

LA STRIDULATION CHEZ LES CRABES

PAR

DANIÈLE GUINOT-DUMORTIER

et

BERNARD DUMORTIER

Laboratoire de Zoologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

et

Laboratoire de Physiologie Acoustique de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Jouy en Josas (S & O).

οὐδὲ δὴ τῶν μαλακίων οὐδὲν οὔτε φθέγγεται οὔτε ψοφεῖ οὐδένα φυσικὸν ψόφον, οὐδέ τῶν μαλακοστράκων.

„Aucun mollusque ne peut jamais émettre de son ou bruit naturel, et il en est de même des crustacés”

Aristote, Histoire des Animaux, 4.

I. INTRODUCTION

Les appareils stridulatoires des Insectes, leur usage, leur rôle dans le comportement, les processus nerveux et hormonaux de leur fonctionnement, ont fait l'objet de travaux considérables. Ces mêmes appareils, qui se retrouvent chez les Myriapodes, les Arachnides et nombre de Crustacés, n'occupent, par contre, qu'une place réduite dans la littérature. Depuis le „Thierstimmen” de Landois paru en 1874, les rares ouvrages traitant d'acoustique animale les ont à peine mentionnés, quand ils ne les ont pas complètement passés sous silence. Et pourtant, pour ne parler que des Crustacés, la connaissance des dispositifs de production sonore remonte souvent à plus d'un siècle: Leach en 1815 signale la stridulation de *Palinurus elephas* Fabricius, 1787 (*Palinurus vulgaris* Latreille, 1804), Krauss en 1843 observe la façon dont les *Alpheus* produisent avec leur pince un bruit caractéristique. C'est Dana qui, en 1852, décrit l'appareil stridulatoire des Crabes Ocy-podes, et Hilgendorf, en 1869, celui du genre *Matuta* Weber.

Cependant ces descriptions demeurent éparses, et les essais de regroupement général sont, soit assez anciens (Aurivillius, 1893, Ortmann, 1901), soit plus récents mais très sommaires (Balss, 1921, 1944 et 1956), ou se limitent à quelques familles (Tweedie, 1954). Aussi nous a-t-il semblé intéressant d'entreprendre, en nous limitant aux seuls Décapodes Brachyoures, une revue aussi complète que possible des formations stridulatoires ou considérées comme telles, et un essai d'interprétation de la stridulation comme manifestation du comportement.

Nous nous sommes pour cela reportés aux descriptions des auteurs, que nous avons pu vérifier dans la majorité des cas par l'examen direct des spécimens con-

servés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Tous les dessins ont d'ailleurs été exécutés d'après ce matériel. ¹⁾

Il va de soi que la plupart de ces formations n'ont été considérées comme stridulatoires que sur le plan morphologique, la stridulation n'ayant été observée et entendue que chez une douzaine d'espèces. Chez beaucoup d'autres cependant, la différenciation et l'adaptation des régions supposées stridulatoires sont souvent si remarquables, que l'hypothèse de leur utilisation effective par l'animal est extrêmement vraisemblable.

Les bruits ou les sons d'origine biologique peuvent se rattacher à deux grands processus d'émission: soit la vibration de formations élastiques dans un canal où passe un courant d'air, soit le frottement réciproque de deux parties dont l'une au moins présente un relief.

La première de ces deux catégories renferme l'ensemble des Vertébrés aériens, la seconde est caractéristique de la grande majorité des Arthropodes. Chez ceux-ci, l'appareil stridulatoire se compose, schématiquement, d'une aire creusée de stries ou couverte de côtes, de granules, de poils modifiés, etc . . . , sur laquelle vient gratter une arête vive. La première se nomme „*pars stridens*” ou râpe, la seconde „*plectrum*”. En règle générale, c'est le plectrum qui se déplace sur la râpe, mais l'inverse n'est pas rare. Nous conserverons, dans nos descriptions, cette terminologie, encore qu'elle perde de sa précision dans le cas où les deux parties sont garnies d'un relief également différencié.

Nous avons adopté un plan fondé d'abord sur la situation des parties constituant l'appareil stridulatoire, ensuite, sur le degré de complexité de ce dernier pour une même situation.

Une telle classification ne présume en rien de la systématique, des relations phylogénétiques et de l'évolution.

- A. Friction d'appendices sur le céphalothorax
 - 1. Friction des chélipèdes sur le céphalothorax
 - a) Pars stridens parallèle au bord antéro-latéral
 - α) Plectrum sur le mérus
 - β) Plectrum sur le carpe
 - γ) Plectrum sur le propode
 - b) Pars stridens sous-orbitaire
 - α) Plectrum: crête sur le mérus („crête musicale”)
 - β) Plectrum: processus dentiforme sur le carpe
 - c) Pars stridens sur le chélipède. Plectrum: semis de reliefs plus ou moins groupés
 - α) Pars stridens sur le mérus
 - β) Pars stridens sur le propode
 - γ) Pars stridens sur le dactyle
 - 2. Friction des pattes ambulatoires sur le céphalothorax
- B. Friction d'appendices entre eux
 - 1. Friction du chélipède sur lui-même
 - 2. Friction du chélipède sur p 2
 - 3. Friction réciproque des appendices
 - 4. Friction du chélipède sur mxp 3
 - 5. Friction des chélipèdes entre eux

¹⁾ Les illustrations de cette note sont dues à M. M. Gaillard.

II. DIFFÉRENT TYPES D'APPAREILS STRIDULATOIRES

A. FRICTION D'APPENDICES SUR LE CÉPHALOTHORAX

1. Friction des chélipèdes sur le céphalothorax

a) Pars stridens parallèle au bord antéro-latéral.

α) Plectrum sur le mérus.

Ovalipes ocellatus (Herbst, 1799) (Portunidae)

Forme de la côte atlantique nord-américaine, nageuse en eau peu profonde et fouisseuse, à carapace jaune parsemée de taches pourpre (d'où son nom de „Calico Crab”). A la face ventrale de la carapace, la région ptérygostomienne porte une crête arquée composée d'une cinquantaine de côtes, qui représente la pars stridens (fig. 2). Le plectrum est formé de deux rangées de côtes situées de part et d'autre

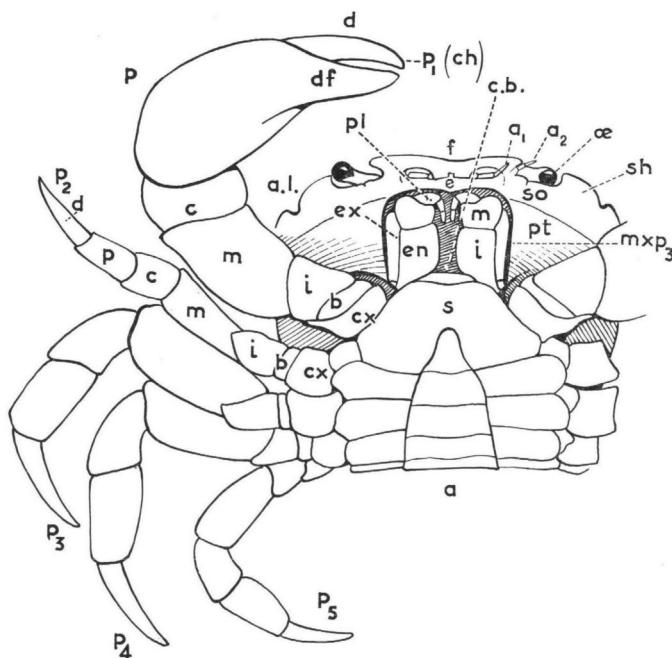


Fig. 1. — Vue schématique de la face ventrale d'un Crabe montrant la position des différentes régions nommées dans le texte. a₁: antennule; a₂: antenne; a: abdomen; a.l.: bord antéro-latéral de la carapace; b: basis; c: carpe; c.b.: cavité buccale; cx: coxa; ch: chélipède (p 1); d: dactyle; df: doigt fixe; e: épistome; en: endopodite; ex: exopodite; f: front; i: ischion; m: mérus; mxp₃: maxillipède externe; oe: œil; p: propode („main”); pl: palpe; pt: région ptérygostomienne; p 2, p 3, p 4, p 5: pattes ambulatoires; so: région sous-orbitaire; sh: région sous-hépatique; s: sternum.

d'un méplat de la face interne du mérus du chélipède (fig. 2a). Un mouvement latéral de l'appendice, d'arrière en avant, fait frotter ces deux parties l'une contre l'autre (cf. Rathbun, 1930, pl. 3).

L'appareil stridulatoire, qui existe dans les deux sexes, a déjà été signalé par Hansen en 1921, et par Balss la même année.

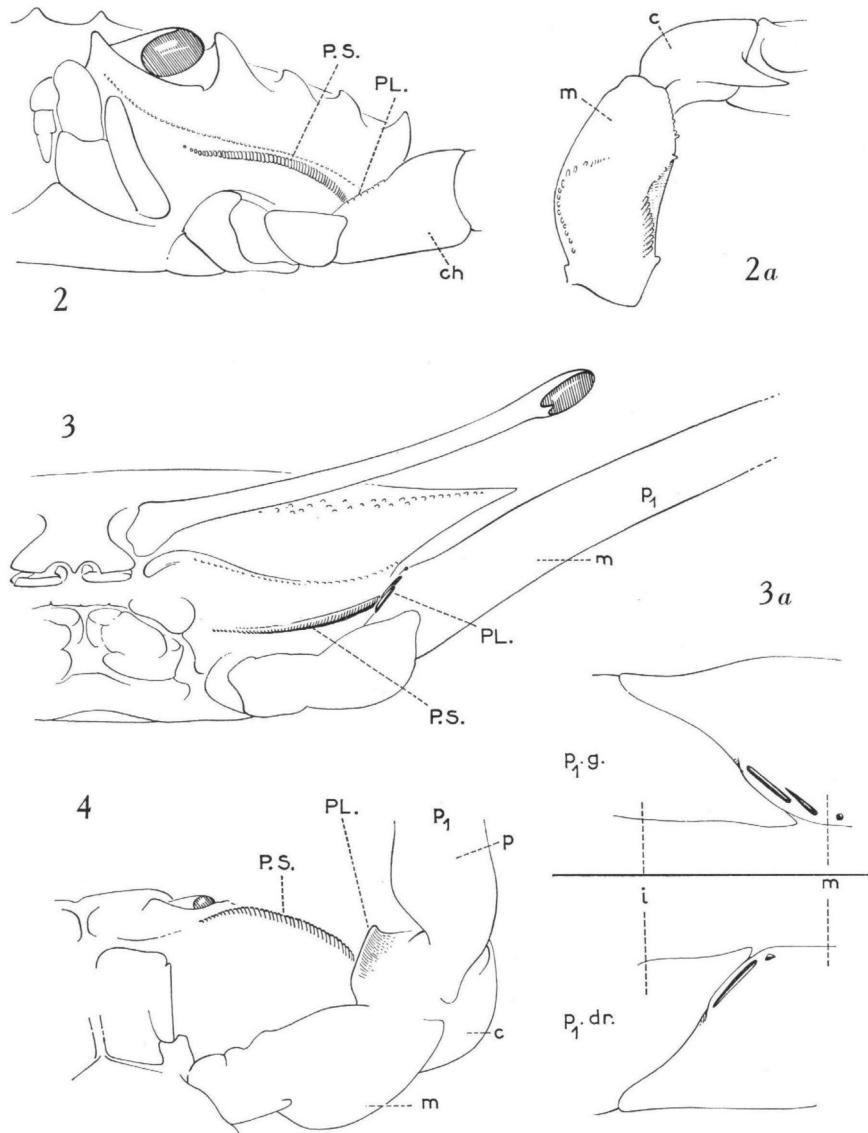


Fig. 2. *Ovalipes ocellatus* (Herbst): appareil stridulatoire ($\times 15$). 2 a, détail du plectrum sur le mérus du chélipède. — Fig. 3. *Ommatocarcinus macgillivrayi* White: appareil stridulatoire ($\times 2$). 3 a, détail du plectrum du mérus des deux chélipèdes ($\times 3$). — Fig. 4. *Pseudozius bouvieri* (A. Milne Edwards): appareil stridulatoire ($\times 5$); P. S.: pars stridens; PL: plectrum.

Une autre espèce, *Ovalipes punctatus* de Haan, 1833, possède un appareil très différent (voir infra, p. 137).

Portunus vocans (A. Milne Edwards, 1878) [*Neptunus vocans*] (Portunidae)
Forme insulaire littorale et sublittorale de l'Atlantique intertropical (Antilles, Iles du Cap Vert, Iles du Golfe de Guinée²), Ile Ascension). Ce petit crabe

²⁾ Mission Calypso 1956.

nageur a été également signalé des Iles Hawaii par Edmondson en 1935 (pp. 24-27).

La crête stridulatoire, située à la face ventrale de la carapace, s'étend parallèlement au bord antéro-latéral, de l'orbite à l'épine épibranchiale; elle est constituée d'environ vingt cinq petites côtes. La face supérieure du mérus du chélipède porte un plectrum côtelé, perpendiculaire à l'axe de l'appendice et en forme de croissant.

Le ♂ et la ♀ ont un appareil identique.

Les autres espèces du genre sont dépourvues de formations stridulatoires.

*Trizocarcinus*³⁾ *dentatus* (Rathbun, 1893) (Goneplacidae)

Espèce littorale et sublittorale des fonds vaseux du Golfe de Californie, à carapace quadratique. Sur la râpe, parallèle au sillon ptérygostomien, vient frotter une crête munie d'une dizaine de petites côtes, située sur le mérus du chélipède (cf. Rathbun, 1918, fig. texte 3).

Ce dispositif est également développé dans les deux sexes.

La seconde espèce du genre, *Trizocarcinus tacitus* Chace, 1940 (étymologiquement „crabe stridulant muet”), ne possède aucune crête stridulatoire.

Ommatocarcinus macgillivrayi White, 1852 (Goneplacidae)

Cette espèce vit en eau profonde au Japon, en Nouvelle-Zélande et en Australie. Le chélipède est très développé (près de trois fois la largeur de la carapace); le bord proximal du mérus est pourvu d'une petite crête lisse (fig. 3a) qui, par un mouvement latéral de l'appendice, parcourt la crête ptérygostomienne, fortement saillante et finement côtelée (fig. 3).

L'organe stridulatoire ainsi constitué est présent dans les deux sexes.

Chez l'espèce sud-africaine, *Ommatocarcinus pulcher* Barnard, 1950, Barnard a décrit et figuré des formations analogues (1950, p. 286, fig. 53, b, c, e).

β) Plectrum sur le carpe.

Pseudozius bouvieri (A. Milne Edwards, 1869) (Xanthidae)

Petite espèce ouest-africaine sublittorale, de la faune des Madrépores, presque uniquement insulaire (Açores, Madère, Canaries, Ste. Hélène . . .). Dans les deux sexes, le bord antéro-latéral est garni ventralement d'une série de petites côtes parallèles, sur lesquelles vient frotter une expansion plate et tronquée du carpe du chélipède (fig. 4).

L'appareil stridulatoire de cette espèce est mentionné pour la première fois par Barrois en 1888.

Gardineria canora Rathbun, 1911 (Xanthidae)

Le genre *Gardineria* Rathbun, 1911, n'est représenté que par une espèce, d'ail-

³⁾ τρίζειν = grincer.

leurs assez rare, *G. canora*, qui habite l'Océan Indien occidental, jusqu'à une cinquantaine de mètres de profondeur.

L'appareil stridulant, analogue à celui de *Pseudozius bouvieri*, consiste en deux crêtes ventrales symétriques et en une protubérance lamelliforme du carpe des chélipèdes (cf. Rathbun, 1911, pp. 236, 237, pl. 19, fig. 7, 8).

γ) Plectrum sur le propode.

Hexaplex megalops Doflein, 1904 (Goneplacidae Hexapodinae)

Peu de spécimens connus: l'un récolté à 470 mètres dans l'archipel Malais (sud de Nias), d'autres dans la même région, en eau profonde également; un autre signalé à 11 mètres dans le Golfe de Siam est douteux.

D'après Tesch (1918, pp. 242, 243), l'„organe musical” consiste, dans les deux sexes, en une striation apparue sur une protubérance située à l'emplacement du sillon ptérygostomien, et serait comparable à celui de *Trizocarcinus* (voir supra, p. 121). L'auteur écrit plus loin au sujet du plectrum: „... upper border of palm inflected inward and sharpened, thus being able to produce a squeaking sound when being rubbed against the “musical ridge””. Doflein (1904, p. 123) décrit pour sa part le plectrum de la façon suivante: „... an der Innenseite der Palma der Hand entspricht ihr jederseits eine dünne Leiste, welche, über die Leistchen gerieben, ein schnarrendes Geräusch hervorbringt”.

Ces deux descriptions du plectrum concordent au moins quant à sa présence sur le propode du chélipède.

b) Pars stridens sous-orbitaire

Crabes catométopes à pars stridens sous-orbitaire

Nous grouperons sous ce titre les nombreux genres appartenant à la famille des Grapsidae, sous-famille des Varuninae et des Sesarmae, ainsi que les genres *Macrophthalmus* Desmarest, 1823 et *Ilyoplax* Stimpson, 1858, de la famille des Ocyopidae, qui possèdent un appareil stridulatoire formé d'une crête lisse („crête musicale”) portée par le mérus, ou d'un processus dentiforme du carpe, frottant sur une pars stridens en position infra-orbitaire.

α) Plectrum: crête sur le mérus („crête musicale”)

La très grande diversité de l'ornementation de la crête infra-orbitaire chez le ♂ (cf. fig. 5a-d) a été utilisée par les carcinologues pour la discrimination des espèces (cf., par exemple, Tesch, 1918, pp. 104-106, et pp. 118, 119). Chez la ♀, par contre, cette crête est constituée d'un alignement de granules plus ou moins coalescents⁴⁾ (fig. 6); en outre, la partie complémentaire que représente la crête

⁴⁾ Cependant chez *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) ♀, la crête sous-orbitaire est faiblement striée. En outre, il existe un rudiment de côte sur le mérus, mais l'ensemble ne paraît pas être sonore. Il n'est pas exclu que les ♀ d'autres espèces, que nous n'avons pas examinées, puissent aussi présenter ces formations rappelant celles du ♂.

du mérus, fait ordinairement défaut. Les ♀ ne semblent donc pas capables de striduler, du moins avec un appareil comparable à celui du ♂.

Les crabes de ce groupe sont généralement des habitants de la zone intercotidale,

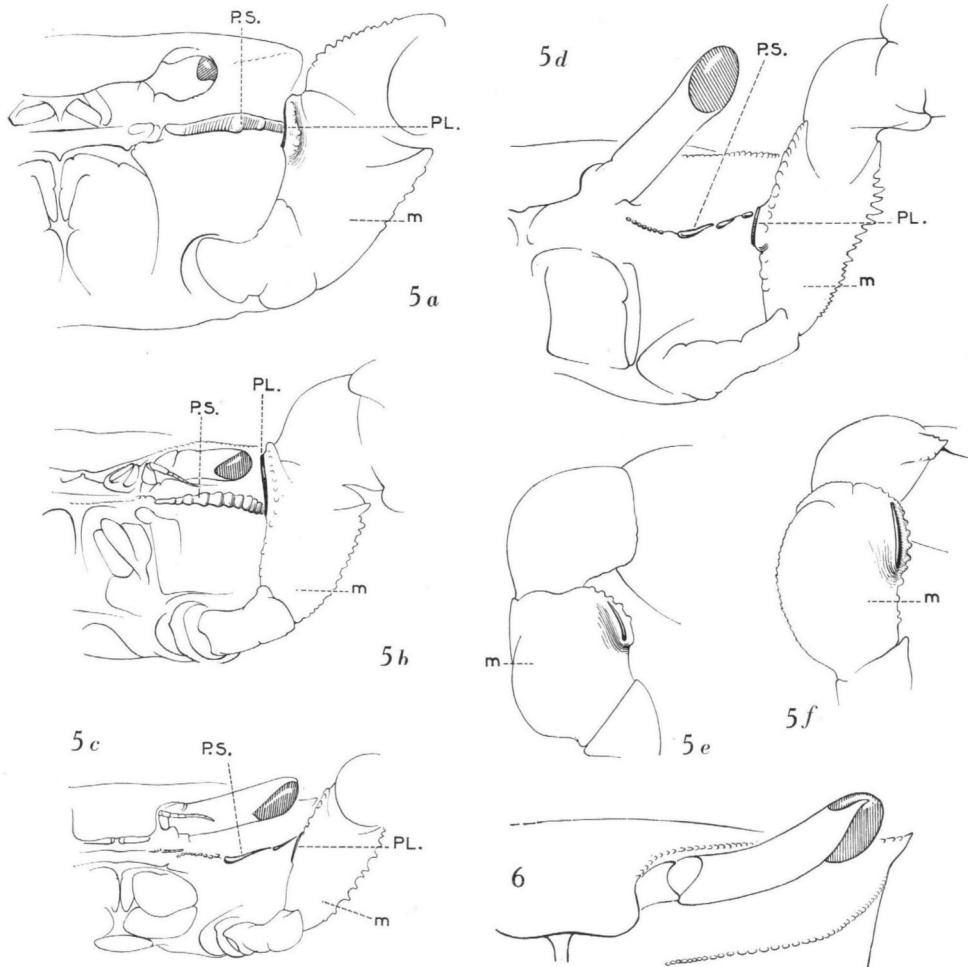


Fig. 5. ♂ Catométopes à pars stridens sous-orbitaire et à plectrum sur le mérus du chélipède. 5a, *Acmaeopleura parvula* Stimpson (x 4,3); 5b, *Helice tridens* de Haan (x 1,7); 5c, *Macrophthalmus erato* de Man (x 5,2); 5d, *M. quadratus* H. Milne Edwards (x 5,2); 5e, détail du chélipède et du plectrum chez *Acmaeopleura parvula* (x 5,2); 5 f, id., *Helice tridens* (x 1,7). --- Fig. 6. Exemple de crête infra-orbitaire non stridulatoire: ♀ Catométope (*Macrophthalmus quadratus*) (x 6,5).

des côtes rocheuses ou des eaux saumâtres et des rivières côtières. Certains vivent sous les pierres, d'autres, semi-terrestres, s'éloignent de la mer et se cachent dans des troncs d'arbres ou sous les écorces de la mangrove, mais la plupart construisent des terriers.

Sur les dix genres environ de Catométopes stridulants, nous nous bornerons à ne citer que sept exemples qui montreront l'évolution de la crête sous-orbitaire

qui, d'un simple renflement lisse, aboutit, par fragmentations successives, à un chapelet de granules. Ce passage d'une ornementation simple à une ornementation complexe, avec de nombreux états intermédiaires, n'est d'ailleurs pas nécessairement le témoignage d'une orthogenèse; en outre il serait hasardeux de présumer du sens dans lequel s'est réalisée cette évolution.

L'ordre qui préside à la description de ces formations n'implique donc, dans notre esprit, aucune filiation évolutive, il n'a été choisi que pour la facilité de l'exposé.

Acmaeopleura balssi Shen, 1932 (Grapsidae Varuninae)

Cette espèce, dont il n'a été récolté que très peu de spécimens (Chine et Japon), vit sous les pierres et dans les fonds vaseux. Elle paraît avoir le type de crête sous-orbitaire le plus simplifié, puisque, d'après la description originale (Shen, 1932, pp. 156-157, fig. 100b), elle est réduite à un renflement bien marqué divisé en trois segments, ne présentant aucune sorte d'ornementation. La crête du mérus est normale.

Acmaeopleura parvula Stimpson, 1958

Petite espèce japonaise vivant aussi sous les pierres, dans la zone intercotidale. La crête sous-orbitaire n'est plus lisse, mais très faiblement striée et étranglée en deux tubercles à son extrémité externe (fig. 5a). La „crête musicale” du mérus est typique (fig. 5e).

Macrophthalmus quadratus A. Milne Edwards, 1873 (Ocypodidae Macrophthalminae)

Espèce rare de l'Indo-Pacifique oriental (Nouvelle-Calédonie), de petite taille. La crête sous-orbitaire est formée de trois tubercules couchés, allongés et situées dans la partie externe, la partie interne ne portant que de petits denticules (fig. 5d).

Macrophthalmus erato de Man, 1888, connu de la péninsule malaise, habite à l'embouchure des rivières, à peu de distance de la mangrove et s'abrite fréquemment à l'intérieur de branches immergées, à demi-pourries, sous l'écorce, ou à l'intérieur de terriers creusés dans la vase. La crête sous-orbitaire n'a que deux tubercules, de forme semblable à ceux de *M. quadratus* (fig. 5c).

La crête musicale est normale dans les deux espèces et elle est située au milieu du bord interne du mérus du chélipède et lui est pratiquement parallèle. Tesch (1915, pp. 156, 157 et pp. 193-195) mentionne une organisation analogue chez *M. tomentosus* Eydoux et Souleyet, 1841, et chez *M. pectinipes* Guérin, 1839.

Metaplagia elegans de Man, 1888 (Grapsidae Sesarmae)

Tous les représentants du genre *Metaplagia* H. Milne Edwards, 1852, qui vivent pour la plupart dans des flaques boueuses près de l'embouchure des rivières où ils se creusent des terriers (Chine, Indes et archipels avoisinants), sont pourvus,

dans le sexe mâle, d'une „crête musicale” sur le mérus du chélipède, et d'une crête sous-orbitaire très diversement constituée (granules plus ou moins gros et plus ou moins nombreux, crénelures, etc. . . .) suivant les espèces.

Chez *Metaplex elegans* de Man, la crête sous-orbitaire est formée d'un alignement de 50 à 60 petits tubercles très serrés et pointus. Tweedie (1954, p. 122) a souvent vu cette espèce dans son biotope accomplir les mouvements qui doivent produire la stridulation, mais n'a pu entendre l'émission sonore.

Hemigrapsus oregonensis (Dana, 1851) (Grapsidae Varuninae)

Forme répandue de l'Alaska au Mexique, commune dans les fonds vaseux, les flaques à marée basse et parfois les eaux saumâtres. La crête sous-orbitaire, indivise dans sa partie interne, se fragmente à l'extrémité externe en quatre à cinq tubercules allongés et lisses, parfaitement individualisés.

L'allure de cette crête est assez variable dans le genre *Hemigrapsus* Dana, 1851, par la forme et le nombre de tubercules.

Chez *H. sanguineus* (de Haan, 1835), la crête sous-orbitaire, entière, est striée transversalement (cf. Edmondson, 1959, fig. 16a).

Shen (1932, p. 166) signale chez *H. penicillatus* (de Haan, 1835) (Chine, Japon et Iles Hawaii, cf. Edmondson, 1959, fig. 14a) des variations en fonction du biotope, qui touchent, entre autres caractères, la crête du mérus. Chez les formes vivant sur les côtes rocheuses, elle est faiblement saillante, alors qu'elle est très prononcée chez les individus qui peuplent les estuaires vaseux.

Balss (1921, p. 700) voit dans un pinceau de longs poils souples insérés à la face interne du dactyle des pinces, chez le ♂, un appareil destiné au nettoyage des cannelures de la crête sous-orbitaire (chez *Hemigrapsus penicillatus* et *Acmaeopleura parvula*).

Ce même type d'appareil stridulatoire se retrouve chez deux autres genres de Grapsidae littoraux, *Tetragrapsus jouyi* (Rathbun, 1893), espèce rare du Golfe du Mexique (cf. Rathbun, 1918, pp. 273-275) et *Gaetice* Gistel, 1848.

Helice tridens de Haan, 1835 (Grapsidae Sesarminae)

Cette espèce que l'on rencontre en Chine, au Japon et en Corée, dans les estuaires vaseux, possède une crête sous-orbitaire très développée formée d'une quinzaine de gros granules prismatiques (fig. 5b). La côte du mérus du chélipède qui vient en contact avec la crête, est également très prononcée (fig. 5f).

Ces caractères qui se retrouvent dans tout le genre *Helice* de Haan, 1835, avec des différences spécifiques de nombre et de forme, ont été bien figurés par Shen (*loc. cit.*, pp. 203-213).

Chez *Helice tridens*, les différences dans la taille des tubercules sous-orbitaires permettent de subdiviser l'espèce en plusieurs sous-espèces (*tridens tridens*, *tridens wuana*, *tridens tiensiensis*). Comme Schmitt (1931, p. 196, pl. 54), nous supposons que le bruit produit par l'appareil stridulatoire de chacune de ces sous-espèces doit être de ce fait différent.

Nous rattachons aux Catométopes à pars stridens sous-orbitaire, un Gonoplacidae (sous-famille Carcinoplacinae), *Psopheticus stridulans* Wood-Mason, 1892, qui paraît s'en rapprocher par son appareil stridulatoire formé d'une épine sur le mérus du chélipède venant gratter une proéminence rugueuse sous-orbitaire.

Cette espèce dénommée „Squeaker Crab”, vit en eau profonde, jusqu'à 1000 mètres au large des Iles Andaman et Nicobares, et de Bali. Elle est remarquable par ses yeux à cornée très développée.

Alcock (1902, p. 274, fig. 50) donne la description suivante: „... A dismal sound, like the squeaking of a pencil on a slate, can be made by rubbing the spine on the “arm” of this crab against a roughened knob on the adjacent orbit”. Les deux sexes montrent le même appareil, qu'Alcock suppose être défensif.

β) Plectrum: processus dentiforme sur le carpe

Ilyoplax Stimpson, 1858 (= *Typanomerus* Rathbun, 1897) (Ocypodidae Scopimerinae)

Ce genre se rencontre des Indes au Japon et à l'Australie, et plus spécialement en Chine et en Malaisie, dans les estuaires vaseux, les mangroves et, sur les côtes, dans la zone intercotidale. On connaît plusieurs espèces qui vivent dans des terriers.

Selon Tweedie (1954, pp. 122, 123), le mâle possède un processus dentiforme à la face interne du carpe du chélipède, qui frotte contre une rangée infra-orbitaire, soit de granules ou de tubercules calcifiés (*I. delsmani* de Man, 1926), soit de papilles molles et légèrement flexibles (*I. lingulata* (Rathbun, 1909), *I. punctata* Tweedie, 1935, etc....).

Ce même auteur a observé chez *I. delsmani* un mouvement de haut en bas du chélipède qui pourrait entraîner le passage du processus dentiforme contre les granules sous-orbitaires.

L'hypothèse d'une utilisation de ces formations comme appareil stridulatoire semble donc à retenir.

c) Pars stridens sur le chélipède. Plectrum: semis de reliefs plus ou moins groupés.

Dans les exemples précédents, la pars stridens (stries, granules, tubercules alignés) était portée par le céphalothorax, le plectrum n'étant qu'un simple relief aigu et lisse du chélipède.

Dans les genres suivants, au contraire, on observe une inversion des parties: la striation apparaît sur le chélipède, et le plectrum, concurremment, se localise sur le céphalothorax, sous forme de granulations éparses.

Cependant, si les choses sont parfaitement nettes dans les genres *Matuta*, *Menippe*, *Hexapus*, *Lambdophallus* et *Acanthocarpus*, par contre chez *Bathyplax*, que nous n'avons pu observer, la description sommaire des auteurs ne permet pas de savoir si la formation stridulatoire du chélipède est striée ou si elle est du type simple observé jusqu'à présent. Nous avons pourtant rapproché ce genre des cinq autres cités, du fait de la ressemblance des reliefs antéro-ventraux de leur carapace.

α) Pars stridens sur le mérus

Bathyplax typhla A. Milne Edwards, 1880 (Goneplacidae)

Le genre *Bathyplax* A. Milne Edwards, 1880, ne comporte qu'une seule espèce, récoltée en eau profonde (500 à plus de 1000 mètres) sur fonds vaseux, du Golfe du Mexique à Pernambouc au Brésil.

Le mérus du chélipède porte près de son bord distal un bourrelet transversal capable de venir frotter contre des granules de la région ptérygostomienne.

β) Pars stridens sur le propode

Matuta Weber, 1795 (Oxystomata, Calappidae)

Les *Matuta* peuvent être comptés parmi les Brachyoures les mieux adaptés à la nage: leurs pattes ambulatoires sont transformées, et les derniers articles élargis en palettes. Cette disposition, ainsi que la forme des pinces, interviennent aussi pour en faire de remarquables fousseurs.

Le genre comprend huit espèces dont la plupart sont stridulantes. L'appareil sonore est très uniforme.

Matuta lunaris (Forskål, 1775) [= *Matuta victor*, Alcock, 1896] est une espèce littorale de la Mer Rouge et de l'Indo-Pacifique. Chez le ♂ et la ♀, le propode porte près du bord supérieur de la face interne, deux aires bien délimitées, profondément striées, l'une proximale allongée, l'autre distale rectangulaire ou ovale, représentant la pars stridens (fig. 8).

Le plectrum se situe sur la région ptérygostomienne: il consiste en un groupe de tubercles dont certains sont allongés. Une partie de ce relief déborde sur l'exopodite du maxillipède externe (fig. 8). L'ensemble du plectrum est recouvert d'un épais tomentum.

Le mâle présente un caractère sexuel secondaire, sous la forme d'une large côte cannelée qui parcourt la face supérieure du doigt mobile dans toute sa longueur (fig. 8a). Alcock indique que ce caractère, qui fait défaut chez les jeunes, se développe progressivement au cours de la croissance.

Hilgendorf (1869, p. 93) paraît être le premier à avoir décrit ce caractère particulier au ♂ et à avoir vu là un dispositif stridulatoire supplémentaire: „Einen höheren Ton kann man mittelst eines anderen Apparates an dem grossen Männchen erhalten: der bewegliche Finger zeigt nämlich an seiner äusseren Seite eine geriefte Linie und über diese gleitet, wenn die Scheeren vom Körper abgehalten und zugleich einander genähert werden, in einem rechten Winkel eine erhabene Leiste an der inneren Seite des unbeweglichen Fingers.”

Nous rencontrerons plus loin avec les *Sesarma*, un appareil analogue, présent uniquement chez le ♂, dont il constitue le dispositif stridulatoire unique.

Plusieurs auteurs ont entendu cette espèce. Ortmann (1901, p. 1247, pl. 123, fig. 6a) a pu observer le mécanisme d'émission: les animaux frottent l'une après l'autre leur pince sur la région ptérygostomienne. Le son produit ressemble à celui d'un clou passant sur une lime.

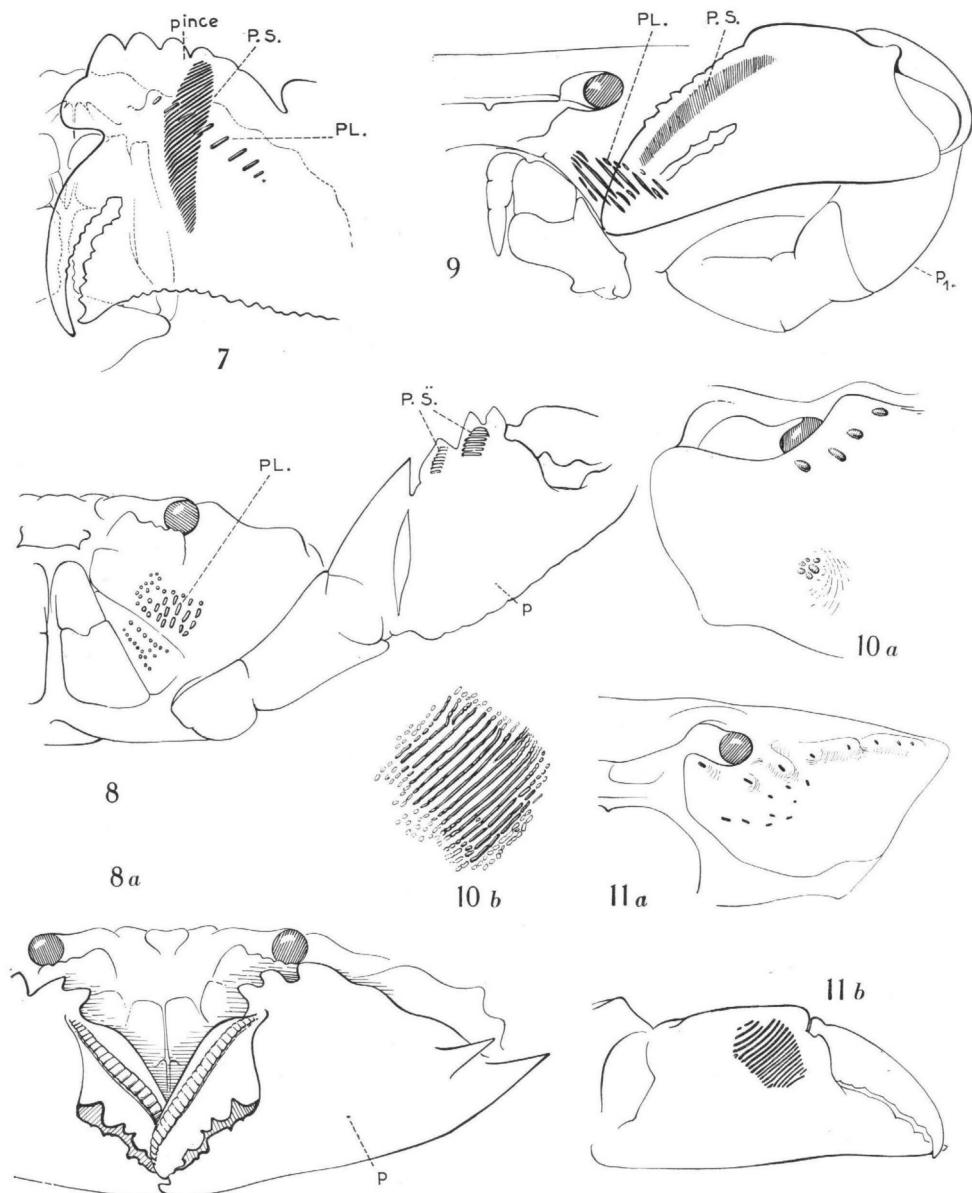


Fig. 7. *Acanthocarpus alexandri* Stimpson: pince en position de stridulation . La pars stridens (supposé vue en transparence) frotte sur les côtes (plectrum) de la face ventrale de la carapace ($\times 3,5$). — Fig. 8. *Matuta lunaris* (Forskål), appareil stridulatoire ♂ et ♀: double pars stridens à la face interne de la main et plectrum granuleux sur la région ptérygostomienne ($\times 1,7$). 8a: appareil stridulatoire (?) complémentaire du ♂ ($\times 1,7$). — Fig. 9. *Hexapus sexpes* (Fabricius): pince en position de stridulation (pars stridens du dactyle supposée vue en transparence) ($\times 6,5$). — Fig. 10. *Menippe mercenaria* (Say): 10 a, plectrum; 10 b: pars stridens ($\times 4,3$). — Fig. 11. *Menippe obtusa* Stimpson: 11 a, ensemble des protubérances de la face ventrale de la carapace constituant le plectrum ($\times 2,6$); 11 b, pars stridens sur le propode du chélipède ($\times 2,6$).

Alcock (1896, pp. 163, 164) signale qu'il a entendu à plusieurs reprises *Matuta miersi* Henderson, 1887, produire, lorsqu'il est inquiété, un bruit qu'il qualifie de musical, audible à plusieurs mètres.

Ce même auteur indique dans son ouvrage „A Naturalist in Indian Seas” (1902, p. 67), qu'il a vu cette espèce sur la côte d'Orissa, et il en compare la stridulation à celle du Criquet.

Il a également eu l'occasion d'entendre *M. planipes* Fabricius, 1798 (qu'il nomme *M. lunaris*).

M. banksii Leach, 1817, possède aussi un dispositif stridulatoire qui a été figuré par Barnard (1950, p. 359, fig. 67, i, j, k).

Acanthocarpus Stimpson, 1870 (Oxystomata, Calappidae)

Un autre genre, appartenant comme *Matuta* à la famille des Calappidae, *Acanthocarpus* Stimpson, présente un appareil stridulatoire, signalé par Hansen en 1921, dont le fonctionnement est fondé sur le même principe: une large bande striée s'étend parallèlement au bord distal du propode du chélipède, sur sa face interne. Lorsque la pince est repliée, cette région vient au contact d'un alignement de côtes peu serrées, et disposées sur une crête qui s'étend de la région sous-orbitaire à la région branchiale (fig. 7).

Ce dispositif se trouve dans les trois espèces du genre: *A. alexandri* Stimpson, 1871, *A. bispinosus* A. Milne Edwards, 1880, et *A. brevispinis* Monod, 1946.

L'aire de répartition des deux premières espèces s'étend du Massachusetts aux Antilles (Iles Windward). La troisième est une forme d'Afrique occidentale. Ces trois espèces vivent en eau assez profonde, jusqu'à 400 mètres.

Rathbun (1937, p. 224) écrit que si l'on saisit sous l'eau *A. bispinosus*, il se met à faire avec son appareil stridulatoire de telles vibrations, qu'on en ressent une véritable démangeaison dans les doigts: „When touched or taken in the fingers under water, the crab may set up such a vibratory grating of the hand against the suborbital tubercles as to make one's fingers literally tingle.”

Chace (1940, pp. 27-30) signale chez un genre voisin d'*Acanthocarpus*, *Paracyclops atlantis* Chace, qui vit au large de Cuba jusqu'à des profondeurs pouvant excéder 400 mètres, un organe stridulatoire similaire. Nous n'avons pu examiner cette espèce.

Menippe de Haan, 1833 (Xanthidae)

Nous avons examiné trois des espèces du genre, qui sont pourvues de formations stridulatoires dans les deux sexes: *Menippe obtusa* Stimpson, 1859 (du Nicaragua à Panama), qui vit retirée dans des rochers et les flaques laissées par la marée, *M. frontalis* A. Milne Edwards, 1879 (du Nicaragua au Pérou), qui se trouve sous les pierres, et *M. mercenaria* (Say, 1818) (de la Caroline du Nord au Golfe du Mexique), grosse espèce comestible (appelée „Stone-Crab”), qui creuse, à la limite des basses mers, des terriers obliques de 30 à 50 cm de long (Hay et Shore, 1918, p. 439).

Chez *Menippe frontalis*, la face interne du propode du chélipède est finement striée sur une aire oblongue au niveau de l'insertion du doigt mobile. Le relief très faible de cette plage, rappelle assez une portion d'empreinte digitale (cf. fig. 10b, 11b). Cette formation peut frotter sur une dizaine de petites protubérances allongées, dispersées sur le bord orbitaire, les premiers lobes du bord antéro-latéral et sur la région ptérygostomienne.

J. Crane (1947, p. 80) a étudié au Nicaragua le comportement de cette espèce, qui vit là, sous des pierres volcaniques. Lorsque l'animal est inquiété ou si l'on tente de le saisir, il émet une stridulation qui ressemble à un „cri lointain d'oiseau”: „When annoyed they stridulate with the ridges of the manus rubbed squeakily against the underside of the carapace, chiefly beneath the third lateral lobe.” L'auteur pense que c'est là une défense efficace contre les oiseaux et les rats-crabiers.

Menippe obtusa a un appareil stridulant de même type (fig. 11a, 11b), légèrement différent chez le ♂ et la ♀ selon Rathbun. J. Crane, qui a observé cette espèce, n'a cependant jamais entendu d'émission sonore.

Chez *Menippe mercenaria*, la plage striée du chélipède, comparable à celle des espèces précédentes, passe sur quelques tubercles, situés principalement sur le bord orbitaire (fig. 10a, 10b). Cette espèce couramment récoltée en Amérique pour la consommation, n'a pourtant, à notre connaissance, jamais été entendue, ce qui laisse quelque doute sur l'usage qu'elle peut faire de son appareil stridulatoire.

γ) Pars stridens sur le dactyle

Chez trois espèces de Gonoplacidae, de la sous-famille des Hexapodinae, dont la systématique est encore mal connue, existe un appareil stridulatoire: *Hexapus sexpes* (Fabricius, 1798), *Lambdophallus sexpes* Alcock, 1900, et *Hexapla megaloops* Doflein, 1904; ce dernier a été étudié plus haut, p. 122.

Il est d'ailleurs possible que d'autres espèces du groupe *Hexapus* présentent un dispositif de production sonore analogue.

Ces crabes, souvent commensaux d'Annélides tubicoles ou d'Hydrozoaires, ont la particularité de ne posséder, à l'inverse des autres Décapodes, que trois paires de pattes ambulatoires. Ils vivent dans l'Indo-Pacifique et sur la côte occidentale d'Afrique, à des profondeurs variables, de 10 à plus de 100 mètres.

Chez *Hexapus sexpes*, que nous avons examiné, le plectrum, situé sur la région ptérygostomienne, à proximité du bord externe de l'endostome, est formé de côtes obliques (fig. 9). Tesch (1918, p. 240) note que leur nombre varie selon les individus, indépendamment de l'âge. Des stries microscopiques s'alignent sur le doigt mobile du chélipède, perpendiculairement à son axe (fig. 9). Cette striation vient au contact de la plage ptérygostomienne, lorsque l'appendice est replié.

Ces formations existent chez le ♂ et la ♀.

Au sujet de la seconde espèce, *Lambdophallus sexpes*, Alcock (1900, p. 330; Illustr. Zool. Investig., 1903, pl. 62, fig. 1a) écrit: „There are several close-set oblique scorings near the antero-lateral angles of the buccal cavern”. Il ne signale

pas de stries sur le chélipède, mais la difficulté que nous avons rencontrée dans leur examen chez la forme très proche qu'est *Hexapus sexpes*, nous laisse penser que ce relief a fort bien pu échapper à l'observation d'Alcock.

2. Friction des pattes ambulatoires sur le céphalothorax

Nous rangerons sous cette rubrique les genres *Potamon* Savigny, 1816 (Potamidae ou „crabes d'eau douce”) et *Dotilla* Stimpson, 1858 (Ocypodidae Scopimerinae, comme les *Ilyoplax*, voir p. 126).

Potamon Savigny, 1816

Les *Potamon* se trouvent ordinairement dans les eaux douces (rivière, marais, pièces d'eaux artificielles) et dans leur voisinage, mais souvent on les rencontre assez loin de l'eau, dans les champs ou les forêts où ils vivent sous les pierres ou dans des terriers creusés entre les racines des arbres. Les représentants de ce groupe très vaste, habitent les régions chaudes des cinq continents; en Europe, ils sont connus en Italie, en Grèce, en Crimée et au Caucase. Au début du XIXe siècle, une espèce avait été acclimatée dans le sud de la France à des fins alimentaires.

L'appareil stridulatoire des *Potamon* est d'une structure originale qui ne ressemble à rien de ce que nous avons déjà vu. Aurivillius semble être le premier à l'avoir mentionné (1893, p. 17).

Calman (1908, pp. 469-473) a décrit cinq espèces africaines stridulantes.

Potamon africanum (A. Milne Edwards, 1869) (nomenclature de Bott, 1955: *Sudanonautes (S.) africanus*) est un crabe de grande taille qui vit en Afrique occidentale et équatoriale: il possède le dispositif sonore typique du genre, présent dans les deux sexes.

La coxa des pattes ambulatoires p2 et p3 est garnie, à sa face supérieure fortement convexe, d'une plage de soies rudes, courtes et renflées, qui portent à leur extrémité une pointe dure. Ces soies sont couchées et leur pointe est dirigée vers l'arrière (fig. 13, 13a).

Au bord libre du branchiostégite, pend intérieurement, au niveau de la plage spinuleuse des coxae, une grappe de quelques grosses soies sombres (fig. 13b). Elles sont formées d'un court pédoncule percé d'un canal qui se dilate en une ampoule creuse terminée par une dent recourbée (fig. 13c). L'ensemble est très rigide (cf. Calman, loc. cit., pp. 470-472, fig. 1-4).

Chez *P. africanum*, ces formations sont plus développées sur p2 que sur p3.

Un mouvement d'avant en arrière des pattes, entraîne le frottement des soies coxales sur les grosses soies du branchiostégite (fig. 13d); celles-ci, étant creuses, rendent un son grésillant assez intense („ein starkes raspelndes Geräusch”, Aurivillius, 1893, p. 17).

Aucun des auteurs ayant décrit cet appareil n'a jamais pu écouter la stridulation de l'animal vivant. Cependant, les indigènes des contrées où il se rencontre, prétendent l'avoir entendu fréquemment, et ils comparent le bruit produit à un cri d'oiseau.

Nous avons examiné d'autres *Potamon* africains pourvus de formations simi-

laires, mais différemment réparties sur les appendices, et plus ou moins développées selon les espèces.

Chez *P. pobeguini* Rathbun, 1905 (in Bott, 1955: syn. de *Sudanonautes* (S.)

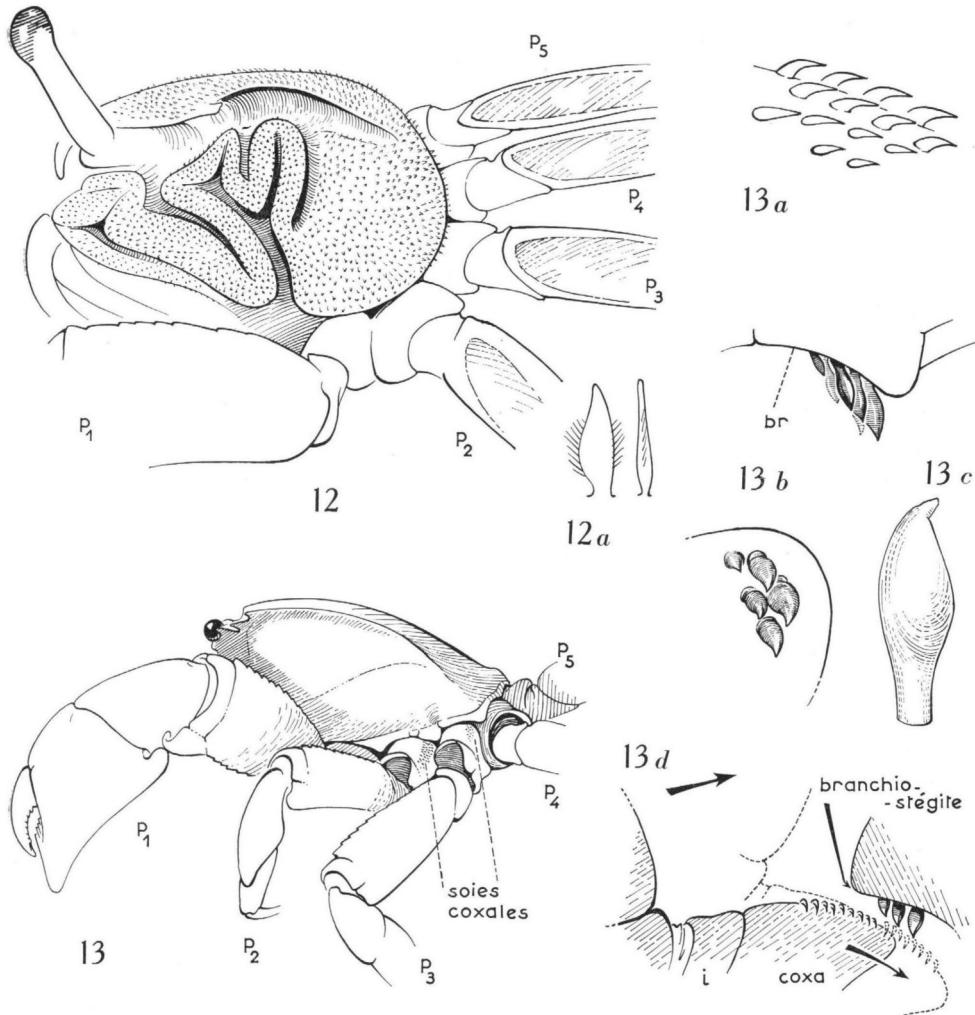


Fig. 12. *Dotilla fenestrata* Hilgendorf: côté gauche de la carapace montrant sa surface rugueuse et ses circonvolutions. Sur le mérus des pattes ambulatoires, les „tympana” (x 5). 12 a, soies de la carapace, face et profil. — Fig. 13. *Potamon africanum* (A. Milne Edwards) = *Sudanonautes* (S.) *africanum*: vue latérale montrant les plages de soies coxales sur p₂ et p₃ (x 0,7). 13 a, plage de soies coxales (x 40); 13 b, soies creuses en massue du branchiostégite (x 4); 13 c, détail d'une de ces soies (x 15); 13 d, principe de fonctionnement de l'appareil stridulatoire.

decazei decazei (A. Milne Edwards, 1886)), le dispositif épines coxales-soies claviformes du branchiostégite, apparaît sur le chélipède et sur les deux premières paires de pattes ambulatoires. Il en est de même chez *P. latidactylum* de Man, 1903 (*Liberonautes latidactylus*).

Par contre, *P. floweri* de Man, 1901 (*Sudanonautes (Convexonauites) aubryi floweri*), et *P. aubryi* (H. Milne Edwards, 1853) (*S. (C.) aubryi aubryi*), ne présentent ces structures qu'au niveau du chélipède (cf. Calman, loc. cit., pp. 472, 473).

Tous ces *Potamon* stridulants sont des espèces africaines; il est probable que certains crabes d'eau douce d'autres régions sont aussi capables d'émettre des sons.

Dotilla Stimpson, 1858

Le genre *Dotilla* Stimpson comprend huit espèces réparties de la côte orientale d'Afrique à l'Archipel Malais. Les *Dotilla* sont de petits crabes à longues pattes et à corps renflé. De moeurs grégaires, ils font sur les plages des rassemblements de terriers, dont chacun s'ouvre au centre d'un monticule. Ils se nourrissent des substances organiques contenues dans le sable qu'ils rejettent ensuite sous forme de boulettes dispersées tout alentour.

Leurs couleurs vives et surtout leurs évolutions rapides et groupées, les ont fait surnommer „crabes soldats”.

Lorsqu'un groupe est effrayé, il se disperse, et sa fuite est accompagnée d'un bruit continu, ressemblant selon Aurivillius (1893, pp. 5-17) et Schmitt (1931, p. 197) à un bruissement de feuilles sèches, et qui s'interrompt seulement lorsque les animaux s'enfouissent dans le sable.

Ces espèces ne possèdent pas d'appareil stridulatoire différencié. On a attribué le bruit qui accompagne leurs mouvements au frottement du bord supérieur, garni de petits tubercules, du mérus des pattes ambulatoires contre la région pleurale de la carapace, couverte de papilles et creusée de canaux servant à la circulation de l'eau (fig. 12, 12a). Les mérus ont une forme arquée épousant bien la surface bombée de la carapace, et présentent en outre, en leur centre, une vaste région ovalaire déprimée, au niveau de laquelle les téguments des deux faces sont très rapprochés. Cette zone a été nommée „miroir” ou „tympan”. Aurivillius (1893) a attribué à ces formations, rencontrées chez quelques membres de la sous-famille des Scopimerinae (famille des Ocypodidae), un rôle auditif. Nous reviendrons sur ce sujet ultérieurement.

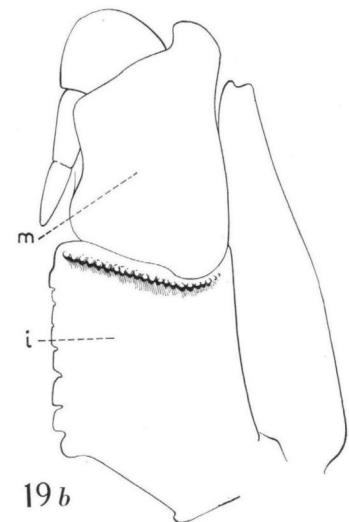
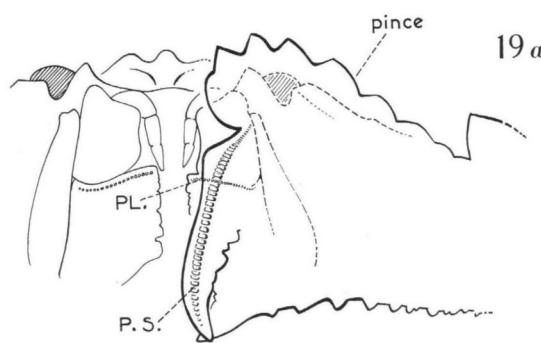
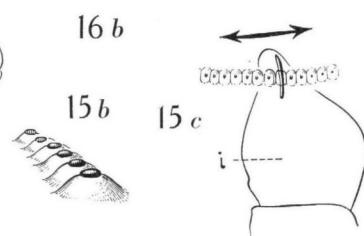
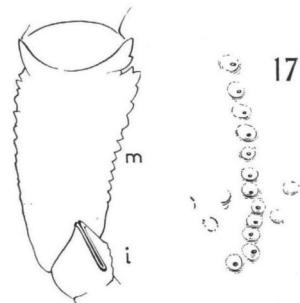
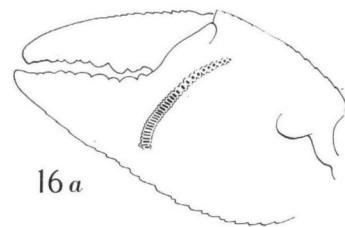
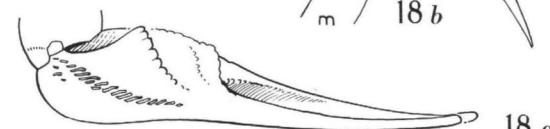
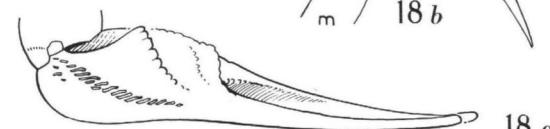
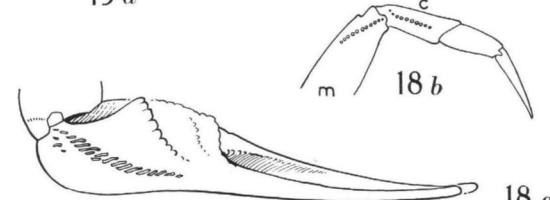
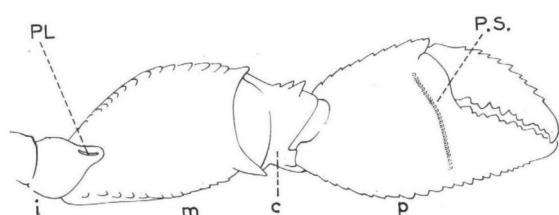
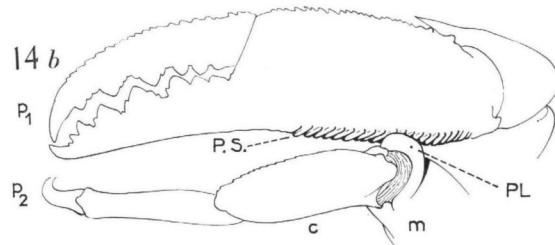
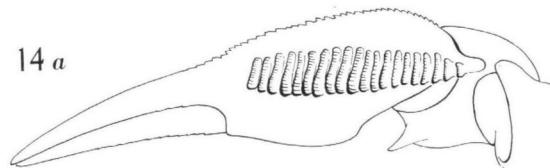
B. FRICTION D'APPENDICES ENTRE EUX

1. Friction du chélipède sur lui-même

Ce processus est caractéristique du genre *Ocypode* Weber, 1795, de la famille des Ocypodidae, qui constitue avec le genre *Heloccius* Dana, 1851 et *Uca* Leach, 1814, la sous-famille des Ocypodinae⁵⁾.

Les Ocypodes, appelés „Sand Crabs”, „Running Crabs”, „Ghost Crabs”, sont les habitants typiques des plages des régions tropicales et subtropicales (Indo-

⁵⁾ Les trois sous-familles d'Ocypodidae renferment des formes pourvues d'appareils stridulatoires de nature différente: les Macrophthalminae, avec le genre *Macrophthalmus* (voir p. 124); les Scopimerinae, avec les genres *Ilyoplax* (voir p. 126) et *Dotilia* (voir p. 133), et les Ocypodinae, avec les genres *Ocypode* et *Uca*.



Pacifique, Afrique, Amérique); le genre remonte cependant jusque dans l'est méditerranéen: ainsi *Ocypode cursor* (Linné, 1758) est connu de Syrie, d'Egypte et de Grèce.

Ces crabes vivent généralement en grandes colonies, sur les grèves sableuses, où ils creusent des terriers obliques, parfois à deux orifices. Ils marchent sur la pointe des dactyles des pattes ambulatoires, leurs yeux en massue dressés verticalement. Leur comportement alimentaire est, le plus souvent, comparable à celui décrit précédemment chez les *Dotilla*.

Très agile, le crabe Ocypode ne s'éloigne guère de son terrier et s'y précipite dès qu'il est alerté; dans certaines circonstances, il peut se réfugier dans la mer.

L'appareil stridulatoire des Ocypodes est impair et n'est porté que par la plus grosse des deux pinces: le propode présente sur sa face interne, à la base des doigts, une râpe allongée, perpendiculaire à l'axe du membre, et formée d'une série de saillies („Tonleiste“). L'ischion est muni d'une crête lisse, parallèle à l'axe de cet article, contre laquelle la râpe de la main vient frotter, une fois le chélipède replié (fig. 15-17).

La petite pince, quoique ne portant pas de râpe comme la grosse, offre aussi une petite crête sur l'ischion.

L'appareil stridulatoire existe chez le ♂ comme chez la ♀.

Dana (1852, p. 322) serait le premier carcinologue à avoir mentionné, et sans doute perçu, le son émis par les Ocypodes: „These species are able to make a sound, by means of a series of minute ridges on the inner surface of the hand, which acts like a rasp against a proeminent edge on the second joint of the same pair of legs.“

Différents auteurs ont eu l'occasion d'entendre ce genre. Anderson (1894, pp. 138, 139) compare le bruit intense produit par *O. ceratophthalma* (Pallas, 1772) aux Iles Laquedives, au coassement d'une grenouille; les animaux étaient cachés dans leurs terriers et chantaient „as if in concert“.

Ortmann (cf. 1901, p. 1248) a entendu cette même espèce en Afrique orientale: „Der Ton ist ein solcher, im musikalischen Sinne, und zwar ein tiefer Bassston, wie von einer Bassgeige herrührend, und bei seinem Zustandekommen spielt offenbar die Thatsache, dass er von der tief im Loche sitzenden Krabbe erzeugt wird, eine Rolle, indem das Loch als Resonanzapparat dient.“

Alcock (1902, pp. 213-216, fig. 26, 27) a pu entendre aux Indes (Delta de

Fig. 14. *Ovalipes punctatus* de Haan: 14a, pars stridens sur le bord inférieur de la pince (x 1,8); 14 b, chélipède (p1) et p2 en position de stridulation (x 1,8). — Fig. 15. *Ocypode platytarsis* H. Milne Edwards, 1852: 15 a, grand chélipède et sa pars stridens (x 1); 15 b, détail de la pars stridens (x 10); 15 c, principe de fonctionnement (x 4,5). — Fig. 16. *Ocypode cursor* (Linné): 16 a, pars stridens; 16 b, plectrum (x 1,5). — Fig. 17. *Ocypode nobilis* de Man: détail de la pars stridens (x 4). — Fig. 18. *Uca musica* Rathbun, appareil stridulatoire: 18 a, face interne du propode du grand chélipède; 18 b, plectrum sur la première patte ambulatoire (x 2,3) (d'après Rathbun). — Fig. 19. *Mursia armata* de Haan: 19 a, pince en position de stridulation. La pars stridens (supposée vue en transparence) du dactyle du chélipède, frotte sur la crête granuleuse de mxp 3 (x 2,5); 19 b, mxp3: plectrum sur l'ischion de l'endopodite (x 6).

Godavari) le „Crabe Rouge”, *O. macrocerus* H. Milne Edwards, 1837. Il a observé que lorsqu'un crabe entrait dans un terrier déjà occupé, le propriétaire faisait entendre une stridulation qui repoussait l'envahisseur: „If the intruder be prevented from making his escape, the low and broken tones of the rightful owner gradually rise in loudness and shrillness and frequency until they become a continuous low-pitched whirr, or high-pitched growl, the burrow acting as a resonator.”

Chez la même espèce, Schmitt (loc. cit., p. 196) voit dans la rangée de stries de la main („keyboards”) trois régions distinctes „like a fiddle with three chords”, et suppose de ce fait une grande variété dans la modulation, „a far greater range of articulate sounds than the unaided human ear is able to appreciate”.

Crane (1941, p. 307) a observé le comportement de *O. gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas, 1843, sur les plages de Panama. Le propriétaire d'un terrier stridule si un autre crabe tente d'y pénétrer; l'intrus peut alors, soit ressortir immédiatement, soit, si un danger extérieur semble le menacer (présence de l'observateur), creuser une petite loge, dans un côté du tunnel où il est engagé, d'où il ressort lorsque l'alerte est passée.

Enfin, nous avons nous-même observé qu'*O. africana* de Man, 1881, stridule lorsqu'on approche la main pour le saisir.

La structure de la rápe a été utilisée comme critère de détermination spécifique par plusieurs auteurs. Il semble que toutes les espèces d'Ocypodes (soit 19, selon Balss, 1957 p. 1663) soient pourvues de cet appareil, à l'exception d'*O. cordimana* Desmarest, 1825, espèce indo-pacifique.

Le genre *Heloecius* est représenté par une seule espèce: *H. cordiformis* (H. Milne Edwards, 1837), le „Crabe Sémaphore” qui creuse des terriers dans les mangroves de Tasmanie, de Nouvelle-Zélande et d'Australie, et doit son surnom aux gestes qu'il exécute avec sa pince. Ward (1928, pp. 242-243), qui a étudié son comportement, ne mentionne pas l'existence d'organes sonores.

2. Friction du chélicède sur p2

Le comportement gesticulaire, que nous venons de signaler chez *Heloecius*, se retrouve, plus développé, dans le genre *Uca* Leach, 1814, où il s'accompagne parfois de stridulations.

Les mouvements qu'ils exécutent avec leur grande pince, ont valu à ces animaux les noms de „Fiddler Crabs” (crabes violonistes) ou de „crabes appelants”.

Les *Uca* habitent les côtes de toutes les mers chaudes, souvent aussi les eaux saumâtres et les mangroves; une seule espèce, *U. tangeri* Eydoux, 1839 est connu en Europe (Andalousie). Chaque crabe construit son terrier et s'approprie, tout autour, un périmètre où il cherche sa nourriture et d'où les intrus sont chassés. Le comportement des ♂ est très complexe au moment de la reproduction; la parade sexuelle, spécifique, consiste non seulement en mouvements de la pince, mais aussi en coups frappés sur le sol, en danses, révolutions du corps, constructions d'abris spéciaux et acquisition de couleurs extrêmement brillantes.

Chez les *Uca*, les deux parties de l'appareil stridulatoire sont situées, l'une sur

le grand chélipède, l'autre sur la patte ambulatoire homolatérale de la première paire. Cet organe n'existe que chez le ♂, les chélipèdes de la ♀ sont d'ailleurs très réduits.

Uca musica Rathbun, 1914, porte à la face interne du propode de la pince, le long de son bord inférieur, une série de tubercles allongés, orientée parallèlement à l'axe de l'article (fig. 18a). Lorsque l'appendice est replié, cette crête vient en contact avec une rangée de granules alignés sur le mérus et le carpe de la première patte ambulatoire homolatérale (fig. 18b).

Cet appareil n'existe que chez une minorité d'*Uca*. Il atteint son maximum de différenciation dans les espèces du groupe 5 de Crane (1941, p. 165), telles que *U. terpsichores* Crane, 1941. L'évolution de l'organe stridulatoire va de pair, selon Crane, avec celle du comportement.

Encore que les observations faites sur ces crabes n'aient pas permis de savoir si une stridulation est effectivement produite, le haut degré de différenciation de l'appareil ainsi que le comportement complexe et évolué de ces animaux, fait tenir pour très probable une telle hypothèse.

Dembowski (1925) et Burkenroad (1947) ont décrit chez *Uca pugillator* (Bosc, 1802), qui ne possède pas d'appareil stridulatoire, un comportement particulier consistant en des séquences de vibration rapide du grand chélipède, s'accompagnant d'un bruit décrit par Burkenroad comme un „faint, dry, deep, hollow tapping”. Nous reviendrons sur ce sujet dans la discussion sur la signification biologique des émissions sonores.

Ovalipes punctatus de Haan, 1833 (Portunidae)

Le même type d'appareil stridulatoire est apparu chez une espèce de la famille des Portunidae, *Ovalipes punctatus* de Haan, très éloignée cependant de celle à laquelle appartient le genre *Uca* (Ocypodidae).

Nous avons rencontré au début de cette étude un autre membre de la famille des Portunidae, *Ovalipes ocellatus* (Herbst), doté d'un appareil fort différent, puisque la plage striée du chélipède frotte, non sur p2, mais sur la région ptérygostomienne garnie d'une aire bien différenciée.

O. punctatus est une espèce nageuse qui a une très vaste répartition: côte pacifique de l'Amérique, de la Californie jusqu'au Chili; côte atlantique: Uruguay et Argentine; Afrique du Sud, Japon, Chine, Australie, Nouvelle-Zélande. Elle est commune dans les baies sableuses et vaseuses, et s'enfuit rapidement dès qu'elle est inquiétée. On l'a trouvée jusqu'à 100 mètres de profondeur.

L'organe sonore consiste en un alignement de grosses côtes sur le bord inférieur de la main du chélipède, qui peut frotter sur un rebord corné entourant partiellement l'extrémité distale du mérus de la première paire de pattes ambulatoires (fig. 14a, 14b).

Balss, dans son étude sur les formations stridulatoires chez les Crustacés (1921), donne comme plectrum, non cet anneau incomplet du mérus, mais le bord externe du dactyle comprimé en forme de lame de faux, de cette même paire de pattes.

Cependant le mode de friction que nous indiquons, et qui avait déjà été retenu par Barnard (1950, pp. 150-152, fig. 29 b, c) et Rathbun (1930, pp. 24-27, pl. 8), nous paraît beaucoup plus fonctionnel que celui auquel s'est arrêté Balss.

Cet appareil, pair, existe dans les deux sexes, mais se trouve spécialement bien développé chez les vieux mâles.

3. Friction réciproque des appendices

Ce mode de stridulation se rencontre chez trois des cinq espèces du genre *Globopilumnus* Balss, 1933: *G. africanus* (A. Milne Edwards, 1867) et *G. stri-*

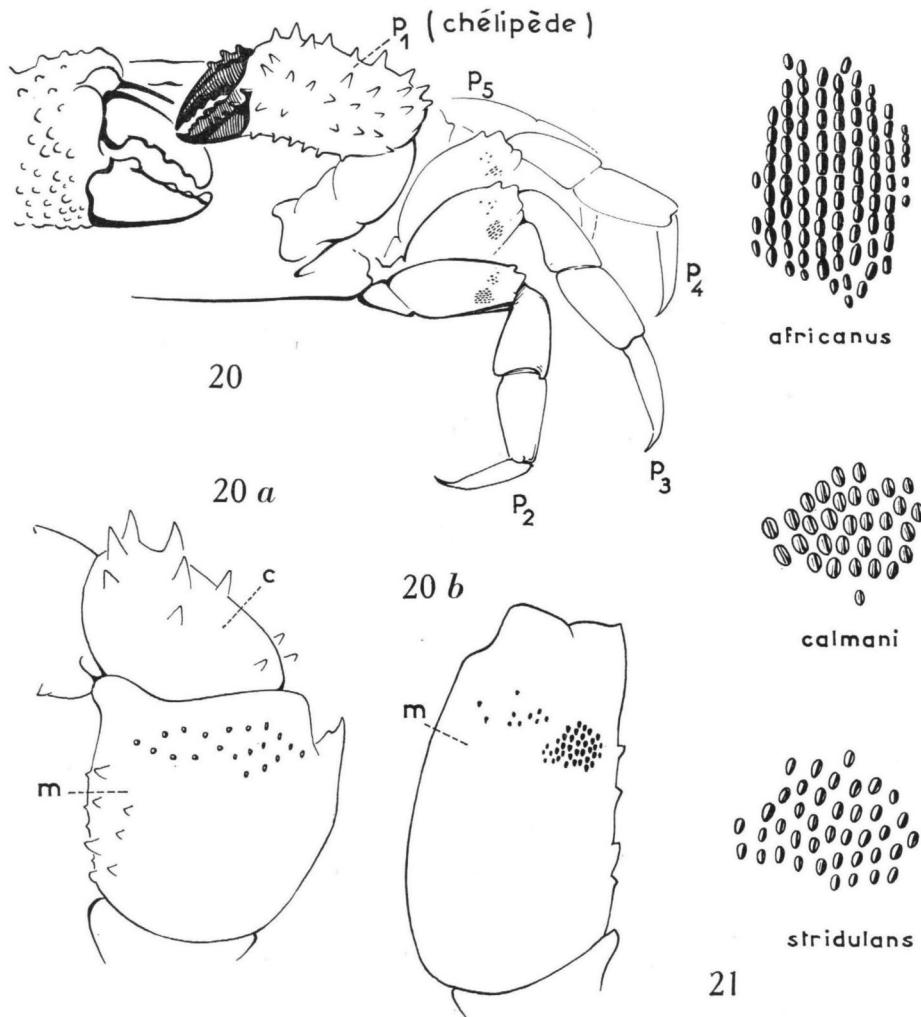


Fig. 20. *Globopilumnus stridulans* Monod: moitié gauche du corps montrant les plages granuleuses de la face interne du mérus de p2, p3 et p4 (x 2,7). — 20 a, face externe du mérus du chélipède (p1) (plectrum) (x 8). — 20 b, face interne du mérus de p2 (pars stridens) (x 8). — Fig. 21. Plages stridulatoires (face interne du mérus du chélipède) chez trois espèces de *Globopilumnus* (x 24).

dulans Monod, 1956, toutes deux d'Afrique occidentale, continentales et insulaires (Île du Prince, San Thomé, Annobon), et *G. calmani* Balss, 1933, de l'Indo-Pacifique: Mer Rouge, Golfe Persique, I. Aldabra, Mer de Chine. Ce sont des espèces littorales à sublittorales, sans doute fréquemment associées à la faune des coraux.

Chez *G. stridulans*, la face externe du mérus du chélipède est garnie, dans sa région distale, d'une vingtaine de granules épars (fig. 20a) contre lesquels frotte une aire bien délimitée de granulations cornées serrées, située à la face interne du mérus de p2 (fig. 20b). De même, la face externe de cet article porte un semis de granules entrant en friction avec une zone granuleuse de la face interne du mérus de p3. Une disposition identique se retrouve sur les faces opposées de p3 et p4 (fig. 20). Par contre, les parties en regard de p4 et p5 sont lisses.

Ces zones stridulantes appariées sont réduites à chélipède — p2 et p2 — p3 chez *G. calmani*, et à chélipède — p2 seulement chez *G. africanus*⁶⁾. Cette réduction en nombre va de pair avec une plus grande différenciation des aires internes des mérus (fig. 21).

Cet appareil, qui existe dans les deux sexes, n'est pas altéré par le dimorphisme de chélipèdes (alors qu'il l'est chez les Ocypodes par exemple) et se retrouve des deux côtés.

4. Friction du chélipède sur mxp3.

Cette méthode est utilisée dans le genre *Mursia* Desmarest, 1823 (Oxystomata Calappidae), qui renferme six espèces sublittorales ou d'eau profonde, de l'Indo-Pacifique, de la région du Cap et de Ste. Hélène.

Les deux espèces que nous avons pu examiner sont stridulantes: *Mursia armata* de Haan, 1837 et *M. cristimana* de Haan, 1837.

La première vit dans l'Indo-Pacifique jusqu'au Japon, en eaux relativement profondes; la seconde est sud-africaine.

L'appareil stridulatoire, présent dans les deux sexes, consiste en un striation qui s'étend tout au long de la face interne du doigt mobile (fig. 19a), et en une côte faiblement saillante, formée par la coalescence de très petits granules, qui borde la partie distale de l'ischion du maxillipède externe (endopodite) (fig. 19b).

L'organe sonore de *Mursia* a été rarement décrit dans la littérature. A notre connaissance, personne n'a jamais entendu ces animaux.

5. Friction des chélipèdes entre eux.

Tweedie (1954) pense avoir trouvé ce processus de stridulation chez *Sesarma* Say, 1817 (en anglais „marsh crab”) (Grapsidae Sesarminae). Il décrit ainsi son observation sur un *S. eumolpe* de Man, 1895, qui venait de se battre avec un

⁶⁾ Cette espèce, envisagée seule, devait évidemment se placer dans la catégorie précédente: „Friction du chélipède sur p2”, aux côtés d'*Ovalipes punctatus* et des *Uca*, mais il convient de considérer davantage la tendance du genre *Globopilumnus* à développer des appareils stridulatoires sur plusieurs paires de pattes, plutôt que de s'arrêter à une particularité purement spécifique.

congénère: „The crab rose on its feet, twisted one cheliped downwards so that the upper margin of the chela was vertical or even a little overturned, and rubbed the upper margin of the dactylus of the other chela up and down against that of the downturned one, at first rather slowly, but with increasing speed, so that the active chela appeared to be almost vibrating at the end of the performance. I heard nothing, but am convinced that the crab was stridulating; the presence of a row of closely and evenly spaced tubercles on each of the chelar dactyli of *S. eumolpe* is consistent with this interpretation. The contortion required to appose the two dactylar margins was so peculiar that it would never be discovered by any deductive method such as manipulating preserved specimens.” (p. 123).

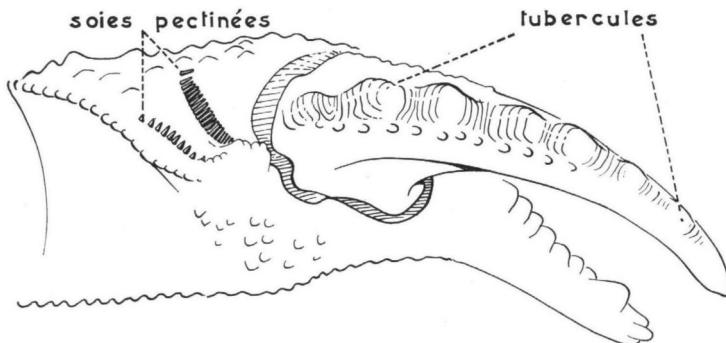


Fig. 22. — *Sesarma quadrata* (Fabricius, 1798): pince du ♂ (x 5,5).

Dans le chapitre réservé aux organes sonores chez les Décapodes, Ortmann (1901, p. 1241) mentionne les crêtes des pinces des *Sesarma*, bien décrites par Hilgendorf en 1869 (pp. 89-92), mais ne suppose pas de frottement réciproque des chélipèdes et, de ce fait, met en doute la fonction stridulatoire de ces formations.

Cette stridulation, si elle fait réellement partie du comportement du crabe, semble en tout cas confinée au sexe mâle, puisque les tubercules du dactyle du chélipède, contre lesquels frotte le dactyle de l'autre chélipède (fig. 22), sont absents ou très atrophiés chez la ♀.

Les *Sesarma* sont répandus sur toutes les côtes des mers tropicales et subtropicales, souvent dans les eaux saumâtres et dans les mangroves où ils creusent des terriers. Ils peuvent remonter les fleuves et s'adapter parfaitement à la vie en eau douce; ils s'aventurent aussi, sur la terre ferme, parfois très loin de la mer⁷), et se creusent des trous sous les feuilles ou entre les racines des arbres.

III. CONCLUSIONS

Cette revue des appareils stridulatoires chez les Décapodes Brachyoures suggère un certain nombre de remarques:

⁷) A Tahiti, par exemple, *Sesarma trapezoidea* H. Milne Edwards, 1837, a été rencontré à Hamuta, à 500 mètres d'altitude (coll. Ranson; Forest et Guinot-Dumortier, en préparation).

A. Remarques d'ordre morphologique.

Le simple examen des figures amène tout de suite à la constatation de la grande diversité qui règne dans la localisation et la structure des formations stridulatoires. C'est ainsi que si le couple pars stridens-plectrum est apparu très fréquemment sur la carapace et le chélipède, c'est toujours avec une topographie très fluctuante: régions ptérygostomienne, sous-hépatique, infra-orbitaire pour la carapace; coxa, ischion, mérus, carpe, propode, dactyle pour le chélipède. On note aussi que la pars stridens est tantôt sur l'appendice, tantôt sur la carapace.

A côté de cette multiplicité des structures, on remarque la grande homogénéité du principe de fonctionnement des appareils. Que la pars stridens soit formée d'une rangée de gros tubercules, d'une aire sillonnée de stries à peine visibles, ou qu'elle consiste en une grappe de soies modifiées, que le plectrum soit une crête lisse, une dent ou une plage granuleuse, la stridulation résulte toujours de la friction simple ou réciproque de ces deux parties l'une contre l'autre. On ne voit du reste pas quel processus différent aurait pu être utilisé, et si l'on recherche chez les Insectes les systèmes d'émission sonore fondées sur un principe autre que la friction de parties rigides (Cigales, Sphinx Tête de Mort, Abeilles, etc. . .), on constate toujours d'une part, que ces mécanismes „non orthodoxes” ne pouvaient être fonctionnels qu'en milieu aérien, d'autre part, qu'ils sont bien souvent liés à la possession d'un appareil respiratoire de type trachéen.

Quels qu'ils soient, ces dispositifs de stridulation offrent, dans la plupart des cas, l'image d'une parfaite homogénéité. En manoeuvrant l'appendice, on constate en effet que le plectrum est situé sur le seul article capable de venir au contact de la pars stridens, et la simplicité du mouvement qui fait agir l'une sur l'autre les deux parties, jointe à leur degré souvent remarquable de différenciation, montre assez que l'appareil est, mécaniquement, parfaitement fonctionnel.

B. Remarques d'ordre biologique.

1. Appareil stridulatoire et position systématique.

Des quatre tribus⁸⁾ de Brachyoures, Dromiacea, Brachygnatha, Oxystomata et Hapalocarcinoidea (Balss, 1957, pp. 1599-1672), seuls les Brachygnatha et les Oxystomata renferment des genres chez lesquels s'est développé un appareil stridulatoire.

Le tableau I montre d'ailleurs que cet appareil est apparu de façon discontinue, touchant une famille, en ignorant une autre. Cette discontinuité se retrouve aussi à l'échelon de la sous-famille, du genre ou de l'espèce. La possession d'un dispositif de stridulation n'est donc jamais un caractère fondamental.

En outre, sa structure et sa localisation sont le plus souvent différentes dans deux genres voisins: *Ocypode* et *Uca*, *Ilyoplax* et *Dotilla*, *Acanthocarpus* et *Mursia*, par exemple. Par contre des espèces éloignées peuvent posséder des formations comparables: *Trizocarcinus dentatus* (Goneplacidae) et *Portunus vocans* (Portunidae). La ressemblance est plus inattendue encore entre *Acanthocarpus* et

⁸⁾ Dans le sens qu'ont attribué à ce terme la majorité des carcinologistes.

TABLEAU I

Position systématique des crabes stridulants. On a négligé d'indiquer les subdivisions pour les Dromiacea et les Oxyrhyncha dont aucun ne possède d'appareil stridulatoire.

TRIBUS	SUPER FAMILLES	FAMILLES	SOUS-FAMILLES *)	GENRES OU ESPÈCES
Dromiacea		<i>pas d'espèces stridulantes</i>		
		Corystidae		
		Atelecyclidae		
		Cancridae		
		Portunidae	7 SF Portuninae	<i>Portunus</i> [<i>Neptunus</i>] <i>vocans</i>
		Potamonidae	4 SF Potamoninae	<i>Ovalipes ocellatus</i> , <i>punctatus</i> <i>Potamon</i> africains
		Xanthidae	4 SF Menippinae	<i>Menippe</i> , <i>Globopilumnus</i>
		Geryonidae		<i>Pseudozius</i> , <i>Gardineria</i>
	Brachyrhyncha	Goneplacidae	5 SF Carcinoplacinae Goneplacinae Hexapodinae	<i>Bathyplax</i> , <i>Trizocarcinus</i> <i>Psopheticus</i> <i>Ommatocarcinus</i> <i>Hexapus</i> , <i>Lambdophallus</i> <i>Hexaplag</i>
Brachygnatha		Pinnotheridae		
		Cymopoliidae		
		Retroplumidae		
		Ocypodidae	3 SF Ocypodinae Scopimerinae Macrophthalmina	<i>Ocypode</i> , <i>Uca</i> <i>Ilyoplax</i> , <i>Dotilla</i> <i>Macrophthalmus</i>
		Mictyridae		
		Grapsidae	4 SF Varuninae Sesarminae	<i>Acmaeopleura</i> , <i>Hemigrapsus</i> , <i>Gaetice</i> , <i>Tetragrapsus</i> <i>Helice</i> , <i>Metaplag</i> , <i>Sesarma</i>
		Gecarcinidae		
Oxystomata		Oxyrhyncha	<i>pas d'espèces stridulantes</i>	
		Dorippidae		
		Calappidae	3 SF Calappinae Matutinae	<i>Mursia</i> , <i>Acanthocarpus</i> , <i>Paracyclois</i> <i>Matula</i>
		Leucosiidae		
		Raninidae		
Hapalocarcinoidea		<i>pas d'espèces stridulantes</i>		

*) Nous indiquons dans cette colonne le nombre de sous-familles (SF) et le nom des sous-familles dont certains représentants sont stridulants.

Menippe, puisque le premier est un Oxystome alors que le second est un Brachygnathe. Cette situation paradoxale, où sont éloignées les formes affines, mais rapprochées celles dont la parenté est lointaine, ne prend fin qu'à l'intérieur du genre, avec une exception cependant pour le genre *Ovalipes* où l'appareil de l'espèce *ocellatus* (fig. 2) est fort différent de celui de l'espèce *punctatus* (fig. 14b).

2. Comparaisons écologiques et éthologiques entre Crabes stridulants et non stridulants.

Si le déterminisme de l'apparition des organes d'émission sonore nous échappe totalement, il est néanmoins intéressant d'essayer d'établir une sorte de corrélation entre la possession de ces organes et différentes données écologiques ou éthologiques, sans pour autant y voir des relations de cause à effet. Plusieurs faits sont assez frappants:

a) Les Brachyoures sont fondamentalement aquatiques et marins, cependant certaines formes se sont adaptées à la vie en eaux saumâtres et en eau douce, ou à la vie terrestre: toutes sont des Brachyrhynques⁹⁾.

Or, c'est dans cette super-famille que se trouvent la majorité des espèces stridulantes. Allant même plus loin, on peut dire que chez toutes les sous-familles adaptées à la vie en eaux saumâtres ou en eau douce, se trouvent des genres pourvus d'organe de stridulation (avec une exception: les Gécarcinidés).

b) Beaucoup de crabes se recouvrent de fragments végétaux, d'animaux (Bryozoaires, Hydrozoaires, Ascidiés, Eponges, etc....) ou de matériaux inertes (coquilles, tubes de Polychètes, sable, etc....). Ce comportement ne se rencontre chez aucune des espèces pourvues d'un appareil stridulatoire. Par contre, il est caractéristique des Dromiacés et des Oxyrhynques dont aucun représentant n'est stridulant.

c) Un des faits les plus frappants chez les crabes stridulants est la fréquence des espèces qui se construisent des terriers ou qui s'enfoncent. Sur 27 genres, nous avons relevé trois fouisseurs, et onze vivant dans des terriers. Les moeurs des autres n'étant pas connues de façon sûre, il n'est pas impossible que le caractère écologique: construction de terriers ou fouissement, soit encore plus répandu que nous ne l'indiquons. (Il n'est cependant pas l'apanage des seuls Crabes stridulants, puisque les Gécarcinidae font aussi des terriers, et que les Raninidae (Oxystomes), les Corystidae et quelques autres, ont des habitudes fouisseuses).

On peut à ce sujet remarquer qu'un certain nombre de Crustacés dotés d'un appareil de stridulation vivent aussi dans les abris: fourreau d'algue d'*Alpheus pacificus* Stimpson, terriers de *Thalassina anomala* (Herbst) et de certaines Gébies. Plusieurs Squilles sont aussi fouisseuses.

Parmi les autres Arthropodes, les Mygales, dont de nombreuses espèces sont

⁹⁾ Une exception cependant: certains Hymenosomatidae, qui sont des Oxyrhynques, d'eau douce ou saumâtre, mais qui offrent beaucoup d'affinités avec les Grapsoïdes, à tel point que les auteurs, jusqu'à Ortmann en 1894, les ont rangés parmi les Brachyrhynques.

TABL

Tableau récapitulatif des données écologiques
Certaines données écologiques, telles que

GENRE ou ESPÈCE	RÉPARTITION VERTICALE			SALINITÉ		HABITAT		
	Terrestre, amphibie	Plage, zone intercotidale	< 40 m	40-100	> 100	Mer Eaux saumâtres 1) Eaux douces	Boue, vase	Sable
<i>Mursia armata, cristimana</i>				++	++	+		+
<i>Acanthocarpus</i>				++	++	+		+
<i>Paracyclois atlantis</i>				++	++	+		
<i>Matula</i>	+	+	+			++		+
<i>Portunus vocans</i>			+			+		+
<i>Ovalipes ocellatus</i>	+	+	+			+		+
— <i>punctatus</i>		+	+	+		+	+	+
<i>Potamon africains</i>	+					+	+	
<i>Menippe obtusa, frontalis</i>	+					+		+
— <i>mercenaria</i>	+					+		+
<i>Pseudozius bouvieri</i>			+			+		+
<i>Gardineria</i>			++			++		
<i>Globopilumnus</i>			+			++		
<i>Bathyplax typhla</i>				++	++	++		+
<i>Psopheticus stridulans</i>				++	++	++		
<i>Trizocarcinus dentatus</i>				+	+	+		+
<i>Ommatocarcinus</i>				+	+	+		+
<i>Hexapus, Lambdophallus</i>				+	+	+		
<i>Hexaplex</i>				+	+	+		
<i>Ocypode</i>	+	+				+	+ ²⁾	+
<i>Uca</i>	+	+				+	+	+
<i>Ilyoplax</i>	+	+				+	+	+
<i>Dotilla</i>	+	+				+	+	+
<i>Macrophthalmus</i>	+		+			+		+
<i>Acmaeopleura parcula,</i>						+		
<i>A. balssi</i>	+					+		+
<i>Hemigrapsus</i>	+	+	+			+	+	+
<i>Helice</i>	+	+				+	+	+
<i>Metaplex</i>	+	+				+	+	
<i>Sesarma</i>	+	+				+	+	

1) Mangroves, estuaires.

2) D'après de Man (1902).

*ithologiques relatives aux crabes stridulants.
fondeurs, ne sont mentionnées qu'à titre indicatif.*

MOEURS 3)			SIGNIFICATION			OBSERVATION	
Fouiseurs	Terriers	Grégaires	♂ Chez +○	Défense du territoire Combiné avec comportement gestuel	Intimidation	Non entendu	Entendu par
+	+		♂♂♂♂♂♂♂♂ +○+○+○+○+○	+ +	+ +	+ +	Rathbun
++	+		♂♂♂♂♂♂♂♂ +○+○+○+○+○	+ +	+ +	+ +	Alcock, Ortmann
+	+		♂♂♂♂♂♂♂♂ +○+○+○+○+○	+ +	+ +	+ +	indigènes Crane
	?	+	♂♂♂ +○	+ +	+ +	+ +	? Alcock
			♂♂ +○	+ +	+ +	+ +	
+	+	♂ ♀	+ +	+ +	+ +	+ +	Anderson, Ortmann, Alcock, Crane
++	++	♂	? +	? +	? +	+ +	? Crane ? Tweedie
++	++	♂	+○	? +	+ +	+ +	Aurivillius, Schmitt
++	++	♂	♂♂♂♂♂♂♂♂	? +	+ +	+ +	
++	++	♂	♂♂♂♂♂♂♂♂	? +	+ +	+ +	? Tweedie
++	++	♂	♂♂♂♂♂♂♂♂	? +	+ +	+ +	? Tweedie

3) Ceux des crabes marcheurs n'entrant dans aucune de ces catégories ne sont pas signalés.

connues comme pouvant produire des bruits, habitent également des terriers. Le cas est par contre plus rare chez les Insectes.

d) Un caractère éthologique assez peu fréquent, semble-t-il, chez les Crabes, est le grégarisme¹⁰), et il n'est pas sans intérêt de constater que beaucoup d'espèces grégaires sont dotées d'un appareil stridulant (*Ilyoplax*, *Dotilla*, *Macrocephalus*, *Ocypode*, certains *Uca*, etc....). Balss (1956, p. 1379) indique des densités au m² observées à Formose: *Ocypode ceratophthalma* 1-2, *Ilyoplax ceratophorus* 70-80. On peut admettre la valeur de 50 pour les *Dotilla*. Selon cet auteur, ces espèces qu'il va jusqu'à qualifier de sociales (gesellig), se maintiennent groupées grâce à leur appareil stridulatoire.

3. Signification biologique et rôle de la stridulation.

a) Conditions.

Pour que la stridulation ait un sens dans le comportement de l'animal, plusieurs conditions doivent être remplies. Les premières concernent l'animal émetteur lui-même. La simple utilisation de l'appareil stridulatoire implique déjà l'existence d'un schéma moteur coordonné, réalisant la friction des deux parties de l'appareil. Ce premier stade atteint, ce schéma moteur doit alors s'intégrer dans un arc réflexe déclenché par un stimulus interne (hormonal par exemple) ou externe et sensoriel (présence d'un prédateur, d'un autre individu de l'espèce, de même sexe ou de sexe opposé, etc....). Dans ce dernier cas, se pose alors le problème du stimulus déclencheur (releaser). Quels caractères doit-il posséder pour être extrait de l'ensemble des impressions sensorielles (visuelles, kinesthésiques, auditives, olfactives, etc....), qui frappent sans arrêt l'individu, et déterminer la réaction „stridulation”?

La deuxième série de conditions intéresse l'animal récepteur. La possession d'un sens auditif est une condition sine qua non, car il est bien évident que si le „signal” sonore n'est pas perçu par celui à qui il est destiné, sa signification et son efficacité sont nulles. Le problème se trouve ainsi posé de l'audition chez les Crabes, et chez les Crustacés en général.

Pour ne pas alourdir l'exposé, nous avons traité ce sujet en appendice et nous ne retiendrons ici que les conclusions: il semble démontré que certains Crustacés perçoivent les vibrations qui passent par le substrat, mais sont par contre insensibles au son lorsqu'il est transmis directement dans l'eau ou dans l'air.

Si nous supposons cependant satisfaite la condition „réception du signal”, l'intelligence de ce signal par l'animal récepteur, et la réaction qu'il entraîne chez lui, nécessitent encore l'établissement de schémas nerveux fort complexes et symétriques de ceux requis pour l'émission. Si ceci est réalisé, la stridulation aura valeur de déclencheur sélectif d'une certaine conduite, parmi toutes celles inscrites dans le comportement de l'individu, ce sera la fuite, le combat, le rapprochement . . .

¹⁰) Par grégarisme, nous entendons le rassemblement habituel et prolongé d'individus, non directement provoqué par des besoins trophiques, ce qui exclut les groupements qui se forment dans un lieu où la nourriture est abondante, ou les conditions de vie temporairement favorables (flaque d'eau dans une zone en voie d'assèchement).

Nous n'avons pas évoqué les conditions qu'implique l'intégration de la stridulation dans le comportement, à seule fin d'en faire apparaître la grande complexité, mais plutôt pour essayer de montrer que le crabe qui possède un appareil stridulatoire — et qui en fait usage — possède dès lors beaucoup plus d'une simple singularité morphologique.

b) Les possibilités générales de signification de la stridulation.

La connaissance assez précise que l'on a, chez les Insectes, des émissions sonores, a permis de dresser une liste des conduites auxquelles elles sont associées, et par là-même une classification des nombreux sens qu'on leur a reconnus.

Une énumération complète serait longue (on a compté chez certains Acridiens jusqu'à douze chants différents, émis dans des circonstances bien définies), aussi nous contenterons-nous de ne faire état que des grandes catégories.

1. L'émission sonore¹¹⁾ est, dans la plupart des cas, une manifestation du comportement sexuel: elle détermine en général une attraction d'un sexe vers l'autre, et conditionne l'accouplement.
2. Elle peut aussi être un „avertissement” ou une „menace” à l'égard d'un individu de même sexe le plus souvent, prélude de combat ou de fuite.
3. Elle est parfois liée au comportement collectif (groupement d'individus) ou social (possibilité d'échange d'informations).

Dans les cas 1, 2 et 3, l'émission est faite et reçue par des individus de la même espèce. Elle est un des éléments de cohésion — parfois le seul — de ces sortes d'unités biologiques que sont le couple, la société, et, en partie, le rassemblement gréginaire.

4. Fréquemment, l'émission sonore est intégrée au comportement individuel, c'est à dire que sa finalité ne réside pas dans la réception du signal par un autre membre de l'espèce. C'est le cas des cris dits de „colère” ou „d'intimidation”, que produit l'animal dans une situation désagréable ou en présence d'un danger (aux prises avec un prédateur par exemple).

c) Les faits d'observation chez les Crabes.

Le tableau II indique assez clairement que ces faits ne sont pas nombreux: la stridulation a effectivement été entendue dans 6 genres, et pour 5 autres on a observé des mouvements qui semblent devoir mettre en action l'appareil stridulatoire. Nous avons regroupé dans le tableau III l'ensemble des données relatives aux espèces dont l'émission sonore a été signalée. Il ressort de ces observations que les émissions sonores chez les Crabes peuvent être réparties dans chacune des catégories précédentes.

¹¹⁾ De préférence au terme „stridulation” qui ne s'applique qu'aux émissions produites par friction, nous emploierons ici l'expression „émission sonore”, qui englobe tous les modes de production de bruits ou de sons.

TABLEAU III

Crabes dont la stridulation a été entendue, avec le nom de l'auteur de l'observation et les circonstances dans lesquelles celle-ci a été faite.

Les points d'interrogation qui figurent avant le nom de certains auteurs indiquent que ceux-ci n'ont pas effectivement entendu la stridulation, mais ont observé des mouvements qui très vraisemblablement en sont à l'origine.

ESPÈCE	AUTEUR DE L'OBSERVATION	DESCRIPTION DE LA STRIDULATION	CIRCONSTANCES
<i>Acanthocarpus bispinosus</i>	Rathbun, 1937	vibration intense	animal tenu à la main sous l'eau
<i>Matuta lunaris</i>	Ortmann, 1901	bruit d'un clou passant sur une lime	animal isolé dans un bocal
— <i>miersi</i>	Alcock, 1896 et 1902	bruit „musical” et chant du criquet	animal inquiété
— <i>banksii</i>	—	?	id. (?)
— <i>planipes</i>	— 1896	?	id. (?)
<i>Potamon</i> (espèces africaines)	Indigènes	chant d'oiseau"	stridulation spontanée (?) dans le biotope
<i>Menippe frontalis</i>	Crane, 1947	cri lointain d'oiseau"	animal inquiété
<i>Ocypode ceratophthalma</i>	Anderson, 1894	,„coassement de gre-nouille”	} bruit collectif des colonies d'animaux dans leur terriers.
— <i>macrocera</i>	Ortmann, 1901	bruit grave renforcé par la cavité du terrier	
— <i>gaudichaudii</i>	Alcock, 1902	bourdonnement grave renforcé par le terrier	
— <i>africana</i>	Crane, 1941		
<i>Dotilla</i>	Dumortier, 1960	bruit d'un clou frottant sur une lime	réaction à l'entrée d'un intrus dans le terrier
	Aurivillius, 1893	bruissement de feuilles	animal inquiété
	Schmitt, 1931		bruit collectif des groupes en déplacement de fuite
CAS PARTICULIERS			
<i>Uca pugilator</i>	Dembowski, 1925	vibrations rapides du chélipède	entrée d'un intrus dans le terrier
	Burkenroad, 1947	,„faint, dry, deep, hollow tapping” par vibration rapide du chélipède	comportement surtout nocturne mais alterné le jour avec les gestes du chélipède

1. Comportement sexuel.

Nous avons déjà signalé (p. 137) les constatations faites par Burkenroad (1947) sur *Uca pugilator*. Cet auteur a constaté que, pendant la nuit, les rassemblements d'individus au bord ou à l'intérieur de leur terrier, exécutaient un concert de vibrations graves, produites par un mouvement, rapide (5 à 7 sec.) et de faible ampli-

tude, du grand chélipède replié contre le corps. Il semble cependant que l'appendice n'entre en contact ni avec la carapace ou les pattes, ni avec le substrat (aucune empreinte n'est visible sur le sable après ce mouvement); le bruit produit résulterait plutôt de chocs au niveau des articulations. Burkenroad a pu observer de jour un spécimen se livrant devant son terrier à un comportement gesticulaire caractéristique („beckonning”); ayant provoqué de cette façon l'approche d'une ♀, il se précipita à l'entrée de sa galerie où il remplaça aussitôt les gestes de la pince par la vibration que nous venons de décrire. La ♀ continuant son chemin, le ♂ sortit de sa retraite et reprit son premier comportement.

Tweedie (1954) pense que chez *Metaplax elegans*, *Ilyoplax delsmani* et *Sesarma versicolor*, (et vraisemblablement chez de nombreuses autres espèces dont le chélipède est brillamment coloré), le signal visuel et la stridulation pourraient également être associés.

Il est très vraisemblable que, dans d'autres genres, la stridulation puisse également avoir une signification sexuelle, permettant aux partenaires de se retrouver. Certains auteurs ont voulu limiter cette éventuelle possibilité aux espèces chez lesquelles l'appareil stridulatoire n'est présent que dans un seul sexe. C'est là une vue un peu simpliste du problème, car on connaît nombre de cas chez les Insectes (Acridiens par exemple), où la rencontre s'opère par les réponses alternées du ♂ et de la ♀.

2. Comportement de défense du territoire.

Ce comportement est fréquemment un prolongement du comportement sexuel, surtout lorsqu'il se manifeste entre individus du même sexe, et au moment de la période de reproduction. Cependant, comme il ne semble pas absolument lié à un état physiologique caractéristique de cette période, nous le considérons séparément.

Le défense du terrier par la stridulation a été maintes fois observée chez les Océpodes. Nous avons déjà cité (pp. 135-136), les descriptions que plusieurs auteurs ont fait de ce comportement, dont l'effet presque immédiat est la fuite de l'intrus. Parfois, cependant, avant même que le propriétaire légitime ait réagi, le crabe que l'on essaye de faire entrer dans un terrier étranger, se dérobe autant qu'il le peut, soit qu'il reconnaisse visuellement qu'il n'est pas chez lui, soit qu'il soit informé par osmoréception que les lieux sont déjà occupés.

Chez *Uca pugilator*, Dembowski (1925) a observé un comportement comparable à celui signalé par Burkenroad dans cette même espèce (voir supra), mais non en relation avec la parade sexuelle. Dembowski a en effet noté une vibration rapide et de faible amplitude du chélipède à la cadence de 10 à 12 mouvements par seconde, accompagnant l'intrusion d'un ♂ dans un terrier occupé; le résultat de ce comportement est la sortie des deux animaux et le combat. Cet auteur a en outre constaté que la vibration artificiellement faite devant un terrier en faisait sortir l'occupant, qui peut aussi répondre en produisant à son tour la vibration caractéristique. Dembowski ne précise pas si cette vibration est audible, mais il est en tout cas certain qu'elle se transmet partiellement, sinon totalement, par le substrat. Le

stimulus peut donc être perçu par mécanoréception. De tels cas de sensibilité vibratoire sont bien connus chez les Araignées et chez certains Orthoptères.

Encore que les faits d'observation se limitent aux Ocypodes et à une espèce du genre *Uca*, il semble extrêmement vraisemblable que la défense du terrier par la stridulation puisse aussi se rencontrer chez des formes telles qu'*Ilyoplax* et *Macrourhthalmus*, vivant également toutes deux en rassemblements assez importants.

3. Comportement collectif.

Trois noms illustrent cet autre exemple d'utilisation de la stridulation: *Ocypode*, *Uca* et *Dotilla*. Différents auteurs (voir p. 133-136) ont pu entendre sur les plages des choeurs d'Ocypodes stridulant dans leur terrier. De même, Burkenroad a constaté de nuit un comportement analogue chez *Uca pugilator*, utilisant pour ce faire la vibration de son chélicère (v. p. 137). Il semble de plus qu'il se fasse, dans le cas de cette espèce, des réponses entre individus, l'émission de l'un entraînant en cascade celle des autres, fait souvent observé chez les Orthoptères.

La signification de cette activité sonore collective est inconnue, encore que chez *Uca pugilator* la possibilité d'un rôle sexuel soit, semble-t-il, à retenir. On ne doit cependant pas oublier que la présence de l'observateur peut ne pas être étrangère à ces manifestations, qu'il conviendrait alors de considérer comme réaction d'alarme.

De tels rassemblements d'animaux en activité sonore sont bien connus chez les Alvéolides ainsi que chez les Acridiens et les Cigales. Pour ces dernières, ce comportement qui n'est pas directement lié à la sexualité, a pour effet de créer dans un espace restreint, un rassemblement spécifique de population où augmentent les chances de rencontre entre mâles et femelles, et où les risques d'hybridation sont réduits (Alexander et Moore, 1958). Une interprétation de même nature n'est peut-être pas à rejeter ici.

Le cas des *Dotilla* est un peu différent, du moins si nous nous référons aux deux relations que nous avons trouvées dans la littérature (Aurivillius et Schmitt, voir p. 133). Ces crabes qui vivent en bandes, accompagnent leur fuite d'une sorte de bruissement qui dure jusqu'à la retraite dans les terriers. Partant de ces observations, on peut supposer que cette production sonore est susceptible d'intervenir, conjointement avec d'autres stimuli, dans le maintien de la cohésion du groupe, comme cela se passe vraisemblablement dans les essaims de Moustiques ou les vols d'Acridiens en phase grégaire (Haskell, 1957).

4. Comportement individuel.

C'est évidemment celui que l'on observe le premier et sans peine, car il suffit pour cela de saisir l'animal ou de l'effrayer. On a signalé une stridulation produite dans ces conditions dans les genres *Acanthocarpus*, *Matuta*, *Menippe* et *Ocypode*. Il est probable, qu'en dehors de l'intervention de l'Homme, ce comportement apparaît chaque fois que l'animal est en présence d'un ennemi.

Des faits comparables sont connus chez plusieurs Insectes: Criocères, Cerambycidés (Coléoptères), Ephippigères (Orthoptères), Sphynx Tête de Mort (Lépidoptères), etc. . . .

Comment peut-on interpréter — sur le plan de la physiologie nerveuse — une telle conduite? Il semble que la théorie des „activités de substitution” (displacement activities), telle que l'a définie Tinbergen, fournisse une explication acceptable. La perturbation profonde que représente pour l'animal la capture ou l'impossibilité de fuir, doit s'accompagner d'intenses décharges nerveuses qui ne trouvent plus d'effecteurs utilement disponibles, et auxquelles les mouvements de stridulation servent d'exutoire.

Sur le plan du comportement, la stridulation nous paraît à rapprocher des attitudes dites „effrayantes” que prennent dans des circonstances analogues les Mantes ou certains Papillons aux ailes ornées d'ocelles rappelant les yeux de Rapaces nocturnes.

La question néanmoins reste toujours posée de la valeur d'une telle émission sonore comme moyen de protection. Ce que l'on en sait chez les Insectes, où ces manifestations „d'intimidation” n'ont le plus souvent aucun effet sur l'adversaire, inciterait assez à les considérer, a priori, comme inefficaces. En effet, la disproportion est grande entre l'intense motivation (la faim) qui pousse le prédateur, et la surprise minime qu'il peut éprouver en entendant les cris de sa proie. Pourtant sur le plan théorique (où l'absence d'observations éthologiques nous contraint à demeurer), il paraît possible de supposer un effet protecteur à la stridulation des Crabes, en la rapprochant des colorations aposématiques de certains Insectes dont l'hémolymphe renferme des substances vésicantes, ou qui sont pourvus de glandes à sécrétion nauséabonde. Les Oiseaux ou les Insectivores qui les avalent pour la première fois les rejettent aussitôt, et il se produit rapidement un conditionnement du prédateur, qui associe à la sensation désagréable éprouvée par le passé, la coloration vive de l'Insecte, auquel il évite alors de s'attaquer.

Dans le cas des Crabes stridulants, on peut supposer que le souvenir de la bles-sure ou de la douleur provoquée par la pince (comparable en tant que système défensif à la saveur ou à l'odeur repoussante de l'Insecte) reste lié à celui de la stridulation. Celle-ci peut alors, à elle seule, suffire à écarter l'ennemi. Le parallèle entre coloration aposématique et stridulation de défense est le suivant¹²⁾:

Coloration aposématique ou stridulation	{ signal avertisseur (stimulus conditionnel) rappelant à l'attaquant qu'il a déjà été associé à }	{ goût désagréable ou douleur causée par le pincement
---	--	--

Il est néanmoins évident qu'un tel moyen de défense n'a de valeur adaptative qu'à l'échelon de la population, car nombre d'individus auront du périr avant que ne soit réalisé le conditionnement efficace du prédateur. En outre, un tel résultat ne saurait être acquis une fois pour toutes, et tout est remis en cause à chaque génération de l'adversaire.

¹²⁾ Alexander, A. J., (1958) a montré que la stridulation du Scorpion *Opistophthalmus latimanus* Koch provoquait des réactions d'effroi chez certains animaux, mais que d'autres ne semblaient pas y être sensibles. Le hérisson mange immédiatement le Scorpion chez lequel l'appareil stridulatoire a été détruit; par contre, il hésite devant l'animal intact qu'on lui présente pour la première fois, mais apprend rapidement à dompter sa peur et à dévorer sa proie.

5. Origine et valeur adaptative de la stridulation.

Si les corrélations qu'il nous a semblé possible d'établir entre certains aspects écologiques et la possession d'appareils stridulatoires, sont parfois assez frappantes, elles ne suffisent évidemment pas à éclairer le problème de l'origine de ces dispositifs.

Cependant leur manque d'unité sur le plan morphologique, parfois sensible jusqu'au niveau du genre, leur dispersion dans la tribu et conséquemment l'absence de formes de passage, laissent assez supposer une création brusque.

Toutefois le nombre des exemples actuellement connus, incite à penser que l'appareil d'émission sonore s'est réalisé sous l'effet d'une de ces vastes poussées évolutives qui déterminent l'acquisition et le perfectionnement de comportements, d'organes ou de processus physiologiques nouveaux. Beaucoup de groupes ont „ressenti” cette poussée et y ont donné des „réponses” spécifiques (et de ce fait variées) qui nous valent aujourd'hui le tableau d'une grande diversité dans les structures.

Il semble en outre que le phénomène stridulation, pour être compris, doive être replacé dans le contexte de l'Evolution générale. Les Brachygnathes, chez lesquels se rencontrent la majorité des formes stridulantes, témoignent incontestablement d'un dynamisme évolutif remarquable qui les a poussés à quitter le milieu marin ancestral pour conquérir des biotopes neufs tels que les eaux saumâtres, les eaux douces ou même la terre ferme. C'est chez eux aussi que sont apparus les comportements les plus complexes. On peut considérer que l'appareil stridulatoire est une des manifestations de cette force d'expansion, exercée dans le sens de la recherche de possibilités vitales nouvelles.

Considérant les Crabes Grapsoïdes, Tweedie (1954) pense que la sélection ne pouvait jouer sur des animaux également aptes à assurer leur subsistance, et vivant du surcroit dans un milieu où la nourriture n'est pas l'objet d'une compétition. Elle s'est alors exercée dans le sens de l'acquisition de dispositifs tels que les appareils stridulatoires, et de comportements propres à faciliter la pérennité de l'espèce (l'auteur accorde donc à la stridulation un rôle sexuel).

La question souvent posée de la valeur adaptative de la stridulation, c'est à dire du bénéfice qu'en retire l'individu, semble être en fait un faux problème, tant chez les Crabes que chez les autres Arthropodes. En effet, si la possession et l'usage d'un appareil d'émission sonore était un réel avantage, la sélection aurait du aboutir à une prédominance des formes stridulantes. Or, celles-ci sont en fait une minorité, et les animaux dépourvus de ce „moyen d'expression”, néanmoins se nourrissent, se défendent, se rencontrent et se reproduisent tout aussi bien que les autres.

La plupart des activités animales sont fondées sur la réception de stimuli déclencheurs de conduites innées dont l'ensemble constitue le comportement. Chez certains, ces stimuli sont visuels, tactiles ou chimiques, chez d'autres ils sont acoustiques, mais il n'y a aucune raison de supposer que l'emploi de ces derniers soit plus avantageux pour l'espèce. Il y a une différence de nature, mais non une différence de fait ou de valeur.

Au terme de cette étude, un déséquilibre manifeste apparaît entre les données morphologiques, nombreuses, et les connaissances éthologiques, fragmentaires, et si les questions de comportement ont été abordées, c'est le plus souvent à l'aide d'hypothèses ou de comparaisons avec des groupes dont la biologie est incomparablement mieux connue. Pourtant ce que l'on sait déjà, donne à penser qu'une étude approfondie de ce comportement (comme elle a été faite pour les *Uca*) révélerait chez beaucoup d'espèces des niveaux psychiques d'organisation comparables à ceux des Insectes.

APPENDICE

L'audition. C'est Farre en 1843 qui le premier supposa que le statocyste des Crustacés pouvait avoir une fonction auditive. Cette idée devait être reprise par différents auteurs, et en particulier par Hensen (1863).

En fait, on ne croit plus aujourd'hui que cet organe puisse servir à la réception directe d'ondes sonores (Buddenbrock, 1945). Les récents travaux électrophysiologiques de Cohen (1955) sur *Homarus americanus* H. Milne Edwards, montrent que si le statocyste n'est pas sensible aux sons émis dans l'air ou dans l'eau (bruits divers, diapasons entre 128 et 320 Hz), il reçoit par contre les vibrations qui se communiquent au substrat, ainsi qu'en témoignent les potentiels recueillis sur le nerf dans ces conditions.

Rien ne permet de supposer qu'il en soit autrement chez les Crabes, encore qu'aucune recherche de même nature n'ait été faite, à notre connaissance, dans ce groupe.

Cependant, si le statocyste paraît être, entre autres choses, un organe mécano-récepteur, et non un véritable appareil auditif, il n'est pas impossible qu'un tel appareil puisse exister, au moins en tant que particularité spécifique. Dans cet ordre d'idées, Aurivillius (1893) a émis l'hypothèse que, chez certains Scopimerinae, l'aplatissement ovalaire du mérus, qu'il nomme „tympan”, pourrait représenter un organe d'audition (voir p. 133 et fig. 12). Plus récemment, Tweedie (1954) a envisagé la possibilité d'un rôle dans la réception des sons, pour les soies pectinées qui, dans plusieurs espèces du genre *Sesarma*, ornent la pince des mâles (fig. 22). Il nous paraît également possible de supposer un rôle identique aux poils que l'on observe souvent sur le corps (la fonction auditive de certains poils a été démontrée chez les Insectes).

Il va de soi que tout ceci est purement hypothétique, et que les seuls faits expérimentalement prouvés concernent uniquement la réception par le statocyste des vibrations transmises par le substrat.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOCK, A., 1896. Materials for a Carcinological Fauna of India. 2. The Brachyura Oxystomata. J. Asiat. Soc. Bengal, Calcutta, **65** (2): 134-296, pl. 6-8.
 —, 1900. Materials for a Carcinological Fauna of India. 6. The Brachyura Catometopa or Grapsidea. Ibid., **69** (2): 279-456.
 —, 1902. A Naturalist in Indian Seas. London, pp. 1-XXIV, pp. 1-328, fig. 1-98.

- ALEXANDER, A. J., 1958. On the stridulation of Scorpions. *Behaviour*, **12**: 339-352.
- ALEXANDER, R. D. et MOORE, T. E., 1958. Studies on the acoustical behavior of 17-year cicadas. *Ohio J. Science*, **2**: 107-127.
- ANDERSON, A. R., 1894. Note on the sound produced by the Ocyopode Crab, *Ocypoda ceratophthalma*. *J. Asiat. Soc. Bengal, Calcutta*, **63** (2): 138-139.
- AURIVILLIUS, C. W. S., 1893. Die Beziehungen der Sinnesorgane amphibischer Dekapoden zur Lebensweise und Atmung. *Nova Acta reg. Soc. Sci. Upsala* (3), **16**: 1-48, pl. 1-3.
- BALSS, H., 1921. Über Stridulationsorgane bei Dekapoden Crustaceen. *Naturwiss. Wochenschr.*, **20**, n° 49: 697-701, 14 fig.
- , 1944. Decapoda. In: Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5** (1), 7, fasc. 5: 577-669, fig. 613-740 (Stridulationsorgane, pp. 667-669).
- , 1956. Ibid., fasc. 11: 1369-1504, fig. 1070-1130.
- , 1957. Ibid., fasc. 12: 1505-1672, fig. 1131-1199.
- BARNARD, K. H., 1950. Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea. *Ann. South Afric. Mus.*, **38**: 1-837, fig. 1-154.
- BARROIS, TH., 1888. Catalogue des Crustacés marins recueillis aux Açores. 110 pp., 8 fig., 4 pl.
- BOTT, R., 1955. Die Süßwasserkrabben von Afrika (Crust., Decap.) und ihre Stammesgeschichte. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, Tervueren. C.-Zoologie, Sér. III*, **1** (3): 209-352, 103 fig., 30 pl.
- BUDDENBROCK, W. VON, 1945. Decapoda. In: Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5** (1) 7, fasc. 7: 863-1006, fig. 842-922.
- BURKENROAD, M. D., 1947. Production of sound by the Fiddler Crab, *Uca pugilator* Bosc, with remarks on its nocturnal and mating behavior. *Ecology*, **28** (4): 458-462.
- CALMAN, W. T., 1908. On a stridulating-organ in certain African River-Crabs. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8), **1**: 469-473, fig. 1-5.
- , 1909. — A Treatise of Zoology. VII. Appendiculata, 3. Crustacea: 1-346, 194 fig.
- CHASE, F. A., 1940. Reports on the scientific results of the Atlantis expeditions to the West Indies, under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University. The Brachyuran Crabs. *Torreia*, **4**: 1-67, 22 fig.
- COHEN, M. J., 1955. The function of the receptors in the statocyst of the lobster *Homarus americanus*. *J. Physiol.*, **130**: 9-34.
- CRANE, J., 1941. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the Genus *Uca* from the West Coast of Central America. *Zoologica*, **26** (3): 145-207, fig. 1-3, pl. 1-9.
- , 1947. Ibid. XXXVIII. Intertidal Brachygnathous Crabs from the West Coast of Tropical America with special reference to Ecology. *Zoologica*, **32** (2): 69-95, fig. 1-3.
- DEMBOWSKI, J., 1925. On the "speech" of Fiddler Crab *Uca pugilator*. *Trav. Inst. Nencki*, **3** (48): 1-7.
- DANA, J. D., 1852. Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Part 1, **13**: I-VIII, 1-685. 1855. — Atlas, **13**: 1-27, pl. 1-96.
- DOFLEIN, F., 1904. Brachyura. In: *Wiss. Ergebni. Deutschen Tiefsee Exped. "Valdivia"*, 1898-1899, **6** Jena, XIV + 314 pp., 68 fig. Atlas, 58 pl.
- EDMONDSON, C. H., 1935. New and rare Polynesian Crustacea. *Bernice P. Bishop Mus. Bull., Occ. Pap.*, **10**, n° 24: 3-40, fig. 1-11, pl. 1, 2.
- , 1959. Hawaiian Grapsidae. *Ibid.*, **22**, n° 10: 153-202, fig. 1-27.
- FARRE, A., 1843. On the organ of hearing in Crustacea. *Phil. Trans.*, **133**: 233-242.
- HANSEN, H. I., 1921. Studies on Arthropoda. I. 80 pp., pl. 1-4, Copenhagen.
- HASKELL, P. T., 1957. The influence of flight noise on behaviour in the desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). *J. Ins. Physiol.*, **1**: 52-75.
- HAY, W. P. et SHORE, C. A., 1918. The Decapod Crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 1915-16, **35**, n° 859: 369-475, fig. 1-20, pl. 25-39.
- HENSEN, B., 1863. Studien über das Gehörorgan der Decapoden. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, **13**: 319-342.
- HILGENDORF, F. 1869. Crustaceen. Baron Carl Claus von der Decken's Reisen in Ost Afrika in den Jahren 1859-1865, **3** (1): 67-116, pl. 1-6.
- KRAUSS, F., 1843. Die Südafrikanischen Crustaceen. Eine Zusammenstellung aller bekannten Malacostraca, Bemerkungen über deren Lebensweise und geographische Verbreitung, nebst Beschreibung und Abbildung mehrerer neuen Arten: 1-68., pl. 1-4.
- LANDOIS, H., 1874. Thierstimmen: I-IX, 1-229, fig. 1-65. Freiburg in Breisgau.

- LEACH, W. E., 1815-1875. Malacostraca Podophthalmata Britanniae; or Descriptions of such British Species of the Linnean Genus Cancer as have their Eyes elevated on Footstalks, 124 pp., 1-45.
- DE MAN, J. G., 1902. Die von Herrn Prof. Küenthal im Indischen Archipel gesammelten Dekapoden und Stomatopoden. In: Küenthal, W., Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in den Molukken und Borneo. Abh. Senckenb. naturf. Ges., Frankfurt, **25** (3): 467-929, pl. 19-27.
- MONOD, Th., 1956. Hippidea et Brachyura uest-africains. Mém. I.F.A.N., **45**: 1-674, 884 fig.
- ORTMANN, A. E., 1901. Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden, **5** (2), Crustacea. N° 2. Malacostraca: I-VIII, 1-1319, pl. 1-128. Leipzig (Stimmorgane: 1245-1249).
- RATHBUN, M. J., 1911. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905, **3** (11). Marine Brachyura. Trans. Linn. Soc. London, Zool., (2) **14** (2): 191-261, fig. 1-2, pl. 15-20.
- , 1918. — The Grapsoid Crabs of America. U.S. Nat. Mus. Bull., **97**, XXII + 445 pp., 172 fig., 161 pl.
- , 1930. — The Cancroid Crabs of America. Ibid., **152**, XVI + 609 pp., 85 fig., 230 pl.
- , 1937. — The Oxystomatous and allied Crabs of America. Ibid., **166**, VI + 272 pp., 47 fig., 86 pl.
- SCHMITT, W. L., 1931. Crustaceans. Smithsonian Scientific Series, pp. 87-247, pl. 32-71, fig. 4-44.
- SHEN, C. J., 1932. The Brachyuran Crustacea of North China. Zoologica Sinica, Peiping, (A) **9** (1), 320 pp., 171 fig., 1 carte, 10 pl.
- STEBBING, Th. R. R., 1893. A History of Crustacea, Recent Malacostraca. Intern. Scient. Series, London, **74**: I-XVIII, 1-466, fig. 1-32, pl. 1-19.
- TESCH, J. J., 1915. The Catometopous Genus Macrophthalmus as represented in the Collection of the Leiden Museum. XII. Zool. Meded. Leiden, **1**: 149-204, pl. 5-9.
- , 1918. The Decapoda Brachyura of the Siboga-Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. In: Siboga-Expedition, **39** c (livr. 82): 1-148, pl. 1-6. II. Gonoplacidae and Pinnotheridae, ibid., **39** cl (livr. 84): 149-295, pl. 7-18.
- TINBERGEN, N., 1952. The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 pp.
- TWEEDIE, M. W. F., 1948. Shore Crabs. Malayan Nat. J., **3** (3): 102-108, 6 fig.
- , 1954. Notes on Grapsoid Crabs from the Raffles Museum. N° 3, 4 and 5. Bull. Raffles Mus., Singapore, **25**: 118-128, fig. 1, 2.
- WARD, M., 1928. The habits of our Common Shore Crabs. Austr. Mus. Mag., **3** (7): pp. 242-247, photos.
- WEISS, O., 1914. Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen. I. Die Produktion von Geräuschen und Tönen bei Arthropoden. Handb. Vergl. Phys., Winterstein. Jena: 249-281.
- WOOD-MASON, J., 1878. Stridulating Crustaceans. Nature, **18**: 53.

SUMMARY

Stridulation in Crabs is produced by the friction one against the other of two more or less differentiated zones. Schematically, the stridulating apparatus comprises two parts: one termed the *pars stridens* is adorned in relief which varies according to the species (striae, granules, beadings, rigid hairs, etc.), the other termed the *pectrum* is most often a raised ridged area or a sharp edge. In many cases the *pars stridens* is situated on the ventral surface of the cephalothorax and the *pectrum* on the cheliped. There are other methods, notably: friction of two segments (propodus and ischium) of the cheliped (*Ocypoda*), friction of the cheliped against another appendage, reciprocal friction of appendages, or of the chelipeds, etc.

The stridulating mechanism is only developed in the Brachynatha (Brachyrhyncha) and the Oxystomata, but the phyletic relationships between the different families is not apparent in its structure: two related genera or even species of the same genus (*Ovalipes*) may have very different stridulatory formations.

Stridulation can be combined with four types of behaviour: sexual, defence of territory, social and "intimidation".

Various considerations and hypotheses are put forward regarding the ethological and evolutive value, and the origin, of stridulation.

A summary of what is known of hearing in Crustacea is given in an appendix.