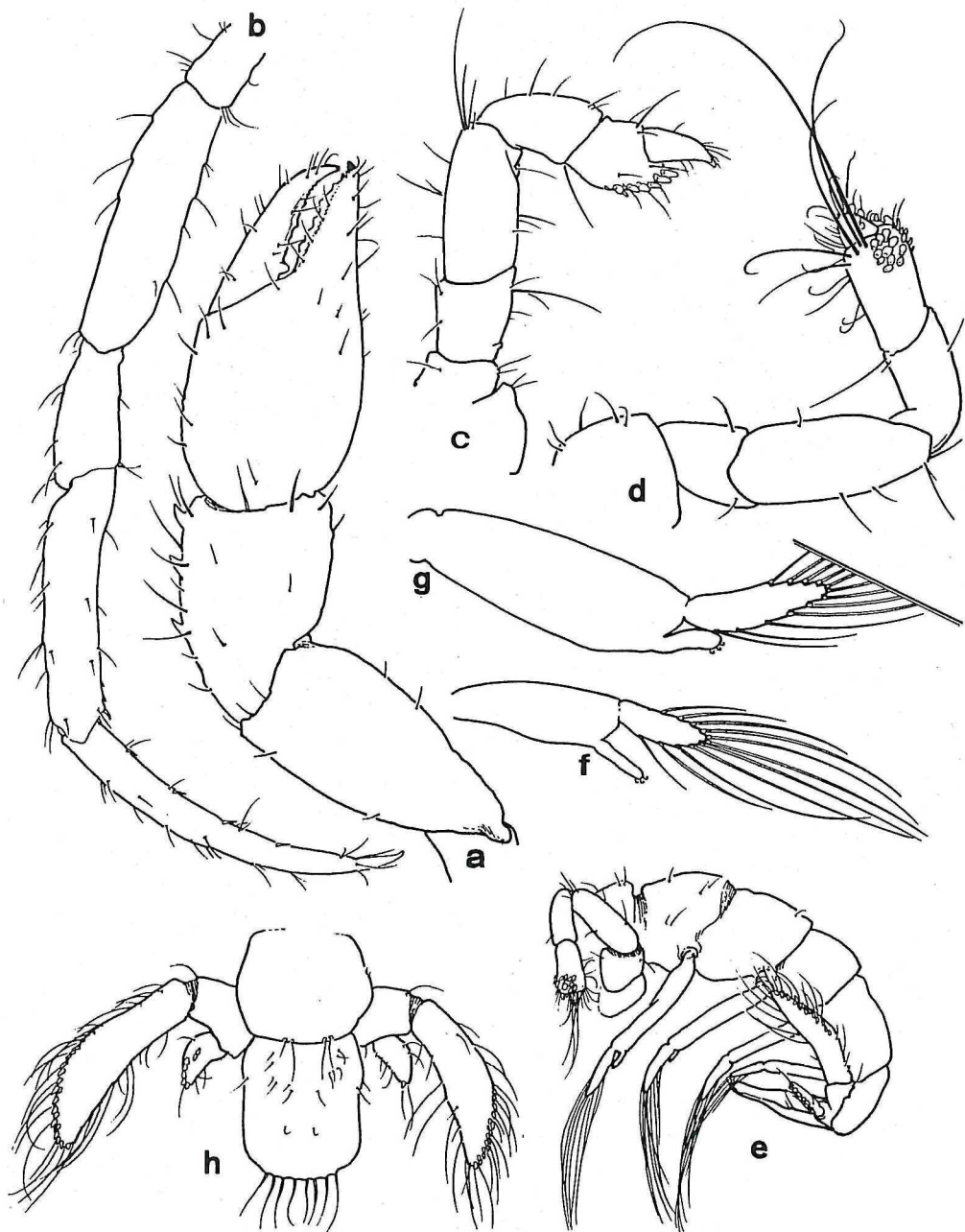


Fig. 2 - *Glaucothoe*

- a - chélicèpe
- b - 2° péréiopode
- c - 4° péréiopode
- d - 5° péréiopode
- e - abdomen, vue latérale
- f - 1er pléopode
- g - 4° pléopode
- h - telson et uropodes

comme espèces autonomes, puis identifiées comme le stade post-larvaire des Paguridés.

La glaucothoé de *Pagurus bernhardus* a été décrite pour la première fois par Rathke (1840, 1842). Plus tard G.O. Sars (1890) donne une description plus achevée du premier et du dernier stade zoé et de la glaucothoé, tandis que Williamson (1910), Jackson (1913) et Webb (1921) publient des travaux avec des descriptions moins complètes des différents stades larvaires de l'espèce. La première description morphologique complète de tous les stades a été faite par MacDonald, Pike et Williamson (1957). Bookhout (1964) étudie les effets de la salinité sur le développement des larves élevées en laboratoire et fait encore quelques remarques sur la morphologie mais, en ce qui concerne la glaucothoé, la seule correction au travail de MacDonald *et al.* (*op. cit.*) concerne le nombre d'aesthéasques sur la rame externe de la première antenne.

Chez les exemplaires obtenus en laboratoire ou récoltés dans la zone intertidale, la taille a varié entre 1,08 et 1,26 mm de longueur d'écusson, avec une moyenne de 1,17 mm.

La couleur est blanche, avec des chromatophores rouges qui présentent une distribution variable, mais qui se trouvent surtout sur les chélipèdes et au niveau de l'estomac. La coloration rougeâtre foncée du pédoncule oculaire semble être un caractère assez constant qui permet la distinction par rapport au premier stade pagure, où ce pédoncule est entièrement blanc.

Le rostre, à apex arrondi, est long par rapport à celui de l'adulte : si on le mesure à partir du niveau du fond du bord orbitaire, sa longueur totale atteint 1/4 à 1/5 de la longueur de l'écusson. Celui-ci présente un contour régulier. La longueur totale de la carapace est inférieure à celle de l'abdomen.

Le pédoncule oculaire est deux fois plus long que large, avec une petite épine (=écaille) basale interne. Sa longueur est sensiblement égale à celle du front.

La première antenne est composée d'un pédoncule à 3 segments, sur lequel s'insèrent deux branches : la branche interne est biarticulée, avec quelques soies terminales, alors que l'externe est formée de trois gros segments basaux et d'un mince segment terminal, tous les quatre avec des aesthéasques. Dans le segment basal du pédoncule, le statocyste est très visible.

La deuxième antenne a un pédoncule à 5 segments surmonté d'un fouet mince avec un nombre variable de segments, entre 18 et 21 d'après nos observations, avec une moyenne de 19,3. D'après MacDonald, Pike et Williamson (1957) il n'y a "pas moins de 15 segments". L'apex du fouet antennaire dépasse à peine l'extrémité du chélipède droit. Sur le deuxième segment du pédoncule se trouve l'écaille antennaire.

La mandibule présente, pour la première fois dans la vie larvaire, un palpe biarticulé bien développé.

Le troisième maxillipède a un endopodite de 5 segments pourvus de soies qui augmentent en nombre vers les segments distaux ; le segment basal de l'endopodite

est nettement aplati et a ses bords entiers. L'exopodite biarticulé présente, sur la face interne de son segment basal, une forte soie crochue, tandis que, sur le segment terminal, 5 soies longues et souples sont disposées vers l'extrémité distale (formule 1-5).

Les péréiopodes sont comme chez les individus pubères. Les chélipèdes n'ont pas encore la dissymétrie définitive, mais présentent déjà une considérable différence de taille. Les péréiopodes 2 et 3 sont marcheurs et ne changent pas beaucoup au cours de la vie de l'animal. Les péréiopodes 4 et 5, réduits, ont tous deux un apex subchélifforme et, vers la région terminale, sont partiellement couverts d'une série de petits tubercules cornés qui leur donnent l'aspect d'une râpe. L'abdomen est encore symétrique et très nettement segmenté, avec une paire de pléopodes, eux aussi symétriques, sur chaque segment à partir du deuxième.

Les pléopodes sont biramés, avec un grand exopodite pourvu de longues soies marginales natatoires et un endopodite avec trois crochets apicaux environ. Le pédoncule de chaque pléopode est à peu près deux fois plus long que l'exopodite.

Dans le telson, le bord postérieur varie de presque droit à concave ; il ne porte ni dents ni épines, mais 8 longues soies. Il y a aussi quelques petites soies présentes sur ses faces ventrale et dorsale. La pièce terminale est à peu près 1,35 fois plus longue que large. Sur les uropodes, dont la dissymétrie se manifeste à peine, l'endopodite mesure le tiers de la longueur de l'exopodite. Les deux branches sont pourvues de petits tubercules cornés, semblables à ceux des péréiopodes IV et V.

#### DESCRIPTION DU PREMIER STADE PAGURE

Ce stade peut être trouvé en abondance dans les populations mésolittorales pendant les mois de mai et même d'avril. Au laboratoire nous l'avons obtenu à partir de larves entre la fin d'avril et le début de juin. La durée moyenne du premier stade au laboratoire a été de 20 jours, avec très peu de variations. La température de l'eau de mer dans les élevages a varié entre 10 et 14,5°C.

La taille moyenne de l'écusson, mesurée sur 35 animaux en laboratoire, a été de 1,31 mm, mais 95 % des exemplaires mesuraient entre 1,20 et 1,40 mm.

La forme générale du corps est sensiblement semblable à celle des animaux pubères (Fig. 3a), mais il y aura vraisemblablement des modifications dans les proportions de quelques appendices. Comme d'habitude chez les formes juvéniles, le nombre de soies est inférieur à celui des individus pubères et les irrégularités des régions calcifiées sont beaucoup moins prononcées.

Première antenne (Fig. 3d) : sur un pédoncule de 3 segments — les deux distaux plus longs que le proximal — s'insèrent deux fouets : le fouet dorsal est formé normalement de 3 articles proximaux épais et de trois distaux minces ; le fouet ventral compte trois segments et il est plus mince vers l'extrémité antérieure là où se trouve la plus grande densité de soies (formule 3.3.3). Sur 35 individus, nous n'avons trouvé qu'un cas de dissymétrie : 3.3.3/3.2.3. Sur 25, nous avons trouvé la

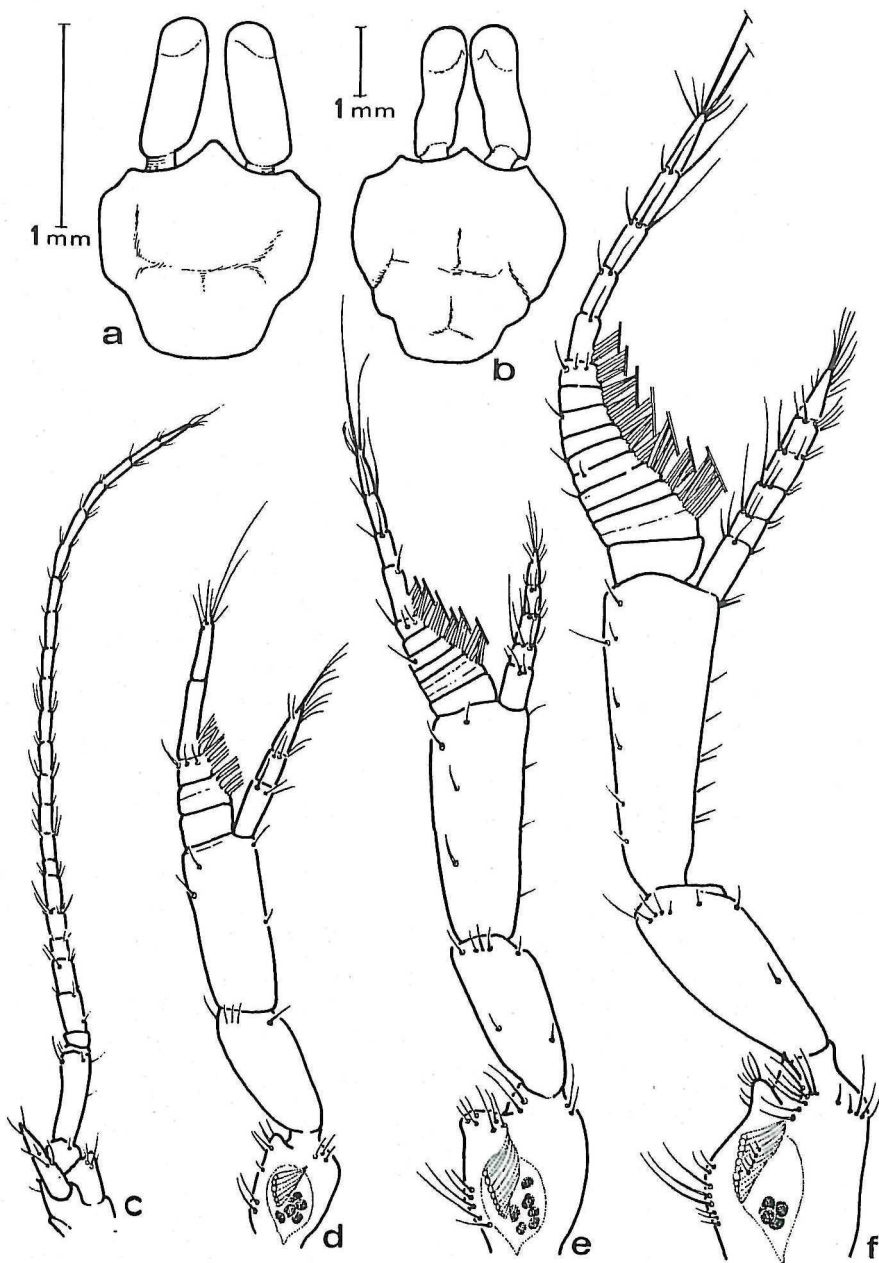


Fig. 3 - a - écusson et pédoncules oculaires, premier pagure  
 b - id., 10<sup>e</sup> pagure  
 c - antenne (antenne 2), premier pagure  
 d - antennule (antenne 1), premier pagure  
 e - id., 4<sup>e</sup> pagure  
 f - id., 7<sup>e</sup> pagure

situation que nous appelons "normale" (3.3.3.). Dans six cas la formule est 3.2.3. et dans trois cas 4.3.3., cette dernière variation résultant de la division d'un des segments proximaux du fouet dorsal, situation qui, d'habitude, s'ébauche chez le pagure I et se précise chez le II.

Deuxième antenne (Fig. 3c) : le fouet est formé de 18 à 24 segments, le petit article basal exclu. Dans plus de 75 % des cas, il y a de 21 à 22 segments et dans plus de 90 % des cas, entre 21 et 24 segments. Nous avons trouvé une dissymétrie chez 39 % des animaux examinés.

Pièces buccales et maxillipèdes (Fig. 4 et 5) : en général elles présentent les mêmes formes et structures que chez le stade pubère, la garniture de soies étant considérablement moindre. Nous avons pris comme exemple de l'évolution de la chétotaxie l'endopodite du 3<sup>e</sup> maxillipède, sur lequel il est possible de faire un comptage exact des soies à cause de leur petit nombre. Dans le premier stade pagure, le segment distal présente dans tous les cas 8 soies marginales qui se trouvent symétriquement disposées vers la moitié antérieure. Le segment basal possède, sur sa surface interne, deux grosses soies, à peine crochues, qui l'accrochent à l'exopodite du 2<sup>e</sup> maxillipède.

Appendices thoraciques (Fig. 6) : le chélipède est sensiblement moins ornémenté que chez la phase pubère et considérablement plus étroit par rapport à la taille totale. Ainsi, la relation longueur/largeur du propode est de 2,03 chez le premier stade pagure et de 1,80 chez le dixième. Les péréiopodes ambulatoires ne présentent pas de différences marquées avec ceux des stades pubères. Il est intéressant de noter un chiffre qui montre l'allométrie positive (= majorante) du chélipède par rapport aux péréiopodes : chez le stade pagure I, la relation péréiopode II/chélipède (longueur totale) est de 1,48, tandis que, au stade X, cette relation est réduite à 1,26.

Chez le premier stade pagure, le nombre d'écaillés terminales des péréiopodes IV et V est petit comparé à celui des individus pubères, et la pilosité est notablement moins développée.

Abdomen : la forme générale est déjà similaire à celle des stades pubères et les appendices droits ont normalement disparu. La dissymétrie s'étend même aux uropodes.

Pléopodes : le pléopode I femelle n'est pas développé et il est possible de trouver sur le deuxième segment abdominal un tout petit bourgeon (Fig. 9a). Les pléopodes III, IV et V présentent sur l'exopodite un nombre variable de soies, entre 9 et 13 (Tableau 1) et il peut exister une soie près de l'apex sur l'endopodite, qui est toujours d'une taille beaucoup plus petite.

#### ÉVOLUTION DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Dans le tableau 1, nous présentons quelques données sur l'évolution des caractères mesurables. Il est nécessaire d'analyser quelques caractéristiques de cette évolution et d'exposer les principales modifications observées.

D'abord, il est évident que dans les premiers stades il n'y a que peu de chevauchements de caractéristiques d'un stade sur l'autre, c'est-à-dire que les écarts autour de la moyenne sont petits. Plus tard, ces écarts augmenteront considérablement.

*Écusson* (Fig. 3) : les changements de forme de l'écusson sont minimales entre les premiers stades et les exemplaires pubères âgés de deux ans. En général, il y a une tendance au remplacement du contour régulier et arrondi de l'écusson de la glaucothoé par un contour sinueux, mais symétrique, caractéristique qui semble déjà fixée chez le stade pagure V environ. En même temps se produit un allongement de l'écusson, qui s'exprime numériquement par l'augmentation progressive de la relation longueur/largeur tout au long des premiers stades : 1,38 chez le pagure I ; 1,77 chez le pagure X ; 2,0 chez l'adulte âgé de 2 ans environ (1).

Il faut aussi remarquer un raccourcissement proportionnel du rostre, plus brusque dans le passage de la glaucothoé au premier stade pagure. En même temps, son extrémité et les épines externes des marges orbitaires deviennent plus aiguës.

TABLEAU 1 — CARACTÈRES NUMÉRIQUES  
(Pour explication : voir Matériel et Méthodes)

	PAG. I	PAG. II	PAG. III	PAG. IV	PAG. V
Durée (jours) (1)	22 (20-26)	18,2 (12-28)	17,5 (12-24)	24,7 (15-32)	24,8 (18-36)
Écusson (mm) (2)	1,31 (1,20-1,40)	1,53 (1,40-1,65)	1,78 (1,65-1,95)	2,08 (1,90-2,30)	2,38 (2,16-2,55)
Antenne 1 (3)	3.3.3.	4.3.3.	5.3.4/5.4.4.	6.4.4/6.4.5.	7.4.5/8.4.5.
Antenne 2 (3) (segments fouet)	21,7 (21-24)	26,3 (24-28)	32,2 (29-35)	39 (35-43)	45
Palpe mxp. 3 (3) (N° soies)	2/8	3/10	3.4/12.14	4.5/14.16	5.6/18
Pléopode III (3) (N° soies exopod.)	11 - 12	13 - 15	16 - 21	19 - 23	22 - 27
Pléopode IV (3)	11 - 12	12 - 15	15 - 21	19 - 24	22 - 27
Pléopode V (3)	10 - 12	12 - 15	14 - 19	19 - 22	21 - 25

(1) Moyenne et chiffres extrêmes

(2) Moyenne et chiffres comprenant plus de 80 % des observations

(3) Valeurs prédominantes.

(1) Largeur : mesure du front entre les deux pointes externes des marges orbitaires.

*Première antenne* (Fig. 3, d-f) : les trois pièces qui forment le pédoncule ne montrent pas de modifications remarquables, en dehors de l'augmentation normale du nombre de soies. Les deux fouets présentent une augmentation presque régulière du nombre des articles, qui est bien exprimée par les chiffres du tableau 1, et particulièrement remarquable dans le cas des segments proximaux élargis du fouet dorsal et chez les individus des premiers stades. Ainsi, chez le premier stade pagure, on trouve presque toujours 3 segments ; chez le deuxième, toujours 4 ; chez le troisième, toujours 5 ; chez le quatrième, toujours 6 ; chez le cinquième, presque toujours 7.

La dissymétrie de ces appendices est très fréquente.

*Deuxième antenne* (Fig. 3c) : il n'y a pas de modifications importantes dans les cinq segments qui forment le pédoncule, mais la longueur du fouet augmente progressivement par l'addition de nouveaux articles. De même que dans le cas antérieur, cette augmentation est plus régulière chez les premiers stades (tableau 1). La dissymétrie des antennes est très fréquente : elle affecte près de 40 % des animaux les plus jeunes. Plus tard, ce caractère devient difficile à observer à cause de la rupture de l'extrémité de l'antenne chez la majorité des animaux en aquarium.

*Pédoncule oculaire* (Fig. 3) : entre la glaucothoé et les formes juvéniles, il y a une différence remarquable : la pigmentation foncée du pédoncule de la post-larve disparaît chez le premier pagure. D'après MacDonald, Pike et Williamson (1957), la pigmentation se perd au cours du stade glaucothoé, mais nous n'avons pas pu le prouver.

Dans les deux premiers stades juvéniles, la forme et les proportions du pédoncule manifestent un changement brusque, perdent les caractéristiques de la glaucothoé et acquièrent celles de la phase pubère.

Ces premières formes ont un pédoncule 2 fois plus long que large environ, et une grosseur presque uniforme. Entre les stades III et V, les proportions se modifient et la relation longueur/largeur devient celle du stade pubère : 2,8 - 2,9, mais la forme change plus graduellement avec le développement d'un rétrécissement central qui, chez les pubères, sera très marqué. La relation de taille entre le pédoncule et le front reste pratiquement constante, parce que ces deux éléments présentent l'un et l'autre une très claire allométrie négative par rapport à la taille totale de l'animal ou aux chélopèdes.

*Mandibule* (Fig. 4, a - c) : il s'agit de la pièce qui présente les variations les plus faibles tout au long des stades étudiés. Le palpe biarticulé apparaît pour la première fois chez la glaucothoé ; ensuite il n'y aura plus qu'une augmentation dans le nombre de ses soies terminales, mais très peu de changements dans les proportions de la mandibule. La partie apicale la plus calcifiée de l'appendice ne change pratiquement pas et devient chaque fois plus rigide.

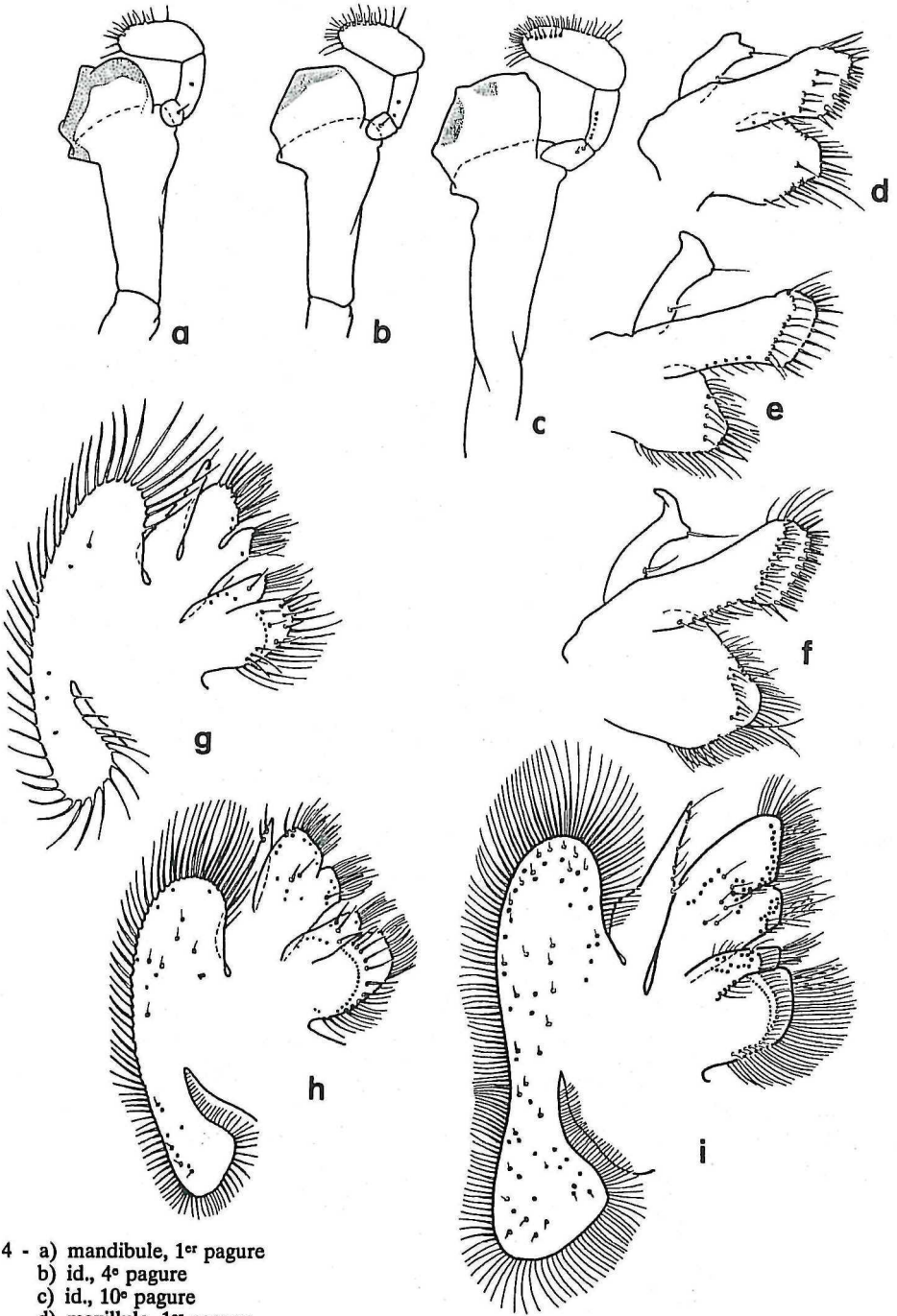


Fig. 4 - a) mandibule, 1<sup>er</sup> pagure  
 b) id., 4<sup>e</sup> pagure  
 c) id., 10<sup>e</sup> pagure  
 d) maxillule, 1<sup>er</sup> pagure  
 e) id., 4<sup>e</sup> pagure  
 f) id., 10<sup>e</sup> pagure  
 g) maxille, 1<sup>er</sup> pagure  
 h) id., 4<sup>e</sup> pagure  
 i) id., 10<sup>e</sup> pagure

*Troisième maxillipède* (Fig. 5, a - c) : cet appendice subit une évolution intéressante dans sa forme et dans la distribution de ses soies. Étant donné le nombre relativement peu abondant de soies et leur répartition uniforme, il s'agit d'un bon matériel pour étudier les modifications de la chétotaxie. Dans les cinq articles de l'endopodite disposés pratiquement en ligne, il n'y a pas de changements remarquables, en dehors de l'évolution de l'article basal, qui chez la glaucothoé est aplati et a ses bords entiers. Chez le premier stade pagure, le bord entier est remplacé par un bord régulièrement denticulé, lequel s'applique contre le bord denticulé de l'autre côté pour former un véritable crible, modification vraisemblablement en relation avec des changements du régime alimentaire. La dentition du bord se fait plus remarquable avec l'âge de l'animal, dans un processus lent et graduel.

L'exopodite montre deux types de modifications : I, au niveau de 7<sup>e</sup> - 8<sup>e</sup> pagure, la pièce, qui était biarticulée, devient triarticulée, par suite de l'apparition d'un troisième segment entre les deux précédents ; II, les modifications du nombre et de la distribution des soies se réalisent avec une certaine régularité, qui peut être analysée à travers les chiffres du tableau 1. Pourtant, dans ce cas, on peut remarquer que la variation individuelle se marque chaque fois davantage au fur et à mesure que l'âge de l'animal augmente. Ainsi, chez la glaucothoé et le premier stade pagure, la formule des soies (voir "Matériel et Méthodes") est, dans chaque cas, constante pour 100 % des animaux étudiés, alors que, dans les stades plus avancés, la variation apparaît et s'élargit : chez le 5<sup>e</sup> stade pagure déjà, le segment basal peut avoir de 3 à 7 soies et le distal, de 16 à 20. De toute façon, le nombre et la distribution des soies du palpe du 3<sup>e</sup> maxillipède nous semblent des caractères complémentaires importants pour la détermination approximative du stade de l'animal, au moins chez des spécimens jeunes.

De même que dans le cas d'autres structures paires, la dissymétrie est fréquente.

*Chélipèdes* (Fig. 6a, 7a, 8a) : à partir de la glaucothoé, les modifications manifestées par les chélipèdes sont assez lentes. Ceux-ci deviennent chaque fois plus forts et plus épais et leur allométrie positive par rapport aux périopodes devient évidente. Avec le temps, la différence entre les chélipèdes droit et gauche se fait davantage remarquable.

*Périopodes II et III* (Fig. 6b, 7b, 8b) : il s'agit d'appendices qui montrent très peu de changements à travers la vie juvénile, ce qui est vraisemblablement en relation avec la très brusque modification qui se réalise entre la phase larvaire natatoire et la glaucothoé. Dès lors, il n'y a plus que de très légères variations dans l'ornementation, comme l'apparition d'épines sur le bord supérieur du propode et du carpe.

*Périopodes IV et V* (Fig. 6c, d, e, f ; 8c, d, e, f) : les deux périopodes, très réduits, sont pourvus d'une grande quantité de petits tubercules cornés et aigus sur une ample surface du propode, qui lui donne l'aspect d'une râpe. En plus, il y a sur

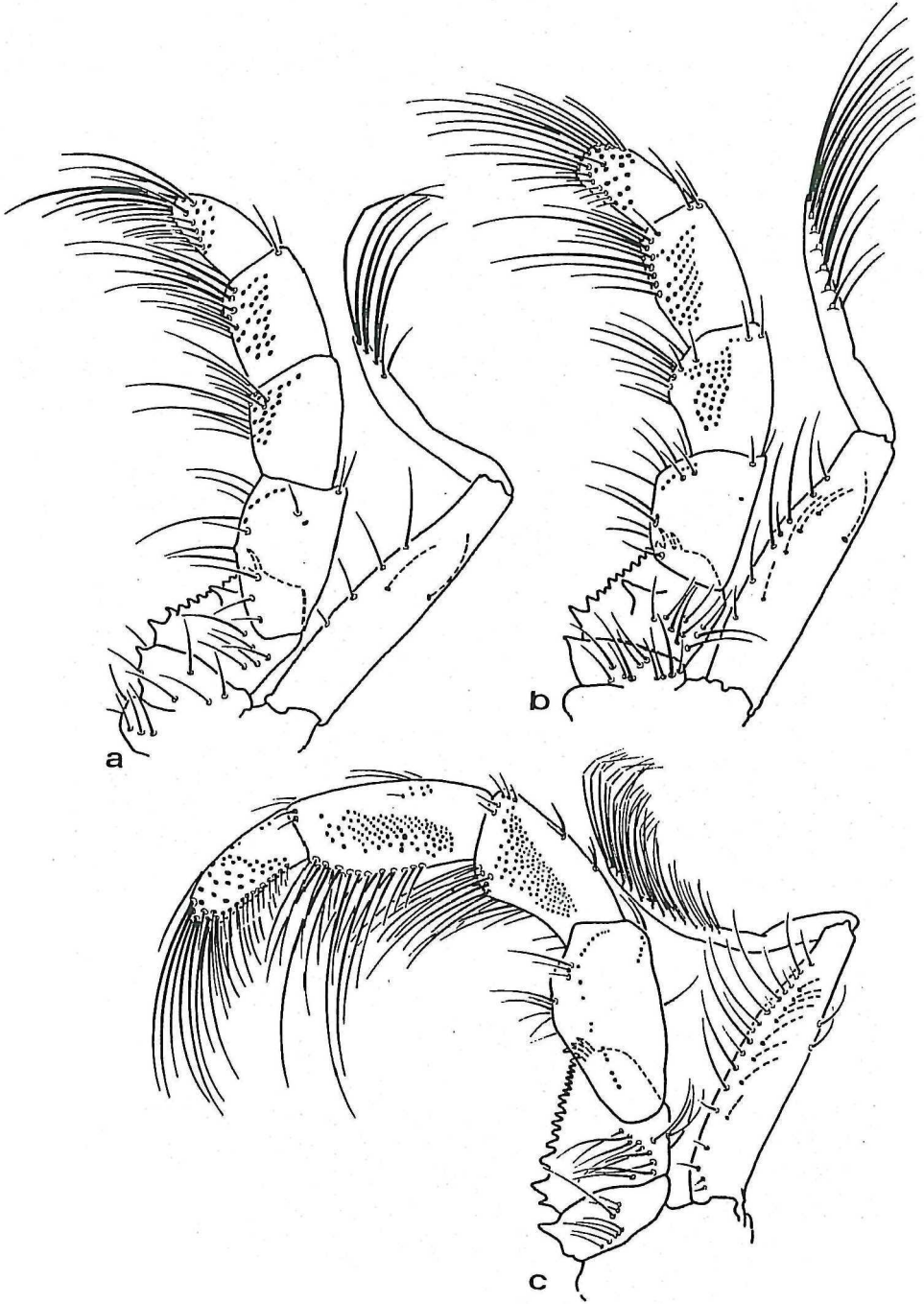


Fig. 5 - a) 3<sup>e</sup> maxillipède, 1<sup>er</sup> pature  
 b) id., 4<sup>e</sup> pature  
 c) id., 10<sup>e</sup> pature



Fig. 6 - *Premier pagure*, appendices :

- a) chélipède
- b) 2<sup>e</sup> périopode
- c) 4<sup>e</sup> périopode
- d) 5<sup>e</sup> périopode
- e) 4<sup>e</sup> périopode, détail des segments terminaux
- f) 5<sup>e</sup> périopode, id.
- g) telson et uropodes

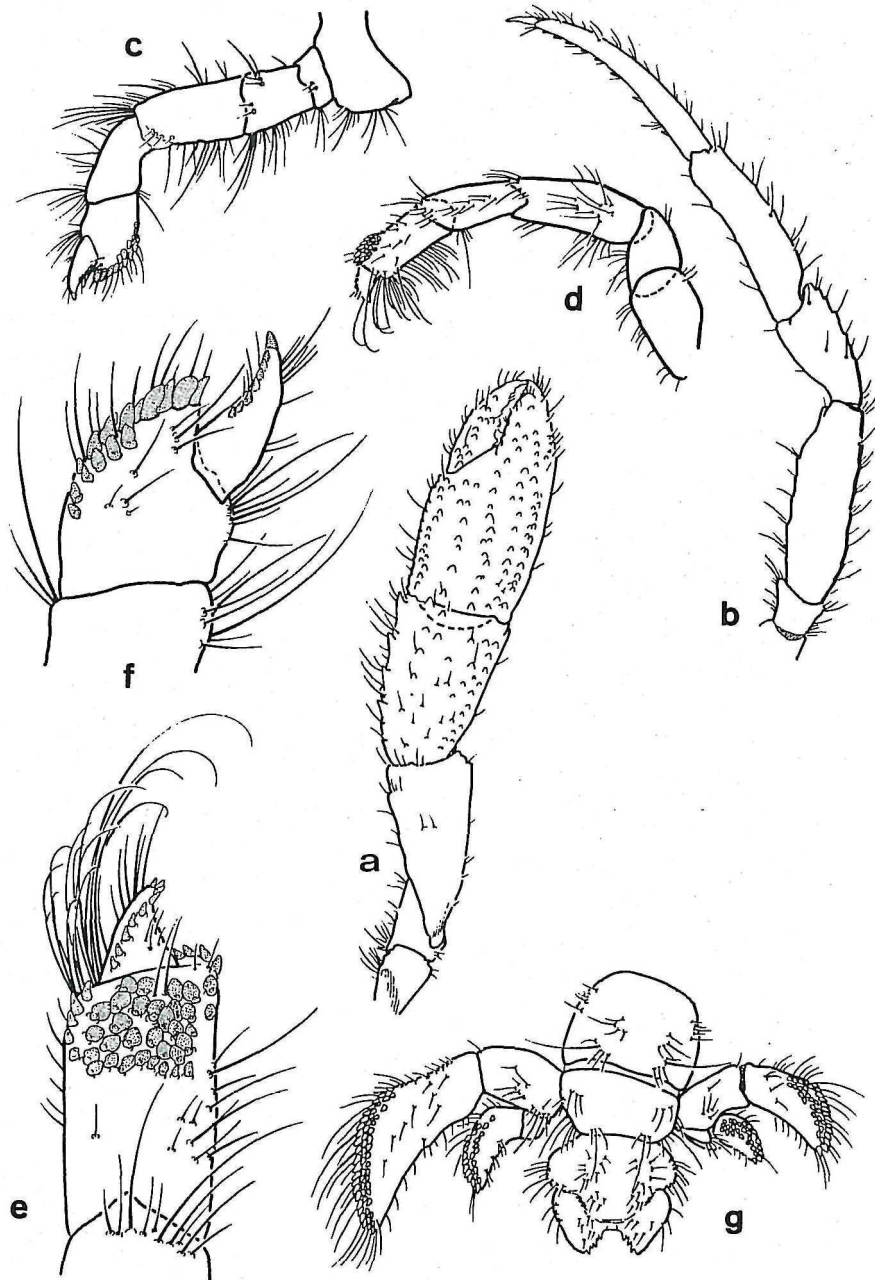


Fig. 7 - *Quatrième pagure*, appendices :

- a) chélipède
- b) 2<sup>e</sup> péréiopode
- c) 4<sup>e</sup> péréiopode
- d) 5<sup>e</sup> péréiopode
- e) 4<sup>e</sup> péréiopode, détail des segments terminaux
- f) 5<sup>e</sup> péréiopode, id.
- g) telson et uropodes

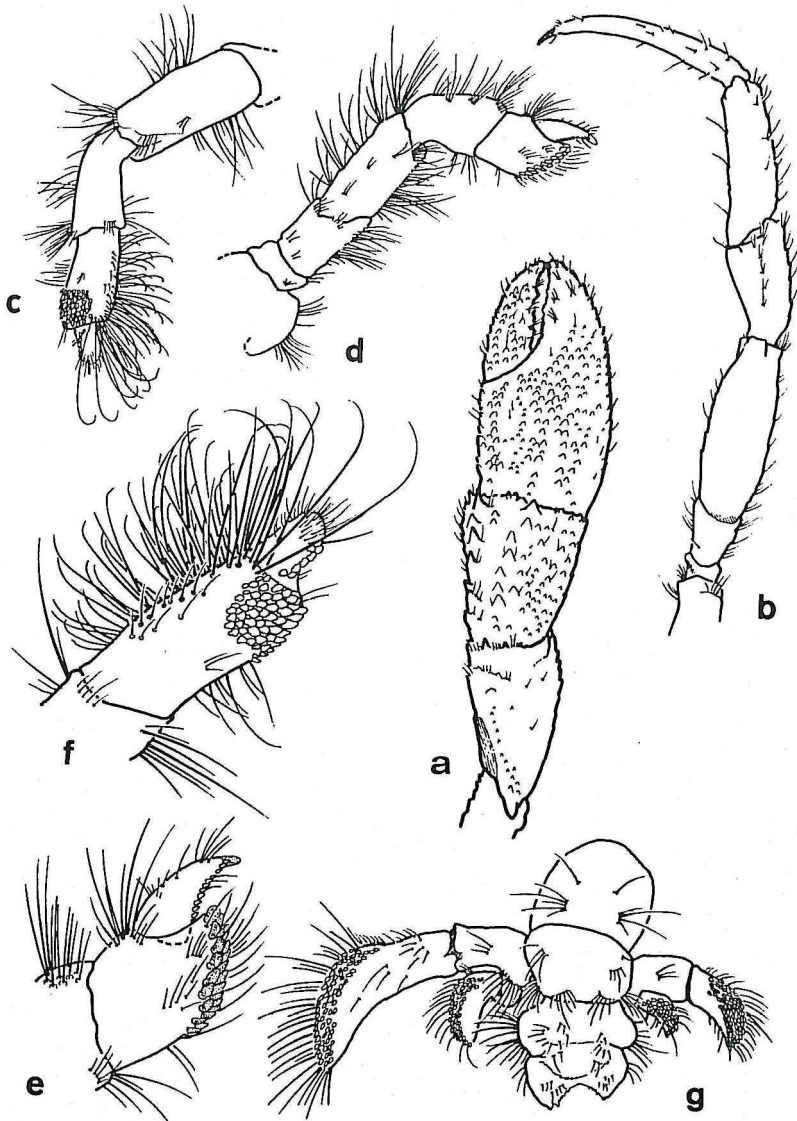


Fig. 8 - 10<sup>e</sup> pagure, appendices :  
 a) chélipède  
 b) 2<sup>e</sup> péréiopode  
 c) 4<sup>e</sup> péréiopode  
 d) 5<sup>e</sup> péréiopode  
 e) 4<sup>e</sup> péréiopode, détail des segments terminaux  
 f) 5<sup>e</sup> péréiopode, id.  
 g) telson et uropodes

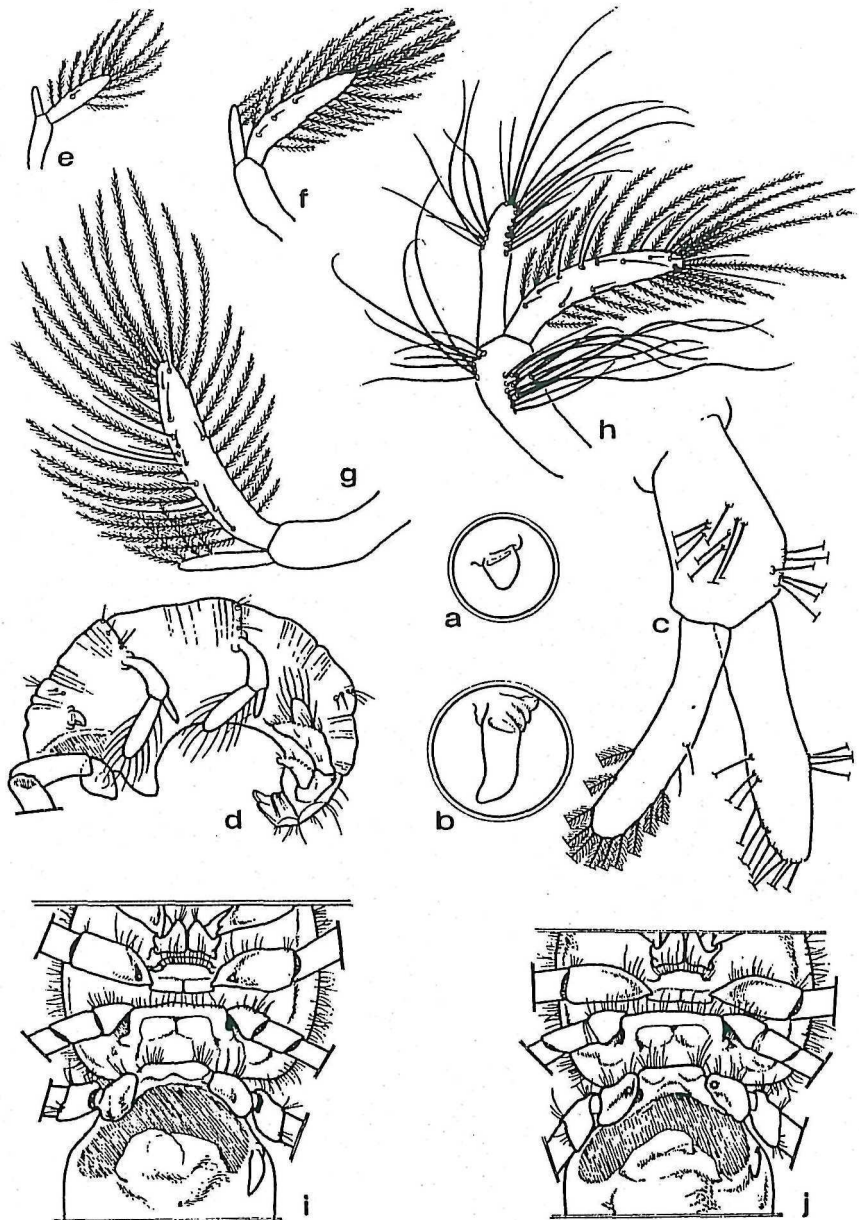


Fig. 9 - a) 2<sup>e</sup> pléopode, femelle, 1<sup>er</sup> pagure  
 b) id., 4<sup>e</sup> pagure  
 c) 3<sup>e</sup> pléopode, femelle, 6<sup>e</sup> pagure  
 d) abdomen, 1<sup>er</sup> pagure, mâle  
 e) 4<sup>e</sup> pléopode, mâle, 1<sup>er</sup> pagure  
 f) id., 4<sup>e</sup> pagure  
 g) id., 7<sup>e</sup> pagure  
 h) 3<sup>e</sup> pléopode, femelle, 7<sup>e</sup> pagure  
 i) apparition des orifices sexuels chez le 4<sup>e</sup> pagure femelle  
 j) id., mâle

cette région une couverture dense de soies, qui fait apparemment de ces appendices des structures effectives de nettoyage, avec lesquelles l'animal brosse souvent la région branchiale. Au fur et à mesure de la croissance, soies et tubercules se font de plus en plus denses.

Il y a, pourtant, une différence importante entre ces deux appendices : tous deux sont, originairement, subchéliformes, avec un dactyle mobile qui peut s'opposer au propode, mais chez les animaux pubères cette structure ne subsiste que sur le 4<sup>e</sup> péréiopode. Sur le 5<sup>e</sup> péréiopode, la saillie antérieure du propode a complètement disparu chez le 5<sup>e</sup> stade pagure.

*Pléopodes* (Fig. 9) : en dehors des changements dans le nombre de soies, qui peut être analysé à partir du tableau 1, les pléopodes présentent une évolution intéressante.

Comme Altes (1965) le montre, dans les stades préalables à la manifestation externe du sexe, la forme et la chétotaxie sont tout à fait de type mâle et c'est seulement à partir du 5<sup>e</sup> ou du 6<sup>e</sup> stade pagure que la différence se précise. Perez (1932 a) décrit une différenciation dans les soies des pléopodes des deux sexes chez *P. bernhardus*, ayant trouvé que, tandis que les soies de la femelle sont simples, celles du mâle sont plumeuses. Il y a ici une erreur qui peut s'expliquer si Perez a considéré comme "adultes" des animaux qui se sont reproduits à la fin de leur première année. Bien qu'ils soient pubères, l'évolution des pléopodes et des soies se continue — pensons-nous — pendant une année environ, peut-être davantage. Le même auteur (1932 b) signale aussi, chez *Diogenes pugilator*, une différence remarquable entre les pléopodes des deux sexes : tandis que chez le mâle toutes les soies sont plumeuses, chez la femelle il y en a de deux types : les unes sont "simples, longues, capillaires. Les autres, plus courtes, plus arquées, avec leur moitié distale hérissée de barbelures courtes et serrées... comme une double scie". Et il ajoute : "les très jeunes femelles ne portent tout d'abord à leurs pléopodes 2 à 4 que des soies plumeuses, elles passent ensuite peu à peu au type d'ornementation femelle".

D'après nos observations, le développement de la morphologie des soies correspond au schéma suivant : jusqu'au 5<sup>e</sup> stade pagure à peu près, il n'est pas possible de reconnaître le sexe d'après la morphologie des pléopodes. A partir de ce stade, le développement du pléopode femelle commence, avec une progressive mais rapide perte des soies plumeuses et leur remplacement par des soies simples. Au niveau du 7<sup>e</sup> pagure femelle, on remarque que seules les soies de l'endopodite restent encore plumeuses (Fig. 9h), tandis que chez les mâles, toutes les soies conservent cette caractéristique (Fig. 9g). Plus tard, la totalité des soies deviendront simples chez les mâles aussi bien que chez les femelles. Ce changement de la morphologie des soies des mâles survient bien après la première année, c'est-à-dire après la migration des populations de la région intertidale à des profondeurs de 15 à 30 m.

En résumé : chez les deux sexes, les soies sont plumeuses lorsque les animaux sont sexuellement indifférenciés. Cette condition disparaît d'abord chez la femelle et bien plus tard chez le mâle. Ainsi, on peut distinguer le sexe d'après ce caractère au moins jusqu'à la première saison de reproduction.

Il faut remarquer que la morphologie définitive des soies est atteinte chez la femelle *avant* la maturité sexuelle, tandis que chez le mâle elle est postérieure à la puberté.

*Telson et uropodes* (Fig. 6g, 7g, 8g) : le changement le plus remarquable se produit au passage de la glaucothoé au 1<sup>er</sup> stade pagure : le bord postérieur du telson, jusqu'ici convexe ou presque droit, se transforme pour devenir fortement concave, transformation vraisemblablement en relation avec la perte de la fonction natale.

Le telson présente un raccourcissement progressif : chez la glaucothoé il est 1,35 fois plus long que large ; chez le stade pagure III, il est à peine plus long que large et au 10<sup>e</sup> stade, il est déjà nettement plus large que long.

La transformation des uropodes porte sur deux caractères : la dissymétrie s'intensifie rapidement et le revêtement de tubercules cornés de la région distale des appendices — que nous avons décrit chez la post-larve — se fait chaque fois plus dense.

#### COMPARAISON AVEC *PAGURISTES SERICEUS* MILNE EDWARDS

Si on compare les développements juvéniles de *Pagurus bernhardus* et de *Paguristes sericeus* — l'espèce de Diogenidae dont le développement est bien connu d'après le travail de Provenzano et Rice (1966) — on trouve chez cette dernière espèce quelques caractères qui font penser à un développement bien moins précoce par rapport à *P. bernhardus*. Cela ne doit pas surprendre : comme nous l'avons dit, *Pagurus* et *Paguristes* appartiennent à deux lignées relativement éloignées. Ce qui attire d'abord l'attention, c'est la rétention des pléopodes pairs chez le premier stade pagure de *P. sericeus*, une sorte de prolongation de la condition symétrique qui, chez *P. bernhardus*, disparaît avec la fin de la vie larvaire. Cette caractéristique de *P. sericeus* est évidemment liée à la persistance, chez les individus pubères des pléopodes fonctionnels (gonopodes). D'autre part, la forme du telson chez *P. sericeus* n'exprime sa dissymétrie définitive qu'après le troisième ou le quatrième stade pagure. En effet : le telson, chez la glaucothoé, bien que très variable, a toujours un bord postérieur convexe. Cette convexité se transforme en concavité chez le premier stade pagure, changement que nous avons décrit aussi pour *P. bernhardus*, mais l'évolution continue jusqu'à atteindre l'asymétrie qui caractérise les exemplaires pubères de *P. sericeus*, et qui survient chez le troisième ou le quatrième stade pagure. Pourtant, les caractéristiques définitives du telson ne sont atteintes qu'au dixième stade.

La forme et les proportions de l'écusson et des pédoncules oculaires présentent une évolution très différente dans les deux espèces. Bien que l'allométrie négative des pédoncules oculaires par rapport à la taille totale de l'animal soit remarquable chez *P. bernhardus*, la proportion longueur/largeur du pédoncule se stabilise bientôt, et après il y aura seulement une accentuation du rétrécissement de la région moyenne du pédoncule. La relation entre celui-ci et le front est pratiquement constante à partir du quatrième stade pagure, comme conséquence de la diminution relative de la largeur du front, ce qui coïncide approximativement avec la variation du pédoncule. La forme de l'écusson de cette espèce manifeste peu de changements (Fig. 3), en dehors de sa tendance à un allongement graduel. — Chez *P. sericeus*, les changements de forme dans le pédoncule oculaire sont assez remarquables, et ils ont même amené à la description erronée de nouvelles espèces, fondée sur les différentes proportions des pédoncules oculaires d'individus d'âge dissemblable : c'est ainsi que Benedict a décrit *Paguristes rectifrons* et *P. tenuirostris* qui sont en fait synonymes (Provenzano & Rice, 1966). La relation longueur/largeur du pédoncule entre les dix premiers stades pagures chez *P. bernhardus* varie entre 2,8 et 2,9 ; c'est-à-dire qu'elle reste pratiquement la même, bien que le développement du rétrécissement central fasse penser à un allongement. Chez *P. sericeus*, d'après les très précises illustrations de Provenzano et Rice (1966) nous avons mesuré des variations qui vont de 2,07 (pagure I) à 5,46 (adulte).

L'évolution des péréiopodes IV et V est aussi spécialement lente chez *P. sericeus* par rapport à *P. bernhardus* : tandis que chez cette dernière espèce, chez le dixième stade pagure, les caractéristiques définitives sont déjà pratiquement atteintes, chez *P. sericeus*, c'est à partir du pagure X que la variation du quatrième péréiopode se manifeste essentiellement.

La différenciation du sexe semble être légèrement plus tardive chez *P. sericeus*, en général chez le 5<sup>e</sup> stade pagure, mais ce serait le mâle qui manifesterait ses caractères sexuels le premier, avec le développement des appendices sexuels. Chez *Clibanarius misanthropus*, néanmoins, le sexe est évident, comme chez *P. bernhardus*, à partir du 4<sup>e</sup> pagure (Dechance, 1958).

Il est intéressant de remarquer que la lente évolution de *P. sericeus* vers ses caractères morphologiques définitifs coïncide avec une période de vie larvaire assez brève, à peu près 11 jours (Rice et Provenzano, 1965), tandis que chez *P. bernhardus* le premier pagure apparaît après 80 jours environ (données de nos élevages en conditions normales).

**Resumen :** Se estudió el desarrollo juvenil de *Pagurus bernhardus* L. durante un año a través de cultivos de laboratorio y de observaciones sobre poblaciones naturales en la zona de mareas del Aber de Roscoff, lo que permitió seguir el ciclo de vida a lo largo de 11 o 12 estadios. Se describe e ilustra la evolución morfológica. La diferenciación sexual se manifiesta a partir del paguro IV o V y la hembra adquiere primero sus caracteres morfológicos definitivos y más tarde la madurez. En el macho, la diferenciación morfológica de las setas de los pléopodos, en cambio, se continúa hasta mucho después de la maduración. La comparación con el desarrollo juvenil del diogénido *Paguristes sericeus*, estudiado por

Provenzano y Rice (1966) muestra que, en general, *P. bernhardus* es considerablemente más precoz en la adquisición de sus caracteres definitivos, pero esta precocidad se compensa con un desarrollo larval bastante más prolongado.

### REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'une thèse de doctorat préparée dans le laboratoire de zoologie des Arthropodes du Muséum d'histoire naturelle de Paris sous la direction de M. le Professeur Forest. Je tiens à lui exprimer toute ma gratitude non seulement pour ses conseils et encouragements constants, mais aussi parce qu'il m'a apporté un soutien moral inestimable pendant des années qui m'ont été pénibles. Je dois remercier également MM. Bougis, Drach et Turquier, qui ont bien voulu faire une révision critique du manuscrit, et M. le Professeur Bergerard, ex-directeur de la station biologique de Roscoff, qui m'a accueilli dans ses laboratoires pendant la réalisation du travail expérimental. Je remercie aussi M<sup>lle</sup> Michèle Regnault, qui a fait une dernière révision du manuscrit, et M. Roland Bourdon, qui m'a donné des conseils de grande valeur pendant mon séjour à Roscoff et qui a bien voulu me faciliter récemment l'accès à un matériel nécessaire pour la mise au point finale.

Les dessins ont été réalisés par M<sup>me</sup> Clara Yañez qui m'a aussi prêté une aide précieuse dans le travail technique.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALTES, J., 1965. Étude comparée des variants sexuels abdominaux chez quelques pagures. *Archs Zool. exp. gén.*, 106 : 187-377.
- BODO, F., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1965. Étude dynamique et variation saisonnière du plancton de la région de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 6 : 219-254.
- BOOKHOUT, C.G., 1964. Salinity effects on the larval development of *Pagurus bernhardus* (L.) reared in the laboratory. *Ophelia*, 1 : 275-294.
- BOUVIER, E.L., 1918. Sur une petite collection de Crustacés de Cuba offerte au Muséum par M. de Bouury. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 24 : 6-15.
- CARAYON, J., 1942. Sur le stade glaucothoé du pagure *Clibanarius misanthropus* et sur l'établissement de la dissymétrie chez les pagures. Comparaison avec *Glaucothoe grimaldii*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 214 : 387-389.
- DECHANCE, M., 1958. Caractérisation de la glaucothoé et des premiers stades Pagure chez *Clibanarius misanthropus* (Risso) (Crust. Décapode, Anomure). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 246 : 839-842.
- DECHANCE, M., 1963. Sur les Paguristes littoraux de l'ouest de l'océan indien : *P. jousseaumei* Bouvier, *P. perspicax* Nobili et *P. abbreviatus* sp. nov. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat.*, Paris, 35 : 291-301.
- DECHANCE, M. & J. FOREST, 1958. Les glaucothoés de *Catapaguroides timidus* (Roux) et de *Clibanarius erythropus* (Latreille). Remarques sur le stade post-larvaire des paguridés. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 83 : 274-293.
- FOREST, J., 1954. Sur les premiers stades post-larvaires du Pagure *Dardanus pectinatus* (Ortmann). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 239 : 1697-1699.
- HART, J.F.L., 1937. Larval and adult stages of British Columbia Anomura. *Can. J. Res.*, 15 : 179-220.

- JACKSON, H.G., 1913. Eupagurus L.M. B. C. Memoirs, N° 21. *Proc. Trans. Liverpool biol. Soc.*, 27 : 495-573.
- MACDONALD, J.D., R.B. PIKE & D.I. WILLIAMSON, 1957. Larvae of the british species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus* and *Lithodes* (Crustacea, Decapoda). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 128 : 209-257.
- MILNE-EDWARDS, H., 1830. Description des genres Glaucothoë, Sycyonie, Sergeste et Acète, de l'ordre des Crustacés Décapodes. *Annls Sci. nat.*, 19 : 333-352.
- ORTMANN, A., 1892. Die decapoden-Krebsen des Strassburger Museum. Zool. VI. Theil. Die Abtheilungen Galatheidea und Paguridea. *Zool. Jb., Syst.*, 6 : 241-326.
- PEREZ, C., 1932a. Sur quelques caractères différentiels des sexes chez le Bernard l'Hermitte. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 194 : 1187-1189.
- PEREZ, C., 1932b. Caractères différentiels des sexes chez les Pagures du genre *Diogenes*. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris. 195 : 1044-1046.
- PROVENZANO, A.J., 1960. Notes on Bermuda hermit crabs (Crustacea, Anomura). *Bull. mar. Sci. Gulf Carribb.*, 10 : 117-124.
- PROVENZANO, A.J. & A.L. RICE, 1966. Juvenile morphology and the development of taxonomic characters in *Paguristes sericeus* (Dec. Diogenidae). *Crustaceana*, 10 : 53-69.
- RATHKE, H., 1841. Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. *Ann. Mag. nat. Hist.* 6, 1840 (1841) : 263-269.
- RICE, A.L. & A.J. PROVENZANO, 1965. The zoeal stages and the glaucothoe of *Paguristes sericeus* (Anomura, Diogenidae). *Crustaceana*, 8 (3) : 239-254.
- SAINT-LAURENT de, & M. DECHANCE, 1966. Remarques sur la classification de la famille des Paguridae et sur la position systématique d'*Iridopagurus* de Saint Laurent. Diagnose d'*Anapagurides* gen. nov. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 38 : 257-265.
- SARS, G.O., 1890. Bidrag til kundskaben om decapodernes Forvandlinger. II. *Lithodes*, *Eupagurus*, *Aspiropagurus*, *Galathodes*, *Galathea*, *Munida*, *Porcellana*, *Nephrops*. *Arch. Math. Naturv.* 13 : 133-201.
- THOMPSON, M.T., 1903. The metamorphosis of the hermit crab. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 31 : 147-209.
- WEBB, G., 1921. The larvae of the decapoda Anomura and Macrura of Plymouth. *J. mar. Biol. Ass. U. K.*, 12 : 385-425.
- WILLIAMSON, H.C., 1910. On the larval and later stages of certain decapod Crustacea. *Rep. Fish. Bd. Scotl. scient. Invest.*, 1, 1909 (1910) : 1-20.
- WOLFF, T., 1961. Description of a remarkable deep-sea hermit crab, with notes on the evolution of the Paguridea. *Galathea Rep.*, 4 : 11-32.