

Une nouvelle famille de Crabes du Crétacé, et la notion de Podotremata Guinot, 1977 (Crustacea, Decapoda, Brachyura)

Danièle GUINOT

Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes),
61 rue Buffon, F-75005 Paris (France)
guinot@mnhn.fr

Marcos TAVARES

Universidade Santa Úrsula, Instituto de Ciências Biológicas e ambientais,
2231-040 Rio de Janeiro (Brésil)
mtavares@ax.apc.org

Guinot D. & Tavares M. 2001. — Une nouvelle famille de Crabes du Crétacé, et la notion de Podotremata Guinot, 1977 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Zoosystema* 23 (3) : 507-546.

RÉSUMÉ

Les Etyidae n. fam. et le genre *Feldmannia* n. gen. sont établis d'après un matériel fossile du Crétacé, en très bon état de conservation. La famille des Etyidae n. fam. est composée de trois genres, *Etyus*, *Xanthosia* et *Feldmannia* n. gen., dont les représentants ont été souvent attribués aux Eubrachyura (Xanthidae, Portunidae). L'étude de la face ventrale du céphalothorax démontre que l'organisation du sternum thoracique, la présence d'une paire de spermathèques à l'extrémité des sutures sternales thoraciques 7/8, ainsi que les rapports du sternum thoracique avec l'abdomen sont ceux d'un Podotremata. La notion de Podotremata est révisée. Les relations phylogénétiques à l'intérieur des Brachyura sont revues, et les synapomorphies pour les principales lignées de Podotremata sont proposées, à savoir : Dromiacea (uropode en lobe ventral ou en plaque dorsale) ; Homoloidea (uropode transformé en fossette) ; Cymonomidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae et Raninoidea (perte de l'uropode). Si l'uropode s'avérait entièrement absent chez les Etyidae et les Dakoticancridae, ces deux familles, exclusivement fossiles du Crétacé, s'ajouteraient aux quatre derniers groupes. Chez les Etyidae n. fam., un appareil de maintien de l'abdomen est présent dans les deux sexes. *Feldmannia* n. gen. se distingue des deux autres genres de la famille, *Etyus* et *Xanthosia*, notamment par l'alignement des cavités arthrodiales des péréiopodes et par l'abdomen mâle. Les Archaeobrachyura emend. contiennent les Cymonomidae, les Cyclodorippidae, les Phyllotymolinidae et les Raninoidea ; les Homoloidea sont ici considérés comme une troisième grande lignée podotrème, aux côtés des Dromiacea. L'identité de *Mithracites vectensis*, du Crétacé inférieur, rattachée à diverses familles de Podotremata ou d'Eubrachyura, est maintenant établie avec plus de certitude ; les divers critères qui montrent son appartenance aux Homoloidea sont exposés ici. Le genre *Secretanella* n. gen. est établi.

MOTS CLÉS

Crétacé,
Podotremata,
Etyidae n. fam.,
Etyus,
Xanthosia,
Feldmannia n. gen.,
Secretanella n. gen.,
Dromiacea,
Dynomenidae,
Dakoticancridae,
Mithracites,
Homoloidea,
spermathèque,
uropode,
nouvelle famille,
nouveaux genres.

ABSTRACT

A new family of Cretaceous Crabs, and the concept of Podotremata Guinot, 1977 (Crustacea, Decapoda, Brachyura).

The Etyidae n. fam. and the genus *Feldmannia* n. gen. are described from finely preserved fossil material from the Cretaceous. The family Etyidae n. fam. contains three genera, *Etyus*, *Xanthosia* and *Feldmannia* n. gen., which have often been attributed to the Eubrachyura (Xanthidae, Portunidae). The study of the ventral surface of the cephalothorax shows that the organisation of the thoracic sternum, the presence of a pair of spermathecae at the end of the thoracic sternal sutures 7/8 and the relations between the thoracic sternum and the abdomen conform to the Podotremata. The concept of Podotremata is revised. Phylogenetic relationships within the Brachyura are reviewed, and the synapomorphies for the principal lineages of the Podotremata are suggested, viz. Dromiacea (uropod as a ventral lobe or a dorsal plate); Homoloidea (uropod transformed in a socket); Cymonomidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae and Raninoidea (loss of the uropod). If the uropod proves to be completely absent in the Etyidae n. fam. and Dakoticancridae, these exclusively Cretaceous families would have to be added to the latter four. In the Etyidae n. fam., a retaining system of the abdomen is present in both sexes. *Feldmannia* n. gen. is distinguished from the two other genera of the family, *Etyus* and *Xanthosia*, by the weakly curved alignment of the arthrodial cavities of the pereopods and by the male abdomen. The Archaeobrachyura emend. contain the Cymonomidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae and Raninoidea; the Homoloidea are here considered to be a third main podotreme lineage besides the Dromiacea. The identity of the Lower Cretaceous taxon *Mithracites vectensis*, previously assigned to various families of the Podotremata or Eubrachyura, is here established with more certainty, with various characters showing that it belongs to the Homoloidea. The genus *Secretanella* n. gen. is described.

KEY WORDS

Cretaceous,
Podotremata,
Etyidae n. fam.,
Etyus,
Xanthosia,
Feldmannia n. gen.,
Secretanella n. gen.,
Dromiacea,
Dynomenidae,
Dakoticancridae,
Mithracites,
Homoloidea,
spermatheca,
uropod,
new family,
new genera.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une révision, en cours, de l'ensemble des familles de Crabes primitifs, les Podotremata Guinot, 1977, notre attention a été attirée par un groupe d'espèces fossiles du Crétacé rattachées aux genres *Etyus* Leach in Mantell, 1822 et *Xanthosia* Bell, 1863 souvent attribués aux Eubrachyura. Mais, d'après des illustrations publiées pour ces deux genres, l'organisation du sternum thoracique et ses rapports avec l'abdomen paraissaient correspondre à la disposition rencontrée chez les Podotremata actuels. L'examen des nombreux fossiles en provenance du Crétacé d'Europe et des États-Unis, en excel-

lent état de conservation, a révélé les détails de la face ventrale, très rarement préservée chez les formes du Secondaire et a confirmé leur appartenance aux Podotremata. Plusieurs caractères mis à jour chez ces fossiles nous montrent que les dispositions fondamentales rencontrées chez les podotrèmes actuels étaient déjà en place, et avec le même type d'organisation, chez les Podotremata du Crétacé. Cette étude montre également que les Podotremata sont plus diversifiés qu'on ne le croit : une nouvelle famille, Etyidae n. fam., exclusivement fossile, est établie ici.

L'examen d'un matériel de *Mithracites vectensis* Gould, 1859, très complet et en excellent état de

conservation, nous permet de proposer pour cette espèce une place plus satisfaisante dans la phylogénie des Podotremata. En effet, l'interprétation de *M. vectensis* tantôt comme un Podotremata, tantôt comme un Eubrachyura, a fait l'objet de controverse. Nous avons pu mettre en évidence divers critères qui montrent son appartenance aux Homoloidea.

La découverte de nouvelles formes podotrèmes permet de confirmer un type fondamental d'organisation chez les Podotremata.

ABRÉVIATIONS

Les abréviations p1-p5 sont utilisées pour désigner les péréiopodes 1 à 5, p1 pour les chélicèdes, p2-p5 pour les pattes ambulatoires, mxp3 pour le troisième maxillipède. Les mesures des spécimens ont été prises comme suit et dans cet ordre : longueur, du bord frontal au bord postérieur de la carapace ; largeur, au niveau de la plus grande largeur de la carapace, sans les dents latérales.

Le matériel provient des institutions suivantes :

BM	The Natural History Museum (British Museum), Department of Paleontology, Londres ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, Paris ;
SM	Sedgwick Museum, University of Cambridge, Angleterre ;
SMU	Shuler Museum of Paleontology, Southern Methodist University, Dallas, Texas ;
YORYM	Yorkshire Museum, York, Angleterre.

MATÉRIEL EXAMINÉ

Famille ETYIDAE n. fam.

Etyus martini Mantell, 1844, Albien supérieur d'Angleterre, Cambridge Greensand, Cambridge : une ♀ 15 × 27 mm (SM B22703), figurée par Wright & Collins 1972, pl. 21, fig. 6a-e. — *Ibid.* : une carapace (MNHN R03326). — Albien d'Angleterre, Folkestone : sept carapaces, dont une avec l'abdomen endommagé (MNHN IB4). — Albien moyen d'Angleterre, Lower Gault, Folkestone : une carapace, 10 × 20 mm, avec chélicèpe gauche et mérus d'un péréiopode gauche (BM I630), spécimen figuré par Wright & Collins 1972, pl. 21, fig. 3. *Ibid.*, une carapace avec chélicèpe droit et mérus de plusieurs

péréiopodes, droits et gauches (SM B30701), spécimen figuré par Wright & Collins 1972, pl. 21, fig. 2.

Xanthosia aspera Rathbun, 1935, Crétacé (Albien supérieur-Cénomaniens) des États-Unis, Texas, Tarrant County, Paw Paw Formation, site RR9B, 33°38'3"N, 97°24'20"W environ : une carapace avec mxp3, mérus des p1, p4 et p5 (SMU-I 50030), spécimen figuré par Schweitzer Hopkins *et al.* 1999, fig. 5.4 ; un ♂ 8 × 17 mm, avec abdomen et coxae des péréiopodes, et une ♀ 12 × 24 mm, avec abdomen, coxae des p2, p3 et p5 (SMU-I 50031). — *Ibid.*, 33°38'3"N, 97°24'20"W environ : un ♂ 10,8 × 22,1 mm, avec carapace, coxae des péréiopodes et mérus de p1 (SMU-I 50032), spécimen figuré par Schweitzer Hopkins *et al.* 1999, figs 5.1, 5.2 et 5.3. — *Ibid.*, site RRD, 32°38'55"N, 97°19'50"W environ, Fort Worth Quadrangle, 7,5' series : deux carapaces (SMU-I 50034).

Xanthosia pawpawensis Schweitzer Hopkins *et al.*, 1999, Crétacé (Albien supérieur-Cénomaniens) des États-Unis, Texas, Paw Paw Formation, site RR4, 32°51'5"N, 97°15"W environ, tous paratypes : un ♂ 11 × 20 mm, avec carapace, abdomen et coxae de p1 à p3 ; une ♀ 12,1 × 22,9 mm, avec carapace, abdomen et coxae de p1 à p5 (SMU-I 50038), figurée par Schweitzer Hopkins *et al.* 1999, fig. 7.4 ; cinq carapaces, dont trois avec abdomen, coxae et mérus des péréiopodes (SMU-I 50039). *Ibid.*, site RR3, 32°51'N, 97°17'8"W environ : un ♂ et une ♀ avec carapace, abdomen et coxae des péréiopodes (SMU-I 50041).

Xanthosia sp. (? *X. jacksoni* Wright & Collins, 1972), Crétacé (Aptien inférieur) d'Angleterre, Île de Wight, Atherfield, Crackers Bed (*D. calidiscus* Subzone) : un abdomen ♀ (BM In60928), figuré par Wright & Collins 1972, pl. 5, fig. 6, sous le nom de *Mithracites vectensis* Gould, 1859.

Feldmannia wintoni (Rathbun, 1935), Crétacé (Albien supérieur-Cénomaniens) des États-Unis,

Texas, Tarrant County, Paw Paw Formation, site RR4, 32°51'5"N, 97°15'W : un ♂ avec la face ventrale (SMU-I 50023), figuré par Schweitzer Hopkins *et al.* 1999, fig. 3.4, sous le nom de *Xanthosia wintoni*.

Homoloidea de Haan, 1839

Mithracites vectensis Gould, 1859, Crétacé (Aptien inférieur) d'Angleterre, Île de Wight, Atherfield, *Deshayesites forbesi* Zone : un ♂ 22 × 22 mm environ (BM In28832), figuré par Withers 1951, pl. 17, fig. 3a-d et par Wright & Collins 1972, pl. 5, fig. 1a, c.

Eocarcinidae Withers, 1932

Eocarcinus praecursor Withers, 1932, Lias inférieur (Pliensbachien inférieur) d'Angleterre : Gloucestershire, Mickelton Tunnel, holotype (Bm In18425) et deux paratypes (Bm In7299 et 23091), matériel figuré par Withers 1932, pl. 9, figs 1-4 et pl. 10, fig. 1. — Yorkshire, Runswick Bay : moulage d'un nodule contenant quatre spécimens (YORYM 993-996), matériel figuré par Förster 1979, figs 1, 3.

Dromiidae de Haan, 1833

Dromilites lamarckii (Desmarest, 1822) : Éocène d'Angleterre, Sheppey, coll. A. Milne Edwards 1902-1903 (MNHN B21562), deux carapaces et quelques fragments de péréiopodes. *Ibid.*, deux moulages (MNHN R03480), dont une ♀ avec face ventrale, abdomen et péréiopodes thoraciques.

Dromilites bucklandii H. Milne Edwards, 1837 : Éocène (Yprésien) d'Angleterre, Sheppey (MNHN B03853), moulages de trois spécimens types.

Eubranchyura de Saint Laurent, 1980

[*Xanthosia*] *robertsi* Secretan, 1982 : Campanien inférieur de Madagascar, Berère, gisement 161 : une carapace, holotype (MNHN R03979), spécimen figuré par Secretan 1964, figs 105-107, pl. 20, figs 4-6, sous le nom de *Xanthosia elegans*.

Secretanella arcuata (Secretan, 1964) : Céno-manien de Madagascar, Antsatramahavelona, gisement 117. Matériel type de *Xanthosia*

arcuata, figuré par Secretan 1964, figs 101-104, pl. 19, figs 5, 6, pl. 20, figs 7, 8 : une ♀ avec l'abdomen (MNHN R3980) et deux carapaces (MNHN R3978 et R3981).

SYSTÉMATIQUE

Section PODOTREMATA Guinot, 1977

Famille ETYIDAE n. fam.

GENRE TYPE. — *Etyus* Leach *in* Mantell, 1822. Genre fossile du Crétacé.

GENRES INCLUS. — *Etyus* Leach *in* Mantell, 1822 ; *Feldmannia* n. gen. ; *Xanthosia* Bell, 1863.

DIAGNOSE

Petite taille, généralement pas plus de 30 mm. Carapace oblongue transversalement, très étendue latéralement, jusqu'à deux fois plus large que longue ; son bord postérieur étroit. Bords latéraux bien délimités, distinctement divisés en un bord antéro-latéral très long et un bord postéro-latéral court et profondément creusé. Face dorsale de la carapace avec une aréolation bien marquée, définissant souvent des régions sur toute son étendue. Fossettes gastriques profondes, situées juste en arrière de la région mésogastrique. Ornementation généralement très développée, souvent sur l'ensemble de la face dorsale de la carapace. Orbites complètement délimitées et profondément excavées. Pédoncule oculaire entièrement abrité dans l'orbite. Article basal antennaire en forme de tubercule allongé, à ouverture terminale orientée vers l'axe du corps (tubercule urinaire). Épistome développé, triangulaire, bien séparé de l'endostome. Cadre buccal quadrangulaire, de type brachygnathe, délimité antérieurement par un rebord saillant. Mxp3 operculiformes ; mérus et ischion élargis, disposés sur deux plans ; palpe assez grand et visible dorsalement ; exopodite développé, son extrémité antérieure atteignant l'angle antéro-externe du mérus. Présence d'une ligne de déhiscence latérale. Chélicèdes allongés ; mérus long et épais ; propode renflé ; doigts fixe et mobile extrêmement

longs, plus longs que la main, légèrement cylindriques, à bord préhensile non tranchant. Ensemble du chélipède orné de granules fins. Péréiopodes p2-p4 de type marcheur, longs ; mérus allongé, assez fort, caréné sur le dessus, et garni de granules très fins. Coxa des p4 et p5 ou de p5 seul (*Feldmannia* n. gen.) surélevée par rapport à la coxa des péréiopodes précédents. Sternum thoracique entièrement recouvert par l'abdomen chez la femelle et partiellement chez le mâle, où seul le sternite 4 est laissé à découvert sur les côtés et en avant du telson. Sternite 3 formant un petit triangle bien visible, non recouvert par les mxp3. Sternite 4 fortement incliné, large, partiellement exposé chez le mâle. Sternites postérieurs basculés par rapport aux sternites précédents : sternites 6-8 (*Etyus*) ou sternites 7-8 (*Xanthosia*) subperpendiculaires aux sternites précédents ; ou bien, seul le sternite 8 déclive (*Feldmannia* n. gen.). En d'autres termes, vues de profil, cavités arthroïdiales des péréiopodes (c'est-à-dire orifices d'insertion des péréiopodes sur les côtés du sternum thoracique) étagées selon une courbe qui remonte sur le thorax, entraînant de ce fait une déclivité accentuée du sternum dans sa partie postérieure. Spermathèque paire, avec les orifices à l'extrémité de chaque suture 7/8. Dans les deux sexes, abdomen formé de six segments plus le telson, sans parties pleurales marquées et dépourvu d'uropodes en plaques dorsales. Présence d'un maintien appendiculaire de l'abdomen, faisant intervenir p1 ou p2 (*Xanthosia* mâle et femelle) ou p1 et p2 (*Feldmannia* n. gen.), parfois complété par une structure du sternite 4 qui encadre le telson. Abdomen calé sur les côtés par les coxae des péréiopodes.

HISTORIQUE

Les genres *Etyus* et *Xanthosia*, toujours rapprochés, voire confondus, par les paléontologistes, ont connu la même histoire. Ils ont été rattachés tantôt aux Eubrachyura, tantôt aux Podotremata. Le genre *Xanthosia* regroupe de nombreuses espèces et s'avère très hétérogène, ce qui explique en partie pourquoi les auteurs ont eu des avis si variés à son sujet et en ont fait dériver des familles diverses.

Dès le début, *Etyus* et *Xanthosia* se trouvent tous deux rattachés aux Cancridae Latreille (= Cancridae), c'est-à-dire à un vaste groupe qui, autrefois, contenait des Cyclométopes à pattes postérieures semblables aux précédentes et comptait notamment les Cancrinae et les Xanthinae Macleay, 1838. Ils sont donc placés très à l'écart des Dromiacea, lesquels, à l'époque, étaient regardés non pas comme des Brachyours mais comme des Anomoures.

McCoy (1854 : 120) décrit le genre *Reussia* en y incluant plusieurs espèces du Crétacé : d'une part, *R. granosa* qui sera désignée comme espèce type du genre *Reussia* par Glaessner (1969 : R488) et sera identifiée à *Etyus martini* par Bell (1863), d'où la synonymie du genre *Reussia* avec *Etyus* ; d'autre part, le *Podophthamus buchii* de Reuss (1845) (= *Xanthosia buchii*), que McCoy (1854 : 121) tient pour un « true Brachyura which are so rare in the fossil state » ; enfin, une troisième espèce, *Reussia granulosa* qui deviendra *Xanthosia granulosa* (McCoy, 1854).

A. Milne Edwards (1861 : 161 ; 1862 : 76 ; 1865 : 374), qui a eu sous les yeux des espèces des deux genres, fait remarquer que *Reussia buchii* a été laissée à tort dans les Portunidae par Reuss (1859) et il place *Etyus* et *Xanthosia* dans les Cancridae, parmi ses Carpilides transversaux. Bell (1863 : 3, 5) indique pour *Etyus* un rangement dans les Cancridae et reconnaît en *Xanthosia* un vrai Brachyoure, voisin des Xanthidae Macleay, 1838, et même très proche du genre *Xantho* Leach, 1814. Forir (1887 : 76) range les deux genres crétacés dans les Cyclométopes. Carter (1898 : 36, 37), qui donne une description de la face ventrale d'*Etyus* et de *Xanthosia* (sternum, abdomen, épistome, endostome), leur attribue, comme ses prédécesseurs, une place dans les Cancridae. Lörenthey & Beurlen (1929 : 317, 319, 320, 350, tabl. 11) les assignent également aux Xanthidae, mais en les séparant dans une lignée bien distincte qui se serait éteinte à la fin du Crétacé, et dont serait issue une seule sous-famille de Cancridae, les Lobocarcininae Beurlen, 1930, exclusivement fossile et composée d'un genre unique, *Lobocarcinus* Reuss, 1857, de l'Éocène (Glaessner, 1969 :

R509) (à noter que *Lobocarcinus* n'est pas un Podotremata, ainsi que le montre son sternum thoracique eubrachyourien, cf. Fig. 12).

Van Straelen (1936 : 42) place le genre *Etyus* dans les Xanthidae. Une même attribution de *Xanthosia* aux Xanthidae sera adoptée par Bishop (1985 : 622 ; 1986b : 138 *pro parte*), Jagt *et al.* (1991 : 556), Collins *et al.* (1995 : 202), Fraaye (1996a : 295 ; 1996b : 272, 274). Reprenant une hypothèse déjà brièvement évoquée par Wright & Collins (1972 : 93), Bishop (1991 : 305, 307, 312, figs 5, 7) voit en *Xanthosia*, plus précisément en *X. occidentalis* Bishop, 1991 un ancêtre des Portunidae Rafinesque, 1815. Supposant une origine lointaine à partir des Dynomenidae Ortmann, 1892, Fraaye (1996b : 276, figs 1, 3 ; 1996c : 162, 168, figs 2, 5) assimile certaines *Xanthosia* à des « xanthid swimming crabs », qui pourraient être « ancestral to some of the Cenozoic Portunidae », et explique la radiation explosive de tels Xanthidae nageurs au Maestrichtien par « the extinction of the less adapted Carcineretidae at the K/T boundary ». Pour tous ces auteurs, bien qu'aucun périopode nageur complet n'ait été découvert, certains traits des *Xanthosia*, comme l'aplatissement dorso-ventral et l'étirement transversal de la carapace, la forme du bord antéro-latéral, seraient des adaptations à un mode de vie nectonique (le genre *Xanthosia* des auteurs est hétérogène, cf. *infra*).

Après Morris (1854) qui dans son *Catalogue* avait brièvement évoqué pour *Etyus* l'idée d'une « forme anomourienne », Glaessner est le premier paléontologiste qui devine un Podotremata. Dans son *Fossilium Catalogus* (1929a : 168, 401, 428), Glaessner place *Etyus* et *Xanthosia* (mais ce dernier avec un point d'interrogation) dans les Dynomenidae. Ce même auteur (1929b : 152) voit dans ces deux genres des Dromiacea certains, en raison du front triangulaire ainsi que du dessin et des divisions de la carapace. Dans le *Treatise*, Glaessner (1969 : R441, R488, R489) continue à attribuer les deux genres aux Dromiacea : *Etyus* dans les Dynomenidae (« because of its triangular front and small eyes » in Glaessner 1969 : R441) ; *Xanthosia* dans une famille incertaine. Beurlen (1930 : 348) suit Glaessner et range les deux

genres parmi les Dynomenidae. À l'occasion de l'établissement de deux espèces nouvelles américaines de *Xanthosia* (*X. aspera* et *X. wintoni*), Rathbun (1935 : 41) reconnaît une forme dynoménienne. Dans sa classification, Bals (1957 : 1606) range encore *Xanthosia* et *Etyus* dans les Dynomenidae, tout en s'interrogeant sur une parenté éventuelle d'*Etyus* avec les Xanthidae. En décrivant deux espèces malgaches, Secretan (1964 : 172, 181, cf. aussi 1982 : 927) attribue le genre *Xanthosia* aux Dynomenidae.

Cependant, d'autres auteurs récents reviennent à l'idée première d'une appartenance aux Eubrachyura. Wright & Collins (1972 : 93-103, fig. 14, pl. 19, figs 6-12, pl. 20, pl. 21, fig. 1) qui, d'après Glaessner (1969 Addenda : R627), avaient dans un premier temps considéré *Xanthosia* comme un Dynomenidae, changent d'avis dans leur monographie sur les Crabes du Crétacé d'Angleterre. En effet, interprétant comme des vulves les ouvertures sur le sternum thoracique d'*Etyus martini* (en fait, des spermathèques, Figs 2 ; 3 ; cf. Tavares & Secretan 1992) et ne pouvant adhérer aux vues de Glaessner, Wright & Collins ne voient en *Etyus* et *Xanthosia* ni des Dynomenidae, ni même des Dromiacea, et ils rattachent les deux genres aux Xanthidae. Dans une révision extrêmement soignée du genre *Xanthosia*, Schweitzer Hopkins, Salva & Feldmann (1999 : 77-90, figs 1-12), se fiant aux photographies peu claires et à l'interprétation de Wright & Collins (1972), admettent l'existence de vulves chez *Etyus*, genre le plus proche de *Xanthosia* et concluent à des affinités avec les Xanthidae. Ils soulignent que le statut de certaines *Xanthosia* doit être réévalué, avec une espèce à exclure (« *Xanthosia* » *robertsi* Secretan) et un groupe d'espèces suspectes, et formulent des hypothèses bien documentées sur la dispersion du groupe. Beschin *et al.* (2000 : 8) citent les genres *Xanthosia* et *Dromiopsis* Reuss, 1859, dans une liste préliminaire de Brachyours récemment découverts dans des sédiments du Tertiaire (Yprésien), à Vicence, en Italie du Nord, avec la remarque : « They could reveal themselves as a residual of groups that had a good development and diffusion during Cretaceous and Paleocene ».

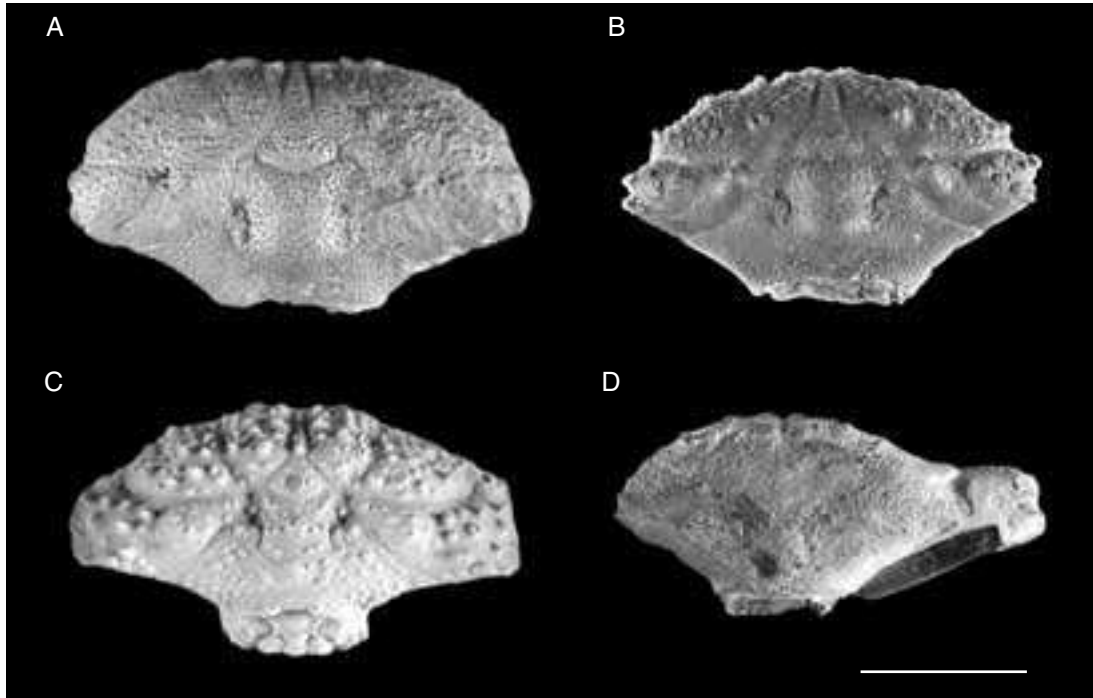


FIG. 1. — Face dorsale de la carapace chez les trois genres d'Etyidae n. fam. ; **A, B**, *Etyus martini* Mantell, 1844, Albien ; **A**, Cambridge Greensand, ♀ 15 × 27 mm (SM B22703) ; **B**, Folkestone, jeune 10 × 17 mm (MNHN IB4) ; **C**, *Xanthosia aspera* Rathbun, 1935, Crétacé, Texas, ♂ 10,8 × 22,1 mm (SMU-I 50032) ; **D**, *Feldmannia wintoni* (Rathbun, 1935), Crétacé, Texas, ♂ 8 × 13,8 mm (SMU-I 50023). On distingue bien sur la Fig. 1A les fossettes gastriques, situées sur le sillon qui marque la limite postérieure de la région mésogastrique. Échelle : A, 11 mm ; B, 6 mm ; C, 9 mm ; D, 8 mm.

Il sera de première importance de vérifier l'identité de cette *Xanthosia* d'Italie (cf. *infra*).

NOMENCLATURE

Le nom de famille Etyidae n. fam. est formé sur le nom de son genre type, le genre *Etyus* Leach in Mantell, 1822 (cf. sous *Etyus*, Nomenclature). Il diffère suffisamment du nom de niveau supérieur fondé sur le genre actuel *Etisus* H. Milne Edwards, 1834, à savoir la sous-famille Etisinae Ortmann, 1893 (dans la sous-famille des Xanthidae Macleay, 1838), susceptible d'être élevée au rang de famille.

Genre *Etyus* Leach in Mantell, 1822
(Figs 1A, B ; 2-6 ; 10J)

Etyus Leach in Mantell, 1822 : 97, pl. 29, figs 11, 12. — Bell 1863 : 4. — A. Milne Edwards 1865 : 346. — Woodward 1877 : 2. — Forir 1887 : 76. — Fritsch &

Kafka 1887 : 48. — Fritsch 1893 : 105. — Carter 1898 : 36. — Lörenthey & Beurlen 1929 : 317-320, 350, tabl. 11. — Glaessner 1929a : 168, 428 ; 1929b : 152 ; 1969 : R441, R488. — Van Straelen 1936 : 42. — Wright & Collins 1972 : 100. — Förster 1979 : 26, fig. 6C. — Morris 1980 : 7. — Fischer 1989 : 284, pl. 141, fig. 7. — Bishop 1991 : 313. — Schweitzer Hopkins *et al.* 1999 : 79.

Reussia McCoy, 1854 : 120, non 121, 122 (espèce type : *Reussia granosa* McCoy, 1854 [= *Etyus martini* Mantell, 1844], par désignation subséquente in Glaessner 1969 : R488. Genre féminin). — A. Milne Edwards 1861 : 161 ; 1862 *pro parte* : 76. — Lörenthey & Beurlen 1929 *pro parte* : 317, 319, 320, 350, tabl. 11.

ESPÈCE TYPE. — *Etyus martini* Mantell, 1844, par monotypie subséquente. Genre fossile du Crétacé. Genre masculin.

ESPÈCES INCLUSES. — *Etyus martini* Mantell, 1844. Voir aussi sous *Xanthosia* Espèces incluses.

DISTRIBUTION. — Crétacé d'Europe (Fischer 1989 : 284).

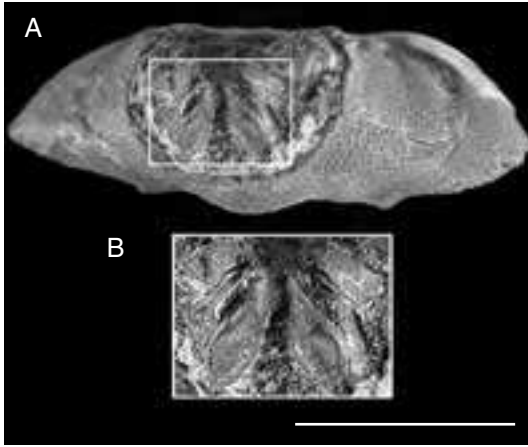


Fig. 2. — Sternites thoraciques 6 à 8 vus de face chez *Etyus martini* Mantell, 1844, Albiens, Cambridge Greensand, ♀ 15 × 27 mm (SM B22703), même spécimen que celui figuré par Wright & Collins 1972 : pl. 21, fig. 6d, e ; **A**, spermathèques à l'extrémité des sutures 7/8 ; **B**, détail des sternites 6 à 8 et des spermathèques. On notera l'absence de vulves sur le sternite 6. Cf. Fig. 3. Échelle : A, 11 mm ; B, 6 mm.

DIAGNOSE

Petite taille. Carapace (Figs 1A, B ; 4A) épaisse, oblongue dans le sens transversal, à bords latéraux non aigus. Régions gastrique, cardiaque, hépatique, sous-hépatique, branchiale et sous-branchiale très renflées. Aréolation de la face dorsale marquée ; région mésogastrique se prolongeant jusqu'au front et complètement délimitée par de profonds sillons ; régions protogastrique et hépatique confluentes. Fossettes gastriques rapprochées, situées juste sur le sillon qui marque la limite postérieure de la région mésogastrique. Face dorsale de la carapace avec une ornementation très développée (Figs 5 ; 6) : des granules serrés, devenant plus fins dans la moitié postérieure, et de gros tubercules épars et limités à la moitié antérieure. Région sous-hépatique avec une granulation également marquée ; reste de la face ventrale ornée d'une granulation fine mais toujours dense. Largeur fronto-orbitaire inférieure à la moitié de la largeur maximale de la carapace. Front avancé et bilobé, ondulé (Figs 5 ; 6A). Cavités orbitaires très profondes et complètement délimitées. Mxp3 operculiformes. Ligne de déhiscence latérale, se terminant au niveau de la coxa de p4. Chélipèdes allongés

(Fig. 4) ; mérus long et épais : propode à section cylindrique et renflé ; doigts fixe et mobile extrêmement longs, plus longs que la main, légèrement cylindriques, à bord préhensile non tranchant. Ensemble du chélipède orné de granules fins. Péréiopodes p2-p4 de type marcheur, longs ; mérus allongé, assez fort, caréné sur le dessus, et garni de granules très fins. Coxa des p4 et p5 surélevée par rapport à la coxa des péréiopodes précédents (Fig. 6B).

Sternites 6-8 subperpendiculaires aux sternites précédents. Présence d'une paire de spermathèques (Figs 2 ; 3), dans le prolongement de la suture sternale thoracique 7/8 ; leurs orifices très gros, de forme allongée.

Dans les deux sexes, abdomen (Fig. 6B) formé de six segments plus le telson, couvrant tout l'espace entre les coxae des péréiopodes et ne laissant visible aucune partie latérale du sternum thoracique. Segments abdominaux sans parties pleurales distinctes. Chez le mâle, pas de rétrécissement en largeur du segment 4 au segment 6. Chez la femelle, segments s'élargissant progressivement du 2 au 6 (cf. Bell 1863, pl. 1, fig. 9). Pas d'uropodes visibles.

NOMENCLATURE

Etyus est un nom créé par Leach (*in* Mantell 1822 : 97, pl. 29, figs 11, 12, sous *Etyus* sp.), en association avec une illustration du taxon nommé (ICZN 1999, art. 12.2.7). L'espèce *Etyus martini* n'a été établie que plus tard, en 1844 (Mantell 1844 : 532, fig. 1), et c'est pourquoi *Etyus martini* Mantell, 1844 est l'espèce type du genre *Etyus* Leach *in* Mantell, 1822, par monotypie subséquente.

L'histoire de la nomenclature *Etyus-Etibus* est relatée par Bell (1863), puis répétée par A. Milne Edwards (1865) et par Wright & Collins (1972). Pour son ouvrage *The Fossil of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex*, Mantell avait envoyé à Leach des Crustacés fossiles à des fins d'identification. Leach écrivit le nom du Crabe sur une lettre ou une étiquette manuscrite, que Mantell déchiffra comme étant *Etyus* et publia comme tel en 1822 (Mantell 1822 : 97, pl. 29, figs 11, 12), avec cette mention dans la légende « a species of the genus *Etyus*, of the family

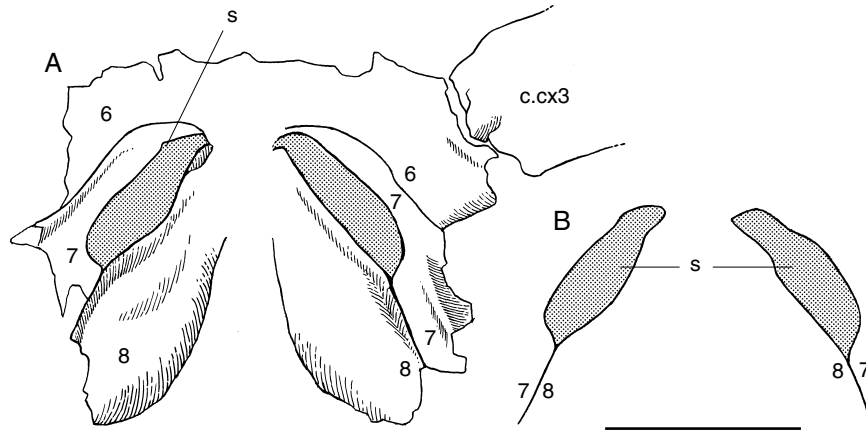


FIG. 3. — La spermathèque paire chez *Etyus martini* Mantell, 1844, Albien, Cambridge Greensand, ♀ 15 × 27 mm (SM B22703) ; **A**, position des spermathèques (en pointillé) sur le sternum thoracique, à l'extrémité des sutures sternales 7/8 ; **B**, contour des spermathèques. Abréviations : **c.cx3**, condyle d'articulation de la coxa de p3 sur le sternite 6 ; **s**, spermathèque ; **6, 7, 8**, sternites thoraciques 6, 7 et 8 ; **7/8, 8/7**, sutures sternales thoraciques 6/7 et 7/8. Échelle : 2,5 mm.

Canceridae. Dr. Leach ». En attribuant le fossile de Mantell à la famille des Canceridae Latreille, Leach lui donne un nouveau nom. C'est en 1823 que l'appellation *Etisus* Leach apparaît dans la littérature, et ce pour un genre de Crabes actuels. En effet, Desmarest (1823 : 228 note de bas de page ; 1825 : 104, note de bas de page) cite divers noms de genres créés par Leach « dans un travail qui n'a pas été publié », grâce à des renseignements dus « à l'obligeance et à l'amitié de M. Latreille ». L'*Etisus* de Leach, 1823, sans diagnose ni espèces incluses, est donc un *nomen nudum*. C'est H. Milne Edwards (1834 : 410) qui forge le nom du genre actuel *Etisus*, mais sans aucune mention du nom de Leach. Glaessner (1929a : 168) écrit « *Etisus* (Leach), H. M.-Edw., 1834 », et c'est sans doute pour bien faire la distinction avec *Etyus* que Glaessner procède lui-même à la désignation de l'espèce type du genre *Etisus*, à savoir *Cancer dentatus* Herbst, 1785, par désignation subséquente. Neave (1930 : 302) écrit « *Etyus* Leach, 1822, in Mantell », et c'est ce nom qui, en toute connaissance de cause, a été adopté par tous les paléontologistes (Glaessner 1969 : R488 ; Wright & Collins 1972 : 100).

La supposition que l'appellation *Etyus* aurait été mal recopiée par Mantell et correspondrait à une

orthographe erronée d'*Etisus* (selon Bell 1863 : 6) ou d'*Etyus* (selon A. Milne Edwards 1865 : 346) est plausible. Mais la position de L. B. Holthuis (*in litt.*, 24 octobre 2000) est très claire : « There is no proof that Mantell used a wrong spelling when he wrote *Etyus*, neither is there an indication that H. Milne Edwards (1834) meant the same genus when he wrote *Etisus*. *Etyus* Leach in Mantell, 1822 has to be considered a quite different genus from *Etisus* H. Milne Edwards. If Mantell, Leach or H. Milne Edwards made an incorrect spelling, this cannot be seen from their publications, so that *Etyus* and *Etisus* have to be considered different genera ». Le genre fossile *Etyus* Leach in Mantell, 1822, qui a priorité sur le genre actuel *Etisus* H. Milne Edwards, 1834 (famille des Xanthidae Macleay, 1838, sous-famille des Etisinae Ortmann, 1893), peut donc être choisi pour forger le nom de famille Etyidae n. fam.

REMARQUES

L'orifice, très gros, de la spermathèque (Figs 2 ; 3) amène à supposer que, chez *Etyus*, le pléopode sexuel mâle de la deuxième paire était non pas de type styloforme (Guinot 1995 : 177, figs 2D, 6B) mais plutôt de type tronqué (Tavares 1993 : 283, fig. 10d).

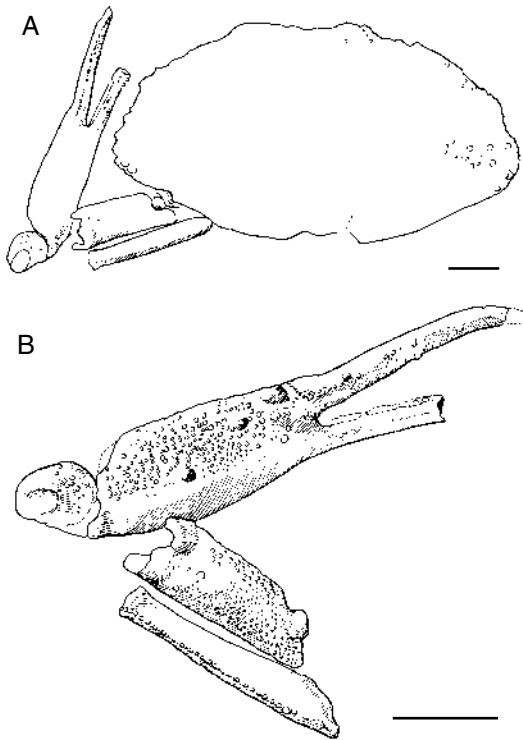


FIG. 4. — *Etyus martini* Mantell, 1844, Albien d'Angleterre, Lower Gault, Folkestone (BM I630) ; **A**, carapace, 10 × 20 mm, chélipède gauche et mérus d'un périopode gauche ; **B**, détail du chélipède et du périopode. Echelles : 2,5 mm.



FIG. 5. — Vue frontale d'*Etyus martini* Mantell, 1844, Albien, Folkestone, jeune 10 × 17 mm (MNHN IB4). Échelle : 7 mm.

Les chélipèdes (Fig. 4), bien conservés chez deux individus d'*Etyus martini*, sont remarquables par la longueur et la forme cylindrique des doigts, et par l'absence de bord tranchant. Cette disposition n'est pas un cas unique chez les Podotremata : on retrouve des doigts similaires chez *Corycodus meruae* Tavares, 1993 (fig. 8b), de la famille des

Cyclodorippidae Ortmann, 1892, et chez *Elassopodus stellatus* Tavares, 1993 (fig. 20b), de la famille des Cymonomidae Bouvier, 1897.

Quand elles sont visibles, les fossettes gastriques se présentent comme deux petits creux arrondis, très rapprochés, situés juste sur le sillon qui délimite postérieurement la région mésogastrique.

Genre *Xanthosia* Bell, 1863, emend.
(Figs 1C ; 7A-C ; 8 ; 9A, B ; 11 ; 14)

Reussia – McCoy 1854 *pro parte* : 121, 122. — A. Milne Edwards 1861 : 161 ; 1862 *pro parte* : 76. — Lörenthey & Beurlen 1929 *pro parte* : 317, 319, 320, 350, tabl. 11.

Xanthosia Bell, 1863 : 3. — Woodward 1877 : 7. — Forir 1887 : 76. — Carter 1898 : 37. — Glaessner 1929a : 401, 428 ; 1929b : 152 ; 1969 *pro parte* : R441, R489, R627. — Rathbun 1935 : 41. — Roberts 1962 *pro parte* : 177. — Secretan 1964 *pro parte* : 172, 181 ; 1982 *pro parte* : 927. — Wright & Collins 1972 *pro parte* : 93. — Morris 1980 *pro parte* : 17. — Bishop 1985 *pro parte* : 622 ; 1986b *pro parte* : 138 ; 1991 *pro parte* : 305, fig. 5. — Jagt *et al.* 1991 *pro parte* : 556. — Collins & Jacobsen 1994 *pro parte* : 39, fig. 1. — Collins *et al.* 1995 *pro parte* : 202. — Fraaye 1996a *pro parte* : 295, fig. 3 ; 1996b *pro parte* : 272, 274, figs 1-3 ; 1996c *pro parte*, fig. 2. — Schweitzer Hopkins *et al.* 1999 *pro parte* : 77, 79, figs 11, 12. — Fraaye & Summesberger 1999 : 3. — Jagt *et al.* 2000 : 40, fig. 2. — Beschin *et al.* 2000 : 8.

ESPÈCE TYPE. — *Podophthalmus buchii* Reuss, 1845 (= *Xanthosia gibbosa* Bell, 1863), par désignation subséquente in Glaessner 1929a : 401. Genre fossile du Crétacé. Genre féminin.

ESPÈCES INCLUSES DANS LE GENRE *XANTHOSIA* EMEND. — Pour l'instant, cinq espèces seulement nous semblent pouvoir être attribuées au genre *Xanthosia* emend. : *Xanthosia aspera* Rathbun, 1935 ; *X. buchii* (Reuss, 1845) ; *X. granulosa* (McCoy, 1854) ; *X. pawpawensis* Schweitzer Hopkins, Salva & Feldmann, 1999 ; *X. similis* (Bell, 1863).

DISTRIBUTION. — Crétacé d'Europe et des États-Unis.

LISTE DES ESPÈCES RATTACHÉES AU GENRE *XANTHOSIA* PAR LES AUTEURS. — *Xanthosia arcuata* Secretan, 1964 ; *X. aspera* Rathbun, 1935 ; *X. buchii* (Reuss, 1845) ; *X. buteonis* Wright & Collins, 1972 ; *X. delicata* Fraaye, 1996 ; *X. elegans* Roberts, 1962 ; *X. fisheri* (A. Milne Edwards, 1862) ; *X. fossa* Wright & Collins, 1972 ; *X. granulosa* (McCoy, 1854) ; *X. jacksoni* Wright & Collins, 1972 ; *X. occidentalis* Bishop, 1991 ; *X. pawpawensis* Schweitzer Hopkins, Salva & Feldmann, 1999 ; *X. reidi* Schweitzer Hopkins, Salva

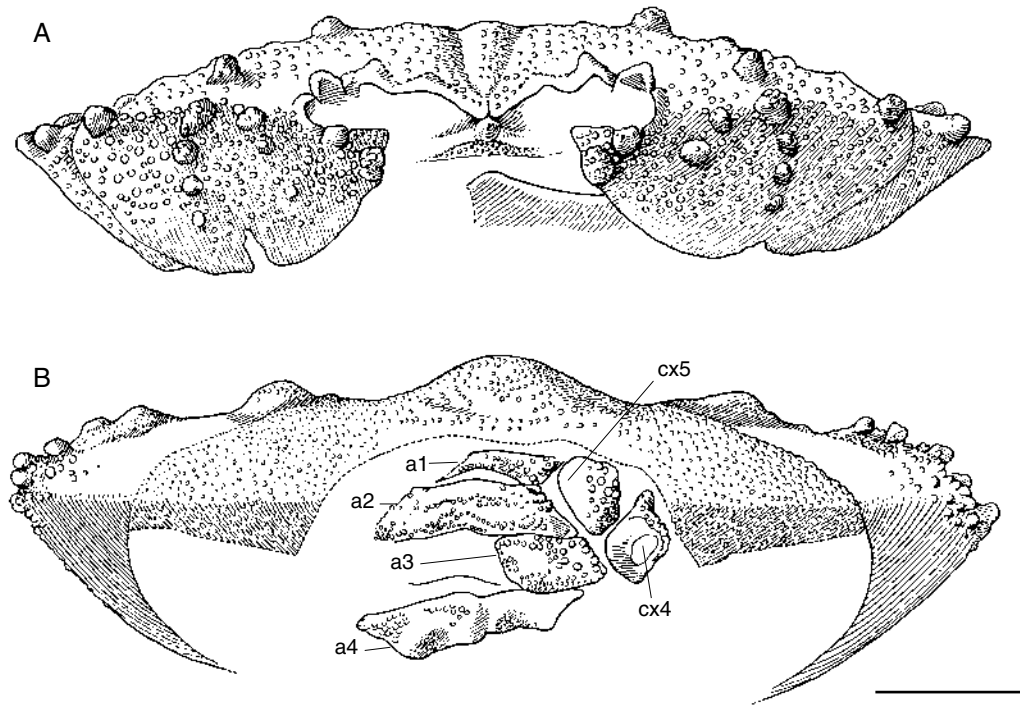


FIG. 6. — *Etyus martini* Mantell, 1844, Albien, Folkestone, jeune, 10 × 17 mm (MNHN IB4) ; **A**, carapace en vue frontale ; **B**, carapace en vue postérieure. Abréviations : **a1-a4**, segments abdominaux 1 à 4 ; **cx4, cx5**, coxa de p4 et de p5. Échelle : 2,5 mm.

& Feldmann, 1999 ; *X. robertsi* Secretan, 1982 ; *X. semiornata* Jagt, Collins & Fraaye, 1991 ; *X. similis* (Bell, 1863) ; *X. spinosa* Bishop, 1991 ; *X. wintoni* Rathbun, 1935. Il faut ajouter deux espèces non nommées : *Xanthosia* sp. de Collins & Jacobsen, 1994 (p. 39, pl. 10, fig. 14), du Danien du Danemark, et *Xanthosia* sp. de Gorodisky & Remy, 1960 (p. 316), de l'Éocène du Sénégal. *Xanthosia* sp. de Beschin, Busulini, De Angeli, Tessier & Ungaro, 2000 (p. 8), du Tertiaire (Yprésien) d'Italie du Nord, à Vicence, correspond à une identification préliminaire.

REMARQUES

Le genre *Xanthosia* des auteurs compte au total 21 espèces. Nous avons pu étudier seulement *Xanthosia arcuata*, *X. aspera*, *X. pawpawensis*, *X. robertsi*. Il ne nous a pas été possible d'examiner l'espèce type, *X. buchii*, dont la face ventrale n'est pas conservée : cette lacune laisse un doute sur les caractères précis du genre *Xanthosia* emend. Nous transférons *Xanthosia wintoni* dans *Feldmannia* n. gen. et *X. arcuata* dans

Secretanella n. gen., décrits ci-après. *X. robertsi* est à écarter du genre *Xanthosia*, question soulevée par Secretan (1982) et par Schweitzer Hopkins *et al.* (1999). Malgré ces changements, le genre *Xanthosia* nous semble encore hétérogène et composite, comme l'ont auparavant souligné Secretan (1982 : 930, fig. 2), Bishop (1991 : 312) et, surtout, Schweitzer Hopkins *et al.* (1999 : 77, 88, 89), ces derniers présentant notamment un taxon séparé pour les représentants du South Dakota, du New Jersey et de Madagascar et rejetant *X. robertsi*.

Pour l'organisation du sternum thoracique et de l'abdomen tout comme pour les rapports sternum thoracique/abdomen, notre diagnose du genre *Xanthosia* emend. est basée sur *X. aspera* et *X. pawpawensis*, car la face ventrale y est parfaitement préservée, chez le mâle comme chez la femelle. L'étude de la face ventrale du corps chez les autres espèces rattachées par les auteurs à

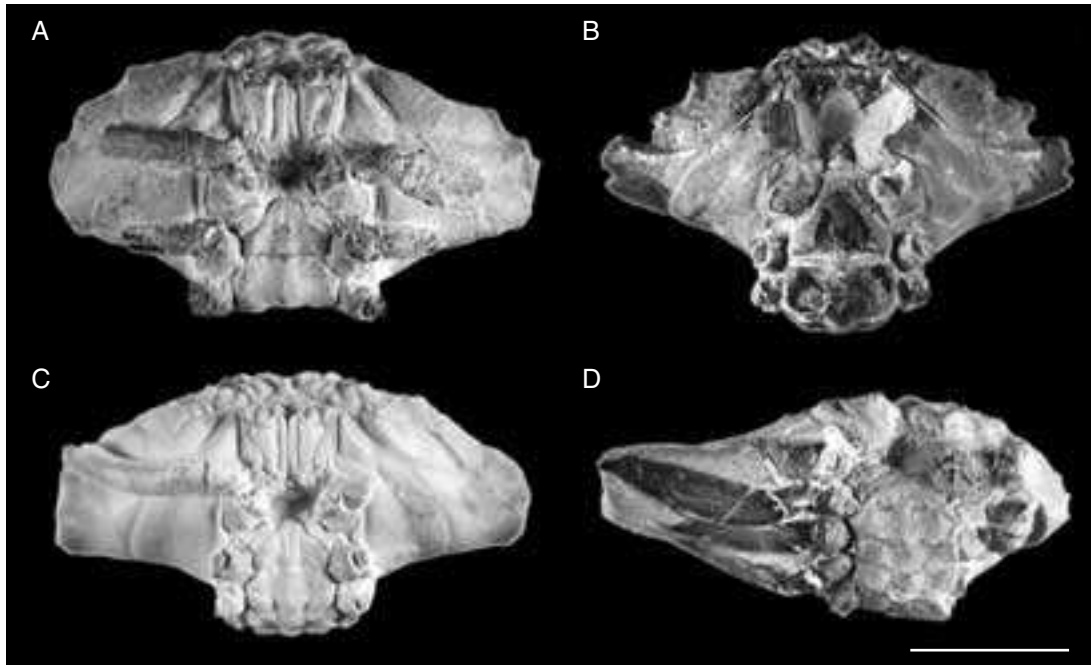


FIG. 7. — Face ventrale de la carapace chez les Etyidae n. fam. ; **A, B**, *Xanthosia pawpawensis* Schweitzer Hopkins, Salva & Feldmann, 1999, Crétacé, Texas (SMU-I 50038) ; **A**, ♂ 11 × 20 mm ; **B**, ♀ 12,1 × 22,9 mm ; **C**, *Xanthosia aspera* Rathbun, 1935, Crétacé, Texas, ♂ 10,8 × 22,1 mm (SMU-I 50032) ; **D**, *Feldmannia wintoni* (Rathbun, 1935), Crétacé, Texas, ♂ 8 × 13,8 mm (SMU-I 50023). Échelle : A, D, 7 mm ; B, 9 mm ; C, 8 mm.

Xanthosia permettra de mieux apprécier leur appartenance au genre.

Décrite originalement dans le genre *Etyus*, *Xanthosia similis* (Bell, 1863) présente certaines ressemblances avec *Etyus martini*, notamment par les régions protogastrique et hépatique de la carapace confluentes ainsi que par l'ornementation de la face dorsale de la carapace ; cependant, *X. similis* se distingue par le bord antéro-latéral de la carapace aigu, mince et relevé, au lieu d'épais et arrondi chez *E. martini*. Par l'ornementation de la carapace, *Xanthosia granulosa* (McCoy, 1854) rappelle aussi *E. martini*. Il serait utile de comparer *Xanthosia fischeri*, espèce mal connue, primitivement rattachée au genre *Xantho* Leach (cf. A. Milne Edwards 1863 : 296, pl. 7, fig. 3 ; Lörenthey & Beurlen 1929 : 318, 321, fig. 29a, tabl. 11) avec *Etyus martini*, toutes deux signalées de l'Albien du Jura, ainsi qu'avec *Xanthosia similis* (cf. Wright & Collins 1972 : 96).

DIAGNOSE DE *XANTHOSIA* EMEND.

Petite taille. Carapace (Fig. 1C) mince et aplatie, très étendue dans le sens transversal, à bords latéraux tranchants. Aréolation de la face dorsale marquée ; région mésogastrique bien délimitée, se prolongeant jusqu'au front ; régions protogastrique et hépatique individualisées par un sillon ; région cardiaque saillante. Fossettes gastriques situées juste en arrière de la région mésogastrique. Face dorsale de la carapace avec une ornementation très marquée ; ventralement, ornementation se limitant à la région sous-hépatique. Région sous-hépatique faiblement renflée. Largeur fronto-orbitaire pouvant être inférieure, égale ou supérieure à la moitié de la largeur maximale de la carapace. Ligne de déhiscence latérale, se terminant au niveau de la coxa de p4. Présence d'une crête endostomienne incomplète, ne remontant pas jusqu'au bord antérieur du cadre buccal. Périopodes de type marcheur, avec le mérus très long et grêle, ornementé

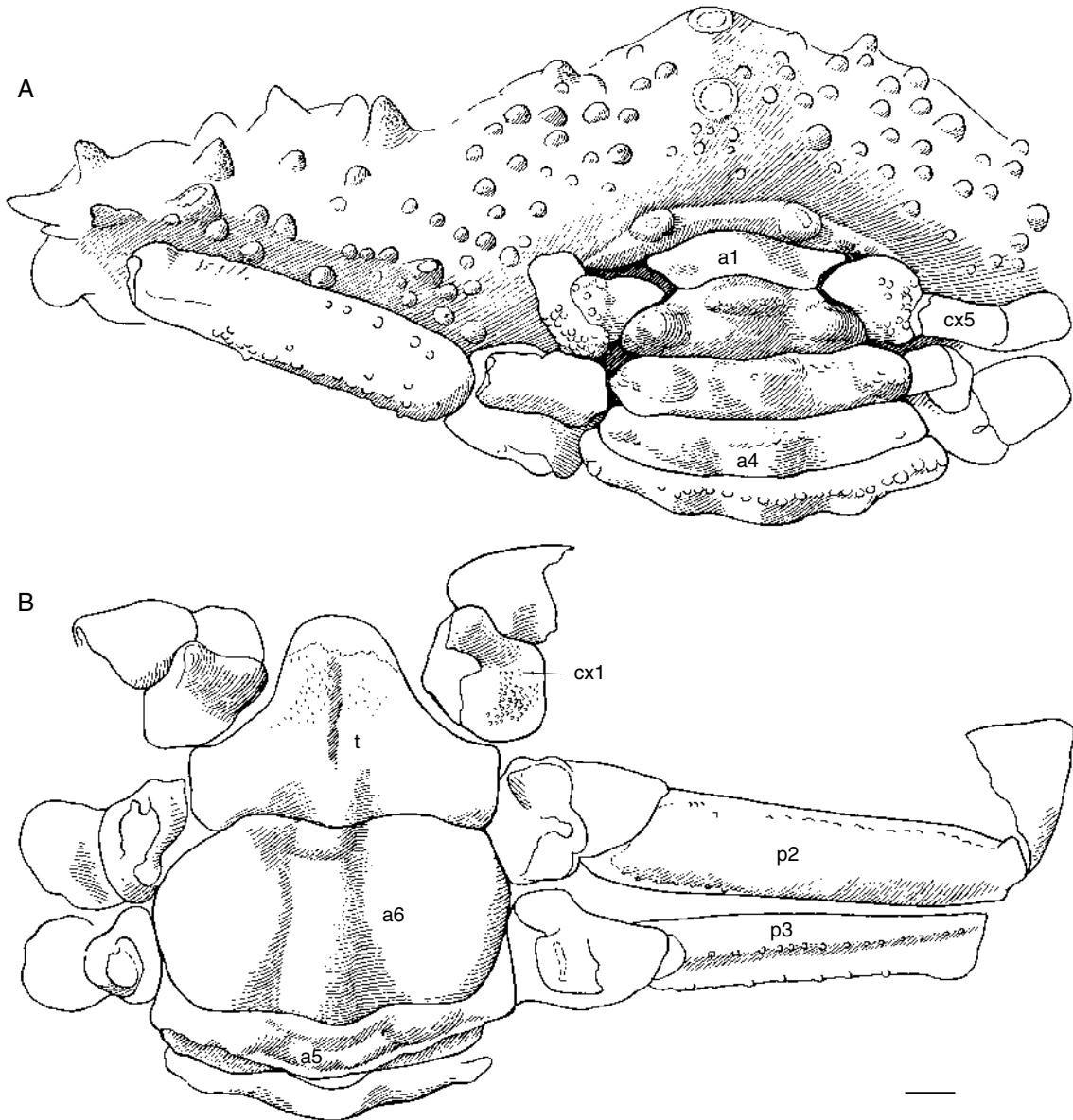


FIG. 8. — L'abdomen chez *Xanthosia aspera* Rathbun, 1935, Crétacé, Texas, ♀ 12 × 24 mm (SMU-I 50031) ; **A**, premiers segments abdominaux ; **B**, segments abdominaux 5, 6 et telson. On notera la coxa de p5 réduite et le mérus parfaitement préservé de p2 et de p3. Abréviations : **a1**, **a4**, **a5**, **a6**, segments abdominaux 1, 4, 5, 6 ; **cx1** et **cx5**, coxa de p1 et p5 ; **p2**, **p3**, péréiopodes des 2 et 3 ; **t**, telson. Echelle : 2,5 mm.

(Fig. 8). P1 avec la coxa beaucoup plus développée que celle des péréiopodes suivants. Coxae des p2 à p5 contiguës, celle de p1 séparée de celle de p2 par une large portion de sternite 4 ; coxa des p4 et p5 surélevée par rapport à la coxa des

péréiopodes précédents ; coxa de p5 réduite (Fig. 8A).

Sternum thoracique, avec une déclivité accentuée au niveau de p4 et de p5 (Fig. 11). En avant, un écusson antérieur étroit et triangulaire ; sternites

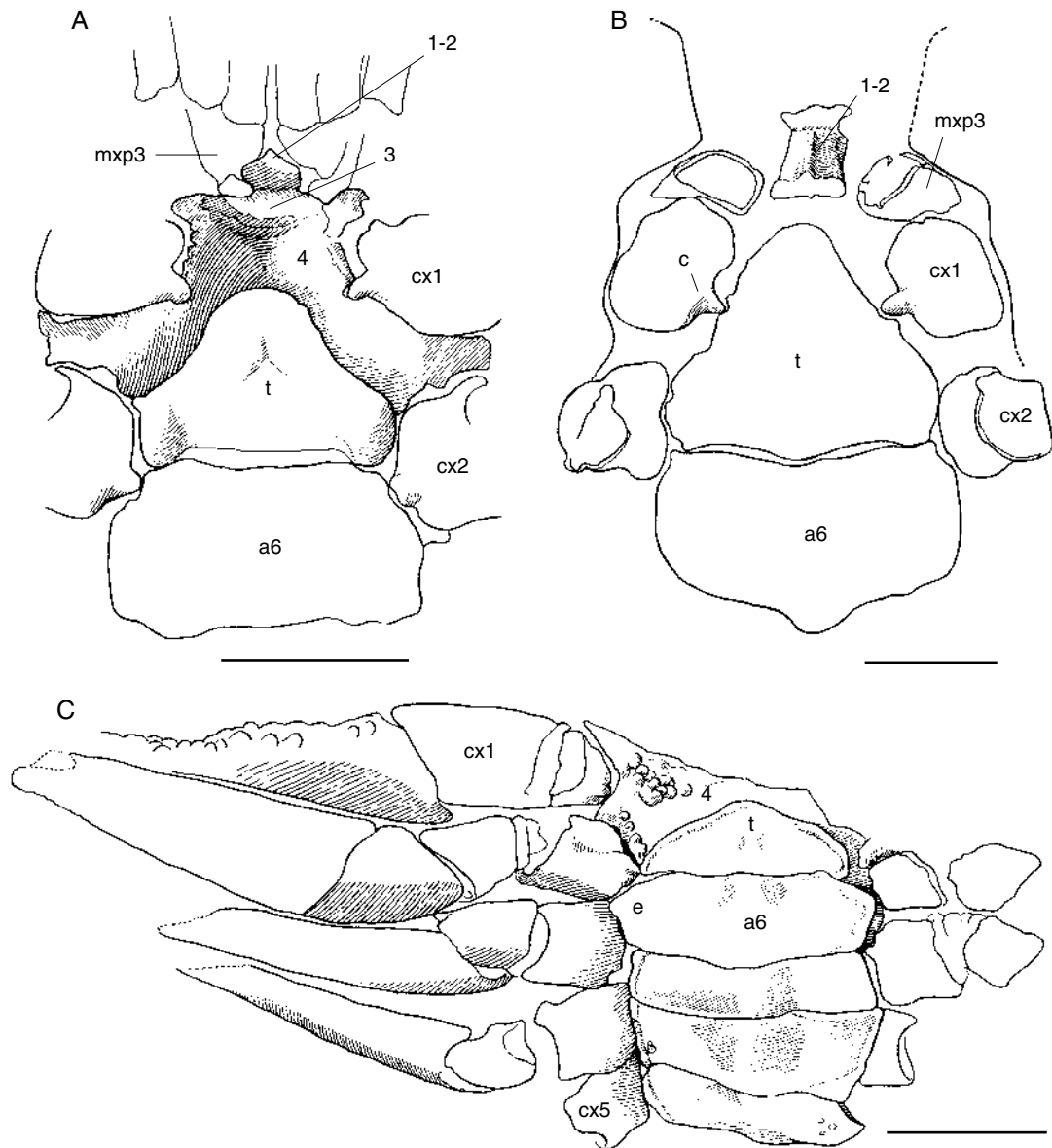


FIG. 9. — Détail de la face ventrale chez les Etyidae n. fam. ; **A, B**, *Xanthosia pawpawensis* Schweitzer Hopkins, Salva & Feldmann, 1999, Crétacé, Texas (SMU-I 50038) ; **A**, ♂ 11 × 20 mm ; **B**, ♀ 12,1 × 22,9 mm ; **C**, *Feldmannia wintoni* (Rathbun, 1935), Crétacé, Texas, ♂ 8 × 13,8 mm (SMU-I 50023). On notera l'expansion latérale (**e**) du segment abdominal 6 qui s'intercale entre les coxae de p2 et de p3. Abréviations : **a6**, segment abdominal 6 ; **c**, condyle épineux de p1 ; **cx1**, **cx2**, **cx5**, coxa de p1, de p2 et de p5 ; **e**, expansion du segment abdominal 6 ; **mxp3**, 3^e maxillipède ; **t**, telson ; **1-2**, **3**, **4**, sternites thoraciques 1-2, 3, 4. Échelles : 2,5 mm.

antérieurs bien reconnaissables (Fig. 9A, B). Sternite 4 fortement incliné, bien visible chez le mâle entre les coxae des p1 et de part et d'autre du telson ; parties exposées du sternite 4 ornementées de granules. Sternites postérieurs (au

moins sternites 7 et 8) basculés par rapport aux sternites précédents.

Abdomen mâle (Figs 7A, C ; 9A ; 14) formé de six segments plus le telson, dépourvu d'uropodes dorsaux, couvrant tout l'espace entre les coxae des

péréiopodes 2 à 5, de sorte que le sternum thoracique n'est pas exposé latéralement, l'abdomen arrivant au ras des coxae. Telson court, triangulaire, avec son extrémité antérieure atteignant le niveau du condyle articulaire de p1 sur le sternum ; et s'évasant vers l'arrière, où sa base élargie forme de part et d'autre une expansion, à bords externes subrectilignes. Abdomen femelle (Figs 7B ; 8 ; 9B) formé de six segments plus le telson, segments s'élargissant progressivement du 2 au 6. Telson bien plus allongé que chez le mâle, son extrémité antérieure atteignant la base des mxp3. Chez le mâle comme chez la femelle, segment abdominal 2 légèrement plus long que le segment 1 ; segment 6 deux fois (ou presque) plus long que le segment 5 ; segments abdominaux 5 et 6 et base du telson de largeur similaire. Dans les deux sexes, pas d'uropodes visibles. Appareil de maintien de l'abdomen présent dans les deux sexes. Chez le mâle, d'une part, calage au niveau du telson, dans la partie concave de son bord latéral, par une sorte de bourrelet du sternite 4 (Fig. 14) ; d'autre part, maintien au niveau du segment 6, à son angle postéro-externe, par le condyle articulaire de la coxa de p2 sur le sternum (Fig. 9A). Chez la femelle pubère (Fig. 8B), présence d'un maintien de l'abdomen par le condyle de p1 (en forme d'épine chez *X. pawpawensis*, Figs 7C ; 9B) qui retient le telson au milieu de son bord latéro-externe.

Genre *Feldmannia* n. gen.
(Figs 1D ; 7D ; 9C)

Xanthosia – Schweitzer Hopkins *et al.* 1999 *pro parte* : 80 (non *Xanthosia* Bell, 1863).

ESPÈCE TYPE. — *Xanthosia wintoni* Rathbun, 1935.
Genre fossile du Crétacé.

ÉTYMOLOGIE. — Ce genre est dédié à notre collègue Rodney M. Feldmann, Kent State University, Ohio, paléontologiste éminent qui a magistralement fait progresser notre connaissance de la faune carcinologique fossile. Genre féminin.

ESPÈCES INCLUSES. — *Feldmannia wintoni* (Rathbun, 1935).

DISTRIBUTION. — Crétacé des États-Unis.

DIAGNOSE

Petite taille. Carapace (Fig. 1D) oblongue transversalement, à bords latéraux délimités mais non

tranchants. Aréolation de la face dorsale faiblement marquée. Face dorsale de la carapace avec une dense ornementation granuleuse sur toute sa surface, sauf juste en arrière du front. Fossettes gastriques situées en arrière de la région mésogastrique, laquelle est faiblement délimitée. Largeur fronto-orbitaire supérieure à la moitié de la largeur maximale de la carapace. Orbite grande et ovalaire ; cavité orbitaire en partie dorsale. Ligne de déhiscence latérale, se terminant au niveau de la coxa de p4. Péréiopodes de type marcheur. Coxae de p1 à p5 similaires, la coxa de p5 étant à peine réduite. Mérés des p1 à p4 (Fig. 9C) très long et épais, comprimé latéralement, lisse ; épaisseur du méréus diminuant de p1 à p4.

Sternum thoracique avec une faible déclivité, au niveau du sternite 8 (de p5) seulement. Sternum complètement recouvert de part et d'autre par l'abdomen, donc non exposé latéralement sauf au niveau du sternite 4. Sternite 4 très large, visible en avant et de part et d'autre du telson.

Abdomen mâle (Figs 7D ; 9C) formé de six segments plus le telson, dépourvu d'uropodes dorsaux et couvrant tout l'espace entre les coxae des péréiopodes 2 à 5 et même la base des coxae. Segment abdominal 2 environ deux fois plus long que le segment 1. Segment 6 plus long et plus large que le segment 5, et avec deux expansions latérales pointues. Telson court, triangulaire, beaucoup plus large que long. Pas d'uropodes visibles. Abdomen femelle non connu. Appareil de maintien de l'abdomen présent, au moins chez le mâle, chaque expansion latérale pointue du segment 6 venant s'intercaler entre les coxae de p2 et de p3 (Fig. 9C).

REMARQUES

Feldmannia n. gen. se distingue aisément d'*Etyus* et de *Xanthosia* (cf. Fig. 1) par : 1) l'aréolation moins marquée sur la face dorsale de la carapace (très marquée chez *Etyus* et *Xanthosia*) ; 2) l'ornementation de la face dorsale de la carapace consistant en granules très serrés, sauf sur une zone en arrière du front qui est lisse (chez *Etyus martini*, *Xanthosia aspera* et *X. pawpawensis*, de gros tubercules granuleux parsemés sur une surface granuleuse, sans zone lisse en arrière du front) ; 3) l'orbite grande et ovalaire, et la cavité orbitaire en

partie dorsale (orbite moins grande, plus ronde et à peine dorsale chez *Etyus* et *Xanthosia*) ; 4) le sternum thoracique avec une faible déclivité au niveau du sternite 8 (sternites 6-8 basculés chez *Etyus*, sternites 7 et 8 basculés chez *Xanthosia*) ; 5) les péréiopodes : coxa des p2-p5 similaire, celle de p5 n'étant pas réduite, ou à peine (chez *Etyus* et *Xanthosia*, coxa de p5 réduite) ; mérus des p1-p4 très long et très épais, comprimé latéralement et lisse (grêle et ornementé chez *Etyus* et *Xanthosia*) ; 6) l'abdomen mâle : segment 2 environ deux fois plus long que le segment 1 (chez *Etyus* et *Xanthosia*, segment 2 légèrement plus long que le segment 1) ; segment 6 plus long et plus large que le segment 5 et avec deux expansions latérales pointues de chaque côté (chez *Xanthosia*, deux fois plus long, ou presque, que le segment 5 et sans expansions latérales).

Les trois genres se distinguent également par le mode de maintien de l'abdomen : chez le mâle de *Feldmannia* n. gen. (Figs 7D ; 9C), chaque expansion latérale pointue du segment abdominal 6 vient s'insérer entre les coxae de p2 et de p3. Chez le mâle de *Xanthosia* (Figs 7A, C ; 9A ; 14), l'abdomen est calé en avant par un bourrelet du sternite 4 de part et d'autre du telson et, en outre, il est empêché de se soulever par le condyle saillant de la coxa de p2 qui vient au contact du segment abdominal 6, dans ses angles postéro-externes.

Feldmannia n. gen. et *Etyus* diffèrent considérablement des *Xanthosia* américaines (*X. aspera* et *X. pawpawensis*), dont la carapace est très étirée dans le sens transversal, avec une chambre branchiale étendue. Une autre différence notable concerne les régions hépatique, sous-hépatique, branchiale et sous-branchiale, peu marquées chez *Feldmannia* n. gen. et extrêmement renflées chez *Etyus* (Figs 1A, B ; 5 ; 6A).

Feldmannia n. gen., *Etyus* et *Xanthosia* possèdent une conformation commune des mxp3, disposés sur deux plans, condition typique des Etyidae n. fam., à savoir le mérus très incliné par rapport à l'ischion.

Il est à mentionner que les espèces des trois genres sont de petite taille, la largeur de la carapace n'excédant pas, généralement, les 30 mm. Fraaye (1996c : 159) a souligné la petite taille,

assez constante, des Brachyours du Jurassique et l'accroissement des dimensions constaté au cours du Crétacé, par exemple chez les Raninidae.

DISCUSSION

LA SPERMATHÈQUE ET LA MONOPHYLIE DES PODOTREMATA

Chez les Brachyours, en ce qui concerne l'organisation anatomique, peu de caractères sont aussi constants que : 1) la position des gonopores mâle et femelle (coxale ou sternale, toujours sur les coxae de p5 et de p3 ou sur le sternite correspondant : sternite 8 chez le mâle, sternite 6 chez la femelle) ; 2) l'origine et l'organisation anatomique de la spermathèque (intéressant toujours deux métamères voisins au niveau de leurs sternites, la spermathèque résulte toujours de l'écartement du phragme émanant des deux derniers sternites thoraciques : un feuillet provenant du sternite 7, l'autre du sternite 8, cf. Tavares & Secretan 1992). Chez les Podotremata, la spermathèque est toujours paire, s'ouvre à l'extrémité de la suture sternale thoracique 7/8, et est totalement indépendante de l'ovaire. On notera que chez 89 genres podotrèmes actuels, avec environ 350 espèces connues, ainsi que chez les genres fossiles podotrèmes du Crétacé (*Etyus* et *Dakoticancer* Rathbun, 1917), cette règle générale n'a jamais été contredite, même si, au sein des Podotremata, la forme de l'ouverture de la spermathèque et sa localisation à la surface du sternum thoracique offrent des modalités variables selon les familles (Fig. 10). Chez les Eubrachyura, l'ouverture femelle est localisée sur le sternite 6, et il n'y a pas de spermathèque (au sens de Tavares & Secretan 1992, c'est-à-dire à l'extrémité de la suture sternale thoracique 7/8) ; l'ovaire se continue en un oviducte qui débouche par une ouverture appelée vulve. Une partie de l'oviducte sert de réceptacle séminal. Il est évident que la vulve est reliée à l'ovaire. Ces deux schémas d'organisation sont bien reconnaissables chez les fossiles : la spermathèque paire chez les familles Etyidae n. fam. (Figs 2 ; 3 ; 10J) et Dakoticantridae Rathbun, 1917 (Fig. 10H),

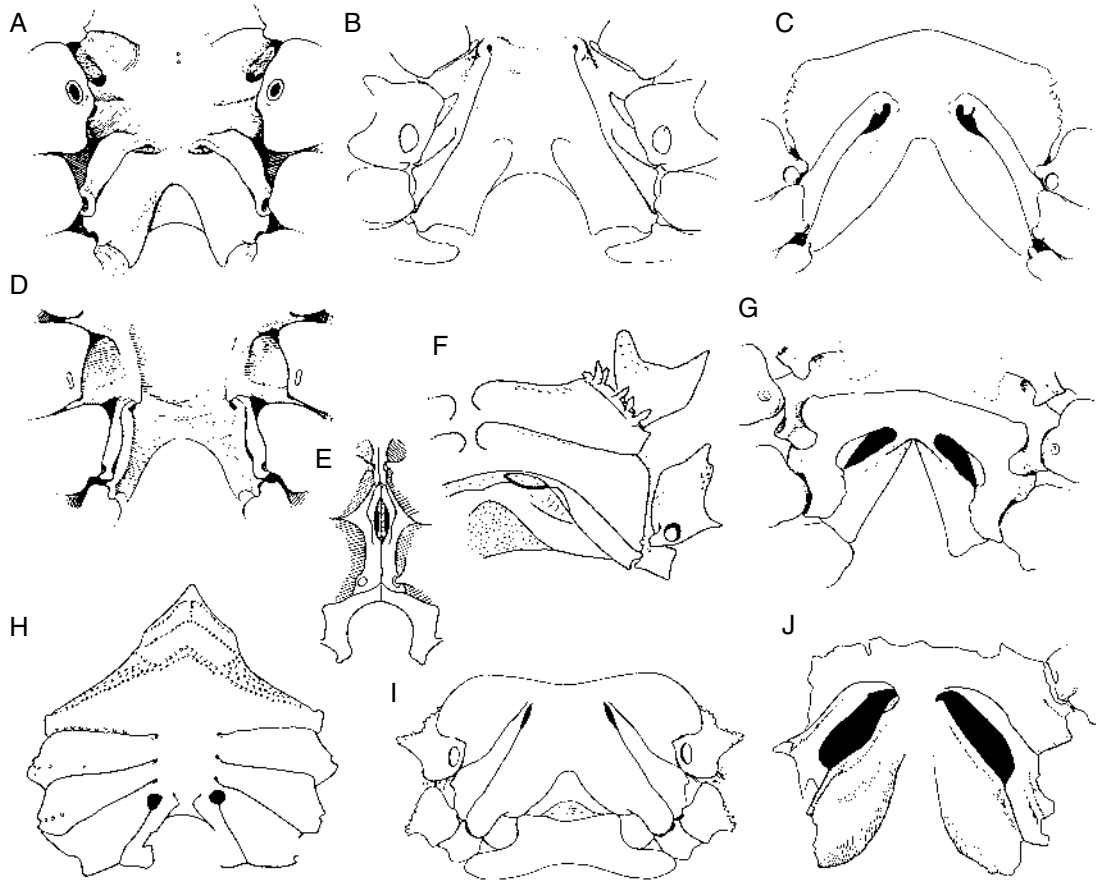


FIG. 10. — La spermathèque paire (schématiquement représentée en noir), toujours à l'extrémité de la suture sternale thoracique 7/8, dans les diverses familles de Podotremata ; noter le gonopore femelle sur la coxa de p3 ; **A**, Homolodromiidae, *Homolodromia kai* Guinot, 1993 (d'après Guinot 1995, fig. 10C) ; **B**, Dromiidae, *Stimdromia angulata* (Sakai, 1936), présent travail (MNHN-B 22557) ; **C**, Phyllotymoliniidae, *Phyllotymolinum crosnieri* Tavares, 1993, présent travail, paratype (MNHN) ; **D**, Dynomenidae, *Acanthodromia erinacea* A. Milne Edwards, 1880 (d'après Guinot & Bouchard 1998 : fig. 7A) ; **E**, Raninidae, *Ranina ranina* (Linné, 1758) (d'après Guinot 1993b : fig. 5) ; **F**, Cyonomidae, *Cyonomus* sp., présent travail (MNHN) ; **G**, Homolidae, *Moloha majora* (Kubo, 1936), présent travail (MNHN-B 24798) ; **H**, Dakoticancridae, *Dakoticancer overanus* Rathbun, 1917 (d'après Guinot 1993a : fig. 8) ; **I**, Cyclodorippidae, *Corycodus decorus* Tavares, 1993 (d'après Tavares 1993 : fig. 9b) ; à noter que l'ouverture est située sous un renflement) ; **J**, Etyidae, *Etyus martini* Mantell, 1844, présent travail Figs 2 et 3.

du Crétacé ; le gonopore femelle (vulve) sur le sternite 6 chez les Eubrachyura fossiles, lequel est parfois laissé à découvert lors de la fossilisation. La spermathèque des Podotremata et la structure qui sert de réceptacle séminal chez les Eubrachyura n'ont absolument pas la même origine et ne sont donc pas homologues. C'est pourquoi il ne faut pas confondre la spermathèque des Podotremata (Fig. 10) avec la disposition rencontrée chez les Eubrachyura. Le fait que les deux grandes lignées (Podotremata et

Eubrachyura) soient bien distinctes ne constitue pas un empêchement à l'idée d'un groupe Brachyura monophylétique (Podotremata + Heterotremata + Thoracotremata). Loin d'être une nouveauté apparue à des époques différentes et indépendamment dans plusieurs groupes, la spermathèque a pu prendre son origine une seule fois et avoir été héritée par l'ensemble des Podotremata (Homolodromiidae Alcock, 1900, Dromiidae de Haan, 1833, Dynomenidae, Homoloidea, Cyonomidae, Cyclodorippidae,

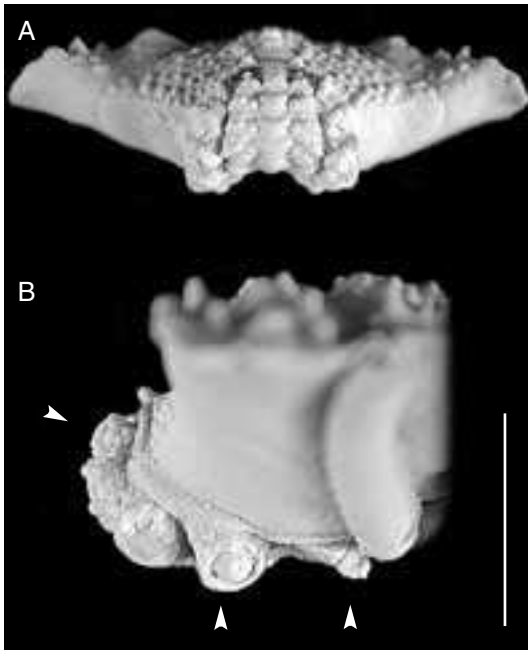


FIG. 11. — Étagement des cavités arthrocoxales des péréiopodes postérieurs chez *Xanthosia aspera* Rathbun, 1935, Crétacé, Texas, ♂ 10,8 × 22,1 mm (SMU-I 50032) ; A, vue postérieure ; B, vue de profil (les flèches de droite à gauche indiquent la position de p1 à p5). Échelle : A, 9 mm ; B, 6 mm.

Phyllotymolinidae Tavares, 1998, Raninoidea de Haan, 1839, Dakoticancridae, Etyidae n. fam.) (Fig. 16). Les Podotremata forment un groupe monophylétique, et la spermathèque paire (*versus* impaire chez les autres Décapodes où elle est présente) constitue leur synapomorphie.

LES ETYIDAE N. FAM.,
UNE FAMILLE DE PODOTREMATA

L'organisation du sternum thoracique d'*Etyus* est tout à fait celle d'un crabe Podotremata. Deux caractéristiques sont incontestables. Premièrement, *Etyus martini* possède une paire de spermathèques à l'extrémité des sutures sternales thoraciques 7/8 et un sternite 6 dépourvu de vulves. Les ouvertures que Wright & Collins (1972 : 102, pl. 21, fig. 6d, e) ont prises pour des gonopores femelles sur le sternite 6 représentent en fait les spermathèques, à l'extrémité de chaque suture sternale 7/8 : malgré leur grosseur, ces spermathèques (Figs 2 ; 3) sont à peine recon-

naissables sur les photographies données par ces deux auteurs. N'ayant pas examiné la femelle mentionnée par Wright & Collins (1972), Schweitzer Hopkins *et al.* (1999 : 79) ne mettent pas en doute l'existence de vulves sternales.

Par ailleurs, la présence, chez *Etyus martini* et aussi dans le genre *Xanthosia* (Fig. 11), d'un basculement très accentué des sternites postérieurs, qui deviennent subperpendiculaires aux sternites précédents, correspond à la disposition rencontrée chez la plupart des Podotremata actuels, bien mise en évidence chez les Homolodromiidae (Guinot 1995), les Homolidae (Guinot & Richer de Forges 1995), les Cymonomidae et les Cyclodorippidae (Tavares 1993), ainsi que chez les Phyllotymolinidae (Tavares 1998).

La conformation du sternum thoracique s'avère un critère de reconnaissance de première importance : elle a permis de montrer que, dans un cas inverse, le genre éocène *Falconoplax* Van Straelen, 1933, appartenait non pas aux Podotremata (Glaessner 1969, 1980 ; Collins & Morris 1976) mais aux Eubrachyura (Tavares 1992).

Par leur carapace très élargie, aréolée et ornementée sur la totalité ou une grande partie de sa surface (Fig. 1), les genres *Etyus* et *Xanthosia* ont été regardés par de nombreux auteurs (*cf. supra*, Historique) comme des Eubrachyura (Xanthidae, Portunidae), ce qui montre combien la carapace est d'une utilité réduite, voire trompeuse, comme indice d'appartenance. Pourtant, en se basant seulement sur le front triangulaire et sur le dessin de la carapace, Glaessner (1929b : 152) est l'un des rares paléontologistes à avoir deviné des Podotremata, des Dromiacea certains. Dans le *Fossilium Catalogus*, Glaessner (1929a : 168, 401) place *Etyus* et *Xanthosia* dans les Dynomenidae.

L'examen de l'*Etyus martini* figuré par Bell (1863 : pl. 1, figs 4-8) et de plusieurs spécimens déposés à l'Institut de Paléontologie du Muséum à Paris, s'il permet de confirmer l'appartenance aux Podotremata, élimine la possibilité d'une attribution aux Dynomenidae : absence complète d'uropodes, lesquels sont de larges plaques dorsales dans les deux sexes chez tous les Dynomenidae (Fig. 15D, E). La qualité de la préservation du matériel ne laisse pas supposer

que des uropodes en plaques dorsales aient pu tomber chez *Etyus* lors de la fossilisation.

Bien que sur notre matériel de *Xanthosia* et de *Feldmannia* n. gen. ni gonopore femelle sur la coxa de p3 ni spermathèque ne soit décelable (l'orifice sur la partie proximale de la coxa de p3 est recouvert par l'abdomen en place ; de même, le gonopore mâle sur la coxa de p5 et le pénis qui le prolonge sont cachés par l'abdomen), un ensemble de caractères ayant trait à l'organisation du sternum thoracique et de l'abdomen, ainsi qu'aux rapports sternum/abdomen, nous conduit à rattacher ces deux genres aux Podotremata. Par ailleurs, une combinaison de caractères permet de distinguer *Xanthosia* et *Feldmannia* n. gen. des Eubrachiura. Chez aucun mâle eubrachiourien, l'abdomen ne remplit tout l'espace entre les coxae des péréiopodes. Les Eubrachiura possèdent toujours, chez le mâle, une partie du sternum thoracique exposée et visible de part et d'autre de l'abdomen. À l'inverse, les Podotremata mâles (Dromiacea et Homoloidea, à quelques détails près) sont les seuls crabes où les bords de l'abdomen parviennent au ras des coxae des péréiopodes et où, de ce fait, la totalité du sternum située entre les coxae sert à recevoir l'abdomen. Chez *Xanthosia* (Fig. 11), le mode d'alignement des cavités arthroïdiales de p3 à p5 témoigne d'un sternum thoracique sur deux plans, avec les sternites 6 à 8 basculés par rapport aux sternites précédents, organisation franchement podotrème. Le premier article de l'antenne, bien conservé chez *Xanthosia aspera* et *X. pawpawensis*, forme un tubercule saillant et allongé, à ouverture terminale et orientée vers l'axe du corps : cette disposition n'existe pas chez les Eubrachiura et est typique de plusieurs groupes de Podotremata. Tout comme pour *Etyus*, l'absence complète d'uropode dorsal chez *Xanthosia* et *Feldmannia* n. gen. élimine l'appartenance aux Dynomenidae et aux Dromiidae (chez ces derniers, l'absence d'uropodes est exceptionnelle). Le cas de *Xanthosia* et de *Feldmannia* n. gen. est un exemple de l'intérêt du recours à la face ventrale.

L'absence de p4 + p5 subdorsaux élimine les Homolodromiidae et la totalité des Dromiidae.



FIG. 12. — Rapports du sternum thoracique et de l'abdomen mâle chez un Eubrachiura, *Lobocarcinus paulinowurtembergensis* von Meyer, 1847, Éocène. (D'après Reuss 1859, pl. 6, fig. 2). On notera les parties du sternum visibles de part et d'autre de l'abdomen.

La présence d'une ligne de déhiscence latérale, et non pas d'une linea homolica, élimine les Homolidae. Un ensemble de caractères, sternum thoracique compris, placent manifestement les Etyidae en dehors des Poupiniidae Guinot, 1991, Latreilliidae de Haan, 1840, Cymonomidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae, et des Raninoidea. Aujourd'hui, les caractères qui permettent de reconnaître les Dynomenidae actuels sont principalement les p5 et les uropodes (Guinot & Bouchard 1998 ; McLay 1999 ; Bouchard 2000), la carapace étant un critère plus difficile à évaluer. C'est pourquoi l'attribution aux Dynomenidae de nombreuses espèces du Jurassique et du Crétacé est à prendre avec beaucoup de prudence.

Dans l'excellent matériel fossile du début du Crétacé, mâles et femelles de *Xanthosia aspera* et de *X. pawpawensis* sont présents et parfaitement reconnaissables. Toute confusion sur le sexe est écartée, même sans recours aux gonopores femelles ou aux spermathèques. Une comparaison entre des individus des deux sexes montre que, chez le mâle, le telson atteint seulement la base des coxae des p1 ; le sternite 4 est visible en avant et de part et d'autre du telson. Même en l'absence d'une femelle susceptible d'être comparée, cette conformation permet d'identifier aisément un mâle de Podotremata. Chez la femelle, en

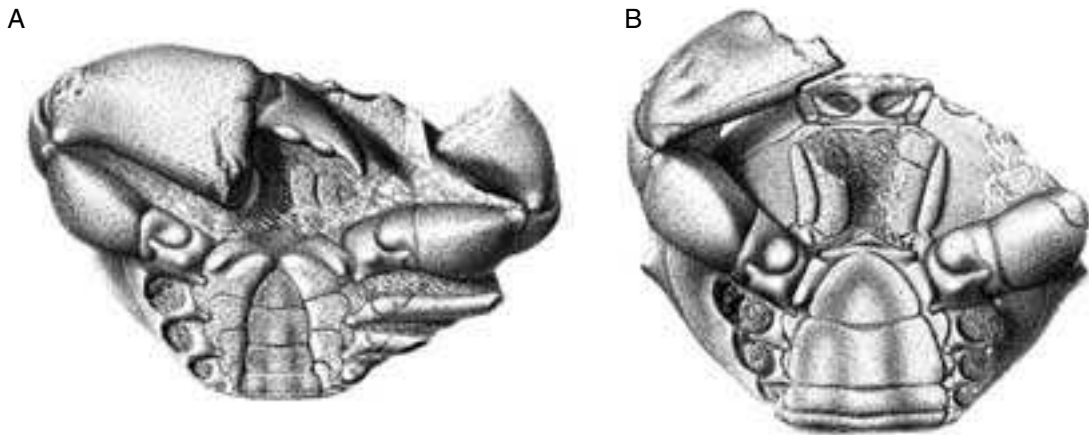


FIG. 13. — Rapports du sternum thoracique et de l'abdomen chez un Eubrachyura, *Xanthopsis leachii* Desmarest, 1822, Éocène. (D'après A. Milne Edwards 1865 : pl. 7, figs 1a et 2a, sous le nom de *Xanthopsis leachii*) ; A, ♂ ; B, ♀ jeune. Chez le mâle et la femelle jeune, des parties du sternum sont visibles de part et d'autre de l'abdomen. Chez la femelle eubrachyouriennne plus âgée, l'abdomen peut recouvrir l'ensemble du sternum thoracique.

revanche, le telson parvient au niveau de la coxa des mxp3, couvrant ainsi la totalité du sternite 4. Chez le mâle comme chez la femelle Podotremata (à l'exception des Cymonomidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae, ainsi que des Dakoticancridae), l'abdomen remplit toute la largeur du sternum thoracique, venant au ras des coxae des péréiopodes. C'est là une différence essentielle par rapport au mâle eubrachyourien, chez lequel l'abdomen laisse à découvert, de part et d'autre, une large portion de sternum thoracique (Fig. 12). Le schéma d'un abdomen relativement étroit qui serait encadré par les sternites thoraciques ne s'applique pas au mâle podotrème ; c'est seulement à l'intérieur des Eubrachyours que ce critère devient utile pour la détermination du sexe (Fig. 13).

C'est une règle presque générale que l'abdomen mâle eubrachyourien s'effile progressivement du segment 3 à 6 et est reçu dans une cavité sterno-abdominale bien creusée, qui épouse parfaitement sa forme. Cette disposition contraste avec la disposition dromiacéenne (Homolodromiidae, Dromiidae, Dynomenidae) où une telle cavité n'existe pas et où c'est tout l'espace compris entre les coxae des péréiopodes qui loge l'abdomen : nous nommons cet espace « dépression sterno-abdominale ». Chez les Dynomenidae, où l'abdomen mâle est relativement large, les segments 4

à 6 et la base du telson ont sensiblement la même largeur.

MAINTIEN DE L'ABDOMEN

Un certain nombre d'individus appartenant à la famille des Etyidae sont fossilisés avec l'abdomen bien en place, inclus entre les coxae des péréiopodes. Avec la réserve que des artefacts ou des déplacements d'organes aient pu quelque peu fausser l'appréciation, il semble bien que, chez les Etyidae, un appareil de maintien soit présent dans les deux sexes, tout au moins chez *Xanthosia aspera* (Figs 8B ; 14) et *X. pawpawensis* (Fig. 9A, B). L'existence d'un maintien chez la femelle est inusitée chez les Podotremata, ainsi que chez les Brachyura en général (Guinot & Bouchard 1998). La distinction du mâle et de la femelle chez *Xanthosia* (*X. aspera* et *X. pawpawensis*) est rendue d'autant plus aisée que l'appareil de maintien de l'abdomen diffère dans les deux sexes.

Chez le mâle, la rétention fait intervenir deux régions : 1) sur le sternite 4, un bourrelet empêchant le mouvement de l'abdomen vers l'avant ; 2) sur la coxa de p2, le condyle saillant, empêchant l'abdomen de se soulever au niveau des angles postéro-externes du segment 6. Chez la femelle, la rétention de l'abdomen est strictement appendiculaire, faisant intervenir le condyle arti-

culaire (épineux chez *X. pawpawensis*) de la coxa de p1 sur le sternum, ce qui empêcherait l'abdomen de se soulever.

La rétention chez le mâle de *Feldmannia* n. gen. est unique au sein des Podotremata. Ce sont des expansions latérales du segment abdominal 6 qui s'intercalent entre les coxae de p2 et de p3, ce qui immobilise l'abdomen (Fig. 9C).

Nous n'avons aucun indice d'un maintien abdominal par un élément sternal localisé sous l'abdomen et qui pourrait donc correspondre à une fossette éventuelle, à l'emplacement de l'uropode sur la face ventrale du segment abdominal 6. En revanche, chez *Xanthosia aspera* notamment, un bourrelet sternal, sur le sternite 4, semble bien impliqué dans le maintien de l'abdomen.

Chez les Etyidae, l'abdomen est complètement inclus dans la dépression sterno-abdominale qui se situe entre les péréiopodes, et ces derniers sont donc, plus ou moins, impliqués dans le maintien de l'abdomen. Chez beaucoup de Podotremata (Dromiacea, Homoloidea), les péréiopodes servent à assumer plusieurs fonctions, à savoir la locomotion, la reproduction (gonopores femelle et mâle sur la coxa de p3 et de p5), le maintien de l'abdomen et le camouflage (p4 et p5, ou p5 seul). La réalisation de tâches diverses par la même série d'appendices est typique des groupes basaux. L'implication des p2-p5 dans des activités multiples nécessite la mise en place de spécialisations morphologiques pour satisfaire à chaque besoin. Ainsi, chez une même espèce de Podotremata, les rôles peuvent se distribuer ainsi : p2, marche et maintien de l'abdomen ; p3, marche, maintien de l'abdomen et reproduction ; p4, camouflage ; p5, reproduction et camouflage. Ces activités ne peuvent qu'interférer les unes avec les autres. Par exemple, ne serait-ce pas là l'origine de la locomotion lente généralement observée chez les Podotremata ? Chez les Eubranchyura, un certain nombre de modifications libèrent les p2-p5 au profit de la locomotion, surtout chez les Thoracotremata où l'orifice mâle débouche sur le sternum thoracique.

DIMORPHISME SEXUEL

Chez *Xanthosia*, où les deux sexes sont connus, le dimorphisme se traduit plus nettement par la

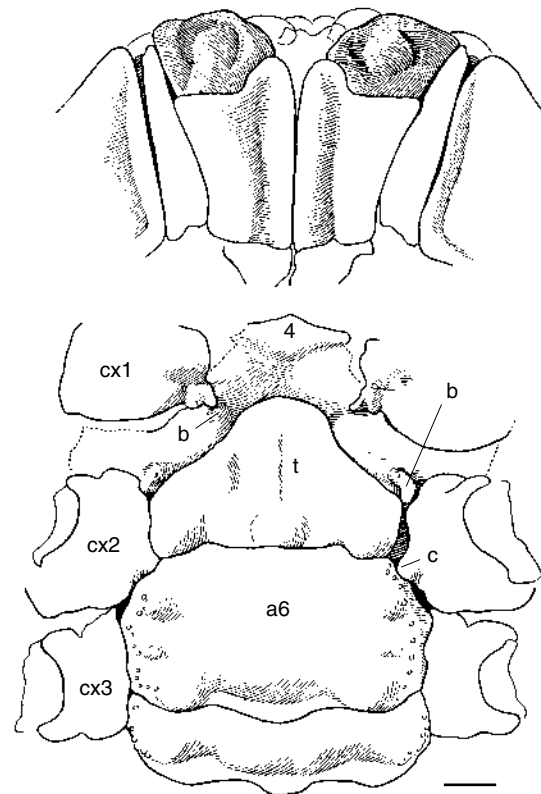


FIG. 14. — Détail de la face ventrale chez *Xanthosia aspera* Rathbun, 1935, Crétacé, Texas, ♂ 10,8 × 22,1 mm (SMU-I 50032). On notera le basculement du mérus du mxp3 par rapport à l'ischion, ainsi que le bourrelet du sternite 4 qui bloque l'abdomen et empêche son mouvement vers l'avant. Abréviations : **a6**, segment abdominal 6 ; **b**, bourrelet du sternite 4 ; **c**, condyle articulaire de la coxa de p2 sur le sternum ; **cx1-cx3**, coxa de p1-p3 ; **t**, telson ; **4**, sternite thoracique 4. Échelle : 2,5 mm.

forme des segments abdominaux et du telson que par leur largeur, puisque l'abdomen est relativement large chez le mâle (Figs 7A, C ; 9A ; 14) et ne s'élargit qu'assez faiblement chez la femelle. Chez la femelle (Figs 7B ; 8 ; 9B), les segments abdominaux sont fortement bombés, ce qui conduit à la formation d'une véritable cavité incubatrice, surtout au niveau du segment abdominal 6. Chez le mâle, les segments abdominaux ne sont nullement bombés et, en outre, ils sont granuleux alors qu'ils sont lisses chez la femelle.

Avec les Etyidae, les Dakoticancridae, également fossiles du Crétacé, sont les seuls fossiles attribués

aux Podotremata chez lesquels une paire de spermathèques a été observée à l'extrémité de la suture sternale 7/8 (cf. Guinot 1993a : figs 7, 8), de la même façon que chez les Podotremata actuels. Cette organisation a été maintenue depuis le début du Crétacé, au moins.

TYPES D'ORGANISATION DU STERNUM THORACIQUE

Nous reconnaissons deux grands types d'organisation du sternum thoracique chez les Podotremata actuels. D'une part, les Dromiacea (Homolodromiidae, Dromiidae, Dynomenidae) et les Homoloidea (Homolidae, Latreilliidae, Poupiniidae), où le sternum thoracique est entièrement recouvert par l'abdomen ou visible seulement à l'avant du telson (sternite 4 et, parfois aussi, les sternites plus antérieurs) ; ce n'est qu'exceptionnellement et, dans ce cas, très faiblement, que des portions sternales sont visibles de part et d'autre de l'abdomen. D'autre part, les Cymonomidae, Cyclodorippidae et Phyllostomolidae, où le sternum thoracique est très largement exposé en avant et de part et d'autre de l'abdomen. Chez les Raninoidea, le sternum thoracique est à découvert en avant du court abdomen.

Ces deux modes d'organisation se retrouvent également chez les Podotremata fossiles. D'une part, les Etyidae, avec le sternum thoracique visible seulement en avant de l'abdomen. D'autre part, les Dakoticantridae, avec le sternum thoracique très largement exposé en avant et de part et d'autre de l'abdomen, à la façon des Cyclodorippidae par exemple (Tavares 1998).

Quelles que soient les proportions du sternum thoracique, ou la forme et l'ornementation de la carapace, la présence d'une paire de spermathèques est la signature incontestable de la lignée podotrème.

Etyus, *Xanthosia* et *Feldmannia* n. gen. ont une organisation très avancée de la carapace et du front. Aucun Podotremata actuel ne possède la combinaison de caractères suivante, à savoir une carapace aussi aplatie, aussi élargie, autant aréolée et ornementée, et avec un tel repliement ventral, ainsi qu'un front lobé. Rappelons que cette allure

a conduit de nombreux paléontologistes à les rattacher aux Eubrachyura, notamment à des Xanthidae, plus précisément au voisinage des *Actaea* de Haan, 1833 et même à attribuer une espèce (*Xanthosia fischeri*) au genre actuel *Xantho* Leach, 1814. Wright & Collins (1972 : 49) considèrent qu'*Etyus* et *Xanthosia* « have reached a xanthid stage of evolution ». En 1862 (p. 77), A. Milne Edwards attirait déjà l'attention sur la présence dans les assises du terrain crétacé de Brachyours « aussi élevés en organisation ». Ce sont ces mêmes caractères (notamment aplatissement dorso-ventral et étirement transversal de la carapace, forme et découpeure du bord antéro-latéral) qui ont amené certains auteurs (Bishop 1991 : 312, figs 5, 7 ; Fraaye 1996b : 276, figs 1, 3) à considérer certaines *Xanthosia* comme des crabes adaptés à une mode de vie nageur. Nous insistons sur le fait que le genre *Xanthosia* s.l. est composite et que certaines des espèces qui lui ont été attribuées ne sont certainement pas des Etyidae (cf. *infra*).

Le principal intérêt des Etyidae pour la connaissance des Podotremata est qu'ils en constituent une nouvelle branche, avec une organisation particulière de la carapace : extrême élargissement, avec une très vaste chambre branchiale ; aréolation et ornementation de la face dorsale toujours très développées ; délimitation des bords latéraux de la carapace, distinctement divisés en bord antéro-latéral et bord postéro-latéral. Tout cela aboutit à un faciès que l'on ne connaît chez aucun Podotremata actuel.

La famille des Etyidae, avec ses trois genres et ses sept espèces (*Etyus* et *Feldmannia* n. gen. : monotypiques ; *Xanthosia* emend. : cinq espèces), a été peut-être plus diversifiée au Crétacé que ne le sont aujourd'hui certaines familles podotrèmes de la faune actuelle : Homolodromiidae (deux genres, 20 espèces), Dynomenidae (cinq genres, 13 espèces), Latreilliidae (deux genres, 10 espèces environ). Il faut noter que les Etyidae ne sont connus que par quelques gisements européens et nord-américains, alors que nos connaissances sur les trois familles actuelles en question concernent des données rassemblées sur l'ensemble des principaux bassins océaniques.

CAMOUFLAGE

La forme de la carapace des Etyidae, oblongue transversalement et amincie (surtout chez *Xanthosia*), est-elle l'indice d'un mode de vie différent de celui des Podotremata actuels ? Les pattes allongées ainsi que l'étroit raccordement de la carapace avec les coxae suggèrent que les Etyidae étaient des crabes fréquentant les fonds meubles. Citant Scott *et al.* (1978), Schweitzer Hopkins *et al.* (1999) formulent l'hypothèse que les *Xanthosia* en provenance du Crétacé du Texas habitaient probablement dans une zone d'apports sédimentaires. Malgré les cavités arthroïdiales des péréiopodes non disposées dans un plan linéaire mais au contraire étagées, avec la coxa de p5 très rehaussée, et la disposition oblique de p5, avec un long mérus, tout porte à croire que les Etyidae ne transportaient pas au contact de leur dos un organisme (éponge, ascidie, cnidaire) qui entourait plus ou moins complètement le corps. Le fait que la carapace soit ornementée sur l'ensemble de la face dorsale vient à l'appui de cette hypothèse et d'un péréiopode postérieur non ramené à proximité immédiate de la carapace. Chez les Dromiidae, où les p4 et p5 viennent se placer au-dessus de la carapace, la surface de cette dernière est lisse dans la zone de contact. D'après Bishop *et al.* (1998 : 241, 247) un « carrying behaviour » existait peut-être chez les Dakoticanceridae : le péréiopode 5 est très réduit et subdorsal chez *Dakoticancer overanus* Rathbun, 1917, réduit et peut-être subdorsal chez *Avitelmessus grapsoides* Rathbun, 1923, tandis qu'il n'est pas connu chez les deux autres genres, *Tetracarcinus* Weller, 1905, et *Seorsus* Bishop, 1988.

Un comportement de transport au-dessus du corps (Guinot *et al.* 1995) est de plus en plus observé chez toutes les familles de Podotremata (camouflage avec une éponge signalé tout récemment pour la première fois chez les Homolodromiidae, *cf.* Ikeda 1998 : pl. 1), même là où l'absence de dispositif préhensile sur les péréiopodes postérieurs ne laissait pas supposer un « carrying behaviour » (camouflage avec une algue tenue très haut au-dessus de la carapace chez les Latreilliidae : Muraoka 1982, fig. de la

p. 30 ; *cf.* Takeda 1992, fig. de la p. 13 ; Mine-mizu 2000 : 186, 187). Un tel comportement n'a pas encore été signalé chez les familles suivantes : Poupiniidae, Cymonomidae, Phyllostymolinidae, Dynomenidae et Raninidae. Néanmoins, nous sommes enclins à supposer que les Poupiniidae pourraient, comme les Latreilliidae, retenir de légers organismes à l'aide des longues soies qui recouvrent leurs p5, dorsales et extrêmement mobiles.

Chez les Cymonomidae et les Phyllostymolinidae, la mobilité des p4 et p5, avec leur rejet dorsal au-dessus de la carapace, et leur extrémité subchéli-forme nous aurorent à penser qu'un camouflage à l'aide des pattes postérieures est possible. Dans ces deux familles, la combinaison d'une terminaison préhensile sur p4 et p5 et d'une disposition respiratoire de type oxystome n'empêche pas de supposer que deux types de comportement seraient pratiqués : « carrying behaviour » et enfouissement.

Chez les Dynomenidae un « carrying behaviour » est peu vraisemblable, en raison de la morphologie de p5 : raide, non ramené dorsalement et terminé par un dactyle minuscule, quoique parfois chélique. Chez les Raninidae, crabes fouisseurs, un « carrying behaviour » n'est pas envisagé.

L'UROPODE ET LES AFFINITÉS DES ETYIDAE

L'uropode n'est jamais biramé chez les Brachyura (Podotremata, Heterotremata, Thoracotremata). Même si, dans presque tous les cas, il est impliqué en vue d'une même fonction, à savoir le maintien de l'abdomen contre le sternum thoracique, c'est chez les Podotremata seulement que l'uropode présente des modalités différentes.

Chez les Heterotremata et Thoracotremata, l'uropode se présente dans la grande majorité des familles sous la forme d'une fossette, toujours située à la face ventrale du segment abdominal 6. Cette dépression et le bourrelet qui, généralement, la délimitent correspondraient à l'ancien uropode (Guinot & Bouchard 1998 : 682, tabl. 3). Le maintien de l'abdomen est réalisé par un système où la fossette vient coiffer une saillie du sternite thoracique 5, c'est-à-dire grâce à une coaptation par assemblage, selon un mécanisme

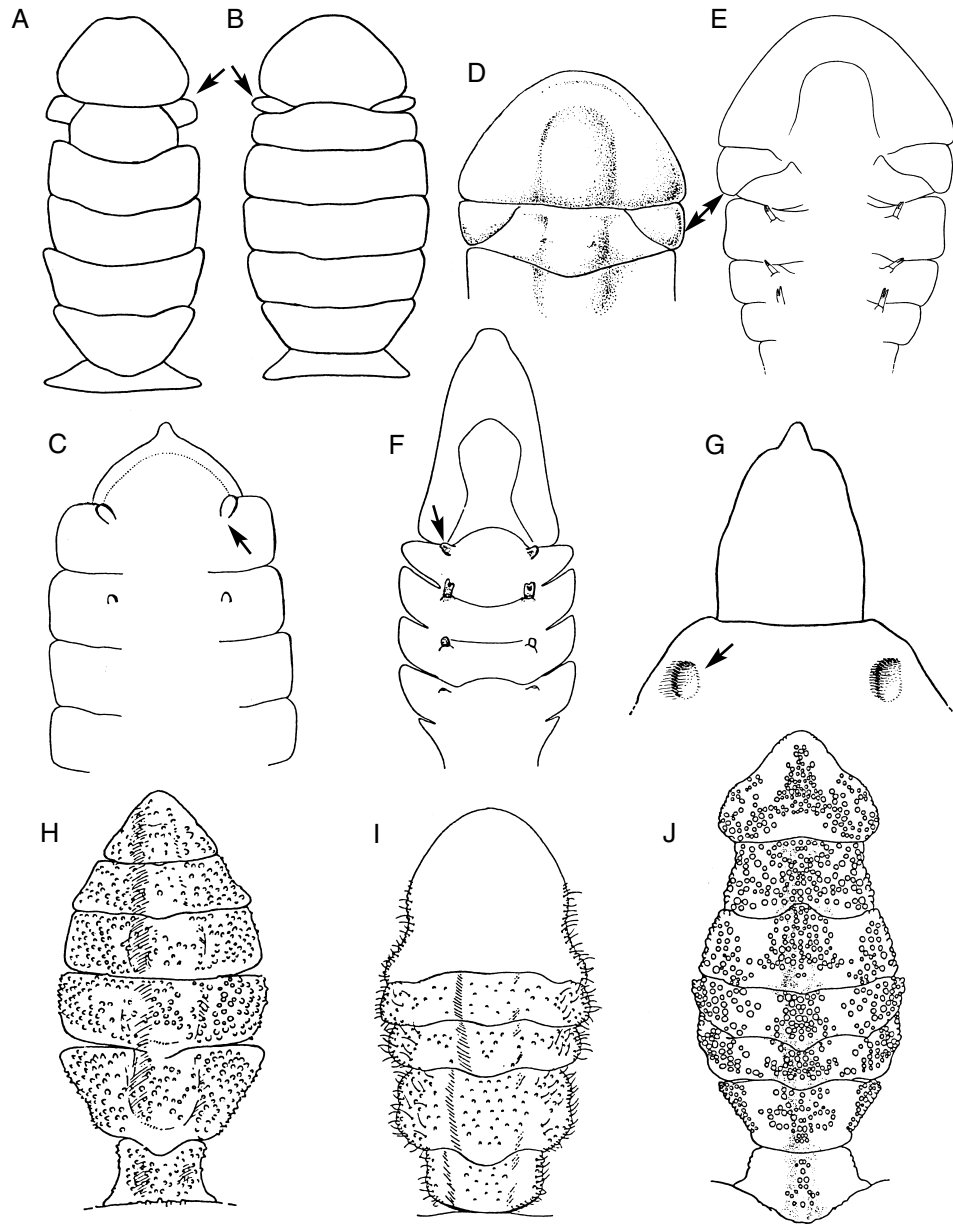


FIG. 15. — L'uropode, en plaque dorsale (A, B, D, E), en lobe ventral (C, F) ou en fossette (G) dans les familles de Podotremata appartenant aux Dromiacea (A-F) et aux Homoloidea (G). L'uropode est complètement absent chez les autres familles de Podotremata, qui constituent les Archaeobrachyura emend. : Cynomonidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae (H-J) et Raninidae. On notera parfois la présence de pléopodes vestigiaux sur l'abdomen (mâle). La flèche indique l'emplacement de l'uropode ; A-C, Dromiidae, *Petalomera granulata* Stimpson, 1858 (d'après Sakai 1936 : fig. 10b, c) ; A, B, uropode en vue dorsale ; A, ♂ ; B, ♀ ; C, vue ventrale chez le mâle de *Dromidia spongiosa* (Stimpson, 1858), présent travail (MNHN-B 12724) ; D, E, Dynomenidae, *Metadynomene crosnieri* McLay, 1999, holotype (MNHN-B 22510), uropode ; D, vue dorsale ; E, vue ventrale ; F, Homolodromiidae, *Dicranodromia karubar* Guinot, 1993 (d'après Guinot 1995 : fig. 25A), uropode en vue ventrale ; G, Homolidae, *Moloha* Guinot & Richer de Forges, 1995 (d'après Guinot & Bouchard 1998 : fig. 10c), uropode transformé en fossette (bouton-pression homoloïdien) ; H, Cynomonidae, *Cynomonus leblondi* Tavares, 1994, présent travail (MNHN) ; I, Cyclodorippidae, *Tymolus brucei* Tavares, 1993 (d'après Tavares 1991 : fig. 7B) ; J, Phyllotymolinidae, *Phyllotymolinum crosnieri* Tavares, 1993 (d'après Tavares 1993 : fig. 12b).

qui a été appelé « bouton-pression » (cf. Pérez 1928 ; Guinot 1978, 1979).

Chez les Podotremata, quand il est présent, l'uropode est très modifié : il est toujours uniramé, pouvant se présenter sous forme d'un lobe ventral, d'une plaque dorsale calcifiée, ou d'une fossette (Fig. 15). Toutes ces modalités ont été confondues sous une terminologie trop simpliste, résumée par « uropodes vestigiaux ». L'uropode en lobe ventral des Homolodromiidae (Fig. 15F), l'uropode en plaque dorsale des Dynomenidae (Fig. 15D, E) et la fossette homoloïdienne ne peuvent pas être confondus sous la même appellation « uropode vestigial ». L'uropode a complètement disparu chez les Cynomomidae (Fig. 15H), Phyllotymolinidae (Fig. 15J), Cyclodorippidae (Fig. 15I), et chez les Raninidae (à l'exception des Lyreidinae). La disparition complète de l'uropode devrait être interprétée comme une synapomorphie des Archaeobrachyura emend. (Cynomomidae, Phyllotymolinidae, Cyclodorippidae, Raninidae).

Il est rare que l'uropode et, plus généralement, l'abdomen soient préservés (et/ou dégagés) dans le matériel fossile, et c'est l'une des raisons de la difficulté à identifier correctement les Brachyours les plus anciens. Un exemple comme celui de *Dromilites lamarckii* (Desmarest, 1822) (cf. McCoy 1849 : 168, figs n. n. p. 167 ; Bell 1858 : 28-30, pl. 5, figs 1-9), de l'Éocène, est intéressant, car la combinaison d'une paire d'uropodes en plaques dorsales dans les deux sexes et de p4 + p5 réduits et subdorsaux est l'indice certain d'un Dromioidea. Grâce à la conformation des uropodes, qui sont conservés, l'appartenance aux Dromiidae est probable, même si l'abdomen mâle figuré par Bell (1858 : pl. 5, fig. 8) n'est pas vraiment conforme quant à la forme de l'uropode. En effet, chez les Dromiidae actuels (Fig. 15A, B), le mâle possède un uropode généralement très saillant mais peu étendu, alors que celui de la femelle est mince, plus étalé et disposé transversalement. Chez les Dynomenidae, où seul p5 est très réduit (cf. McLay 1999), dans les deux sexes, l'uropode est plus vaste et moins saillant, étant davantage intégré dans la silhouette générale de l'abdomen (Fig. 15D, E). Chez *Dromilites bucklandii* H.

Milne Edwards, 1837, de l'Éocène, l'abdomen du spécimen mâle figuré par Bell (1858 : pl. 6, figs 2, 11) est illustré avec des uropodes qui devraient être, à notre avis, plus petits et plus saillants que ne le montre le dessin de détail de la fig. 11. Bouchard (2000 : 94, fig. 21) attribue le sexe femelle à deux individus de *D. lamarckii* et *D. bucklandii*, en se basant non seulement sur la forme générale de l'abdomen mais aussi sur celle des uropodes. Chez *Dromilites simplex* Quayle & Collins, 1981 (p. 736-737, pl. 104, fig. 2), de l'Éocène, la présence de « small, triangular, intercalary pieces », à savoir d'uropodes, permet de reconnaître aisément un Dromiidae, avec un dispositif de rétention de l'abdomen similaire à celui des Dromiidae actuels (Bouchard 2000 : 94).

L'excellent matériel fossile des Etyidae (et des Dakoticancridae), extrêmement bien conservé, ne laisse aucun doute sur l'absence, dans les deux sexes, d'uropodes en plaques dorsales. La forme de l'abdomen ne permet pas de supposer l'existence d'uropodes sous forme de lobes ventraux. Si l'uropode s'avérait entièrement absent chez les Etyidae et les Dakoticancridae, il faudrait ajouter ces deux familles aux Archaeobrachyura emend. Les Homoloidea qui, dans une première définition du groupe, faisaient partie des Archaeobrachyura, en sont maintenant exclus et se voient ici considérés comme une troisième grande lignée, aux côtés des Dromiacea (Homolodromiidae, Dromiidae, Dynomenidae) et des Archaeobrachyura emend. Notre cladogramme (Fig. 16) indique les relations phylogénétiques à l'intérieur des Brachyura, acceptés ici comme un groupe monophylétique. On notera que le clade Podotremata était déjà formé au Jurassique, ce qui implique que la cladogenèse Podotremata/Eubrachyura s'est réalisée à une période antérieure au Jurassique.

Nous proposons les synapomorphies suivantes pour les principales lignées de Podotremata (Fig. 16) : Dromiacea (uropode en lobe ventral ou en plaque dorsale) ; Homoloidea (uropode transformé en fossette) ; Cynomomidae, Cyclodorippidae, Phyllotymolinidae et Raninoidea (perte de l'uropode, sauf chez les Lyreidinae) ; Etyidae, Dakoticancridae (uropode

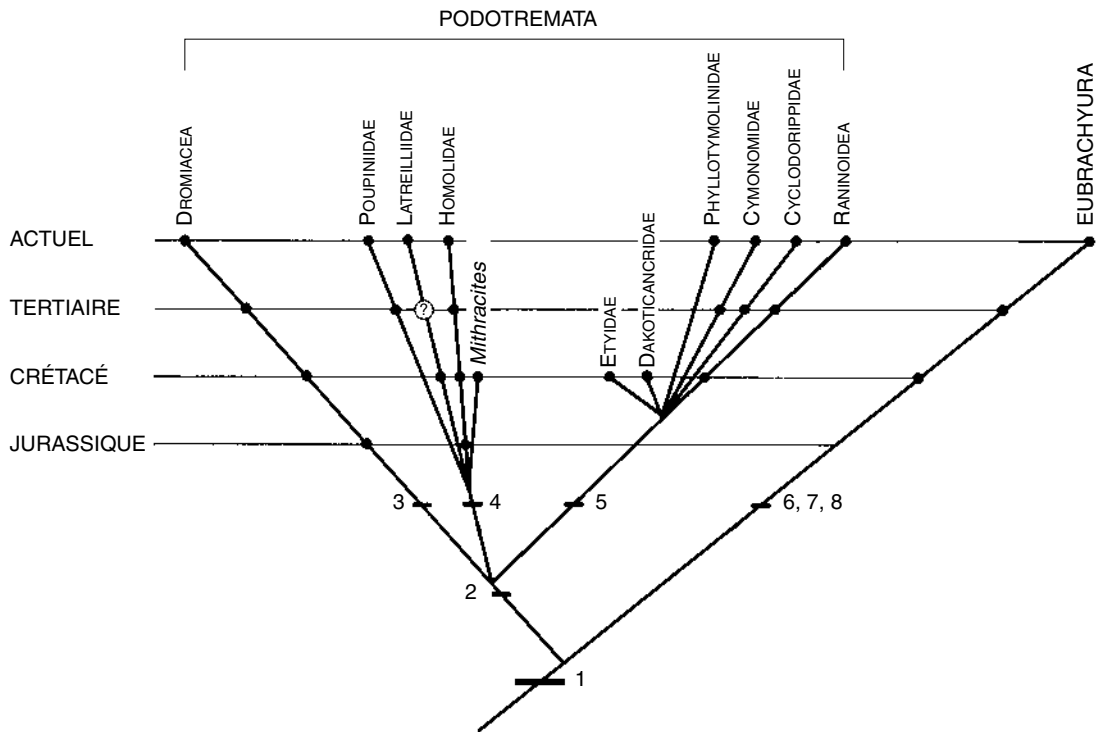


FIG. 16.— Relations phylogénétiques à l'intérieur des Brachyura, à l'exclusion des Eocarcinidae, Prosopidae, Torynommidae, Dialacidae, et d'*Imocaris*. Synapomorphies : 1, uropode jamais biramé ; 2, paire de spermathèques à l'extrémité des sutures sternales thoraciques 7/8 ; 3, uropode uniramé, en forme de plaque dorsale ou de lobe ventral ; 4, uropode transformé en fossette (bouton-pression homoloïdien) ; 5, uropode disparu ; 6, gonopore femelle sur le sternite thoracique 6 (vulve) ; 7, selle turcique présente ; 8, uropode transformé en fossette (bouton-pression eubrachyourien). Abréviations : —, représentants connus fossiles et/ou actuels.

sous forme d'un lobe ventral ou complètement disparu : à établir après examen de la face ventrale de l'abdomen ; à noter que la présence d'une fossette, notamment chez les Dakoticancridae, n'est pas envisagée). L'interprétation de l'uropode transformé en fossette conduit à admettre que la fossette serait une homoplasie entre les Homoloidea et les Eubrachyura.

On notera que, par rapport au vaste ensemble des Brachyura, les Archaeobrachyura emend. forment un tout petit groupe. C'est avec la démonstration que les Dakoticancridae et les Etyidae (ces derniers sont connus des paléontologistes depuis un siècle et demi) sont des Podotremata que l'on commence à apprécier la diversité des représentants podotrèmes dans la faune fossile.

On a vu un lien d'*Etyus* et de *Xanthosia* avec les Xanthidae ou les Portunidae. Cette interprétation tient au fait que, à première vue, la carapace des Etyidae ressemble en effet à celle des Xanthidae. Par ailleurs, le genre *Xanthosia*, dans l'acception des auteurs, est hétérogène : il est bien possible qu'il contienne des espèces qui sont de vrais Eubrachyura. Les espèces à conserver dans le genre *Xanthosia* emend. sont à réévaluer, en tenant compte impérativement de l'organisation sternale thoracique et des rapports abdomen/sternum thoracique.

À plusieurs titres, *Xanthosia* s.s. (Etyidae, Podotremata) ne peut pas avoir donné naissance à un eubrachyourien (Xanthidae, Portunidae). Les Eubrachyura constituent un groupe monophylétique, condition impliquant un ancêtre

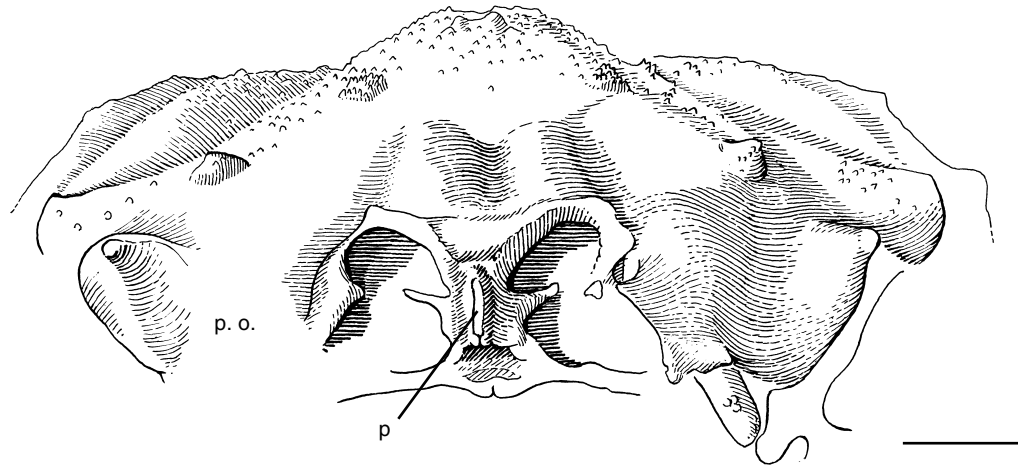


FIG. 17. — *Mithracites vectensis* Gould, 1859, Crétacé (Aptien inférieur) d'Angleterre, Île de Wight, Atherfield, Lower Greensand, *Deshayesites forbesi* zone, ♂ 22 × 22 mm environ (BM In28832), vue frontale. Abréviations : p, cloison du préopisthomeron ; p. o., plaque orbitaire. Échelle : 2,5 mm.

commun qui leur est exclusif et leur interdisant, donc, d'avoir une origine multiple : par exemple, Xanthidae dérivant de *Xanthosia*, Dorippidae dérivant des Cyclodorippidae. C'est pour cette même raison que les Xanthidae ne peuvent pas prendre leur origine chez les Dynomenidae.

Les Etyidae et les Dakoticancridae se sont — semble-t-il — totalement éteints au cours du Crétacé : aucun genre du Tertiaire ou de la faune actuelle ne leur est apparenté. Le genre *Paraxanthosia* Müller & Collins, 1991, de l'Éocène supérieur de Hongrie, ne nous paraît dériver ni d'*Etyus* ni de *Xanthosia*, et ne semble avoir aucune parenté immédiate avec les Etyidae. Il conviendra de vérifier l'identité de la *Xanthosia* sp. de Beschin *et al.* 2000, du Tertiaire (Yprésien) d'Italie du Nord, en cours d'étude (De Angeli comm. pers. 29.01.2001). D'autres lignées de Podotremata ont une tout autre histoire. Plusieurs lignées de Podotremata, qui cohabitaient au Crétacé (Van Straelen 1928a, b) avec les Etyidae et les Dakoticancridae, se sont perpétuées, avec des représentants non équivoques dans le Tertiaire et dans la faune actuelle : cas des Homolodromioidea, des Homoloidea et des Raninoidea (Fig. 16).

Super-Famille HOMOLOIDEA de Haan, 1839
Genre *Mithracites* Gould, 1859

Mithracites vectensis Gould, 1859
(Figs 17-19)

Mithracites vectensis Gould, 1859 est la seule espèce connue du genre *Mithracites* Gould, 1859, du Crétacé inférieur (Aptien inférieur) d'Angleterre. Gould (1859 : 237, figs 1-3) a créé *Mithracites vectensis* après que Bell (1858 : 9, pl. 5, figs 10-12) a établi *Mithracia libinioides*, de l'Éocène, espèce que les auteurs, y compris Glaessner (1969 : R504, fig. 2a, b), placent dans les Majidae Samouelle, 1819.

Mithracites vectensis a d'abord été placée dans les Majidae (Bell 1863 : 1, pl. 1, figs 2, 3), hypothèse mise en doute par Woodward (1874 : 307 ; 1877 : 14), qui ne voit pas de lien avec le genre *Mithrax* Latreille, 1817. Forir (1887 : 193) inclut *Mithracites* dans sa liste des Oxystemata. Carter (1898 : 32) hésite, puisqu'il attribue le genre aux Oxystemata, tout en le rapprochant des Majidae actuels comme le genre *Hyas* Leach, 1814 mais aussi en soupçonnant des liens avec le genre fossile d'Homolidae, *Homolopsis* Bell, 1863. Beurlen (1928 : 169-171, 180 ; *cf.* aussi 1930 : 347), qui compare longuement *Mithracites* à *Homolopsis*, le

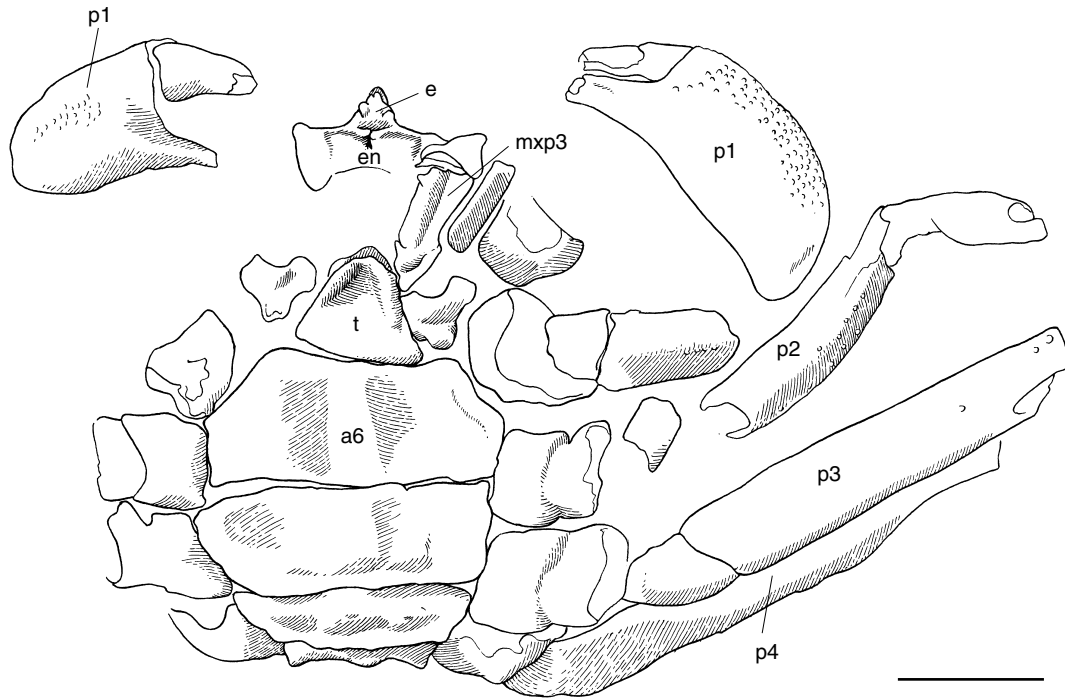


FIG. 18. — *Mithracites vectensis* Gould, 1859, Crétacé (Aptien inférieur) d'Angleterre, île de Wight, Atherfield, *Deshayesites forbesi* zone, ♂ 22 × 22 mm environ (BM In28832) ; face ventrale. Abréviations : **a6**, segment abdominal 6 ; **e**, épistome ; **en**, endostome ; **mxp3**, 3^e maxillipède ; **p1-p4**, péréiopodes p1 à p4 ; **t**, telson. Échelle : 2,5 mm.

rattache sans conteste à son grand groupe des Dromiacea (qui englobe les Dromiidae, les Dynomenidae, les Homolodromiidae, les Prosopidae, les Dakoticancriidae et les Homoloidea de notre conception actuelle), plus précisément aux Prosopidae. Withers (1951 : 181, 184, fig. 14, pl. 17, figs 1-5), qui a examiné un important matériel de *M. vectensis*, partage le même avis : le genre appartient incontestablement aux Prosopidae von Meyer, 1860, et ce serait « a form derived from the *Prosopon-Pithonoton* stock ». Wright & Collins (1972 : 40, fig. 7, pl. 7, figs 1-7) penchent pour un rattachement aux Cymonomidae. Glaessner (1969 : R488, fig. 301.7) considère sa position comme incertaine, tandis que Bouchard (2000 : 119), avec de nouveaux arguments basés sur le sternum thoracique, conclut à un Homoloidea.

Le genre *Mithracites* a donc été attribué tantôt aux Eubrachiura, tantôt aux Podotremata, et ce dans des familles très diverses. L'examen du spécimen mâle BM I28832, avec la face ventrale

conservée et munie de certains péréiopodes, permet aujourd'hui les conclusions suivantes :

- 1) il s'agit d'un Podotremata car, chez ce mâle, le très large abdomen (Fig. 18) recouvre la totalité du sternum thoracique et parvient au ras des coxae des péréiopodes ;
- 2) il s'agit d'un Homoloidea, appartenance attestée : par la forme de l'abdomen, qui est très élargi et remonte entre les coxae des mxp3, même chez le mâle ; par p5 seul réduit et subdorsal (Fig. 19) (sur ce fossile, à p5 correspondent deux fragments, surtout visibles du côté droit : le plus basal représentant la coxa de p5 déplacée, et la pièce amincie et plus ou moins accolée au bord postéro-latéral de la carapace représentant le mérus de p5, ou un fragment de celui-ci ; il n'y aurait donc pas chez *Mithracites* une patte postérieure minuscule et disposée obliquement, à la façon des Dynomenidae) ; par le rostre impair, très infléchi, formant une avancée ventrale qui se relie à l'épistome par une cloison (Fig. 17), laquelle correspond au proépistome (Guinot &

Richer de Forges 1995 : 304) ; par l'organisation générale du front ; par la présence d'une plage orbitaire assez large, c'est-à-dire d'une région creuse où vient s'apposer le pédoncule oculaire ; par les basophtalmites très rapprochés et les plages orbitaires éloignées (Fig. 17), ce qui implique l'existence d'un podophtalmitte long et peut-être d'une région cornéenne renflée, disposition typique des Homoloidea (Guinot & Richer de Forges 1995 : 302, 303) ; par l'aréolation de la face dorsale de la carapace (Fig. 19), avec le sillon cervical (délimitant postérieurement la région mésogastrique et portant les deux fossettes gastriques) qui rejoint l'orbite, et avec le sillon branchiocardiaque qui remonte aussi très en avant, d'où un bord antéro-latéral très court et un bord postéro-latéral très long ; par la disposition du bord latéral de la carapace ; par les p2-p4 allongés ; par l'abdomen mâle, aux segments 1 et 2 étroits et visibles dorsalement, et au telson étroit, triangulaire, remontant jusqu'aux mxp3 et maintenu par ces derniers (épaississement et modification des bords du telson ; cf. Guinot & Bouchard 1998 : 635, figs 8, 9A, B ; Bouchard 2000 : 117) ; par le calage de l'abdomen entre les coxae des p1 à p3 ; par la conformation typiquement homolienne du sternum thoracique, avec une proéminence serrulée sur le sternite 4 correspondant très probablement au bouton-pression homoloïdien (Bouchard 2000 : 117, fig. 27B) ; par le cadre buccal s'élevant vers l'avant ; par les mxp3 operculiformes (à noter que la condition varie de pédiforme à operculiforme chez les Homolidae ; cf. Guinot & Richer de Forges 1995 : 305).

La main du chélipède de *M. vectensis* (Fig. 18), très courte et renflée, fait penser à celle de *Dagnaudus petterdi* (Grant, 1905) (cf. Guinot & Richer de Forges 1995, fig. 45a, b).

L'appartenance de *M. vectensis* aux Homoloidea ne fait pas de doute. Par nombre de ses caractères, *Mithracites* s'apparente aux Homolidae, notamment aux genres *Paromolopsis* Wood-Mason in Wood-Mason & Alcock, 1891 (Fig. 20) et *Homolax* Alcock, 1899, dont le corps est également en forme d'urne, où le sillon cervical rejoint l'orbite et où le bord antéro-latéral de la carapace

est très court, avec la dent ou l'épine antéro-latérale située très antérieurement, en position exorbitaire (Guinot & Richer de Forges 1995 : 298, 300, 353, fig. 1A).

Néanmoins, *Mithracites* ne peut pas prendre place dans les Homolidae en raison de l'absence de la ligne homolienne, synapomorphie de la famille. La présence d'une linea n'a pas été décelée sur le spécimen examiné dans le présent travail ni chez les autres spécimens rapportés par les auteurs à *M. vectensis* (Withers 1951 ; Wright & Collins 1972). Pourtant, quand elle est présente, la ligne homolienne peut être bien visible chez les fossiles, comme par exemple chez *Homolopsis mendricki* Bishop, 1982 (1986a : 221, fig. 4), *H. williamsi* Bishop, 1992 (p. 57, figs 1, 2), *Zygastrocarcinus cardsmithi* Bishop, 1986 (p. 1099, fig. 2) ou encore chez *Eohomola adelphina* Collins & Rasmussen, 1992 (p. 16, fig. 8A-C). C'est la présence d'une ligne homolienne chez des Prosopidae du Jurassique, comme *Laevi-prosopeon* Glaessner, 1933 et *Tithonohomola* Glaessner, 1933, qui a amené Wehner (1988 : 119, fig. 132) à faire entrer ces genres dans les Homolidae.

La carapace de *Mithracites vectensis* a encore son bord postéro-latéral bimarginé en place, bien visible dorsalement à divers endroits (Fig. 19) : elle ne se replie pas et n'englobe pas le corps ventralement, à la différence de la disposition rencontrée chez les Homolidae, où, lors de l'exuviation, la carapace s'ouvre dorsalement de chaque côté. Ainsi s'expliquerait chez *M. vectensis* l'absence des deux linea dorsales pour la déhiscence lors de l'exuviation, puisque la carapace n'a qu'à se soulever pour la mue. L'absence de ligne homolienne caractérise deux des familles actuelles de la lignée Homoloidea, à savoir les Latreilliidae et les Poupiniidae, où justement la carapace est seulement apposée, sans grand repli ventral. Cependant, par ses divers caractères, le genre *Mithracites* n'appartient ni à l'une ni à l'autre de ces familles. Un ensemble de caractères semble faire de *Mithracites* une branche à part au sein des Homoloidea (Fig. 16). L'établissement d'une nouvelle famille pour recevoir *Mithracites* est une hypothèse à ne pas écarter, mais cette démarche

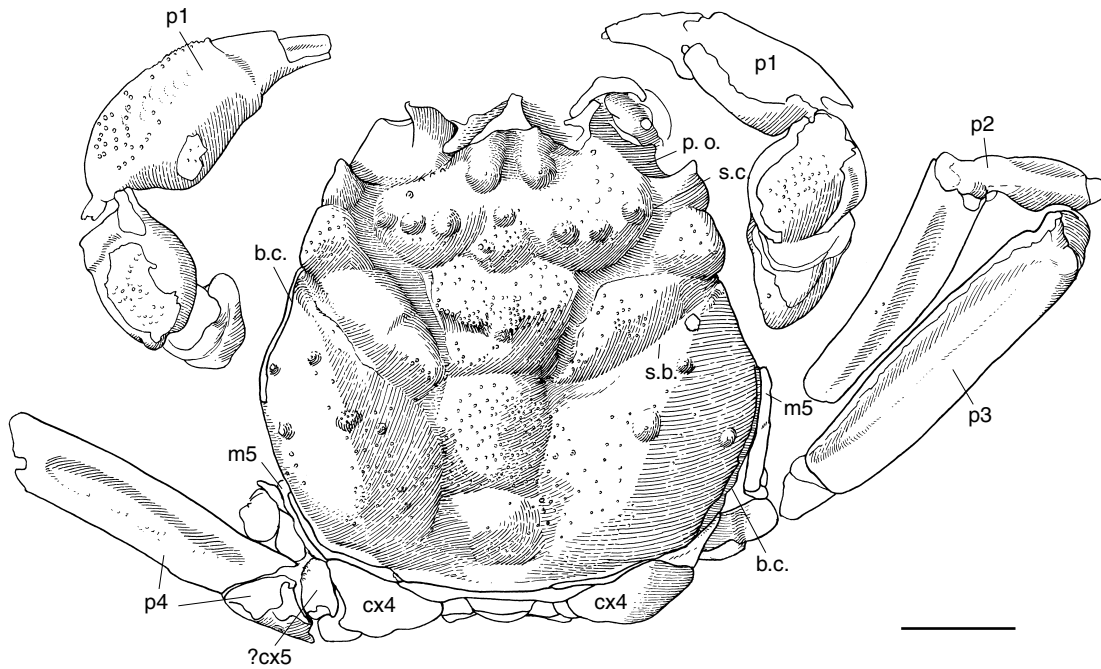


FIG. 19. — *Mithracites vectensis* Gould, 1859, Homoloidea du Crétacé d'Angleterre, île de Wight, ♂ 22 × 22 mm environ (BM In28832). Abréviations : **b.c.**, bord postéro-latéral, bitemarginé, de la carapace ; **cx4**, coxa de p4 ; **?cx5**, probablement coxa de p5 ; **m5**, mérus de p5 ; **p. o.**, plage orbitaire ; **p1-p4**, péréiopdes p1 à p4 ; **s.b.**, sillon branchiocardiaque ; **s.c.**, sillon cervical. Échelle : 5 mm.

nous semble prématurée à l'heure actuelle. Ce nouveau taxon pourrait accueillir, à notre avis, plusieurs genres ou espèces actuellement attribués à d'autres familles, y compris aux Prosopidae. Le fait que les Prosopidae soient un groupe composite se traduit par le fait que les auteurs en font dériver les Homolodromiidae, les Homolidae et les Latreilliidae (Wehner 1988 : tableau n. n. entre les pages 146-147 ; cf. Guinot & Richer de Forges 1995 : 317).

La reconstitution de *Mithracites vectensis* proposée par Withers (1951, fig. 14), reprise telle quelle par Wright & Collins (1972 : fig. 7) et par Glaessner (1969 : fig. 301.7), comporte des inexactitudes, qui gênent tout rapprochement avec les Homoloidea (Fig. 20) : notamment, le tracé du sillon cervical, qui devrait rejoindre la plage orbitaire et non le bord antéro-latéral de la carapace (Fig. 19) ; l'orbite qui devrait être montrée profondément excavée, au lieu d'être

représentée comme une simple dépression sur les côtés de la carapace (plage orbitaire bien vue par Carter 1898 : 34, qui compare la « false orbit » de *M. vectensis* à celle d'*Homolopsis* et d'*Homola*, et également bien figurée par Withers (1951 : pl. 17, figs 1b, 3b) ; p5 réduit, qui devrait dépendre de la carapace, au lieu d'être montré attaché au niveau du segment abdominal 2, avec une disposition analogue à celle des Dynomenidae, alors qu'il était certainement mobile et pouvait être ramené dorsalement à la façon du p5 des Homoloidea. Dans cette reconstitution, les segments abdominaux 1 et 2, qui sont représentés très larges, appartiendraient à une femelle (cf. Withers 1951 : pl. 17, fig. 2a) et non à un mâle.

L'abdomen détaché d'un autre échantillon (BM In60928) représenté par Wright & Collins (1972 : pl. 5, fig. 6), indiqué comme étant celui d'une femelle de *M. vectensis*, ne possède pas les caractéristiques homoliennes et n'appartient pas,

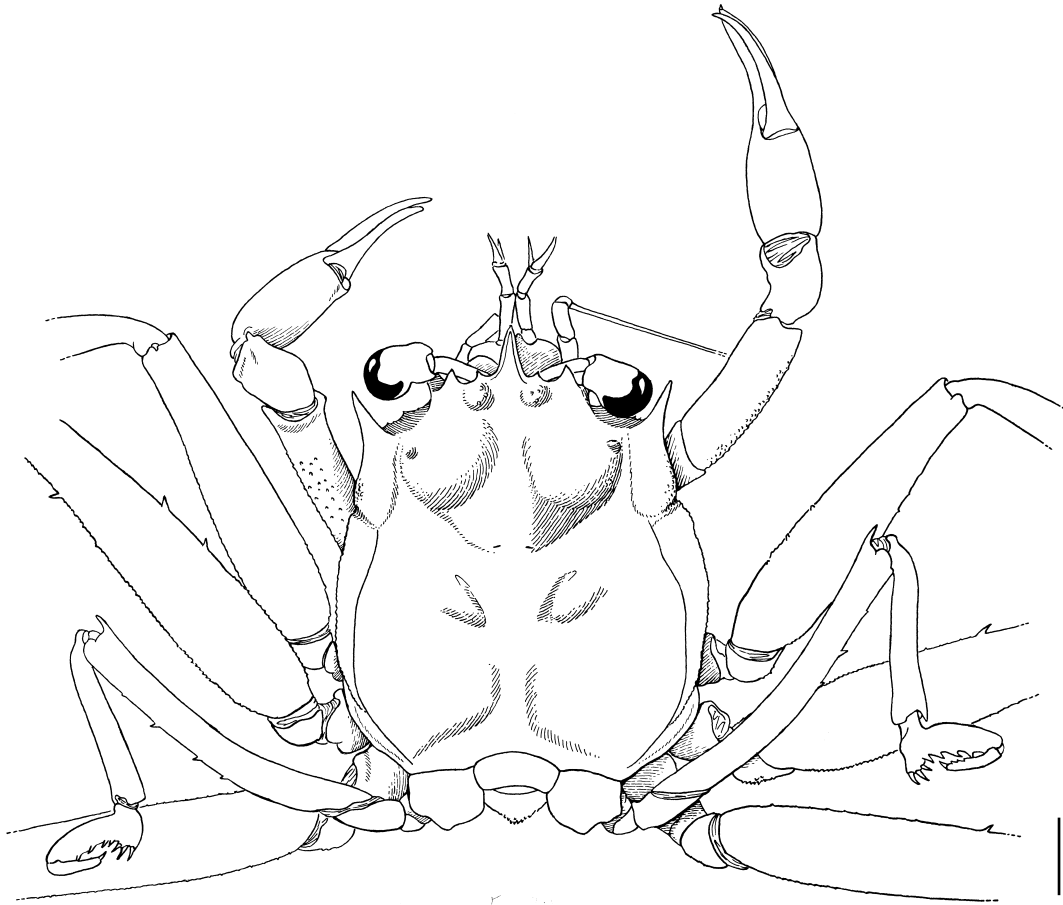


FIG. 20. — Un Homolidae actuel, *Paromolopsis boasi* Wood-Mason, 1891, Nouvelle-Calédonie, ♂ 30 × 25 mm (MNHN- B 24776). Échelle : 5 mm.

selon nous, à *M. vectensis* : la forme du telson et du segment abdominal 6 laisse à penser que cet abdomen doit être rapporté à une espèce du genre *Xanthosia*. À signaler que *X. jacksoni* Wright & Collins, 1972 (p. 94, fig. 14a, pl. 19, fig. 6) provient, sur l'Île de Wight, du même étage de l'Aptien et de la même zone *Deshayesites* que *M. vectensis*, et c'est peut-être là l'origine de la confusion pour cet abdomen, lequel appartient peut-être à un individu de *X. jacksoni*.

Rappelons que chez les fossiles attribués aux Homoloidea, comme chez la plupart des Podotremata, la préservation de structures de la face ventrale est exceptionnelle : l'abdomen est conservé par exemple chez *Homolopsis brightoni*

Wright & Collins, 1972 (pl. 6, fig. 2) et chez *Hoplitocarcinus gibbosus* (Schlüter, 1879) (cf. Collins *et al.* 2000 : pl. 1, fig. 5).

GROUPES PROBLÉMATIQUES DE PODOTREMATA *Imocaris tuberculata* Schram & Mapes, 1984

Ce fossile du Carbonifère (Mississipien) est rattaché (Schram & Mapes 1984) aux Dromiacea en raison de la forme de la carapace et des sillons de sa face dorsale. En l'absence d'autres caractères, nous sommes dans l'impossibilité d'apporter un complément. Il n'en demeure pas moins que la découverte d'une vaste radiation des Décapodes au Paléozoïque (Schram *et al.* 1978) va dans le sens de notre expectative d'une origine

beaucoup plus ancienne des Brachyura que celle admise aujourd'hui (Fig. 16). S'il se confirme qu'*Imocaris* est bien un Crabe, les Brachyours seraient, avec les Astacidea Latreille, 1802 (Erymidae Van Straelen, 1924 ; cf. Glaessner 1969 : fig. 251 ; Förster 1966, 1985a), les seuls Reptantia à avoir survécu à l'extinction du Permien. Admettons l'hypothèse inverse que les Brachyours n'étaient pas déjà différenciés au Paléozoïque, c'est-à-dire qu'*Imocaris* n'est pas un Crabe car les Brachyours ne seraient apparus qu'au Mésozoïque. La faune des Reptantia, ayant survécu à l'extinction massive à la fin du Permien, où 95 % de la vie marine a disparu (Sepkoski 1992 ; Erwin 1993), s'avère alors comme une faune clef pour la compréhension de l'évolution des Brachyours. Si les Reptantia sont monophylétiques, les Brachyours ne peuvent être issus que de Reptantia rescapés du Permien. Dans cette optique, *Eocarcinus* Withers, 1932 se présente comme un genre essentiel pour éclairer l'origine des Brachyours (cf. *infra*).

Eocarcinidae Withers, 1932

Concernant la position systématique de la famille fossile *Eocarcinidae* du Lias inférieur, généralement placée à la base des Podotremata (Withers 1932, 1951 ; Glaessner 1933 ; Beurlen 1933 ; Förster *et al.* 1985 ; Förster 1979, 1985a, b, 1986 ; Wehner 1988 ; Guinot 1991 ; Via & Sequeiros 1993), les informations disponibles à l'heure actuelle ne permettent pas de trancher entre plusieurs hypothèses. Même si, chez tous les spécimens fossiles connus d'*Eocarcinus praecursor* Withers, 1932, l'abdomen (Fig. 21) est très développé et se présente toujours dans le prolongement du céphalothorax, avec une courbure marquée des derniers segments, l'étranglement du premier segment abdominal témoigne d'une faible masse musculaire : c'est là une condition de base pour permettre son repliement sous le céphalothorax. À noter que, à cet égard, la reconstitution de Withers (1932 : fig. 1), modifiée par Förster (1979 : fig. 4 ; 1985a : fig. 5a), nous paraît erronée (cf. Bouchard 2000 : 64). En effet, la base de l'abdomen est représentée trop large, si l'on se réfère aux photographies publiées (cf.

Withers 1932 : pls 9, 10, fig. 1 ; Förster 1979 : figs 1, 3) et à celles du présent travail (Fig. 21) qui sont basées sur le matériel déjà étudié et figuré par ces deux paléontologistes. *A priori*, un abdomen dans le prolongement du corps devrait s'accompagner de pléopodes locomoteurs et d'un « tail fan » comme c'est le cas chez les Décapodes à abdomen allongé. Si *Eocarcinus* vivait avec son abdomen replié, ce dernier n'était peut-être pas maintenu par un dispositif de rétention, et ce pourrait être là l'explication de la fossilisation d'individus avec un abdomen déployé. En revanche, la découverte de nombreux individus d'Etyidae fossilisés avec l'abdomen en place serait la preuve que ce dernier était solidement fixé contre la face ventrale.

On remarquera que, chez *Eocarcinus*, l'uropode n'est pas visible dorsalement, ni biramé, ni sous forme d'une plaque dorsale intercalée (Fig. 15A, B, D, E). Une fois éliminée l'éventualité, improbable, d'un éventail caudal tombé au cours de la fossilisation chez tous les individus connus avec l'abdomen en place, restent trois possibilités : l'uropode est-il sous forme d'un lobe ventral, à l'exemple des Homolodromiidae (Fig. 15F), ou bien disparu, à l'exemple des Archaeobrachyura emend. (Fig. 15H-J), ou pourrait-il être transformé en fossette, à l'exemple des Homoloidea (Fig. 15G) ? Soulignons ici que, par ses pleures très étendus, l'abdomen d'*Eocarcinus* évoque davantage celui des Homolodromiidae ; mais, chez ces derniers, l'abdomen est bien plus étroit, se trouve complètement replié et appliqué contre la face sternale et, en outre, il se termine par un très long telson (Guinot 1995). L'hypothèse la plus plausible est de prêter à *Eocarcinus* des uropodes sous forme de lobes, accompagnés, chez le mâle, de pléopodes vestigiaux sur les segments 3-5, comme chez les Homolodromiidae (Fig. 15F) et certains Dromiidae (Fig. 15C). Par ailleurs, la forme du corps, le tracé des sillons cervical et branchiocardiaque, les péréiopodes minces et allongés donnent à *Eocarcinus* une allure assez proche de celle des Poupiniidae Guinot, 1991. Pourrait-on en déduire que les *Eocarcinidae* seraient une famille d'Homoloidea ?

Quant à p4 et p5, les avis des auteurs diffèrent. Withers (1951 : 184) énonce : « In *Eocarcinus* the last two pairs of legs were reduced and carried on the back », tandis que Förster (1979 : 21) pense qu'un rôle de camouflage ne peut être déduit de « the ventral position of the last two pereopods and their more lateral arrangements ». En l'absence d'informations plus précises sur la morphologie des p4 et p5 d'*Eocarcinus*, tout rapprochement devient hasardeux, aussi bien en direction des Homolodromiidae que des Homoloidea.

Il est difficile de ne pas constater les étroites ressemblances dans les traits de la carapace entre les Eocarcinidae et les Erymidae. Mais l'abdomen d'*Eocarcinus* (Fig. 21), plus brachyourien qu'astacien, interdit de voir une parenté immédiate entre les deux familles.

Un problème similaire est posé par le genre *Rhinopoupinia* Feldmann, Tshudy & Thomson, 1993, du Maastrichtien de l'Antarctique. Comme l'ont bien fait remarquer ses auteurs (1993 : 30), le rattachement de *R. bicornis* Feldmann, Tshudy & Thomson, 1993 (cf. aussi Feldmann *et al.* 1997 : 1013) aux Poupiniidae doit être regardé avec beaucoup de réserve, car la définition de la famille des Poupiniidae est essentiellement basée sur les caractères de la face ventrale.

À noter qu'un autre genre du Lias, *Eoprosopon* Förster 1986, monotypique avec *E. klugi* Förster, 1979, est assigné par Wehner (1988 : 12, tabl. entre p. 146 et p. 147) aux Prosopidae von Meyer, 1860, sous-famille Pithonotinae Glaessner, 1933, et non aux Eocarcinidae (cf. aussi Krobicki & Müller 2000). Comme chez *Eocarcinus*, l'abdomen, très large et avec de vastes parties pleurales, se trouve dans le prolongement du corps. *E. klugi* nous montre des péréiopodes postérieurs partiellement conservés : p4 est plus court que p2 et p3, tandis que p5 est très réduit, peut-être en position dorsale.

Torynommidae Glaessner, 1980

Certains caractères de la diagnose des Torynommidae (Glaessner 1980 : 180, 181 ; Bishop 1983 : 47 ; Martins Neto 1987 : 408 ; Tucker *et al.*

1987 : 285 ; Feldmann 1993 : 206 ; cf. aussi Feldmann & Wilson 1988 : 476 ; Feldmann *et al.* 1993 : 34, 1997 : 1013 ; Collins *et al.* 1993 : 303 ; Fraaye 1996c : fig. 1 ; Fraaye & Collins 1996 : 325) suggèrent en effet que cette famille peut prendre place dans les Podotremata : gonopores femelles et mâles coxaux ; sternites thoraciques postérieurs basculés par rapport aux sternites précédents ; p4 et p5 ou p5 seul réduits et dorsaux.

Diaulacidae Wright & Collins, 1972

La famille des Diaulacidae Wright & Collins, 1972, a été établie pour le genre *Diaulax* Bell, 1863. Le genre *Diaulax* a été rattaché d'abord aux Eubrachyura dans les Cancridae, par Bell (1863 : 6), ensuite aux Podotremata, d'abord dans les Dynomenidae (Wright & Wright 1950 ; Glaessner 1969 : R488), puis considéré comme genre type d'une famille particulière de Dromiacea (Wright & Collins 1972 : 55 ; Bishop 1983 : 45, 1986b : 133 ; Fraaye 1996c : fig. 1). Les caractères dont on dispose actuellement dans la littérature ne nous permettent pas de formuler une hypothèse sur le statut exact de la famille ; néanmoins l'appartenance aux Podotremata semble certaine.

Il est intéressant de noter que les représentants des Diaulacidae, des Dakoticancridae et des Etyidae sont connus des mêmes gisements du Crétacé du Texas et d'Angleterre (Wright & Collins 1972 ; Bishop 1983 ; Schweitzer Hopkins *et al.* 1999).

Classification

Nous manquons actuellement d'une vue d'ensemble publiée sur les Podotremata, rassemblant les multiples modalités d'organisation de leur corps et faisant état de la dimension de leur diversité spécifique. Si de telles données étaient disponibles à l'heure actuelle, les paléontologistes auraient plus d'éléments fiables pour décider de l'affiliation des taxons fossiles. Une nouvelle compréhension de l'histoire évolutive des Podotremata pourrait alors émerger. Il est probable que, parmi les nombreuses espèces fossiles actuellement attribuées aux Prosopidae, Dynomenidae, Dromiidae et Homolidae, certaines resteront

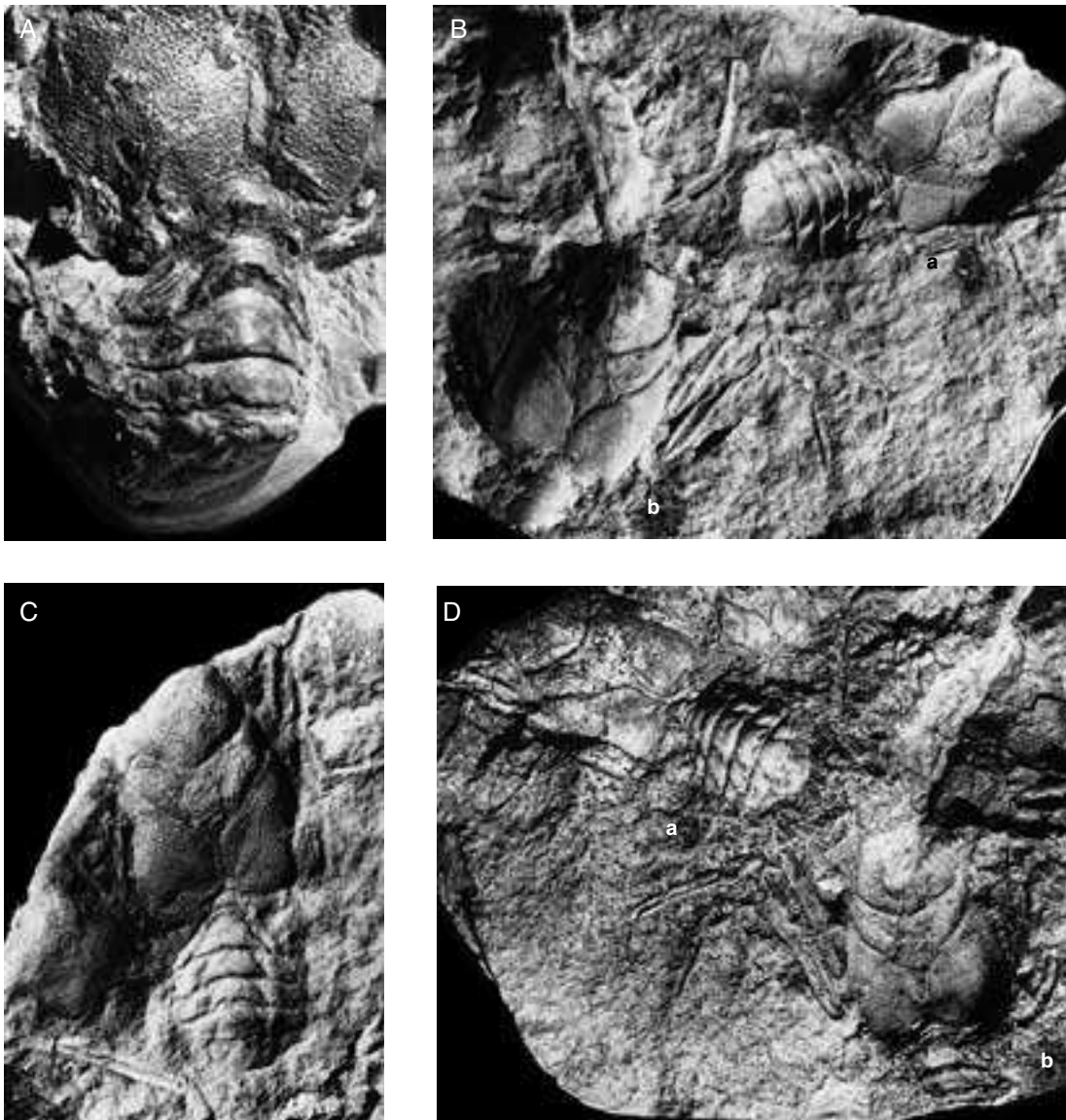


FIG. 21. — *Eocarcinus praecursor* Withers, 1932, Lias inférieur (Pliensbachien inférieur) d'Angleterre ; **A**, Gloucestershire, Mickelton Tunnel : l'un des deux paratypes, avec l'abdomen (Bm 23091) ; **B**, **D**, Yorkshire, Runswick Bay, moulage des deux parties du nodule contenant quatre spécimens (YORYM 993-996) : deux individus avec l'abdomen, a (YORYM 993) et b (YORYM 994) ; **C**, même moulage, vue grossie du spécimen a (YORYM 993).

rattachées à ces lignées mais que d'autres s'avèreront appartenir à des familles nouvelles. Toute classification qui fait abstraction de la monophylie des Podotremata contribue à détourner notre attention de leur originalité morphologique.

La biologie moderne est bâtie sur la notion que les fossiles jouent un rôle capital dans la reconstruction de l'évolution de la vie. Cet avis n'est pas partagé par tous (Darwin 1859 ; Nelson 1978 ; Patterson 1981). Plutôt que de débattre de l'importance des fossiles, il est préférable d'examiner

les problèmes associés au traitement conjoint des données apportées par les fossiles et les actuels (Novacek 1992). Il est évident que l'analyse cladistique est sensible à l'intégration de nouveaux taxons (données), qu'ils soient fossiles ou actuels. La dimension temporelle est intrinsèque à tout cladogramme, même s'il n'intègre pas les fossiles. Mais, quand les fossiles sont intégrés à l'analyse, il est possible d'attribuer un âge minimal à l'apparition des caractères. Aucun Podotremata, ni actuel ni fossile, ne possède une carapace très élargie, aplatie et autant repliée ventralement que celle des Etyidae et une telle conformation du corps était jusqu'à présent considérée comme exclusive des Eubrachyura. Les Etyidae du Crétacé nous montrent que la carapace large et avec un important repli ventral est apparue plus d'une fois au cours de l'évolution des Brachyours et que l'évolution de la carapace est plus complexe qu'on ne le croyait.

Chez les Etyidae et chez *Mithracites*, les structures de la face ventrale sont préservées et donc observables : les seules parties manquantes se situent uniquement sous l'abdomen. Un sternum thoracique presque complètement dégagé a pu être fossilisé chez un individu de *Mithracites vectensis*, où l'abdomen n'est plus en place et laisse à découvert certains sternites thoraciques : on peut distinguer le bouton-pression homoloïdien (Bouchard 2000 : fig. 27B). En revanche, on ne connaît pas les appendices abdominaux, qu'il s'agisse de la condition de l'uropode dans les deux sexes et, chez le mâle, des pléopodes sexuels 1 et 2 et de pléopodes vestigiaux éventuels sur les segments 3-5, ainsi que des pléopodes chez la femelle. La préservation exceptionnelle des caractères chez les Etyidae, le nombre parfois élevé de spécimens pour la même espèce et la présence de représentants dans deux régions du monde (Europe et Texas), avec une datation précise, remet en question la valeur du traitement des caractères des fossiles, théoriquement plus pauvres que ceux des formes actuelles. Ces Crabes du Crétacé nous montrent des combinaisons uniques de caractères morphologiques (fiabiles), inconnues dans les groupes actuels, mais les homologues ne sont pas ambiguës et l'interprétation des structures, sup-

posée sujette à des évaluations différentes, ne pose pas de problèmes majeurs, ce qui permet une réévaluation du concept de Podotremata.

Section HETEROTREMATA Guinot, 1977

Genre *Secretanella* n. gen.

ESPÈCE TYPE. — *Xanthosia arcuata* Secretan, 1964. Genre fossile du Crétacé.

ESPÈCES INCLUSES. — *Secretanella arcuata* (Secretan, 1964) n. comb.

ÉTYMOLOGIE. — Nous dédions ce genre à notre collègue et amie Sylvie Secretan, Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS, Paris, en hommage à son œuvre de paléontologiste et d'anatomiste. Ses études constituent un apport considérable pour la connaissance des Crustacés, notamment en ce qui concerne le squelette endophragmal des Décapodes. Genre féminin.

DISTRIBUTION. — Cénomaniens de Madagascar, Antsaramahavelona.

DIAGNOSE

Carapace environ une fois et demie plus large que longue, sa plus grande largeur se trouvant au niveau de la dernière épine antéro-latérale. Largeur fronto-orbitaire inférieure à la moitié de la largeur maximale de la carapace. Bords latéraux de la carapace distincts. Face dorsale lisse, avec une aréolation marquée, certaines régions étant renflées, notamment les régions branchiales. Ligne de déhiscence latérale. Sternite 4 exposé en avant et sur les côtés du telson. Cavité sterno-abdominale creusée. Abdomen formé de six segments plus le telson, dépourvu d'uropodes en plaques dorsales, sans parties pleurales distinctes et laissant visible de part et d'autre une partie du sternum thoracique (pour la description détaillée et des figures, cf. Secretan 1964).

REMARQUES

Nous établissons le genre *Secretanella* n. gen. pour *Xanthosia arcuata* Secretan (1964 : 173, figs 101-104, pl. 19, figs 5, 6, pl. 20, figs 7, 8). Secretan (1964 : 177 ; 1982 : 927, fig. 2) avait déjà remarqué l'hétérogénéité du genre *Xanthosia* en soulignant l'existence de « groupes d'espèces ». L'étude du sternum thoracique et de l'abdomen, préservés, chez *Etyus martini* du Crétacé

d'Europe ainsi que chez *X. aspera* et *X. paw-pawensis* du Crétacé du Texas permet aujourd'hui de rattacher le genre *Xanthosia* emend. aux Podotremata et nous amène à ré-interpréter la position de *S. arcuata* en plaçant le genre *Secretanella* parmi les Heterotremata.

Remerciements

Nos plus vifs remerciements s'adressent à Sylvie Secretan (Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS, Institut de Paléontologie) ainsi qu'à Rodney M. Feldmann (Kent State University, Ohio) pour leurs encouragements à mener notre étude ainsi que pour leurs suggestions et critiques qui ont permis d'améliorer notre texte. Sylvie nous a aimablement ouvert sa bibliothèque et a organisé le prêt de matériel déposé dans son institut. Nous sommes extrêmement reconnaissants à L. B. Holthuis qui, une fois encore, nous a éclairés sur la nomenclature. Nous remercions également J. S. H. Collins qui a commenté certains points de notre texte. À plusieurs reprises, Paul Clark (The Natural History Museum, Londres) nous a été d'un grand secours, et nous lui exprimons notre gratitude. Nous remercions A. De Angeli pour des informations concernant du matériel éocène d'Italie en cours d'étude. Pour le prêt du matériel nous remercions les personnes suivantes : Mike Dorling (Sedgwick Museum, University of Cambridge) ; Paul Ensom (Yorkshire Museum, York, Angleterre) ; Agnès Rage (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) ; Andrew J. Ross (The Natural History Museum, Londres) ; Dale Winkler (Shuler Museum of Paleontology, Texas). Tous les dessins des fossiles ainsi que la Figure 20 sont des originaux et ont été réalisés par Michèle Bertoncini, qui a également mis en place l'iconographie : nous l'assurons de notre très vive gratitude. Nos remerciements s'adressent aussi à Didier Geffart, auteur des photographies. Ce travail a été effectué pendant le séjour de Marcos Tavares comme Professeur invité en juillet 2000 au Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, ainsi que pendant le séjour de Danièle Guinot comme Professeur invité à l'Université Santa Úrsula, Rio de Janeiro, en novembre 2000.

RÉFÉRENCES

- BALSS H. 1957. — Decapoda. VIII: Systematik, in BRONNS Dr. H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig; Heidelberg, Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief.: 1505-1672.
- BELL T. 1858. — A monograph of the fossil malacostracan Crustacea of Great Britain. Part I: Crustacea of the London Clay. *Palaeontographical Society* 10: i-viii, 1-44.
- BELL T. 1863. — A monograph of the fossil malacostracan Crustacea of Great Britain. Part II: Crustacea of the Gault and Greensand. *Palaeontographical Society* 14: 1-44.
- BESCHIN C., BUSULINI A., DE ANGELI A., TESSIER G. & UNGARO S. 2000. — The fauna of the Gecchelina Quarry at Monte di Malo (Vicenza - Northern Italy): a preliminary study, in *Ist Workshop on Mesozoic and Tertiary Decapod Crustaceans, 6-8 October 2000. Extended Abstracts*. Studi e Ricerche, Associazione Amici del Museo, Museo Civico « G. Zannato », Montecchio Maggiore Vicenza: 7-10.
- BEURLEN K. 1928. — Die fossile Dromiaceen und ihre Stammesgeschichte. *Palaeontologische Zeitschrift* 10 (2): 144-183.
- BEURLEN K. 1930. — Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschritte der Paläontologie und Geologie* 8 (26): i-viii + 317-586.
- BEURLEN K. 1933. — Zur Entfaltung der Brachyuren and zur der Frage der explosiven Formenbildung überhaupt. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B (8): 473-479.
- BISHOP G. A. 1982. — *Homolopsis mendryki*: a new fossil crab (Crustacea Decapoda) from the Late Cretaceous Dakoticancer Assemblage, Pierre Shale (Maastrichtian) of South Dakota. *Journal of Paleontology* 56 (1): 221-225.
- BISHOP G. A. 1983. — Fossil decapod crustaceans from the Lower Cretaceous, Glen Rose Limestone of Central Texas. *Transactions of the San Diego Society Natural History* 20 (2): 27-55.
- BISHOP G. A. 1985. — Fossil decapod Crustaceans from the Gammon Ferruginous Member, Pierre Shale (Early Campanian), Black Hills, South Dakota. *Journal of Paleontology* 59 (3): 605-624.
- BISHOP G. A. 1986a. — A new crab, *Zygastracarinus cardsmithi* (Crustacea, Decapoda), from the Lower Pierre Shale, southeastern Montana. *Journal of Paleontology* 60 (5): 1097-1102.
- BISHOP G. A. 1986b. — Occurrence, preservation, and biogeography of the Cretaceous crabs of North America, in HECK K. L. Jr. & GORE R. H. (eds), *Crustacean Issues*. Vol. 4: *Crustacean Biogeography*. A. A. Balkema Press, Rotterdam: 111-142.

- BISHOP G. A. 1991. — *Xanthosia occidentalis* Bishop, 1985, and *Xanthosia spinosa* new species, two late Cretaceous crabs from the Pierre Shale of the western Interior. *Journal of Crustacean Biology* 11 (2): 305-314.
- BISHOP G. A. 1992. — Two new crabs, *Homolopsis williamsi* and *Homolopsis centurialis* (Crustacea: Decapoda) from the Western Interior Cretaceous of the United States. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105 (1): 55-66.
- BISHOP G. A., FELDMANN R. M. & VEGA F. 1998. — The Dakoticancridae (Decapoda, Brachyura) from the Late Cretaceous of North America and Mexico. *Contributions to Zoology* 67 (4): 237-255.
- BOUCHARD J.-M. 2000. — *Morphologie fonctionnelle des systèmes de rétention de l'abdomen chez les Brachyours (Crustacea Decapoda). Microstructures ; implications phylogénétiques et systématiques*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 694 p.
- CARTER J. 1898. — A Contribution to the Palaeontology of the Decapod Crustacea of England. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 54: 15-44.
- COLLINS J. S. H. & JACOBSEN S. L. 1994. — A synopsis of the biostratigraphic distribution of the Crab genera (Crustacea Decapoda) of the Danian (Palaeocene) of Denmark and Sweden. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 21: 35-46.
- COLLINS J. S. H. & MORRIS S. F. 1976. — Tertiary and Pleistocene Crabs from Barbados and Trinidad. *Paleontology* 19 (1): 107-131.
- COLLINS J. S. H. & RASMUSSEN H. W. 1992. — Upper Cretaceous - Lower Tertiary decapod crustaceans from West Greenland. *Bulletin Grønlands Geologiske Undersøgelse* 162: 1-46.
- COLLINS J. S. H., KANIE Y. & KARASAWA H. 1993. — Late Cretaceous crabs from Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan* N. S. (172): 292-310.
- COLLINS J. S. H., FRAAYE R. H. B. & JAGT J. W. M. 1995. — Late Cretaceous anomurans and brachyurans from the Maastrichtian type area. *Acta Palaeontologica Polonica* 40 (2): 165-210.
- COLLINS J. S. H., FRAAYE R. H. B. & JAGT J. W. M. 2000. — First record of *Hoplitocarcinus gibbosus* (Schlüter, 1879) from the Lower Campanian of Belgium. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 70 : 121-127.
- DARWIN C. 1859. — *On the Origin of Species*. John Murray, London, ix + 502 p.
- DESMAREST A.-G. 1823. — Crustacés Malacostracés, in *Dictionnaire des Sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la Nature, considérés soit en eux-mêmes, d'après l'état actuel de nos connaissances, soit relativement à l'utilité qu'en peuvent retirer la médecine, l'agriculture, le commerce et les arts. Suivi d'une biographie des plus célèbres naturalistes*. F. G. Levrault et Le Normant, Strasbourg ; Paris, tome 28 : 138-425. [Malacostracés : 211-285]. Atlas, vol. 4, pls 1-58.
- DESMAREST A.-G. 1825. — *Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou dans les eaux douces de la France*. F. G. Levrault, Paris, xix + 446 p.
- ERWIN D. H. 1993. — *The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian*. Columbia University Press, New York, 327 p.
- FELDMANN R. M. 1993. — Additions to the fossil decapod crustacean fauna of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 36: 201-211.
- FELDMANN R. M. & WILSON M. T. 1988. — Eocene decapod crustaceans from Antarctica. *Geological Society of America* 169: 465-488.
- FELDMANN R. M., TSHUDY D. M. & THOMSON M. R. A. 1993. — Late Cretaceous and Paleocene Decapod Crustaceans from James Ross Basin, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology* 67 (1) suppl.: 1-41.
- FELDMANN R. M., AGUIRRE-URRETA M., CHIRINO-GÁLVEZ L. & CASADIO S. 1997. — Palaeogeography of Cretaceous and Tertiary Decapod Crustaceans from southern South America: The link with Antarctica, in RICCI C. A. (ed.), *The Antarctic Region: Geological Evolution and Processes*. Terra Antarctica Publication, Siena: 1007-1016.
- FISCHER J.-C. 1889. — *Fossiles de France et des régions limitrophes*. 2^e éd., Paris, Masson, 479 p.
- FORRÉ H. 1887. — Contribution à l'étude du système crétacé de la Belgique. Mémoires III : Bibliographie et tableau des Thoracostracés crétacés décrits jusqu'à ce jour. *Annales de la Société géologique de Belgique* 14 : 176-195.
- FÖRSTER R. 1966. — Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. *Palaeontographica* 125: 61-175.
- FÖRSTER R. 1979. — *Eocarcinus praecursor* Withers (Decapoda, Brachyura) from the Lower Pliensbachian of Yorkshire and the early crabs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* (1): 15-27.
- FÖRSTER R. 1985a. — Evolutionary trends and ecology of Mesozoic decapod crustaceans. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 299-304.
- FÖRSTER R. 1985b. — Frühe Anomuren und Brachyuren (Decapoda, Crustacea) aus dem mittleren Dogger. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historie, Geologie* 25: 45-60.
- FÖRSTER R. 1986. — Der erste Nachweis eines brachyuren Krebses aus dem Lias (oberes Pliensbach) Mitteleuropas. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historie, Geologie* 26: 25-31.
- FÖRSTER R., GAZDZICKI A. & WRONA R. 1985. — First record of a homolodromiid crab from a Lower

- Miocene glacio-marine sequence of West Antarctica. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* (6): 340-348.
- FRAAYE R. H. B. 1996a. — A new Thethyan migrant: *Cretachlorodius enciensis* n.gen., n.sp. (Crustacea, Decapoda), from the Maastrichtian type area. *Journal of Paleontology* 70 (2): 293-296.
- FRAAYE R. H. B. 1996b. — Late Cretaceous swimming crabs: radiation, migration, competition, and extinction. *Acta Geologica Polonica* 46 (3-4): 269-278.
- FRAAYE R. H. B. 1996c. — *Evolution of Reef-Associated Decapod Crustaceans through Time, with Particular Reference to the Maastrichtian Type Area*. Ph.D. thesis, Université d'Utrecht, Utrecht, Germany: 157-183, figs 1-8.
- FRAAYE R. H. B. & COLLINS R. H. B. 1996. — Two new decapod crustaceans from the Portlandian of Dorset, England. *Proceedings of the Geologists' Association* 107: 323-326.
- FRAAYE R. H. B. & SUMMESBERGER H. 1999. — New crustacean records from the Late Campanian of the Gschliefgraben (Cretaceous, Austria). *Beiträge zur Paläontologie* 24: 1-6.
- FRITSCH A. 1893. — Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation: Paläont. Untersuchungen der einzelnen Schichten. V : Priesener Schichten. *Archiv der Naturwissenschaftlichen Landesdurchforschung von Böhmen* 9 (1): 1-135.
- FRITSCH A. & KAFKA J. 1887. — *Die Crustaceen der böhmischen Kreideformation*. Selbstverlag, Praha, 53 p.
- GLAESSNER M. F. 1929a. — *Crustacea Decapoda. Fossilium Catalogus, pars 41*. W. Junk, Berlin, 464 p.
- GLAESSNER M. F. 1929b. — Decapodenstudien. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie* 63 (B): 137-176.
- GLAESSNER M. F. 1933. — Die Krabben der Juraformation. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B* (3): 178-191.
- GLAESSNER M. F. 1969. — Decapoda, in MOORE R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part R: *Arthropoda*, 4 (2). University of Kansas Press, Lawrence; Geological Society of America, Boulder: R399-R533, R626-R628.
- GLAESSNER M. F. 1980. — New Cretaceous and Tertiary crabs (Crustacea: Brachyura) from Australia and New Zealand. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 104 (6): 171-192.
- GORODISKY A. & REMY J.-M. 1960. — Sur les Décapodes éocènes du Sénégal occidental. *Bulletin de la Société géologique de France* (7) 1 (1959) : 315-319.
- GOULD C. 1859. — Description of a new fossil Crustacean from the Lower Greensand of Atherfield. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 15: 237-238.
- GUINOT D. 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique* n. s. 112 (3) : 211-292.
- GUINOT D. 1979. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyours. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 112 (A) : 1-354.
- GUINOT D. 1991. — Établissement de la famille des Poupiniidae pour *Poupinia hirsuta* gen. nov., sp. nov. de Polynésie (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Homoloidea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e sér. 1990 (1991) (A) 12 (3-4) : 577-605.
- GUINOT D. 1993a. — Données nouvelles sur les Crabes primitifs (Crustacea Decapoda Brachyura). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (3) 316 (10), 1993 : 1225-1232.
- GUINOT D. 1993b. — Données nouvelles sur les Raninoidea de Haan, 1841 (Crustacea Decapoda Brachyura Podotremata). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (3), 316 (11) : 1324-1331.
- GUINOT D. 1995. — Crustacea Decapoda Brachyura : Révision de la famille des Homolodromiidae Alcock, 1900, in CROSNIER A. (éd.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Vol. 13. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 163 : 155-282.
- GUINOT D. & BOUCHARD J.-M. 1998. — Evolution of the abdominal holding systems of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Zoosystema* 20 (4) : 613-694.
- GUINOT D. & RICHER DE FORGES B. 1995. — Crustacea Decapoda Brachyura : Révision de la famille des Homolidae de Haan, 1841, in CROSNIER A. (éd.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Vol. 13. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 163 : 283-517.
- GUINOT D., DOUMENC D. & CHINTIROGLOU C. 1995. — A review of the carrying behaviour in brachyuran crabs, with additional information on the symbioses with sea anemones. *Raffles Bulletin of Zoology* 43 (2): 377-416.
- ICZN 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
- IKEDA H. 1998. — *The Deep-Sea Crabs of Sagami Bay*. Hayama Shiosai Museum, Isshiki, 180 p., 73 pl.
- JAGT J. W. M., COLLINS J. S. H. & FRAAYE R. H. B. 1991. — A new Late Maastrichtian xanthid crab from southern Limburg (The Netherlands). *Cretaceous Research* 12: 553-560.
- JAGT J. W. M., FRAAYE R. H. B. & VAN BAKEL B. W. M. 2000. — Late Cretaceous decapod crustacean faunas of northeast Belgium and the southeast Netherlands, in 1st *Workshop on Mesozoic and Tertiary Decapod Crustaceans, 6-8 October 2000. Extended Abstracts*. Studi e Ricerche, Associazione Amici del Museo, Museo Civico « G. Zannato », Montecchio Maggiore, Vicenza: 37-42.
- KROBICKI M. & MÜLLER P. M. 2000. — Crabs of the family Prosopidae - their distribution and palaeogeography, in 1st *Workshop on Mesozoic and Tertiary*

- Decapod Crustaceans, 6-8 October 2000. Extended Abstracts.* Studi e Ricerche, Associazione Amici del Museo, Museo Civico « G. Zannato », Montecchio Maggiore, Vicenza: 49-50.
- LÖRENTHEY E. & BEURLEN K. 1929. — Die fossilen Decapoden der Länder der ungarischen Krone. *Geologia Hungarica (Palaeontologica)* 3: 1-420.
- MANTELL G. A. 1822. — *The Fossil of the South Downs, or Illustrations of the Geology of Sussex.* Lupton Rilfe, London, xiv + 327 p.
- MANTELL G. A. 1844. — *Medals of Creation.* Vol. 2. Hg Bohn, London, i-viii, 457-1016 p..
- MARTINS NETO R. G. 1987. — Primeiro registro de decápode na Formação Santana, bacia do Araripe (Cretáceo Inferior), Brasil. *Ciência e Cultura*, São Paulo 39 (4): 406-410.
- MCCOY F. 1849. — On the classification of some British fossil Crustacea, with notices of new forms in the University collection at Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History* (2) 4: 161-179, 330-335.
- MCCOY F. 1854. — On some new cretaceous Crustacea. *Annals and Magazine of Natural History* (2) 14: 116-122.
- MCLAY C. L. 1999. — Crustacea Decapoda: Revision of the Famiy Dynomenidae, in CROSNIER A. (éd.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Vol. 20. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 180 : 427-569.
- MILNE EDWARDS A. 1861. — Histoire des Crustacés Podophthalmaires fossiles. Tome 1. *Annales des Sciences naturelles* (Zoologie) (4) 14 : 129-293 [1-162] [Portuniens fossiles : 69-162].
- MILNE EDWARDS A. 1862. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. Première Partie. *Annales des Sciences naturelles* (Zoologie) (4) 18 : 31-85.
- MILNE EDWARDS A. 1863. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. *Annales des Sciences naturelles* (Zoologie) (4) 20 : 273-324.
- MILNE EDWARDS A. 1865. — Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. *Annales des Sciences naturelles* (Zoologie) (5) 3 : 297-351.
- MILNE EDWARDS H. 1834. — *Histoire naturelle des Crustacés comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux.* Atlas. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, vol. 1, xxxv + 468 p.
- MINEMIZU R. 2000. — *Marine Decapod and Stomatopod Crustaceans mainly from Japan.* [s. n.], Tokyo, 344 p. (en japonais).
- MORRIS J. A. 1854. — *Catalogue of British Fossils.* 2nd ed. J. A. Morris, London.
- MORRIS S. F. 1980. — Catalogue of the types and figured specimens of Fossil Crustacea (excl. Ostracoda), Chelicerata, Myriapoda and Pycnogonida in the British Museum (Natural History). *Trustees of the British Museum (Natural History)*, 53 p.
- MURAOKA K. 1982. — *Crabs.* Hoikusha, Osaka, 207 p. (en japonais).
- NEAVE S. A. 1930. — *Nomenclator Zoologicus.* Vol. II: D-L. The Zoological Society of London, London, 1025 p.
- NELSON G. 1978. — Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law. *Systematic Zoology* 27: 324-345.
- NOVACEK M. J. 1992. — Fossils as critical data for phylogeny, in NOVACEK M. J. & WHEELER Q. D. (eds), *Extinction and Phylogeny.* Columbia University Press, New York: 46-88.
- PATTERSON C. 1981. — Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematic* 12: 195-223.
- PÉREZ C. 1928. — Évolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyures. *Comptes rendus des Séances hebdomadaires de l'Académie des Sciences* 186 : 648-650.
- QUAYLE W. J. & COLLINS J. S. H., 1981. — New eocene crabs from the Hampshire basin. *Paleontology* 24 (4): 733-758.
- RATHBUN M. J. 1935. — Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America Special Papers* (2): 1-160.
- REUSS A. 1845-1846. — *Die Versteinerungen der Böhmischen Kreide-Formation.* Schweizerbart, Stuttgart, iv + 58 p. (1845) ; iv + 148 p. (1846).
- REUSS A. 1859. — Zur Kenntniss fossiler Krabben. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften in Wien* 17: 1-90.
- ROBERTS H. B. 1962. — The Upper Cretaceous decapod crustaceans of New Jersey and Delaware, in RICHARD H. B. (ed.), *The Cretaceous Fossils of New Jersey.* Paleontology series 61, Bureau of Geology and Topography Kemble Widner, State Geologist, Trenton: 163-191.
- SAKAI T. 1936. — Studies on the Crabs of Japan. I: Dromiacea. *Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku* (B) 3 (suppl. 1): 1-66.
- SCHRAM F. R. & MAPES R. H. 1984. — *Imocaris tuberculata*, n. gen., n. sp. (Crustacea: Decapoda) from the Upper Mississippian Imo Formation, Arkansas. *Transactions of the San Diego Society Natural History* 20 (11): 165-168.
- SCHRAM F. R., FELDMANN R. M. & COPELAND M. J. 1978. — The Late Devonian Palaeopalaemonidae and the earliest decapod crustaceans. *Journal of Paleontology* 52: 1375-1387.
- SCHWEITZER HOPKINS C., SALVA E. W. & FELDMANN R. M. 1999. — Re-evaluation of the genus *Xanthosia* Bell, 1863 (Decapoda: Brachyura: Xanthidae) and descriptions of two new species from the Cretaceous of Texas. *Journal of Paleontology* 73 (1): 77-90.

- SCOTT R. W., FEE D., MAGEE R. & LAALI H. 1978. — *Epeiric Depositional Models for the Lower Cretaceous Washita Group*. Report of Investigation 94, Bureau of Economic Geology, the University of Texas, Austin, 23 p.
- SECRETAN S. 1964. — Les Crustacés du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 156 (C) : 1-223.
- SECRETAN S. 1982. — *Xanthosia robertsi*, Crustacé décapode du Crétacé de Madagascar : nouveau nom et nouvelles hypothèses sur son origine. *Geobios* 15 : 927-933.
- SEPKOSKI J. J. JR. 1992. — Phylogenetic and Ecologic Patterns in the Phanerozoic History of Marine Biodiversity, in ELDREDGE N. (ed.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press, New York: 77-100.
- TAKEDA M. 1992. — *Strange Living Animals Wrapped by a Shell*. Tokyo, Japan, 236 p. (en japonais).
- TAVARES M. S. 1991. — Révision préliminaire du genre *Tymolus* Stimpson, avec la description de *Tymolus brucei* sp. nov. d'Australie occidentale (Crustacea, Brachyura, Cyclodorippoidea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (4) 13, section A (3-4) : 439-456.
- TAVARES M. S. 1992. — Sur la position systématique du genre Éocène américain *Falconoplax* Van Straelen, 1933 (Crustacea Decapoda Brachyura). *Annales de Paléontologie* 78 (2) : 73-81.
- TAVARES M. S. 1993. — Crustacea Decapoda: Les Cyclodorippidae et Cymonomidae de l'Indo-ouest-Pacifique à l'exclusion du genre *Cymonomus*, in CROSNIER A. (éd.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Vol. 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 156 : 253-313.
- TAVARES M. 1998. — Phyllostomolidae, nouvelle famille de Brachyourses Podotremata (Crustacea, Decapoda). *Zoosystema* 20 (1) : 109-122.
- TAVARES M. S. & SECRETAN S. 1992. — La notion de thelycum et de spermathèque chez les Décapodes. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 316 (3) : 133-138.
- TRIBOLET M. DE 1874. — Description des Crustacés du terrain néocomien du Jura Neuchâtelois et Vaudois. *Bulletin de la Société géologique de France* (3) 2 : 350-365.
- TUCKER A. B., FELDMANN R. M., HOLLAND F. D., BRINSTER K. F. 1987. — Fossil crab (Decapoda Brachyura) fauna from the Late Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) Pierre Shale in Bowman County, North Dakota. *Annals of Carnegie Museum* 56 (17): 257-288.
- VAN STRAELEN V. 1928a. — Sur les Crustacés Décapodes Triasiques et sur l'origine d'un phylum de Brachyourses. *Bulletins de la Classe des Sciences, Académie royale de Belgique* (5) 14 (10-11) : 496-516.
- VAN STRAELEN V. 1928b. — Sur un Prosoponidae nouveau du Hauterivien du Diois et sur les « Dromiacea » crétacés en général. *Bulletins de la Classe des Sciences, Académie royale de Belgique* (5) 14 (10-11) : 606-619.
- VAN STRAELEN V. 1936. — Crustacés Décapodes nouveaux ou peu connus de l'époque crétacique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 12 (45) : 1-50.
- VIA L. & SEQUEIROS L. 1993. — Cangrejos máscara (Prosopidae) del Oxfordiense de Moneva (Zaragoza). *Batalleria* (3) 1989 (1993): 5-16.
- WEHNER G. 1988. — *Über die Prosopiden (Crustacea, Decapoda) des Jura*. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität, München, Germany, iv + 154 p.
- WITHERS T. H. 1932. — A Liassic Crab and the Origin of the Brachyura. *Annals and Magazine of Natural History* (10) 9: 313-323.
- WITHERS T. H. 1951. — Some Jurassic and Cretaceous crabs (Prosoponidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology)* 6 (6): 171-186.
- WOODWARD H. 1874. — Seventh Report of the Committee appointed for the purpose of continuing Researches in Fossil Crustacea. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 1873: 304-307.
- WOODWARD H. 1877. — *Catalogue of British Fossil Crustacea with their Synonyms and the Range in Time of each Genus and Order*. Taylor and Francis, London, 155 p.
- WRIGHT C. W. & COLLINS J. S. H. 1972. — *British Cretaceous Crabs*. Palaeontographical Society [Monographs], London, 114 p.
- WRIGHT C. W. & WRIGHT E. V. 1950. — Some Dromiacean crabs from the English Cretaceous. *Proceedings of the Geologists' Association* 61 (1): 13-27.

Soumis le 21 septembre 2000 ;
accepté le 27 février 2001.