

Paléontologie/Paleontology

Présence dans le Bassin du Lac Albert (Ouganda), dès le Miocène supérieur, de *Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus* (Crustacea, Brachyura)

René-Pierre CARRIOL et Sylvie SECRETAN

Résumé – La découverte du crabe d'eau douce *Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus* dans le Miocène supérieur de Nkondo (Bassin du Lac Albert, Ouganda) a permis d'établir la pérennité de cette espèce de –6 Ma à nos jours. Pour la première fois une espèce de *Potamonautes* représentée dans la nature actuelle révèle qu'elle appartenait déjà à la faune fossile de cette région. Sa répartition stratigraphique, comme sa distribution biogéographique et ses exigences écologiques, sont précisées dans ce contexte.

Presence of the extant crab *Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus* (Crustacea: Brachyura) in the Upper Miocene of the Lake Albert Basin, Uganda

Abstract – The discovery of the freshwater crab *Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus* in the Upper Miocene of Nkondo (Lake Albert Basin, Uganda) establishes the existence of this species for 6 Ma. For the first time an extant species of *Potamonautes* is shown to have a fossil record. Its stratigraphic and biogeographic distribution and its ecologic requirements are specified in this Note.

Abridged English Version – The Uganda Paleontology Expedition has collected numerous fossils, including crabs (Crustacea: Decapoda) collected in 1988 and 1989 in the Nkondo Region (Lake Albert Basin). The Neogene sediments of this region are divided into two formations: Warwire at the top, Nkondo at the base [1]. The Nkondo Formation is composed principally of dark clays with intercalated ferruginous levels. It is subdivided into two members related to different faunal associations. The crab fauna is rather well preserved, probably because of the burrowing activity observed among its members. Thus, the incomplete adherence of the body of some samples with regard to the matrix which encloses them suggests that many of the crabs died while they were in burrows in the sediment. A relatively accurate biostratigraphy has been established [1]. It is based on mammal remains (interregional correlation) and on fossil molluscs (intra-basinal correlation) which suggest that the Nkondo members are of Upper Miocene age.

SYSTEMATIC DATA. – Only one species is represented in this material (about one hundred pieces) attributed to *Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus* of which the main features, according to Capart [2] and Bott [3], are: front narrow; postfrontal crest well developed and pearly; superior and inferior orbital margin pearly; orbital spine denticulated; anterolateral margin with fine to eight spines; carpus of P1 with two teeth, the anterior one strong and the posterior one reduced.

DISCUSSION. – Few fossil species are known among freshwater crabs. *Potamon*, a Eurasian genus contains some of them, which belong to the European Mio-Pliocene and the Indian Neogene. The extant genus *Potamonautes* includes *Potamonautes (Lirrangopotamonautes) tugenensis* (Morris [4]) from the Miocene of the Ngorora Formation (Kenya). The same author [4] also considered that the *Potamidae* sp. (Joleaud and Hsu [5]) from the Cenomanian of Tanout (Niger) by the form of its postfrontal crest, presents affinities to this genus. The presence of *P.(A.) niloticus* in the Upper Miocene of Nkondo, proves that a species of

Note présentée par Yves COPPENS.

Potamonautes previously considered as exclusively modern has a fossil record. The Nkondo specimens accord perfectly with the descriptions based on extant material of Egypt and are similar to those conserved in the Museum national d'Histoire naturelle with which we compared them. From this we infer conspecificity between the Nkondo specimens and the modern fauna. Our conclusion is based only upon morphological criteria, but it must be borne in mind that physiological modifications could have occurred, which might be indistinguishable on fossil material. In the bed of Nkondo, *P.(A.) niloticus* is not the only species to have passed through geological time without any morphological modifications. The gastropod *Pila ovata* is also described as identical with the living species. The gastropod *Lanistes*, however, shows an extraordinary diversity. Particularly it includes spinose forms whose spines could be interpreted as a defence against shell-crushing predators. *P.(A.) niloticus* with its rather strong claws could represent this predator. Such a case, producing a process of coevolution concerning both prey (gastropods) and predator (crab) has already been pointed out in living faunas of Lake Tanganika [6]. *P.(A.) niloticus* is also provided with protective devices against predation. This is the interpretation given by Williams [7] to the presence of lateral spines on the carapace. *P.(A.) niloticus* is found in the entire Nile Basin, from Lake Victoria to the Nile Delta. Likewise during the Miocene it occurred in Lake Albert. On the other hand, and for reasons not yet known, it is absent from Lake George and Lake Edward. Williams [7] indicates that this species, which is ubiquitous, has a wide range of living conditions ranging from lakes to rivers and streams with muddy or stony bottoms. Its distribution seems to be related to water temperature and mineral concentration, which influence its ionic regulation. Thus, it is absent from waters poor in salts, and from boggy waters and lakes whose beaches are bounded with papyrus, because of the oxygen deficit which occurs in such areas.

CONCLUSION. — The specimens of *P.(A.) niloticus* collected in the Upper Miocene of Nkondo prove the longevity of this species over a span of about 6 Ma. This fact suggests either a relative stability of the aquatic paleoenvironment where it lived, or its aptitude to adapt itself to possible variations of the environment. In other respects the stratigraphic and (paleo)geographic distributions of *P.(A.) niloticus* suggest that the origin of this species could have taken place in the Lake Albert Basin, and that, subsequently, it dispersed into the entire Nile Basin.

Lors de missions en Ouganda, l'Ouganda Paleontology Expedition a effectué d'importantes récoltes paléontologiques. Il nous a confié l'étude des Brachyours (Crustacés, Décapodes) recueillis en 1988 et 1989 dans la région de Nkondo (Bassin du Lac Albert). Les sédiments néogènes de cette région sont divisés en deux Formations : celle de Warwire au sommet et celle de Nkondo à la base [1]. Cette dernière est principalement composée d'argiles sombres à intercalations de niveaux ferrugineux. Elle comprend deux Membres aux associations fauniques différentes. Le Membre le plus ancien (Membre de Nkondo), épais de plus de 30 m, est le seul à avoir livré une faune carcinologique. Cette faune se présente dans un assez bon état de conservation, ce qui peut être lié à la faculté d'enfouissement constatée chez ses représentants. En effet, l'adhérence incomplète du corps de certains spécimens par rapport à la gangue qui les entoure, nous incite à penser que nombre de ces crabes ont dû trouver la mort alors qu'ils étaient dans un terrier creusé dans le sédiment. Une biostratigraphie relativement précise a été établie [1]. Elle repose sur les restes mammaliens (corrélations interrégionales) et les mollusques fossiles

(corrélations à l'intérieur du bassin) qui suggèrent un âge Miocène supérieur pour le Membre de Nkondo.

DONNÉES SYSTÉMATIQUES :

Super-famille : Xanthoidea Macleay, 1838.

Famille : Potamidae Ortmann, 1896.

Genre : *Potamonautes* Macleay, 1838.

Sous-genre : *Acanthothelphusa* Ortmann, 1897.

Diagnose. — D'après Capart [2] et Bott [3]. (Les caractères n'ayant pu être observés sur notre matériel sont indiqués entre parenthèses.)

(Gonopodes Go1 et Go2 de longueur égale; article apical de Go1 grêle, légèrement recourbé en S, avec sa plus forte largeur vers le milieu, et l'aire ventrale épaissie en bourrelet, mais à peine plus grande que l'aire dorsale. Article pénultième rétréci distalement.) Front étroit. Crête post-frontale bien marquée et perlée. Bords orbitaires supérieur et inférieur perlés. Dent orbitaire denticulée. Bord antérolatéral armé de cinq à huit dents. Carpe du périopode P1 armé de deux dents, dont l'antérieure forte et la postérieure réduite.

Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus

(H. Milne Edwards, 1837)

Pl. I, fig. 1-17

H. MILNE EDWARDS, *Histoire naturelle des Crustacés*, 2, 1837, p. 12.

Diagnose. — Celle du sous-genre, qui ne comporte que cette espèce.

Matériel étudié. — Le matériel fossile compte une centaine de pièces. Il se compose de carapaces ou de morceaux de carapaces (l'abdomen étant bien visible sur certaines d'entre elles), de parties de chélicèdes (soit attenantes à la carapace, soit isolées), ainsi que de quelques fragments de thoracopodes postérieurs.

Description. — □ *Carapace*. — *Face dorsale* : La face dorsale (*fig. 1* et *4*) est légèrement convexe. Les sillons entre les régions sont bien marqués. Le sillon cervical sépare nettement la région urogastrique de la région cardiaque à laquelle fait suite la région intestinale peu individualisée. Les branches latéro-antérieures du sillon cervical marquent la frontière entre la région hépatique et les lobes épigastriques. Le sillon branchial qui sépare la région hépatique de la région branchiale se dirige antérieurement, d'abord parallèlement au sillon cervical, puis s'infléchit postérieurement après un angle à 90°. Le bord frontal (*fig. 2*) est légèrement incurvé en son milieu. Il est orné d'une ligne de fines granulations. Les orbites sont allongées transversalement et leur bord est granuleux. Elles possèdent une grande dent exorbitaire pointue dont le bord externe, incurvé, est épineux. L'œil (*fig. 9*) pédonculé peut être observé sur certains spécimens (*fig. 2*). Le diamètre de la cornée est à peine supérieur à celui du pédoncule. Au M.E.B. (*fig. 10*) il est possible de distinguer les traces d'insertion des soies, ainsi que la présence de protubérances. La crête postfrontale montre un tranchant finement granuleux et présente une mince encoche médiane (*fig. 2, 4* et *12*). Cette crête se termine latéralement par une dent épibranchiale aiguë. En arrière de celle-ci, le bord latéro-antérieur porte, au moins, cinq épines, fines et pointues, suivies d'une courte crête très légèrement granuleuse, s'incurvant sur la face dorsale (*fig. 1* et *12*).

Face ventrale : L'abdomen présente les six segments et le telson individualisés. Les segments abdominaux ne sont donc affectés par aucune fusion. L'abdomen de la femelle

est de contour largement arrondi; celui du mâle est étroit. Chez la femelle (*fig. 3*) le telson a un bord postérieur qui forme un large arc de cercle. Chez le mâle (*fig. 4*) il est triangulaire. Chez les deux sexes le sixième segment est beaucoup plus long que les autres. Le bord pleural de la carapace porte de fines granulations.

□ *Appendices.* — La troisième patte-mâchoire (Pmx 3) a pu être observée (*fig. 3*). On distingue l'exopodite (flagelle non conservé); l'endopodite est bien conservé, depuis l'ischiopodite jusqu'au dactylopodite. Plusieurs chélicépèdes sont également observables (*fig. 5-6, 8, 11-13, 15-17*), mais en aucun cas nous n'en avons une paire en connexion avec sa carapace. Ceci ne nous permet pas de donner des précisions sur l'hétérochélie, ni de nous prononcer sur un éventuel dimorphisme sexuel. La face ventrale du mérus (*fig. 13*) est plane alors que la face dorsale présente deux versants. Les limites entre les faces ventrale et dorsale sont rehaussées d'un rang de granules. Sur la face ventrale, à proximité de l'articulation avec le carpe et du rang de granules interne, se dresse une forte épine. Le carpe est caractérisé par deux épines (*fig. 5-6*): une grande, distale, et une, proximale, plus courte. Dactyle et propode sont munis de dents (*fig. 8, 11 et 16*) assez massives, arrondies, dont les plus développées sont celles du milieu. Un spécimen montre l'extrémité recourbée du doigt fixe. Des péréiopodes P2 à P5 (*fig. 14*) nous n'avons que les ischions et les mérus. Ils présentent une face inférieure plane, mince et allongée, dont les limites avec la face supérieure sont marquées par des carènes.

DISCUSSION. — Parmi les crabes d'eau douce, on ne connaît que peu d'espèces fossiles. *Potamon*, genre eurasién, en renferme quelques-unes, qui proviennent du Mio-Pliocène européen et du Néogène indien. Le genre actuel *Potamonautes* s'est vu attribuer par Morris [4] l'espèce *P. (Lirrangopotamonautes) tugenensis* du Miocène de la Formation Ngorora (Kenya). Morris [4] considère également que le *Potamidae* sp. Joleaud et Hsu, [5], du Cénomanién de Tanout (Niger), par la forme de sa crête postfrontale, a des affinités avec ce genre. Avec les représentants de *P. (Acanthothelphusa) niloticus* du Miocène supérieur de Nkondo, il apparaît qu'une espèce de *Potamonautes* que l'on croyait exclusivement actuelle a des représentants fossiles. Les spécimens de Nkondo répondent parfaitement aux descriptions fondées sur du matériel actuel et se sont révélés en tous points semblables aux spécimens actuels d'Égypte, conservés au Muséum national d'Histoire naturelle, auxquels nous les avons comparés. Nous avons donc conclu à la conspécificité des spécimens de Nkondo et de ceux de la faune actuelle. Nous gardons, bien entendu, présent à l'esprit, que notre conclusion ne s'appuie que sur des critères morphologiques et que des modifications d'ordre physiologiques se sont peut-être développées, que nous ne pouvons déceler. Dans le gisement de Nkondo *P. (A.) niloticus* n'est pas la seule espèce à avoir franchi les temps géologiques sans modifications morphologiques. Le gastropode *Pila ovata* est également décrit identique à celui que l'on connaît aujourd'hui. Le gastropode du genre *Lanistes*, quant à lui, montre une diversité extraordinaire. Il présente en particulier des formes épineuses. Il peut s'agir là d'une défense contre un prédateur broyeur de coquille. *P. (A.) niloticus* semble posséder d'assez fortes pinces pour être ce prédateur. Un cas semblable, entraînant un processus de coévolution entre les proies (des gastropodes) et le prédateur (un crabe), a déjà été signalé, de nos jours, dans le lac Tanganyika [6]. *P. (A.) niloticus* est, lui aussi, muni de protections contre la prédation. Tout du moins c'est ainsi que Williams [7] interprète la présence d'épines latérales sur sa carapace.

Actuellement l'espèce *P. (A.) niloticus* est présente dans tout le bassin du Nil, depuis le Lac Victoria jusqu'au delta du Nil. Comme au Miocène, elle peuple le Lac Albert.

Par contre, et pour des raisons non encore expliquées, elle est absente des lacs Georges et Édouard. Williams [7] reconnaît que cette espèce très ubiquiste tolère des milieux de vie aux conditions très variées, depuis les lacs jusqu'aux rivières et ruisseaux aux fonds pierreux ou boueux. En revanche, sa distribution semble en relation avec la température de l'eau et sa concentration en sels minéraux qui ont une influence sur son mécanisme de régulation ionique. Ainsi elle est absente des eaux pauvres en sels minéraux. Il en est de même des eaux marécageuses et des lacs aux plages bordées de papyrus, certainement en raison du déficit en oxygène enregistré dans ces milieux.

CONCLUSION. — Les spécimens de *P. (A.) niloticus* trouvés dans le Miocène supérieur de Nkondo révèlent la pérennité de cette espèce durant quelques 6 Ma. Ce fait indique, soit une relative stabilité des paléomilieux aquatiques dans lesquels elle a vécu, soit son aptitude à s'adapter aux éventuelles variations de ces milieux. Par ailleurs, la répartition stratigraphique comme la distribution (paléo)géographique de *P. (A.) niloticus* nous permettent d'envisager l'origine de cette espèce sur les bords du Lac Albert, puis sa dispersion, de proche en proche, sur toute l'étendue du Bassin du Nil.

Nous remercions vivement B. Senut et M. Pickford (Laboratoire de Paléontologie, M.n.H.n.), coleaders de l'Uganda Paleontology Expedition, qui nous ont confié le matériel fossile et D. Guinot (Laboratoire de Zoologie-Arthropodes, M.n.H.n.) auprès de qui nous avons obtenu le matériel actuel de comparaison et qui a accepté de relire le manuscrit.

Note remise le 23 décembre 1991, acceptée le 8 janvier 1992.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] M. PICKFORD, B. SENUT, A. VINCENS, W. VAN NEER, I. SSEMMANDA, Z. BAGUMA et E. MUSIIME, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 312, série II, 1991, p. 17667-1672.
- [2] A. CAPART, *Vol. Jubil. V. Van Straelen*, Bruxelles, 2, 1954, p. 819-847.
- [3] R. BOTT, *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, C (Zool.)*, série 3, 1, (3), 1955, p. 209-352.
- [4] S. M. MORRIS, *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 27, (4), 1976, p. 295-300.
- [5] L. JOLEAUD et T. Y. HSU, *Archs Mus. natn. Hist. Nat. Paris*, 6, (13), 1935, p. 99-110.
- [6] K. WEST, A. COHEN et M. BARON, *Évolution*, 45, (3), 1991, p. 589-300.
- [7] T. R. WILLIAMS, *Monographiae biol.*, 29, 1976, p. 353-356.

*Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8, rue Buffon, 75005 Paris.*

EXPLICATIONS DE LA PLANCHE

Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus (Collection : Uganda Museum, Kampala) : 1, n° NK 1270 89, spécimen femelle face dorsale; 2, n° NK 466 89, spécimen face dorsale montrant les fines granulations du bord frontal; 3, n° NK 1270 89, spécimen femelle face ventrale montrant les Pmx 3; 4, n° NK 513 89, spécimen face dorsale; 5 et 6, n° NK 2532 89 et NK 511 89, chélipèdes montrant leur carpe munie de deux épines; 7, n° NK 836 89, spécimen mâle face ventrale; 8, n° NK 696 89, chélipède dont les dents du doigt fixe sont bien conservées; 9, n° NK 2825 89, portion du pédoncule oculaire, observé au M.E.B., montrant les pores sétifères; 10, n° NK 2825 89, vue générale du pédoncule oculaire au M.E.B.; 11, n° 512a NK 89, propode et portion du dactyle munis de fortes dents; 12, n° 2379 NK 89, carapace face dorsale montrant les dents du bord antérolatéral et une pince en connexion; 13, n° NK 2380 89, chélipède montrant la face plane de son mérus bordé de crêtes finement granuleuses; 14, n° NK 514 89, ischiions et mérus des cinq péréiopodes; 15, n° NK 512b 89, propode de chélipède face ventrale; 16, n° NK 1268 89, forte pince, en connexion avec la carapace, munie de dents assez massives; 17, n° NK 512b 89, propode de chélipède face dorsale.

Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus (collection: Uganda Museum, Kampala): 1, No. NK 1270 89, female specimen, dorsal view; 2, No. NK 466 89, specimen, dorsal view, showing the finely pearled frontal margin; 3, No. NK 1270 89, female specimen, sternal view, showing the third pair of maxilliped; 4, No. NK 513 89, specimen, dorsal view; 5-6, No. 2532 NK 89 and NK 511 89, chelipeds showing the two spines of their carpopodite; 7, No. NK 836 89, male specimen, sternal view; 8, No. NK 696 89, cheliped with fixed finger's teeth well conserved; 9, No. NK 2825 89, ocular peduncle part showing setiferous pores (scanning); 10, No. NK 2825 89, ocular peduncle, general view (scanning); 11, No. NK 512a 89, propodite and part of dactylopodite with strong teeth; 12, No. NK 2379 89, carapace, dorsal view, showing anterolateral margin spines and a connected cheliped; 13, No. NK 2380 89, meropodite of a cheliped showing its flat side with pearled margins; 14, No. NK 514 89, ischiopodite and meropodite of the five pereopods; 15, No. NK 512b 89, propodite of a cheliped, sternal view; 16, No. NK 1268 89, strong cheliped, with rather strong teeth, connected to the carapace; 17, No. NK 512b 89, propodite of a cheliped, dorsal view.

Observation et prise de vue au MEB ([9]-[10]) : S. Laroche, photographies ([1]-[8], [11]-[17]) : D. Serrette, exécution technique de la planche : F. Pilard; Laboratoire de Paléontologie, M.n.H.n., Paris.

