

# Données nouvelles sur les Crabes primitifs (Crustacea Decapoda Brachyura Podotremata)

CRUSTACEA DECAPODA  
SMITHSONIAN INSTITUTION  
RETURN TO W-119

DANIÈLE GUINOT

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.  
Reprints : D. Guinot

## New data on primitive Crabs (Crustacea Decapoda Brachyura Podotremata)

### RÉSUMÉ

Sont présentés ici des résultats préliminaires concernant trois familles de Brachyura Podotremata. Chez les Dynomenidae, grâce à de récentes captures en Nouvelle-Calédonie, le genre *Paradynomene* Sakai est comparé aux autres membres de la famille. Chez les Homolodromiidae sont décrites ou confirmées : la présence chez le mâle de segments abdominaux fréquemment dotés de pléopodes rudimentaires sur les somites 3-5 et prolongés par des pleures inclinés ; dans les deux sexes, l'absence d'uropodes vestigiaux intercalés dorsalement et, à leur place, la présence d'une petite pièce insérée ventralement. Trois nouveaux taxons sont décrits : *Homolodromia kai* sp. nov. et *Dicranodromia karubar* sp. nov. en Indonésie, *D. foersteri* sp. nov. aux îles Chesterfield. L'appartenance aux Podotremata de la famille des Dakoticancridae, exclusivement fossile du Crétacé d'Amérique du Nord, est confirmée (existence d'une paire de spermathèques) et les nombreuses singularités du groupe sont discutées. ▲

### ABSTRACT

Preliminary results concerning three families of the Brachyura Podotremata are presented. In the Dynomenidae, thanks to recent captures in New Caledonia, the genus *Paradynomene* Sakai is compared to other members of the family. Described or confirmed in the Homolodromiidae are : the presence in the male of abdominal segments frequently provided with rudimentary pleopods on somites 3-5 and extended by inclined pleura ; in both sexes, the absence of vestigial uropods intercalated dorsally and their replacement by a small platelet inserted ventrally. Three new taxa are described : *Homolodromia kai* sp. nov. and *Dicranodromia karubar* sp. nov. from Indonesia, *D. foersteri* sp. nov. from Chesterfield Islands. The placement of the family Dakoticancridae, only known from North American Cretaceous fossils, in the Podotremata is confirmed (presence of one pair of spermathecae), and the numerous peculiarities of the group are discussed. ▲

**Mots clés :** Crabes primitifs, Podotremata, Dynomenidae, Homolodromiidae, Homolodromia, Dicranodromia, Dakoticancroidea, Dakoticancer, sternum thoracique, spermathèques.

**Key words :** primitive Crabs, Podotremata, Dynomenidae, Homolodromiidae, Homolodromia, Dicranodromia, Dakoticancroidea, Dakoticancer, thoracic sternum, spermathecae.

### ABRIDGED VERSION

The Podotremata Guinot, 1977, contain the primitive Brachyura characterized by the appendicular placement of the sexual orifices, on coxa of P3 in the female, on coxa of P5 in the male, and by the presence of a pair of spermathecae independent from the oviducts, which implies an external fertilization (symplesiomorphy). They contrast with the rest of the Brachyura (Heterotremata and Thoracotremata), which are all sternitreme for the female orifice, represented by a vulva opening on sternite 6 and connected to the seminal receptacle, which implies an

internal fertilization. The Podotremata are also characterized by the general arrangement of the thoracic sternum, by the arrangement of posterior sternites 7 and 8 or just 8, which are usually strongly deflected, the inclination of the latter being associated with the subdorsal or almost dorsal displacement of P4 and P5 or of just P5. The study of new or little known primitive crabs allows the clarification of some points. In the Dynomenidae, the genus *Paradynomene* Sakai is redescribed : P5 with ischio-basis fused to merus and with dactylus minuscule ; frontal region inclined ventrally ; and coaptation of the claws with certain buccal parts. In the Homolodromiidae, the plesiomorphic nature of the male abdomen is demonstrated by the presence of pleopodal rudiments on somites 3-5 and of elongated abdominal pleura ; the absence

Note présentée par Théodore Monod.

Note remise le 5 juillet 1993, acceptée après révision le 24 août 1993.

of vestigial dorsal uropods, replaced by a small ventral platelet in both sexes, is confirmed. Three new species are established : from Indonesia, *Homolodromia kai* sp. nov., with a hairy appearance and dactyli of P2-P3 sickle-shaped ; *Dicranodromia karubar* sp. nov., with a thick tomentum of plumose and spatulate setae ; from the Chesterfield Islands, *D. foersteri* sp. nov., with an almost smooth, finely pubescent carapace. The exclusively fossil family Dakoticancridae from the Cretaceous of North America is confirmed as belonging to the Podotremata : in addition to the coxal position of the female orifices, a pair of enormous spermathecae are found at the extremity of sternal sutures 7/8. The unusual traits of the genus *Dakoticancer* Rathbun, of which

La section des Podotremata a été établie [1, 2] pour regrouper tous les Brachyours primitifs, essentiellement caractérisée par l'emplacement perpendiculaire, des orifices mâles et femelles, respectivement sur la coxa du cinquième périopode thoracique, ou P5, et sur celle du troisième périopode thoracique, ou P3 (symplesiomorphie). Chez les Crabes péditrèmes, la femelle possède une paire de spermatheques indépendantes des oviductes, ce qui implique une fertilisation externe. Ils s'opposent aux autres Brachyours (Heterotremata et Thoracotremata) qui, tous, sont sternitrèmes pour l'orifice génital femelle, toujours représenté par une vulve s'ouvrant sur le sternum thoracique au niveau du sternite 6 et reliée au réceptacle séminal ; cette disposition implique une fertilisation interne (synapomorphie).

Tous les Podotremata actuels connus partagent un ensemble de caractères plésiomorphes, notamment : la disposition du sternum thoracique, dont les sternites postérieurs 7 et 8 ou seul le sternite 8 sont, à un degré variable, situés dans un autre plan que la partie antérieure du plastron et devenant parfois si fortement inclinés qu'ils basculent perpendiculairement par rapport au reste du plastron (par exemple dans le genre *Ranina* Lamarck, le sternite 8 est perpendiculaire au sternite 7) ; de façon concomitante, le rejet en position dorsale des deux dernières paires de pattes thoraciques P4 et P5 (Dromiidae, Homolodromioidea, Cyclodorippoidea) ou seulement de P5 (Dynomenidae, Homoloidea, Raninoidea) ; généralement, la réduction de ces mêmes appendices et leur terminaison par un dispositif chélique ou subchélique (à l'exception des Raninoidea, fouisseurs et, chez les Homoloidea, de quelques Latreilliinae et des Poupiniidae, ces derniers n'ayant pas un P5 réduit), rendant possible le maintien au-dessus du corps d'un organisme protecteur ou défensif ; l'organisation du système endophragmal et la présence d'une selle turcique ; le système de rétention de l'abdomen qui, quand il existe, ne consiste pas en un accrochage « bouton-pression » [3]. Alors que chez les formes « longues » du type Astacoure les cavités arthroïdiales des périopodes thoraciques sont disposées dans un même plan horizontal, chez les Brachyours celles de l'arrière montrent une forte inclinaison. Chez les Dakoticancroidea, Podotremata du Crétacé américain, où la dernière paire de pattes (P5) est subdorsale et réduite, le sternum thoracique offre une conformation particulière.

numerous males and females have been examined, are discussed, in particular : the thoracic sternum very broad, almost completely level, only sternite 8 slightly inclined ; the sternites 4-8 regularly developed and metamerized, with all sutures interrupted medially ; a well excavated sterno-abdominal depression ; abdomen without dorsal uropods, flexed against the ventral surface in both sexes ; presence of a high submedian septum continuous with a triangular proepistome ; and very narrow articular condyles of coxae of P1-P5 on sternum. In the Podotremata, the Dakoticancroidea stand apart from the Dromiacea and Archaeobrachyura and become the sole members of a third subsection. ▲

Dans la présente note, nous présentons quelques résultats nouveaux concernant les Podotremata des familles Dynomenidae, Homolodromiidae, Dakoticancridae, une note particulière traitant des Raninoidea.

## Matériel et méthodes

L'espèce *Paradynomene tuberculata* Sakai a été récoltée en 1993 par l'expédition SMIB 8, navire océanographique *Alis*, sur les monts sous-marins de la ride de Norfolk au sud de la Nouvelle-Calédonie, dans trois stations (st. DW 156, 275-300 m ; st. DW 160, 282-232 m ; st. DW 183, 330-367 m ; B. Richer de Forges coll. et det.). Les Homolodromiidae ont été recueillis en 1991 lors de la campagne franco-indonésienne Karubar, navire océanographique *Baruna Jaya 1*, et lors de la campagne Corail 2 aux îles Chesterfield en 1988. Ce matériel est déposé au Muséum national d'histoire naturelle (MNHN). Les Crabes fossiles du genre *Dakoticancer* Rathbun proviennent tous d'un gisement du Crétacé supérieur (Maestrichtien) d'Amérique du Nord (South Dakota, Pierre Shale) ; ils nous ont été prêtés par le Département de paléobiologie de la Smithsonian Institution à Washington (USNM).

## Résultats et discussion

### Famille des Dynomenidae Ortmann, 1892

Dans l'Histoire naturelle des Crustacés [4], c'est à l'intérieur de la section des Anomoures au voisinage des Dromiens que H. Milne Edwards reconnaît le groupe des Dynomènes, composé alors du seul genre *Dynomene* Latreille (*in* Desmarest, 1825) et de la seule espèce type *D. hispida* Desmarest. A notre connaissance, la famille des Dynomenidae Ortmann, 1892, ne compte que trois genres actuels. Le genre *Açanthodromia* A. Milne Edwards, 1880, contient deux espèces, très rarement récoltées : l'espèce type *A. erinacea* A. Milne Edwards, 1880, de l'Atlantique occidentale, et *A. margarita* Alcock, 1899, de la mer des Andaman et du Japon [5]. Le genre *Dynomene* est connu par une dizaine d'espèces, la plupart étant indo-pacifiques, une s'étendant jusque sur la côte pacifique américaine (*D. ursula* Stimpson, 1860). Le genre *Paradynomene* Sakai est monospécifique, avec *Paradynomene tuberculata* Sakai, 1963, à ce jour connu seulement du Japon, dans deux localités, entre 35 et 85 m [5].

Les Dynomenidae, auxquels d'assez nombreux genres fossiles ont été attribués, sont parmi les Crabes les

plus anciennement connus (Jurassique) : ils seraient antérieurs aux Dromiidae [6]. Malgré son ancienneté, la famille est très mal connue et peu d'études lui ont été consacrées. De tout temps, soit avec le rang de famille (Dynomenidae) soit, plus rarement [7], de sous-famille (Dynomeninae), les Dynomenidés ont été placés à l'intérieur des Dromiacea aux côtés des Dromiidés. A noter que Wright et Collins [8] placent le genre *Acanthodromia* et ses alliés fossiles dans la famille des Prosopidae von Meyer, sous-famille des Pithonotinae Glaessner, tandis qu'ils conservent le seul genre *Dynomene* et les fossiles apparentés dans les Dynomenidae. Les données ontogénétiques sont extrêmement rares et fragmentaires. Grâce à un embryon prélevé dans la ponte d'une femelle, la prézoé d'*Acanthodromia erinacea* A. Milne Edwards a été décrite, avec la conclusion : « *If these zoeae of Acanthodromia are typical of the Dynomenidae then this family, like the Dromiidae, has larval characters which are clearly anomuran and the gap between the dromiids and the homolids, at least from the larval point of view, remain unfilled* [9]. »

Guinot [2] range les Dynomenidae dans la superfamille des Dromioidea, sous-section des Dromiacea, section des Podotremata, en les considérant comme le groupe-frère (*sister-group*) des Dromiidae. Les Dynomenidae partagent avec les Dromiidae, outre leur caractère fondamental de podotrème (orifices femelles et mâles appendiculaires, coxaux ; présence de spermathèques et fertilisation externe), de nombreux traits tels que les dispositions antennulaire et antennaire, la présence d'uropodes vestigiaux et une organisation analogue du système endophragmal thoracique. On notera pour mémoire comme traits essentiels des Dynomenidae : seule la dernière paire de pattes thoraciques modifiée, très réduite, presque rectiligne, intercalée entre le bord latéro-postérieur de la carapace et le mérus du péréiopode précédent ; P5 avec la coxa (réduite à des degrés divers) complètement modifiée par le pénis ; orbites allongées transversalement, l'œil étant complètement abrité dans la cavité orbitaire ; front s'avancant en une sorte de bec qui s'accroche au proépistome ; sternum thoracique plus élargi (mais très peu ou pas rétréci antérieurement, à l'exception du petit écusson s'insérant entre les Mxp3), avec les somites tous situés dans un même plan sauf le 7 (modérément) et le 8 ; ébauche d'une cavité abdominale ; abdomen extrêmement large, y compris chez le mâle ; appareil de rétention de l'abdomen d'un type particulier [3] ; chez le mâle, présence de pattes abdominales rudimentaires au moins sur le segment abdominal 3 (chez *P. devaneyi* Takeda, 1977, un appendice bifide est présent sur le somite 3 ; mais pas chez toutes les espèces ; Alcock [10] écrit pour *D. pilumnoides* : « *No vestiges of any appendages on the 3<sup>rd</sup>-5<sup>th</sup> abdominal somites of the male* ») ; sillons sternaux de la femelle très courts, se terminant par l'ouverture d'une spermathèque au niveau de P3 ; branchies peu éloignées du type trichobranchial ; présence de nombreuses podobranchies. Un comportement de camouflage avec les P5 n'est pas connu : l'extrémité de ceux-ci forme une pince très petite (*Acanthodromia*, *Dynomene* spp.) ou bien le dactyle est réduit à une minuscule pièce cornée comme enfoncée dans le propode et se relevant dorsalement

(*Dynomene* spp., *Paradynomene*) (Fig. 1). Une petite pince « parfaite » a été décrite et figurée par A. Milne Edwards et Bouvier [11] chez *Acanthodromia*.

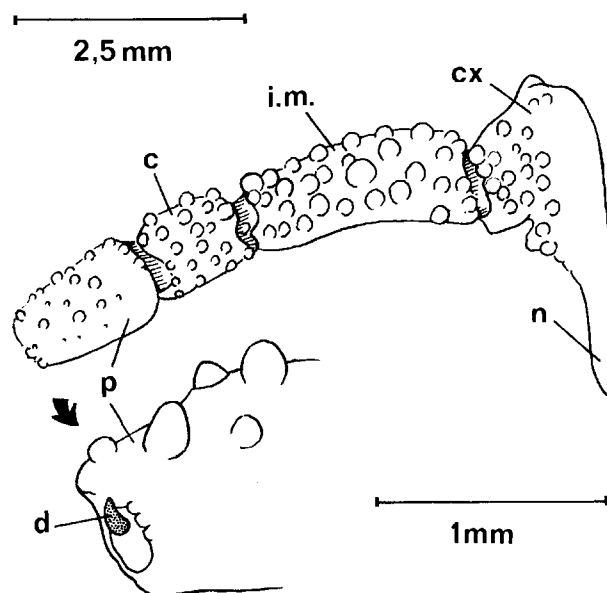


Figure 1. **Dernière paire de péréiopodes thoraciques (P5) de *Paradynomene tuberculata* Sakai, SMIB 8, ride de Norfolk, st. DW 156 : ♀ 19 mm de long (MNHN-B 24780).** c, carpe ; cx, coxa de P5 ; d, dactyle ; i. m., ischio-basis et mérus soudés ; n, pénis ; p, propode, en vue grossie et tourné de façon à apercevoir le dactyle.

Les Dynomenidae sont dotés d'un appareil de rétention, peu efficace (semble-t-il) tout au moins chez l'adulte. Chez *Dynomene hispida* et chez *D. filholi* Bouvier, 1894, l'épisternite 5 dépasse sur les côtés de l'abdomen et porte un tubercule situé au-dessous du niveau de l'uropode, presque à l'articulation des segments abdominaux 5 et 6 : l'abdomen glisse entre les deux protubérances mais ne paraît pas maintenu, chez l'adulte tout au moins. Chez *Dynomene devaneyi*, l'abdomen remplit tout l'espace entre les coxae des péréiopodes thoraciques et c'est au niveau de l'articulation uropode-telson qu'il passe sous une proéminence bituberculée de la coxa des P2. Chez *Paradynomene tuberculata* Sakai, il y a une coaptation des bords de l'abdomen avec les coxae fortement ornementées dorsalement : lorsque la coxa de P2 remonte vers l'avant, sa partie granuleuse se place au-dessus de l'uropode qui, plus étalé latéralement que le sixième segment abdominal et que le telson, pourrait être retenu à cet emplacement.

Grâce aux récoltes au sud de la Nouvelle-Calédonie, au-delà de 200 m, donc à plus grande profondeur qu'au Japon, la description de *Paradynomene tuberculata* est complétée ici : carapace subquadrilatère ; face dorsale aréolée, aux bords armés de dents ; tout le corps fortement ornementé (y compris sur le branchiostège) ; P5 avec l'ischio-basis soudé au mérus et avec un dactyle minuscule, rudimentaire (Fig. 1) ; région ventrale antérieure inclinée perpendiculairement par rapport à la face dorsale et formant avec le mérus des Mxp3 une aire triangulaire (Fig. 2) au-dessous de laquelle vient s'appliquer la face

interne des chélicèdes ; bord antérieur du cadre buccal entaillé par deux orifices ; Mxp3 operculiformes (sauf les deux gros orifices latéro-externes) et disposés sur deux plans (le mérus exposé qui est ornémenté ; en creux, l'ischion, lisse et sétifère, ainsi que l'exopodite presque glabre et en grande partie lisse, formant une zone déprimée sur laquelle s'apposent les doigts de la pince). Cette coaptation de toute la face antérieure ventrale et des Mxp3 avec les chélicèdes constitue un cas unique chez les Dynomenidae et dénote un niveau d'évolution avancé dans le groupe. A noter que la carapace de genres fossiles tels que *Rathbunopon* Stenzel, 1945, ou *Mithracites* Gould, 1859, offre certaines ressemblances avec celle de *Paradynomene*.

#### Superfamille des Homolodromioidea Alcock, 1900

Les Homolodromioidea Alcock, représentés par l'unique famille des Homolodromiidae Alcock, 1900, et par deux genres seulement comptent à ce jour moins de dix espèces dans nos mers [12]. Ils sont parmi les Podotremata actuels sans doute les plus primitifs et, à l'intérieur des Dromiacea, ils se présentent comme le groupe-frère des Dromioidea [2]. Ils se distinguent de ces derniers notamment par : la cavité orbito-antennulaire inexistante ou à l'état d'ébauche ; l'absence de ligne latérale ; le branchiostégite d'une texture particulière, nettement moins calcifié que la face dorsale de la carapace ; le système endophragmal constitué de lames seulement réunies par de fines indentations, donc non continues. Comme les Dromiidae, les Homolodromiidae ont les deux dernières paires de pattes postérieures (P4-P5) réduites, dorsales et dotées d'un dispositif subchéliciforme : à notre connaissance, aucun cas de transport d'un objet au-dessus du corps n'a été signalé. La carapace n'est pas molle comme chez de nombreux Dromies, où le maintien rapproché d'un objet protège et camoufle le céphalothorax.

Glaessner [6] subordonne les Homolodromiens (avec le rang de sous-famille) à la famille exclusivement fossile des Prosopidae von Meyer, 1860, apparue au Jurassique. La découverte du premier Homolodromiidae fossile ne date que des années 80, avec la mise à jour d'*Antarctidromia inflata* Förster, Gazdzicki et Wrona, 1985, du Miocène inférieur, et d'*Homolodromia chaneyi* Felddmann et Wilson, 1988, plus ancien.

De récentes campagnes océanographiques dans l'Indo-Pacifique, qui ont rapporté un assez riche matériel d'Homolodromiidae, permettent de décrire ou de confirmer l'état plésiomorphe de nombreux de leurs caractères. La distribution géographique de la famille, qui demeure représentée par un nombre de formes demeurant encore relativement faible, est étendue dans le Pacifique jusqu'en Nouvelle-Calédonie et aux îles Wallis et Futuna. La répartition pantropicale des deux petits genres, seuls constituants du groupe, est un autre indice de son ancienneté.

Chez les Homolodromiidae, à la différence de la grande majorité des Dromioidea, il n'y a pas d'uropodes dorsaux : des uropodes de type dromien, visibles dorsalement (parfois très latéraux), intercalés latéralement entre le sixième segment abdominal et le telson, n'existent pas. Mais, ces derniers portent au même emplacement une

petite pièce exclusivement ventrale, insérée à la face interne de l'abdomen, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Souvent, chez le mâle, faisant suite aux pléopodes sexuels des deux premiers segments, sont aussi présents des rudiments de pattes abdominales, situés ventralement sous forme d'une languette plus ou moins développée, parfois asymétrique. L'abdomen mâle offre une disposition plésiomorphe, avec des expansions pleurales étendues, parfois tout à fait disjointes.

Trois espèces nouvelles sont décrites ici de façon préliminaire.

#### • *Homolodromia kai* sp. nov. (Fig. 5)

Matériel type. Holotype, ♀ ovig. 25 × 18 mm (Puslitbang Oseanologi LIPI, Indonésie, ou POLIPI). Localité type. Indonésie, îles Kai, 05° 14' S - 133° 00' E, 688-694 m. Etymologie. Par allusion à l'origine du matériel. Matériel examiné. Indonésie, îles Kai, campagne Karubar 1991, N. O. *Baruna Jaya 1*, st. CC 21, 05° 14' S - 133° 00' E, 688-694 m : holotype, ♀ ovig. 25 × 18 mm (POLIPI), paratypes 2 ♀ 23 × 15,7 mm, 12,4 × 8,3 mm (MNHN - B 22704).

Description. Espèce d'assez grande taille ; les femelles de taille plus élevée que les mâles. Carapace oblongue, bombée, un peu dilatée postérieurement. Face dorsale complètement lisse. Sur tout le corps, un revêtement de soies très longues et souples (barbelées au binoculaire), donnant un aspect chevelu. Sillon cervical à peine indiqué dorsalement. Sillon branchio-cardiaque bien visible dorsalement, souligné par une ride et entaillant le bord de la carapace. Branchiostégite de texture un peu molle. Région sous-hépatique renflée, complètement lisse et inerme. Bord latéro-antérieur convexe, lisse. Bord latéro-postérieur renflé. Pas de spinule rostrale. Epines pseudorostrales fortes, rapprochées, inclinées en dedans, lisses. Dent supra-orbitaire (exorbitaire) très forte, oblique, inerme. Dent infra-orbitaire large et lisse. Front s'avancant ventralement et laissant entre lui et le proépistome un espace net. Proépistome avec une proéminence médiane antérieure. Chélicèdes assez longs, non ornémentés, lisses sur tous les articles ; main étroite. P2-P3 longs et grêles, lisses ; dactyles très allongés, arqués en forme faucille. P4 et P5 avec une saillie propodale. Abdomen femelle avec les segments élargis, aux pleures latéraux très peu disjointes ; telson développé, bombé chez la femelle ovigère. Chez la femelle, Pl 1 présents, vestigiaux, uniramés ; pléopodes 2-5 biramés ; pas de Pl 6 mais, à son emplacement, un petit lobe.

#### • *Dicranodromia karubar* sp. nov. (Fig. 4)

Matériel type. Holotype, ♂ 18,5 × 12,4 mm (POLIPI). Localité type. Indonésie, îles Tanimbar, 07° 45' S - 132° 42' E, 401-393 m. Etymologie. Par allusion à la campagne ayant rapporté ce matériel. Matériel examiné. Indonésie, campagne Karubar 1991, N. O. *Baruna Jaya 1* : îles Kai, st. CP 17, 05° 15' S - 133° 01' E, 459-439 m : paratype, ♀ 11 × 8,4 mm (POLIPI). Îles Tanimbar, st. CC 40, 07° 46' S - 132° 31' E, 443-468 m : paratype, ♀ 21,2 × 15 mm (MNHN - B 22694). St. CC 41, 07° 45' S - 132° 42' E, 401-393 m : holotype, ♂ 18,5 × 12,4 mm (POLIPI), paratypes ♂ 23 (env.) × 16,6 mm, 25 × 20 mm (MNHN - B 22695 et POLIPI). St. CP 69, 08° 42' S - 131° 53' E, 356-368 m : paratypes, ♂ 15 × 10,8 mm, 3 ♀ 13 × 9,6 mm, 25 × 18,3 mm, 34 × 25 mm (MNHN -

B 22696 et POLIPI). St. CP 70, 08° 41' S - 131° 47' E, 413-410 m : paratype, ♀ ovig. 38 × 30 mm (MNHN - B 22697). St. CP 75, 08° 46' S - 131° 36' E, 452-451 m : paratype, ♀ 27 × 20,4 mm (MNHN - B 22698).

Description. Espèce de grande taille ; les femelles de taille plus élevée que les mâles. Carapace nettement plus longue que large, bombée, très renflée latéralement dans la région postérieure. Face dorsale de la carapace presque complètement lisse dans les deux sexes. Sur tout le corps, une pubescence de soies courtes, plumeuses, spatulées à l'extrémité, formant un revêtement très épais, d'aspect velouté. Sillons cervical et branchio-cardiaque bien visibles dorsalement et entaillant fortement le bord de la carapace. Branchiostégite de texture dure. Région sous-hépatique extrêmement renflée, complètement lisse et inerne, à l'exception de quelques ornements. Bord latéro-antérieur convexe, lisse. Bord latéro-postérieur très renflé. Rostre marqué par une spinule mince, acérée. Epines pseudorostrales plutôt étroites, écartées, lisses. Dent supra-orbitaire (exorbitaire) forte, élargie, inerne sur le dessus. Dent infra-orbitaire forte, pointue, incurvée, lisse (à l'exception de quelques rares tubercules). Front s'avancant ventralement et s'accrochant complètement au proépistome. Proépistome un peu surélevé médialement. Chélicères forts, non ornementés, lisses sur tous les articles, sauf sur la main qui porte quelques rares tubercules et de gros granules. P2-P3 courts et épais, lisses ; dactyles courts. P4 et P5 sans saillie propodale. P5 court. Abdomen mâle à surface lisse, avec des pleures marqués ; telson très long, aux bords subparallèles sur une grande étendue. Pléopodes 1-2 sexuels ; sur les segments suivants, des vestiges plus ou moins rudimentaires de pattes abdominales. Abdomen femelle avec les segments élargis, se terminant par des pleures latéraux nettement disjoints ; telson très long et fortement bombé, prenant un grand développement chez la femelle ovigère où se forme une cavité incubatrice. Chez la femelle, Pl 1 vestigiaux, uniramés ; pléopodes 2-5 biramés ; pas de Pl 6 mais, à son emplacement, un petit lobe.

• *Dicranodromia foersteri* sp. nov (Fig. 3)

Matériel type. Holotype, ♀ 18 × 12 mm (MNHN - B 22700). Localité type. Iles Chesterfield, 21° 00,69' S - 160° 57,18' E, 650-660 m. Étymologie. Espèce dédiée au paléontologiste Reinhard Foerster. Matériel examiné. Iles Chesterfield : campagne Corail 2, st. DE 14, 21° 00,69' S - 160° 57,18' E, 650-660 m : holotype, ♀ 18 × 12 mm (MNHN - B 22700).

Description. Carapace de forme oblongue, convexe latéralement dans la région postérieure. Face dorsale lisse, avec seulement quelques petites spinules dans la région latéro-antérieure. Sur le corps, une fine pubescence de soies courtes, entremêlées de soies plus longues. Sillon cervical seulement visible sur les flancs. Sillon branchio-cardiaque marqué, souligné par une ride. Branchiostégite de texture un peu molle. Région sous-hépatique assez renflée, portant de nombreuses spinules dispersées. Bord latéro-antérieur garni de spinules juste au-dessous du sillon cervical, ailleurs lisse. Bord latéro-postérieur long, muni de spinules. Rostre marqué par une épine aiguë. Epines pseudorostrales assez courtes et écartées. Front s'avancant ventralement en une cloison, à laquelle

s'accroche complètement le proépistome. Proépistome aplati, non surélevé. Chélicères tuberculés et spinuleux ; main renflée, granuleuse sur ses deux faces. P2-P3 assez épais, inernes ; dactyles courts. P4 et P5 sans saillie propodale. P5 court. Abdomen femelle lisse, avec les segments larges, contigus ; telson triangulaire. Chez la femelle, Pl 1 présents, vestigiaux, uniramés ; pléopodes 2-5 biramés ; pas de Pl 6 mais, à leur emplacement, un petit lobe saillant.

#### Superfamille fossile des *Dakoticancroidea* Rathbun, 1917

Lors de l'établissement du genre crétacé du Dakota *Dakoticancer*, Rathbun [13] l'a rattaché aux Dromioidea en raison de la localisation coxale (P3) des orifices femelles, ainsi que de la réduction et du rejet en position dorsale des péréiopodes postérieurs. Cependant, Rathbun a créé une superfamille et une famille particulières, *Dakoticancroidea* et *Dakoticancridae*, en arguant de l'absence de sillons sternaux (*longitudinal grooves*) chez la femelle. Glaessner [6] a fait de même en incluant dans la section des Dromioidea, tout à la fois et au même rang, Dromioidea, Homoloidea et *Dakoticancroidea*. Cette démarche est actuellement poursuivie par le paléontologiste G. Bishop [14, 15] qui, grâce à la récolte de milliers d'échantillons et à de nombreux travaux consacrés à cette famille exclusivement d'Amérique du Nord, a fourni des renseignements considérables sur les « *Dakoticancer assemblages* ».

L'existence d'orifices génitaux femelles s'ouvrant sur P3 chez des fossiles du Crétacé n'a, en soi, rien d'étonnant puisqu'il s'agit d'un caractère généralisé ; non plus, et même bien au contraire, l'existence d'un P5 subdorsal, ces deux caractères allant souvent de pair. Il fallait cependant vérifier si, comme chez les Crabes de nos mers actuelles, la localisation appendiculaire de l'ouverture femelle s'accompagnait de la présence de spermathèques, dont l'importance a été démontrée [16, 17, 18]. Leur contour se laissait deviner dans certaines excellentes illustrations [19]. Lorsqu'il découvre des individus intersexuels, Bishop [19, 20] décrit le sternum thoracique mais ne mentionne pas les spermathèques. Tel qu'il était montré dans les figurations, très largement développé de part et d'autre de l'abdomen et régulièrement métamérisé, le plastron sternal de *Dakoticancer* n'offrait guère de rapport avec celui d'un Dromiacé banal où le sternum apparaît étroit, presque entièrement recouvert par l'abdomen, et comme encadré par les pattes. Tous ces points qui nous intriguaient depuis longtemps [2] devaient être éclaircis.

L'examen de spécimens mâles et femelles de *Dakoticancer* remarquablement bien conservés [21] permet d'apporter des précisions et de mieux caractériser la famille. Plusieurs individus femelles de *Dakoticancer* ont un plastron débarrassé de leur abdomen : on y observe une paire d'ouvertures spermathécales d'apparence très simple (Fig. 7 et 8), situées à l'extrémité de la suture sternale 7/8 qui parvient au niveau de la coxa de P3, où débouche l'oviducte. Les *Dakoticancridae* sont donc, à cet égard, des Podotremata, et on peut faire l'hypothèse d'une fertilisation externe comme chez les actuels. Toutefois, les spermathèques de *Dakoticancer* se présentent comme deux gros orifices arrondis qui diffèrent des formations rencontrées chez la plupart des Podotremata, soit allongées, soit surmontées d'un

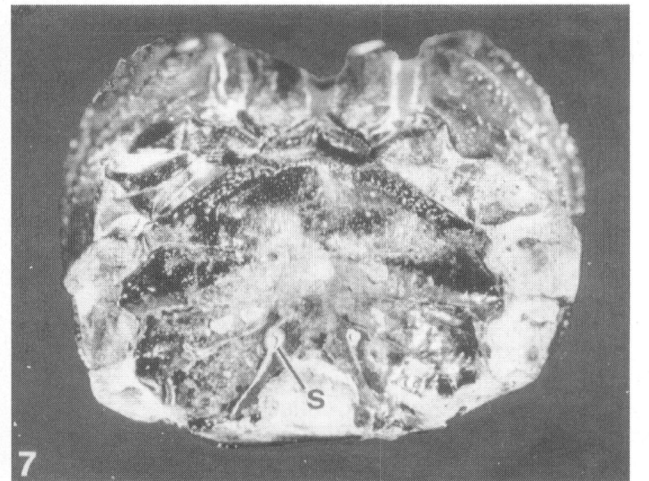
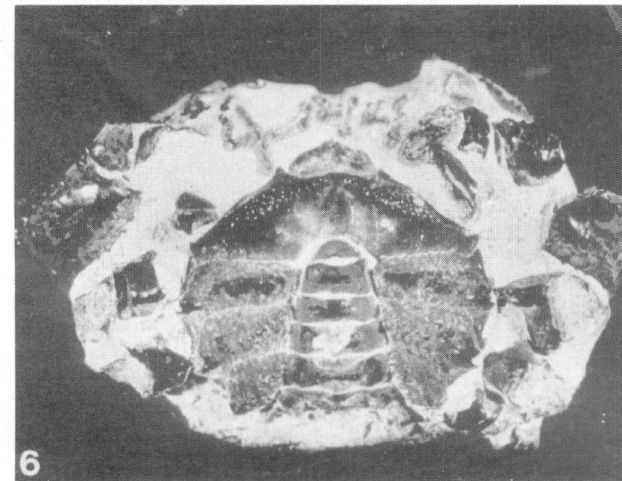
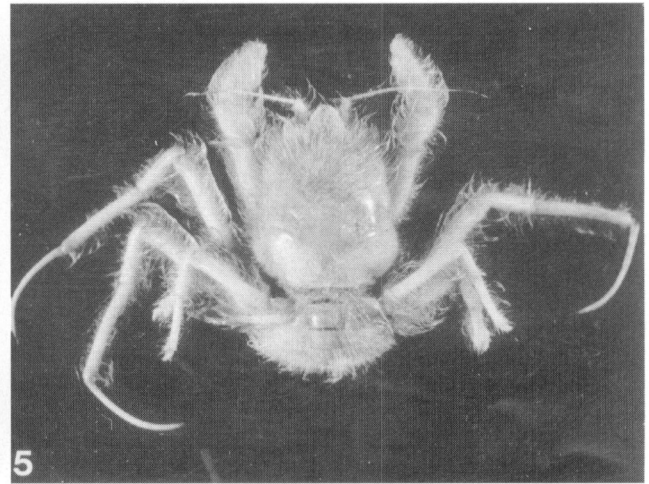
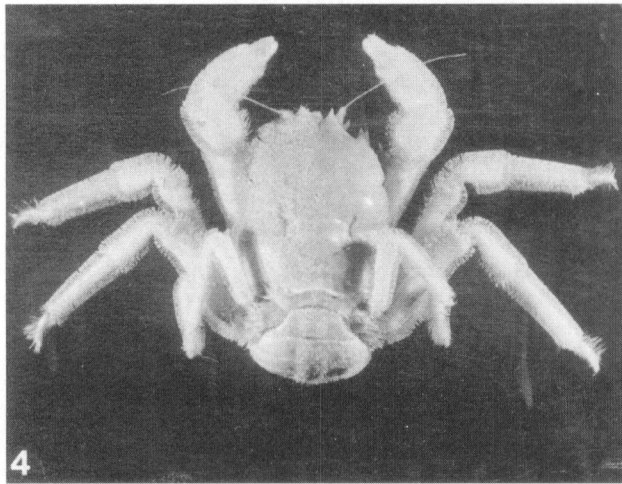
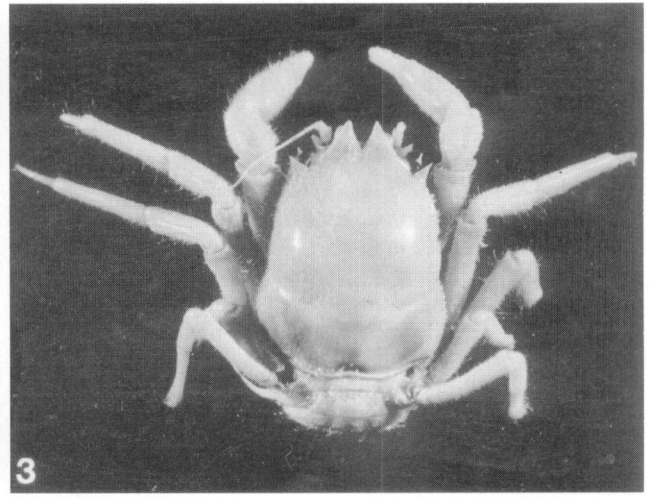
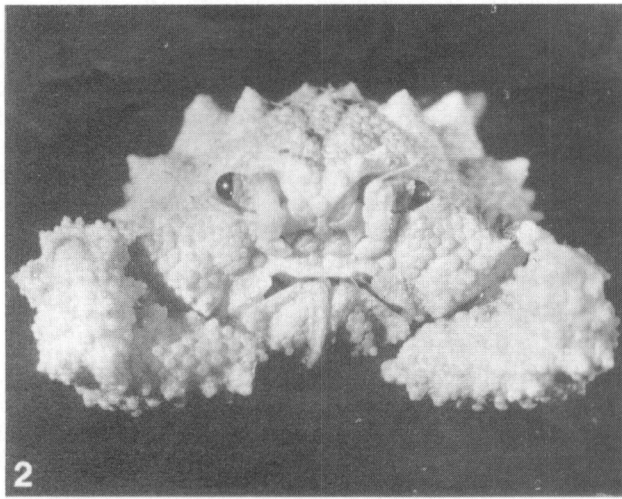


Figure 2. *Vue frontale de Paradynomene tuberculata Sakai*, ♂ 21 × 21 mm, SMIB 8, ride de Norfolk, st. DW 183 (MNHN - B 24779).  
 Figure 3. *Dicranodromia foersteri sp. nov.*, holotype, ♀ 18 × 12 mm, îles Chesterfield, Corail 2, st. DE 14 (MNHN - B 22700).  
 Figure 4. *Dicranodromia karubar sp. nov.*, paratype, ♀ ovigère 38 × 30 mm, Indonésie, îles Tanimbar, st. CP 70 (MNHN - B 22697).  
 Figure 5. *Homolodromia kai sp. nov.*, holotype, ♀ ovig. 25 × 18 mm, Indonésie, îles Kai (POLIPI).  
 Figures 6-7. *Dakoticancer overanus Rathbun*, South Dakota, Pierre Shale, Maestrichtien. 6, ♂ avec l'angle latéro-antérieur du sixième segment proéminent (USNM 173544) ; 7, ♀ sans l'abdomen (USNM 173544). s, spermathèque.

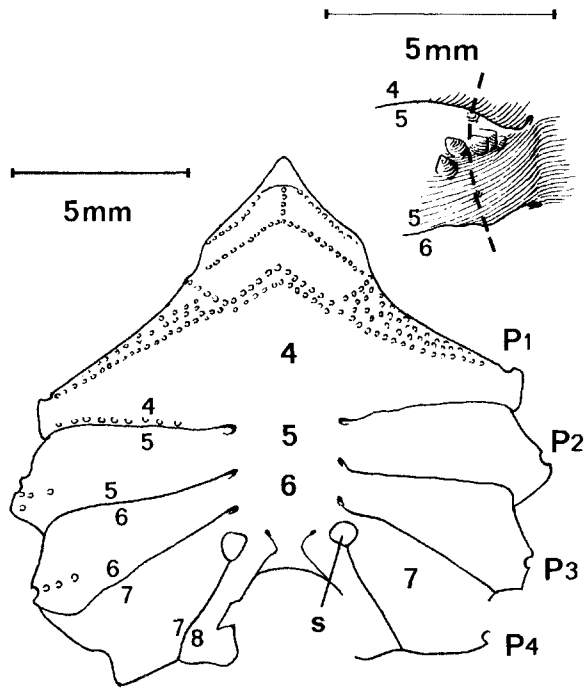


Figure 8. **Plastron sternal de *Dakoticancer overanus* Rathbun**, *South Dakota, Pierre Shale, Maestrichtien*, ♀ (USNM 173544). En haut, à droite, chez le mâle, détail du sternite 5 orné de plusieurs tubercules le long de la cavité sterno-abdominale ; en pointillé, le tracé approximatif de l'abomen. P1-P4, emplacement des périopodes P1-P4 ; s, ouverture de la spermathèque ; 4/5, 5/6, 6/7, 7/8, sutures sternales thoraciques des segments 4-8 ; 4-7, sternites thoraciques 4 à 7.

tubercule : chez *Dakoticancer*, la fossilisation a-t-elle pu altérer la partie externe de la spermathèque ? Par ailleurs, le sternum thoracique (Fig. 6 à 8) diffère de celui rencontré le plus souvent chez les Crabes primitifs : le plastron est presque en entier situé dans le même plan ; seul le sternite 8 est un peu incliné (encore moins que chez les Homolidae et même que chez les Dynomenidae, deux familles chez lesquelles aussi P5 seul est subdorsal) ; les sternites sont très larges, régulièrement développés, avec des sutures subparallèles (4/5, 5/6) ou obliques (6/7, 7/8) et toutes interrompues médialement à la façon des Crabes sternitrèmes déjà évolués, *Heterotremata pro parte* et *Thoracotremata* [3] ; une cavité sterno-abdominale bien excavée, aux bords délimités chez le mâle, creuse le milieu du plastron, loin de l'articulation des appendices sur celui-ci ; l'abdomen (Fig. 6), qui ne présente pas d'uropodes vestigiaux dorsaux (à la différence des Dromiacea Dromiidae et Dynomenidae), est replié contre la paroi ventrale, dans les deux sexes. Dispose-t-on d'arguments pour faire l'hypothèse de la mise en place d'un dispositif d'accrochage ? On distingue chez le mâle (Fig. 8, en haut à droite), au-dessous de la suture 4/5, un groupe de 3-4 tubercules se situant à peu près au niveau des angles proéminents latéro-postérieurs du sixième segment abdominal : tubercules sternaux et expansions de l'avant-dernier segment du pléon pouvaient-ils jouer un rôle analogue à celui du

système bouton-pression rencontré chez les Crabes les plus typiques ? On pourrait supposer au moins une coaptation entre parties correspondantes complémentaires sur les bords de la cavité sterno-abdominale. Précisons que des tubercules analogues, encore plus nombreux, ornent les somites suivants 6 et 7. Si les spermathèques font des Dakoticancroidea de vrais Podotremata, de nombreux autres traits les singularisent, dont certains les mettent à part de tous les autres Crabes primitifs : la morphologie externe des spermathèques elles-mêmes, au moins telles qu'elles apparaissent sur le matériel fossilisé ; la largeur et la disposition du sternum thoracique ; la présence d'une haute cloison médiane sous-frontale continue avec un proépistome triangulaire, cet accrochage impliquant le maintien du segment oculaire en position frontale vers l'avant [22] ; les très minces condyles d'articulation des coxae des P1-P5 sur le sternum, lequel est faiblement entaillé à cet endroit (alors que chez la plupart des Podotremata les condyles sont élargis et comme seulement apposés sur le sternum, lequel est dénué de profondes fossettes articulaires).

Cela nous amène à proposer l'insertion des Dakoticancroidea dans les Podotremata, mais en les écartant complètement des Dromiacea et des Archaeobrachyura. La section des Podotremata Guinot, 1977, se présente donc de la façon suivante : (1) sous-section des Dromiacea, avec Dromioidea (Dromiidae, Dynomenidae) et Homolodromoidea (Homolodromiidae) ; (2) sous-section des Archaeobrachyura, avec Homoloidea (Homolidae, Latreilliidae, Poupiniidae) et Raninoidea (nous laissons en suspens la place des Cyclodorippoidea) ; (3) sous-section des Dakoticancroidea, avec, pour l'instant, la seule famille des Dakoticancridae.

Dans la famille des Dakoticancridae, outre le genre type *Dakoticancer* (espèce type : *D. overanus* Rathbun ; une autre espèce connue : *D. australis* Rathbun, 1935) [23], nous admettons le genre *Tetracarcinus* Weller, 1905, souvent réuni avec *Dakoticancer* dans le même « assemblage » : nous ne l'avons pas examiné mais ses caractéristiques semblent conformes. Le genre *Avitelmessus* Rathbun, 1923 (espèce type : *A. grapsoides* Rathbun), formant également des « assemblages », devrait être revu. Le statut du genre *Seorsus* Bishop, 1988, est incertain [24].

Plusieurs questions se posent. De quelles formes sont directement issus les Dakoticancroidea ? Et, dans les mers actuelles, où l'on ne connaît pas de Podotremata exhibant le sternum thoracique élargi et métamérisé dakoticancérien, quels sont les descendants de ces fossiles américains si abondants au Crétacé dans certaines aires d'Amérique du Nord [21] ? On peut remarquer que, chez *Dromilites americana* Rathbun, 1935, tenue pour un Dromiidae [6], la forme ovale et la métamérisation (sutures régulières et continues médialement) du plastron sternal ne correspondent pas, non plus, à la disposition rencontrée chez les Dromiacea actuels.

Entre les Crabes podotrèmes et les autres (hétéotrèmes et thoracotrèmes), qui sont tous sternitrèmes, persiste un hiatus : il n'existe pas de formes intermédiaires. Soit l'orifice génital femelle s'ouvre sur la coxa de P3, soit c'est une vulve qui perfore médialement le

sternite correspondant et qui est toujours recouverte par l'abdomen. Font exception à cette règle les Cheiragonidae Ortmann, 1893 = Telmessinae Guinot, 1977, où les vulves sont plus latérales, « extérieures » à l'abdomen et plus

proches des coxae [3] ; de même, le genre *Bellia* H. Milne Edwards, 1848, de la superfamille des Bellioidea Dana, 1852 [25] : ces cas, surtout le premier, demanderaient une investigation poussée. ▼

**Remerciements :** des remerciements sont adressés à A. Crosnier, B. Richer de Forges, S. Secretan, M. Judson, G. A. Bishop. L'auteur exprime sa très vive gratitude à R. B. Manning et à A. B. Williams, ainsi qu'à W. C. Blow qui a permis l'examen des *Dakoticancer* fossiles de la Smithsonian Institution, Washington. L'illustration est de J. Rebière pour les photographies et de M. Bertoncini pour les dessins.

## RÉFÉRENCES

- Guinot D. 1977. Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 285: 1049-52.
- Guinot D. 1978. Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 112 (3): 211-92.
- Guinot D. 1979. Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyours. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris (A)* 112: 1-354.
- Milne Edwards H. 1837. Histoire naturelle des Crustacés comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Paris : Librairie Encyclopédique de Roret, 2: 1-532.
- Sakai T. 1976. Crabs of Japan and the Adjacent Seas. Tokyo : Kodansha Ltd, 3 vol., I-XXIX, 1-773 (en anglais) ; 1-461 (en japonais) ; 1-16, pl. 1-251 (planches).
- Glaessner M. F. 1969. Decapoda, R399-R533, R626-R628. In : Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4 (2), R. C. Moore, ed. Univ. of Kansas : Press and Geol. Soc. America.
- Bouvier E.-L. 1940. Décapodes marcheurs. In : Faune de France. 37. Paris : Lechevalier, 1-404.
- Wright C. W., Collins J. S. H. 1972. British Cretaceous crabs. In : Palaeontographical Society Monographs. London, 1-114.
- Rice A. L. 1981. The zoea of *Acanthodromia erinacea* A. Milne Edwards ; the first description of a dynomenid larva (Decapoda, Dromioidea). *J. Crust. Biol.* 1 (2): 174-6.
- Alcock A. 1901. Catalogue of the Indian Decapod Crustacea in the collection of the Indian Museum. Part I. Brachyura. Fasc. 1. Introduction and Dromides or Dromioidea (Brachyura Primigenia). Calcutta, I-IX, 1-80.
- Milne Edwards A., Bouvier E.-L. 1902. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), in the Caribbean Sea (1878-79), and along the Atlantic Coast of the United States (1880), by the U. S. Coast Survey Steamer "Blake". XXXIX. Les Dromiacés et Oxystomes. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.* 27 (1): 1-127.
- Martin J. W. 1992. Crabs of the family Homolodromiidae. IV. Rediscovery and redescription of *Homolodromia bouvieri* Doflein, 1904 (Crustacea Decapoda Brachyura) from off Mozambique, southern Afrika. *J. Crust. Biol.* 11 (2): 145-50.
- Rathbun M. J. 1917. New species of south Dakota Cretaceous crabs. *Proc. U. S. nat. Mus.* 52 (2182): 385-91.
- Bishop G. A. 1981. Occurrence and fossilisation of the *Dakoticancer* Assemblage, Upper Cretaceous Pierre Shale, South Dakota. In : Crane J., et al., eds. Communities of the Past, 13, Stroudsburg : Hutchinson Ross, 383-413.
- Bishop G. A. 1984. Paleogeography and evolution of the late Cretaceous Crabs of North America, 1976-1978. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.* 17: 189-201.
- Gordon I. 1966. On the spermatheca in the Raninidae (Crustacea : Decapoda). In : Barnes H., ed. Some contemporary Studies in Marine Science, London : Allen and Unwin, 343-54.
- Hartnoll R. G. 1979. The phyletic implications of spermathecal structure in the Raninidae (Decapoda : Brachyura). *J. Zool. Lond.* 187: 75-83.
- Tavares M. S., Secretan S. 1993. La notion de thelycum et de spermatheque chez les Crustacés Décapodes. *C. R. Acad. Sci. Paris* 316 (3): 133-8.
- Bishop G. A. 1974. A sexually aberrant Crab (*Dakoticancer overanus* Rathbun, 1917) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of South Dakota. *Crustaceana* 26 (2): 212-8.
- Bishop G. A. 1983. A second sexually aberrant specimen of *Dakoticancer overanus* Rathbun, 1917, from the Upper Cretaceous *Dakoticancer* assemblage, Pierre Shale, South Dakota (Decapoda Brachyura). *Crustaceana* 44 (1): 23-6.
- Bishop G. A. 1986. Occurrence, preservation and biogeography of the Cretaceous crabs of North America : 111-142. In : Heck K. L. Jr., Gore R. H., eds. Crustacean Issues, vol. 4, Crustacean Biogeography. Rotterdam : A. A. Balkema Press.
- Pichod Viale D. 1966. L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes. *Vie et Milieu (A) Biol. Mar.* 17 (3 A): 1235-71.
- Bishop G. A. 1983. Fossil decapod Crustacea from the Late Cretaceous Coon Creek Formation, Union County, Mississippi. *J. Crust. Biol.* 3 (3): 417-30.
- Vega F. J., Feldmann R. 1991. Fossil crabs (Crustacea Decapoda) from the Maastrichtian Difunta Group, Northeastern Mexico. *Ann. Carnegie Mus.* 60 (2): 163-77.
- Guinot D. 1976. Constitution de quelques groupes naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyours. I. La superfamille des Bellioidea et trois sous-familles de Xanthidae (Polydectinae Dana, Trichiinae de Haan, Actaeinae Alcock). *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris (A) Zool.* 97: 1-308.