

# La nouvelle superfamille des Retroplumoidea Gill, 1894 (Decapoda, Brachyura) : systématique, affinités et évolution

*Michèle DE SAINT LAURENT*

Muséum national d'Histoire naturelle  
Laboratoire de Zoologie, Arthropodes  
et  
École Pratique des Hautes Études  
Laboratoire de Carcinologie et d'Océanographie biologique  
61, rue Buffon  
75005 Paris

## SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION .....	105
Historique .....	105
Résumé des connaissances antérieures et des données acquises .....	106
Matériel et méthodes .....	107
 LISTE DES STATIONS .....	 109
 SYSTÉMATIQUE DES RETROPLUMIDAE ACTUELS .....	 110
Superfamille des Retroplumoidea Gill, 1894 .....	110
Famille des Retroplumidae Gill, 1894 .....	111
Tableau de détermination des genres et des espèces .....	117
Genre <i>Retropluma</i> Gill, 1894 .....	117
<i>Retropluma notopus</i> (Alcock et Anderson, 1894) .....	118
<i>Retropluma serenei</i> sp. nov. ....	121
<i>Retropluma quadrata</i> sp. nov. ....	122

SAINT LAURENT, M. DE, 1989. — La nouvelle famille des Retroplumoidea Gill, 1894 (Decapoda, Brachyura) : systématique, affinités et évolution. *In* : J. FOREST (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 5. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), 144 : 103-179. Paris ISBN : 2-85653-164-4

<i>Retropluma planiforma</i> Kensley, 1969 .....	127
<i>Retropluma denticulata</i> Rathbun, 1932 .....	129
<i>Retropluma plumosa</i> Tesch, 1918 .....	131
Genre <i>Bathypluma</i> nov. ....	133
<i>Bathypluma spinifer</i> sp. nov. ....	134
<i>Bathypluma forficula</i> sp. nov. ....	136
<i>Bathypluma chuni</i> (Doflein, 1904) .....	137
DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE .....	140
LES RETROPLUMOIDEA FOSSILES. ESQUISSE PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE .....	143
AFFINITÉS, POSITION SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTION .....	150
REMERCIEMENTS .....	160
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	161

### RÉSUMÉ

La petite famille des Retroplumidae, l'une des moins nombreuses des Brachyours, ne compte dans la faune moderne que deux genres, *Retropluma* Gill, 1894, avec six espèces, dont deux nouvelles, *R. serenei* et *quadrata*, et *Bathypluma*, genre nouveau établi pour trois espèces, dont deux nouvelles, *B. spinifer* et *B. forficula*.

L'étude systématique du groupe, effectuée dans la première partie de ce travail, est principalement basée sur le matériel recueilli aux Philippines au cours des trois premières expéditions MUSORSTOM et inclut, outre la description des taxons nouveaux, une mise au point sur ceux déjà établis. Cette étude est complétée par l'examen des principales données concernant les distributions, géographique et bathymétrique, des différentes espèces, et par quelques remarques sur leur écologie.

Un examen critique des taxons fossiles montre dans

une seconde partie, que, parmi ceux-ci, seuls les restes eurafricains et asiatique attribués à la famille appartiennent bien au groupe considéré, et que les espèces d'origine américaine décrites jusqu'à présent doivent en être exclues.

L'étude morphologique détaillée des Retroplumidae actuels et fossiles met en évidence la profonde originalité de ce petit groupe, qui se distingue en particulier de tous les autres Brachyours par la disposition de la région orbito-antennaire et par celle de la région thoracique postérieure. Apparaissant dès la base du Crétacé supérieur, la lignée des Retroplumidae représente sans doute une branche précocement détachée du tronc des Eubrachyura (crabes vrais, ou crabes sternitrèmes). L'élévation proposée ici de la famille au rang de superfamille (Retroplumoidea) traduit l'absence de toute affinité décelable avec d'autres familles de Brachyours.

### ABSTRACT

**The new Superfamily Retroplumoidea Gill, 1894 (Decapoda, Brachyura) : systematics, affinities and evolution.**

The small family Retroplumidae, one of the smallest among Brachyura, includes only two genera in the Recent fauna : *Retropluma* Gill, 1894, with six species, two of which are new ; and *Bathypluma*, gen. nov., with three species, two of which are also new.

The first part of this work deals with the systematics of the family. It is based mainly upon the material collected in the Philippines in the course of the first three MUSORSTOM expeditions. In addition to the description of the new taxa, *Retropluma serenei*, *R. quadrata*, *Bathypluma spinifer* and *B. forficula*, the previously known ones are revised. This is supplemented by a few comments on the geographical and bathymetrical distribution of the various species, and

by a few remarks concerning their ecology.

In the second part, a critical review of fossil remains attributed to the family reveals that only Eurafican or Asiatic fossils belong with certainty to the retroplumid lineage and that the species of American origin so far described should be excluded from the group.

A detailed study of both living and extinct species of retroplumids shows the great originality of this little group, which is unique in particular so far as the morphology of the orbito-antennary region and of the posterior thoracic region go. They appear in the fossil records from the origin of the Upper Cretaceous, and it may be surmised that they represent an early offshoot of the main eubrachyuran, or true crab, line. The rank of superfamily herein assigned to the family Retroplumidae indicates the impossibility of linking this small group to any other family of Brachyura.



## INTRODUCTION

La famille des Retroplumidae, dont les neuf espèces actuelles recensées appartiennent toutes à la faune indo-ouest-pacifique, est l'une des plus restreintes parmi les Décapodes Brachyours. Il s'agit d'un groupe mal connu, sans doute en raison de la rareté du matériel récolté jusqu'à ces dernières années, aux affinités très incertaines, et dont la position systématique n'a jamais été établie avec précision.

La collection étudiée ici se compose principalement du matériel rassemblé pendant les expéditions MUSORSTOM aux Philippines en 1976, 1980 et 1985. Nous y avons ajouté, d'une part, les quelques spécimens récoltés au cours de la campagne CORINDON 2 dans le détroit de Macassar en 1980, d'autre part, ceux recueillis par A. CROSNIER au large de Madagascar en 1972 et 1973.

Ce matériel inclut six des neuf espèces reconnues et sans doute plus de spécimens qu'il n'en existait jusqu'à présent dans l'ensemble des musées du monde entier. Ceci nous a permis de présenter une mise au point sur la systématique du groupe

en lui conférant le caractère d'une révision. A cet effet, nous nous sommes efforcée d'obtenir en prêt de divers musées le maximum de spécimens et, en particulier, les types des espèces précédemment décrites.

La partie introductive de ce travail comprend un historique, un état des connaissances sur les Retroplumidae tenant compte des données nouvellement acquises, quelques précisions sur le matériel dont nous avons disposé, sur les procédures de mensurations et sur la terminologie employée.

A l'étude systématique proprement dite, où sont définis ou décrits et discutés les différents taxons actuels rangés dans la famille en question, succèdent des remarques sur leur distribution et leur écologie. Le chapitre suivant est consacré aux formes fossiles. Enfin, la dernière partie traite de l'origine, des affinités et de l'évolution des Retroplumidae, pris ici comme types de la nouvelle superfamille des Retroplumoidea, et de leur position au sein des Brachyours.

## HISTORIQUE

La première espèce découverte provenait des récoltes de l'*Investigator* dans le golfe du Bengale, et était décrite en 1894 par ALCOCK et ANDERSON sous le nom d'*Archaeoplax notopus*. Dès cette première description, les auteurs signalaient nombre de particularités de ce crabe nouveau, qu'ils considéraient, provisoirement, comme un Catométope aberrant de la famille des Goneplacidae.

Le nom générique *Archaeoplax*, était cependant préoccupé par *Archaeoplax* Stimpson, 1853, attribué à un crabe fossile de la famille des Grapsidae, et ALCOCK et ANDERSON lui substituaient, pour l'espèce indienne, celui de *Ptenoplax*. Ce nouveau nom apparaissait toutefois quelques semaines après la parution d'une note de l'auteur américain GILL, lequel proposait en remplacement d'*Archaeoplax* Alcock & Ander-

son *nec* Stimpson le nom de *Retropluma*. Ayant noté, de plus, dans la description originale d'ALCOCK et ANDERSON les singularités de ce nouveau genre, GILL créait pour lui la famille des Retroplumidae.

Ignorant la courte note de GILL, ALCOCK, de son côté, établissait en 1899 la famille des Ptenoplacidae, dont il donnait une diagnose détaillée.

En 1903, DOFLEIN (*in* CHUN) reconnaissait parmi les récoltes de la *Valdivia* sur la côte orientale de Sumatra un spécimen de Retroplumidae, qu'après avoir dans une première note attribué à *notopus*, il décrivait (1904) comme une espèce nouvelle, *Retropluma chuni*. Un exemplaire d'une forme très voisine, sinon identique (cf. *infra* : 137), était capturé par l'*Investigator* dans le sud des îles Andaman et décrite en 1905

par MACGILCHRIST sous le nom de *Ptenoplax dentata*.

Une espèce supplémentaire, établie d'après un spécimen juvénile récolté au cours de l'expédition de la *Siboga* dans les parages des îles Kei, est décrite par TESCH en 1918. A l'occasion de cette description, TESCH donne une clef de détermination des espèces connues, et met en synonymie *Ptenoplax dentata* MacGilchrist avec *Retropluma chuni* Doflein.

Les carcinologistes néontologistes voyaient dans les Retroplumidae des Catométopes aberrants voisins des Goneplacidae. En 1929 et 1930, les paléontologistes LORENTHY et BEURLEN, puis BEURLEN, supposent chez ces crabes des affinités étroites avec les Ocypodidae, et les réunissent dans une unité systématique supérieure (« sub-tribu »), les Ocypodoida. Ils rattachent en outre aux Retroplumidae le genre fossile du Crétacé supérieur d'Amérique du Sud, *Archaeopus* Rathbun, 1908.

La quatrième espèce de *Retropluma*, *R. denticulata*, est décrite du Japon par RATHBUN en 1932.

De cette date à 1969, les mentions de Retroplumidae dans la littérature carcinologique sont rares : YOKOYA (1933), puis SAKAI (1934, 1939) signalent *R. denticulata*, toujours du Japon, et ZARENKOV (1968) *R. notopus* et *R. denticulata* du sud de la mer de Chine méridionale.

La famille paraissait restreinte, dans la faune moderne au moins, à quatre espèces cantonnées du nord de l'océan Indien à l'Indonésie et au

Japon, lorsqu'en 1969 KENSLEY fit connaître une nouvelle espèce de la côte sud-est africaine, *Retropluma planiforma*.

Des formes fossiles appartenant indubitablement à ce groupe de Brachyours étaient par ailleurs reconnues et décrites par VIA BOADA, en 1969, de l'Eocène du nord de l'Espagne : d'une part, une forme très voisine des actuelles, *Retropluma eocenica*; d'autre part, une espèce d'un nouveau genre, *Retrocypoda almelai*. VIA montrait en outre, et à juste titre, que le *Goneplax craverii* Crema 1895, du Plaisancien d'Italie, était en fait une *Retropluma*.

Plus récemment, COLLINS et MORRIS (1975) découvraient dans le Crétacé supérieur du Nigeria plusieurs spécimens d'un crabe nouveau, *Costacopluma concava*, qu'ils classaient dans les Retroplumidae, et ils rapportaient à ce nouveau genre *Archaeopus senegalensis* Rémy, 1960, de l'Eocène inférieur du Sénégal.

Une étude préliminaire sur les Brachyours récoltés lors de la première expédition MUSORSTOM aux Philippines en 1976 était présentée en 1981 par SERÈNE et VADON qui, en ce qui concerne les Retroplumidae, soulignaient l'intérêt exceptionnel du matériel recueilli. Ils le rapportaient à quatre espèces : *Retropluma notopus*, *R. denticulata*, *R. chuni* et *R. aff. planiforma*. Nous verrons ci-dessous que leurs identifications sont en grande partie erronées : la faune des Philippines comprend trois espèces nouvelles qui sont décrites dans le présent travail.

### RÉSUMÉ DES CONNAISSANCES ANTÉRIEURES ET DONNÉES ACQUISES

Au seuil de notre révision, la famille des Retroplumidae paraissait composée, dans la faune moderne, des espèces suivantes :

- 1) *Retropluma notopus* (Alcock & Anderson, 1894), connue par un certain nombre de spécimens de la mer du Bengale et des côtes du Coromandel. L'espèce était signalée par ZARENKOV (1968) de la mer de Chine méridionale, et par SERÈNE et VADON des Philippines (1981).
- 2) *Retropluma chuni* Doflein, 1904, décrite d'après

un seul spécimen de la côte orientale de Sumatra, mais signalée des Philippines en 1981 par SERÈNE et VADON.

- 3) *Retropluma dentata* (Alcock & MacGilchrist, 1905), également connue uniquement par son holotype récolté dans la mer des Andaman, et considérée par TESCH (1918) comme synonyme de l'espèce précédente.
- 4) *Retropluma plumosa* Tesch, 1918, dont l'holotype et seul spécimen connu est un individu juvénile en provenance des îles Kei.
- 5) *Retropluma denticulata* Rathbun, 1932, décrite

et signalée à plusieurs reprises du Japon, mentionnée par ZARENKOV de l'ouest de la mer de Chine méridionale et par SERÈNE et VADON des Philippines.

- 6) *Retropluma planiforma* Kensley, 1969, décrite d'après plusieurs exemplaires de la côte orientale sud-africaine.

Un certain nombre de formes fossiles, les plus anciennes remontant au Crétacé inférieur, étaient par ailleurs attribuées aux Retroplumidae. Une liste en a été établie par VIA BOADA (1980, 1982).

En ce qui concerne la position systématique de la famille, elle était placée par les néontologistes dans les Brachyours Catométopes au voisinage des Palicidae (BALSS, 1957), voire même incluse avec cette dernière famille dans la superfamille des Dorippoidea (GUINOT, 1978). Les paléontologistes quant à eux situaient les Retroplumidae dans la superfamille des Ocyphodoidea (GLAESNER, 1969, VIA BOADA, 1969, 1980, 1982; COLLINS et MORRIS, 1975).

A la suite de la présente étude et grâce à la richesse du matériel rassemblé, nous avons pu préciser les caractères diagnostiques des espèces connues et, comme nous l'avons dit plus haut, établir plusieurs taxons nouveaux.

L'existence de deux groupes d'espèces différent essentiellement par les contours et le relief de la carapace nous a amenée à la création d'un nouveau genre, *Bathypluma*, avec *B. spinifer* sp. nov., des Philippines, comme espèce-type. Sont rattachées à ce genre *Retropluma chuni* Doflein et *Bathypluma forcicula* sp. nov., du détroit de Macassar. Les types de *Retropluma chuni* et de *Ptenoplax dentata* n'ont pu être examinés directement, mais la synonymie de ces deux taxons, proposée par TESCH en 1918, apparaît vraisemblable.

*Retropluma notopus* (Alcock & Anderson, 1894) semble cantonnée à la mer des Indes, le spécimen mentionné sous ce nom par ZARENKOV, de

l'ouest de la mer de Chine méridionale appartient plus probablement à l'une des deux espèces nouvelles décrites ci-après des Philippines, probablement *R. quadrata* sp. nov.

*Retropluma plumosa* Tesch, 1918, n'a pas été retrouvée; la connaissance de cette espèce demeure limitée à son holotype, une femelle juvénile, dont les caractères morphologiques peuvent différer assez sensiblement de ceux de l'adulte.

L'extension de la distribution de *Retropluma denticulata* Rathbun, 1932, à la mer de Chine et aux Philippines est confirmée.

Le matériel cité des Philippines comme *R. notopus* et *R. aff. planiforma* par SERÈNE et VADON (1981) appartient à deux espèces nouvelles, *R. serenei* et *R. quadrata* spp. nov. La première paraît cantonnée aux eaux philippines, la seconde est présente en Indonésie (CORINDON 2) et sans doute au large de Hainan (ZARENKOV, 1968).

*Retropluma planiforma* Kensley, 1969, décrite de la côte sud-africaine est également présente dans les eaux malgaches.

L'étude approfondie de la morphologie des Retroplumidae actuels et l'examen attentif des descriptions et illustrations relatives aux taxons fossiles qui leur ont été rattachés confirment par ailleurs que les espèces d'origine eurafricaine appartiennent bien à la lignée rétroplumienne, et fournissent quelques indices sur l'évolution du groupe. Par contre, aucune des espèces fossiles d'origine américaine citées par VIA BOADA comme ancêtres probables des Retroplumidae modernes ne peut être considérée avec certitude comme membre de la superfamille.

Les recherches sur les affinités du groupe nous ont enfin amenée à la conclusion qu'il s'agissait d'une lignée isolée et originale de Brachyours Eubranchyura, d'origine ancienne, ne pouvant être étroitement rapprochée d'aucune autre famille de la faune moderne, et que le statut de superfamille doit lui être reconnu.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les collections qui ont été à la base de cette étude proviennent, nous l'avons déjà mentionné, des expéditions françaises MUSORSTOM 1, 2, et 3, (1976, 1980 et 1985) aux Philippines, de la campagne franco-indonésienne CORINDON 2 dans

le détroit de Makassar (1980), et des récoltes de A. CROSNIER sur les côtes malgaches en 1972 et 1973. Une liste des stations correspondantes est donnée ci-dessous.

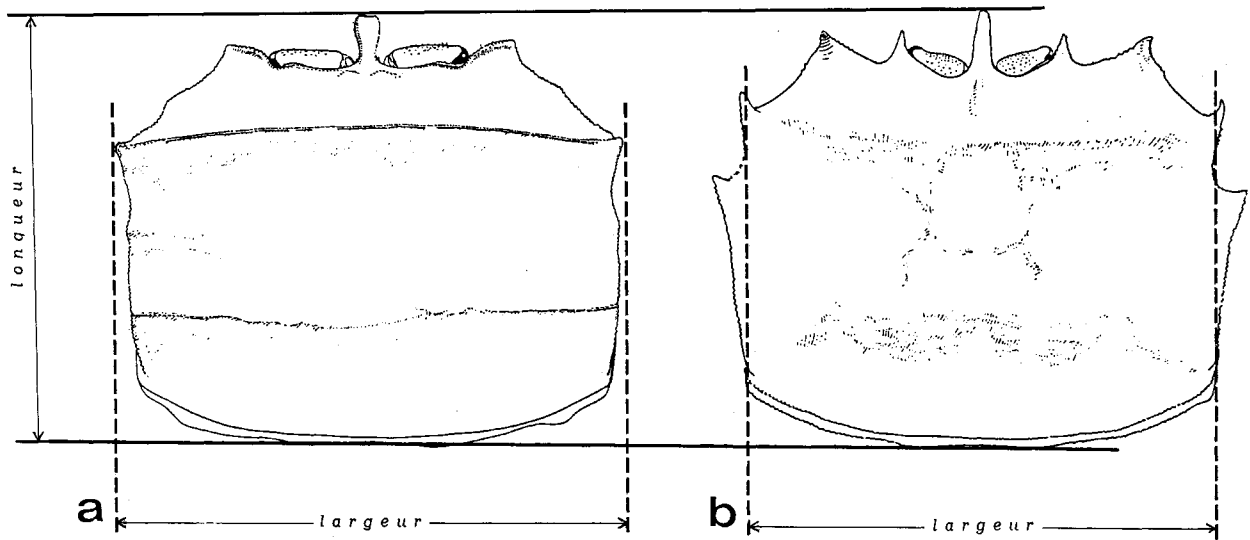


FIG. 1. — Mensurations de la carapace : a, chez *Retropluma* ; b, chez *Bathyluma*.

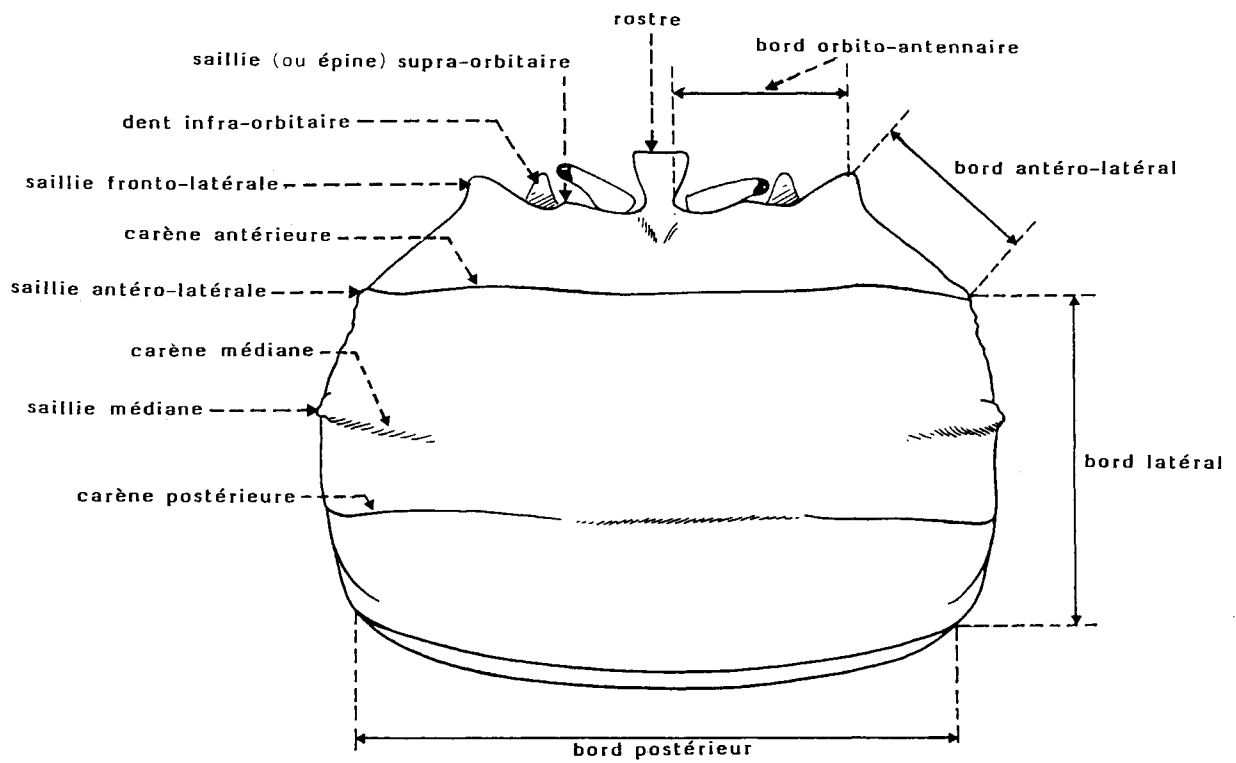


FIG. 2. — Carapace, vue dorsale schématique : terminologie utilisée dans les descriptions des *Retroplumidae*.

Nous avons par ailleurs fait appel aux collections de divers musées, à savoir :

- Zoological Survey of India, Calcutta (ZSI)
- British Museum (Natural History), Londres (BMNH)
- National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington (USNM)
- Zoölogische Museum, Amsterdam (ZMA)
- Natur-Museum Senckenberg, Francfort-sur-le-Main (SMF)
- Institut d'Océanologie, Academia Sinica, Qingdao, Chine (IOQ)
- Institut de Géologie du Grand Séminaire, Barcelone (IGB)

Les dimensions des spécimens indiquées dans ce travail se rapportent, la première à la longueur de la carapace mesurée depuis l'extrémité anté-

rieure du rostre jusqu'au milieu du bord postérieur de la carapace ; la seconde, à la largeur de cette dernière, mesurée au niveau des saillies antérieures pour le genre *Retropluma* (fig. 1 a), et de celui de la base des dents antérieures pour le genre *Bathypluma* (fig. 1 b). Ce paramètre a été choisi de préférence à la plus grande largeur de la carapace, habituellement retenue, par souci d'homogénéité. Chez les Reptroplumidae en effet, la largeur maximale de la carapace se situe, suivant les espèces, soit au niveau des carènes antérieures, soit plus en arrière, vers le milieu des bords latéraux, au niveau des saillies latérales, lorsqu'elles existent.

La terminologie utilisée pour désigner les différentes structures de la région antérieure du céphalothorax et de la carapace est indiquée sur la figure 2.

## LISTE DES STATIONS

### PHILIPPINES

#### MUSORSTOM 1

- Station 10, 10.03.1976, 13°59,8' N, 120°17' E, 187-209 m : *Retropluma quadrata*.  
 Station 11, 20.03.1976, 13°59,8' N, 120°23,7' E, 230-217 m : *R. serenei*.  
 Station 15, 20.03.1976, 14°00,3' N, 120°18' E, 192-164 m : *R. quadrata*.  
 Station 19, 21.03.1976, 13°57,8' N, 120°18,3' E, 167-187 m : *R. denticulata*.  
 Station 21, 21.03.1976, 14°01' N, 120°22,8' E, 223-174 m : *R. serenei*.  
 Station 24, 22.03.1976, 14°00' N, 120°18' E, 189-209 m : *R. quadrata*.  
 Station 25, 22.03.1976, 14°02,7' N, 120°20,3' E, 200-191 m : *R. quadrata*.  
 Station 26, 22.03.1976, 14°00,9' N, 120°16,8' E, 189 m : *R. denticulata*.  
 Station 30, 22.03.1976, 14°01,3' N, 120°18,7' E, 186-177 m : *R. quadrata*.  
 Station 31, 22.03.1976, 14°00' N, 120°16' E, 187-195 m : *R. serenei*, *R. quadrata*.  
 Station 32, 23.03.1976, 14°02,2' N, 120°17,7' E, 193-183 m : *R. quadrata*, *R. denticulata*.  
 Station 36, 23.03.1976, 14°01,1' N, 120°20,2' E, 210-187 m : *R. quadrata*.  
 Station 43, 24.03.1976, 13°50,5' N, 120°28' E, 484-448 m : *Bathypluma spinifer*.  
 Station 44, 24.03.1976, 13°46,9' N, 120°29,5' E, 610-592 m : *B. spinifer*.  
 Station 56, 26.03.1976, 13°53,1' N, 120°08,9' E, 134-129 m : *Retropluma quadrata*, *R. denticulata*.

- Station 61, 27.03.1976, 14°02,2' N, 120°18,1' E, 202-184 m : *R. quadrata*, *R. denticulata*.  
 Station 62, 27.03.1976, 13°59,5' N, 120°15,6' E, 179-194 m : *R. denticulata*.  
 Station 64, 27.03.1976, 14°00,5' N, 120°16,3' E, 194-195 m : *R. denticulata*.  
 Station 68, 27.03.1976, 14°00,8' N, 120°17,4' E, 199-183 m : *R. serenei*.  
 Station 69, 27.03.1976, 13°58,8' N, 120°17,3' E, 187-199 m : *R. serenei*, *R. quadrata*.

#### MUSORSTOM 2

- Station 1, 20.11.1980, 14°00,3' N, 120°19,3' E, 198-188 m : *R. quadrata*.  
 Station 4, 20.11.1980, 14°01,2' N, 120°18,4' E, 190-183 m : *R. quadrata*.  
 Station 12, 21.11.1980, 14°01' N, 120°19,7' E, 197-210 m : *R. quadrata*.  
 Station 18, 22.11.1980, 14°00' N, 120°18,6' E, 195-188 m : *R. quadrata*.  
 Station 21, 21.11.1980, 14°00,2' N, 120°17,8' E, 191-192 m : *R. serenei*, *R. quadrata*.  
 Station 26, 23.11.1980, 13°49,6' N, 120°51' E, 299-320 m : *R. quadrata*, *Bathypluma spinifer*.  
 Station 36, 24.11.1980, 13°31,4' N, 121°23,9' E, 595-569 m : *B. spinifer*.  
 Station 49, 26.11.1980, 13°38,4' N, 121°44,1' E, 425-416 m : *B. spinifer*.  
 Station 52, 27.11.1980, 14°00,7' N, 120°18,7' E, 190-181 m : *Retropluma quadrata*.  
 Station 61, 29.11.1980, 14°00' N, 120°16,4' E, 178-180 m : *R. denticulata*.

Station 62, 29.11.1980, 14°00,4' N, 120°17' E, 186-189 m : *R. serenei*, *R. quadrata*.

Station 64, 29.11.1980, 14°01,5' N, 120°18,9' E, 155-191 m : *R. quadrata*.

Station 66, 29.11.1980, 14°00,6' N, 120°20,3' E, 209-192 m : *R. quadrata*.

Station 72, 30.11.1980, 14°00,7' N, 120°19,4' E, 197-182 m : *R. quadrata*.

Station 74, 30.11.1980, 13°53,2' N, 120°26,2' E, 300-370 m : *Bathylpluma spinifer*.

Station 75, 01.12.1980, 13°50,5' N, 120°30,3' E, 300-330 m : *B. spinifer*.

Station 78, 01.12.1980, 13°49,1' N, 120°28' E, 441-550 m : *B. spinifer*.

Station 82, 02.12.1980, 13°46,1' N, 120°28,4' E, 550 m : *B. spinifer*.

#### MUSORSTOM 3

Station 87, 31.05.1985, 14°00,6' N, 120°19,6' E, 197-191 m : *Retropluma quadrata*.

Station 91, 31.05.1985, 14°00,1' N, 120°17,8' E, 190-203 m : *R. quadrata*.

Station 101, 01.06.1985, 14°00,1' N, 120°19,2' E, 196-194 m : *R. serenei*, *R. quadrata*.

Station 103, 01.06.1985, 14°00,4' N, 120°18,1' E, 193-200 m : *R. serenei*.

Station 109, 02.06.1985, 14°00,2' N, 120°17,6' E, 190-198 m : *R. quadrata*.

Station 118, 03.06.1985, 11°58,6' N, 121°05,5' E, 466-448 m : *Bathylpluma spinifer*.

Station 119, 03.06.1985, 11°59,7' N, 121°12,7' E, 337-320 m : *B. spinifer*.

Station 120, 03.06.1985, 12°05,6' N, 121°15,6' E, 220-219 m : *Retropluma quadrata*.

Station 145, 07.06.1985, 11°01,6' N, 124°04,2' E, 214-248 m : *R. quadrata*.

#### INDONÉSIE

##### CORINDON 2

Station 271, 07.11.1980, 01°56,6' N, 119°14,3' E, 215 m : *Retropluma quadrata*.

Station 276, 08.11.1980, 01°55' N, 119°13,3' E, 395 m : *Bathylpluma forficula*.

#### MADAGASCAR

##### COLLECTIONS A. CROSNIER — 1972, 1973.

Chalutage 47, 07.11.1972, 15°20' S, 46°11,8' E, 245-250 m : *Retropluma planiforma*.

Chalutage 56, 26.02.1973, 23°36' S, 43°31,6' E, 395-410 m : *R. planiforma*.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES RETROPLUMIDAE ACTUELS

### Superfamille des RETROPLUMOIDEA Gill, 1894, Stat. Nov.

#### DIAGNOSE

Brachyours Eubrachyura à orifices mâles coaux (Heterotremata Guinot, 1977).

Carapace dorsale transversalement ovale ou subquadrangulaire, ornée d'un système de carènes transversales ou obliques. Front prolongé vers l'avant par un rostre étroit. Orbites et fosses antennulaires incomplètes. Cadre buccal incomplètement recouvert par les maxillipèdes. Dernier sternite thoracique beaucoup plus étroit que les précédents et presque entièrement recouvert par l'abdomen.

Abdomen triangulaire dans les deux sexes, les segments 3, 4, et 5 fusionnés chez le mâle, tous les articles libres chez la femelle. Appareil d'accrochage fonctionnel chez la femelle adulte.

Pédoncules oculaires articulés de part et d'autre de la base du rostre et au-dessus de l'insertion des pédoncules antennulaires. Pédoncules antennaires avec tous les articles libres. Pattes P5 réduites.

Une seule famille dans la faune actuelle, celle des Retroplumidae. Certaines espèces fossiles, d'un faciès assez différent de celui des Retroplumidae typiques pourraient éventuellement être incluses dans une famille distincte (cf. *infra* : 149).

La diagnose ci-dessus concerne l'ensemble des formes connues, qu'il s'agisse de celles de la faune actuelle ou d'espèces fossiles.

### Famille des RETROPLUMIDAE Gill, 1894

Retroplumidae Gill, 1894 : 1043.  
 Ptenoplacidae Alcock, 1899 : 78 ; 1900 : 282, 285 ;  
 BORRADAILE, 1907 : 482.  
 Retroplumidae : TESCH, 1918 : 29 ; BEURLEN, 1930 :  
 351 ; SAKAI, 1934 : 319 ; 1939 : 606 ; 1976 : 592 ;  
 BALSS, 1957 : 1662 ; GLAESSNER, 1969 : R 351 ; VIA  
 BOADA, 1969 : 322 ; GUINOT, 1978 : 251 ; 1979 b :  
 114, 148, 167, 200, 261.

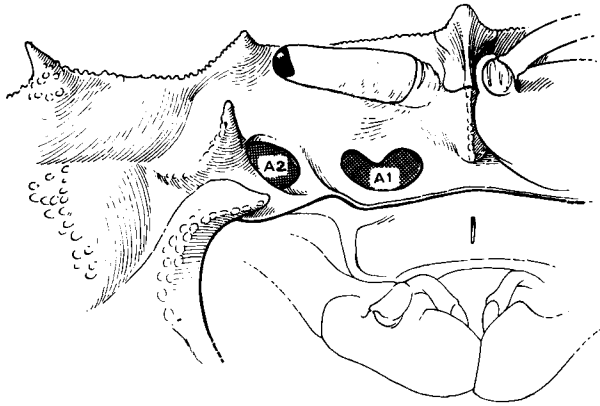


FIG. 3. — Région orbito-antennaire, vue frontale, chez *Bathyluma spinifer* sp. nov.  
 A1, A2 : cavités arthroalaires de l'antennule et de l'antenne.

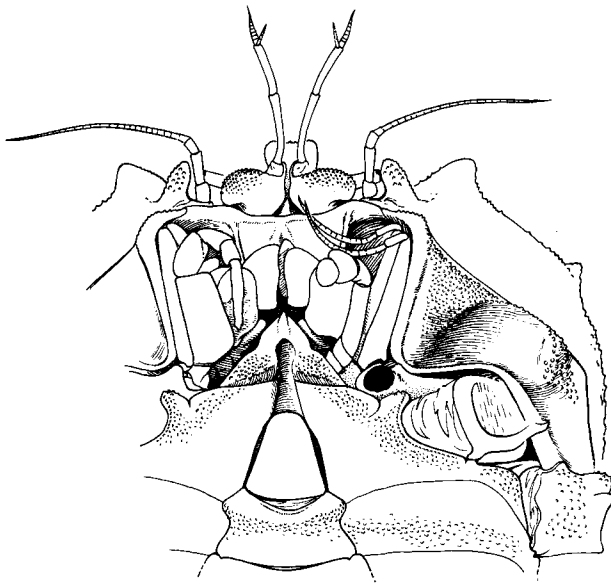


FIG. 4. — Région antérieure et cadre buccal, face ventrale, chez *Retropluma serenei* sp. nov.  
 Endopodite du Pmx3 gauche enlevé.

#### DESCRIPTION

Céphalothorax comprimé dorso-ventralement. Carapace transversalement ovale, ou subquadrangulaire, à régions mal définies et présentant un système de carènes transverses. Face dorsale faiblement convexe ou plane, nettement séparée des flancs, au moins dans la moitié antérieure, par des bords cristiformes ornés de lobes saillants (*Retropluma*) ou de dents épineuses (*Bathyluma*).

Front étroit, prolongé vers l'avant par un rostre triangulaire ou spatuliforme.

Sternum thoracique (fig. 5, et pl. 1 B, C, F, G) triangulaire dans sa portion antérieure, s'élargissant brusquement en arrière de l'insertion des chélicères. Sternites 5, 6 et 7 souvent ornés de crêtes transversales granuleuses. Dernier sternite fortement réduit, considérablement moins large que le précédent, et presque entièrement recouvert par l'abdomen, à l'exception de deux étroites portions triangulaires visibles de part et d'autre du deuxième segment abdominal (fig. 22 a-b).

Abdomen triangulaire dans les deux sexes, les segments 2 à 5 fusionnés chez le mâle (fig. 13 d), libres et plus larges chez la femelle (fig. 13 c). Le sixième segment est orné d'une

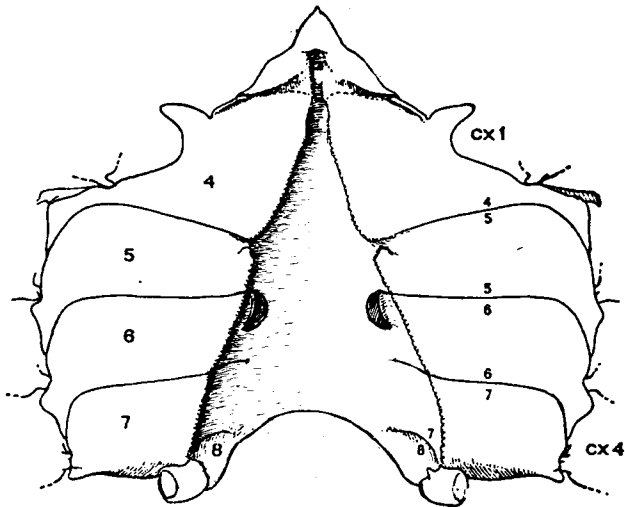


FIG. 5. — Plastron sternal chez *Retropluma planiforma* Kensley, femelle.  
 Modifié d'après GUINOT, 1979 b.

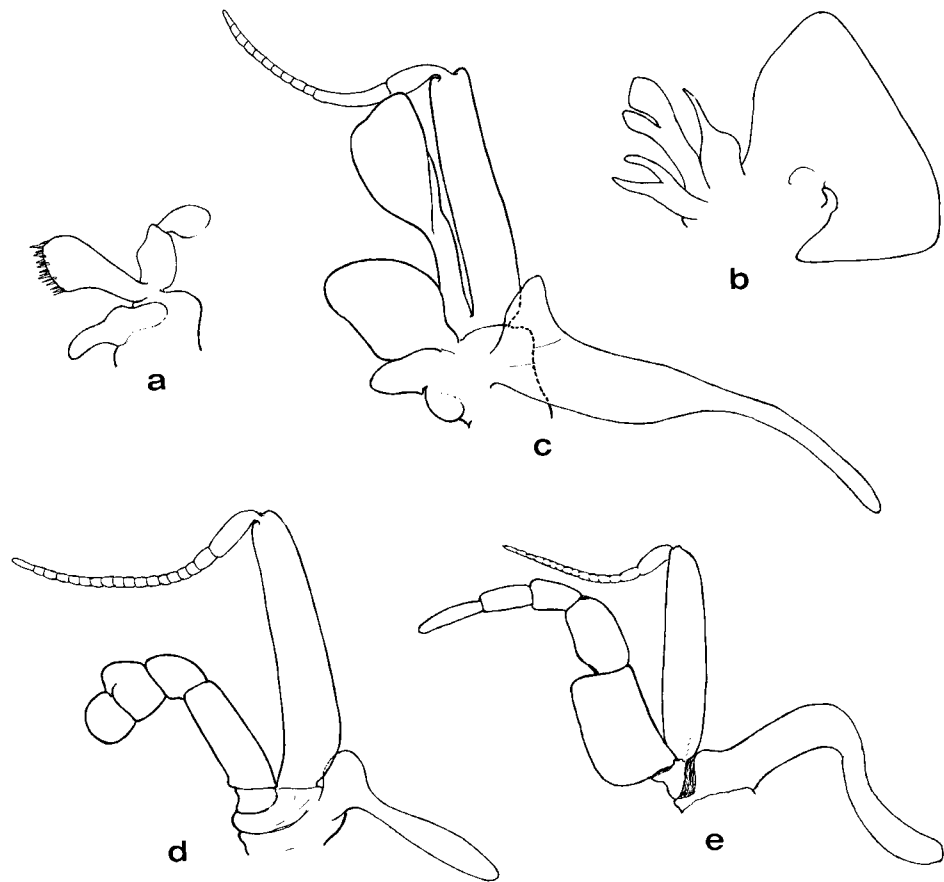


FIG. 6. — Appendices buccaux droits, face externe, de *Retropluma quadrata* sp. nov. : a, mx1 ; b, mx2 ; c, pmx1 ; d, pmx2 ; e, pmx3.  
a-d,  $\times 9,5$ ; e,  $\times 8$ .

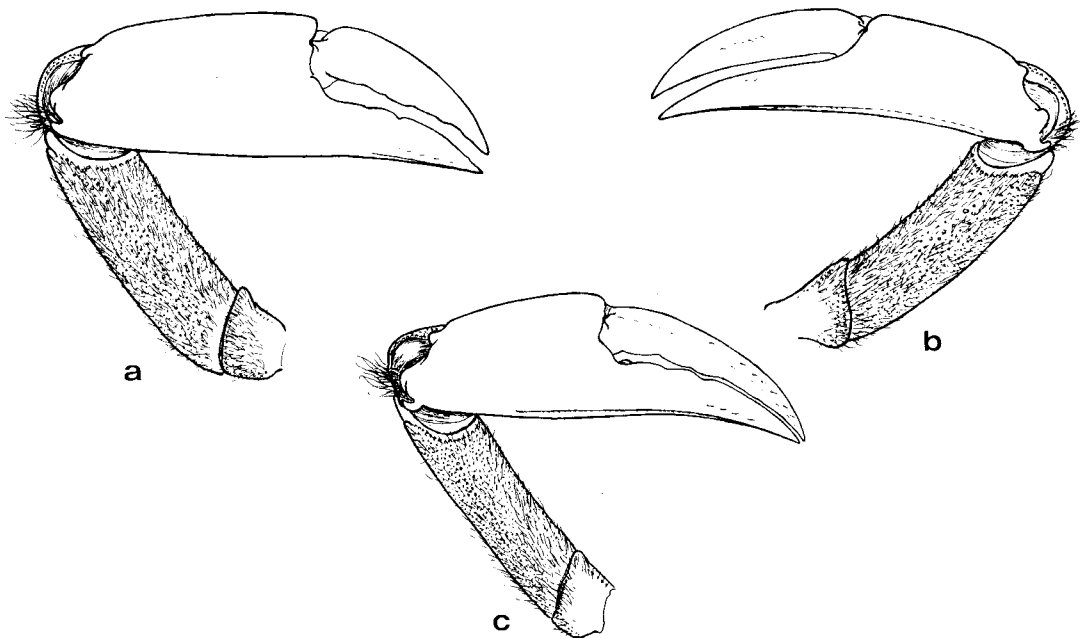


FIG. 7. — Chélipèdes de *Bathypium spinifer* sp. nov., vue externe : a et b, appendices droit et gauche d'un mâle adulte, 13,5 mm Lc ; c, appendice droit d'une femelle.  $\times 4,5$ .



crête transversale en forme de croissant qui se prolonge latéralement par des lobes saillants (fig. 15), à la face ventrale desquels se trouve les boutonnières d'accrochage de l'abdomen. Cet appareil d'accrochage, qui a été décrit en détail par GUINOT (1979 b : 114, fig. 30 c-e), est fonctionnel chez les adultes des deux sexes.

Orifices sexuels femelle (vulves) situés sur le sternum, un peu en arrière des saillies de l'appareil d'accrochage (GUINOT, 1979 b, fig. 30 e). Orifices mâle coxaux, situés au voisinage du condyle articulaire coxo-sternal de la cinquième paire de péréiopodes (fig. 20 c et GUINOT, 1979 b, fig. 54 f-g).

Orbites et fosses antennulaires (fig. 3) réduites. Pédoncules oculaires grêles, articulés de part et d'autre du rostre étroit et au-dessus de l'insertion des antennules ; leur premier article (basophtalmité, PICHOD-VIALE, 1966), réduit à une très courte écaille. Cornées peu développées, parfois réduites et faiblement pigmentées.

Premier article des pédoncules antennulaires (fig. 4) globuleux, fortement saillant et visible en vue dorsale. Les deux articles suivant repliés transversalement.

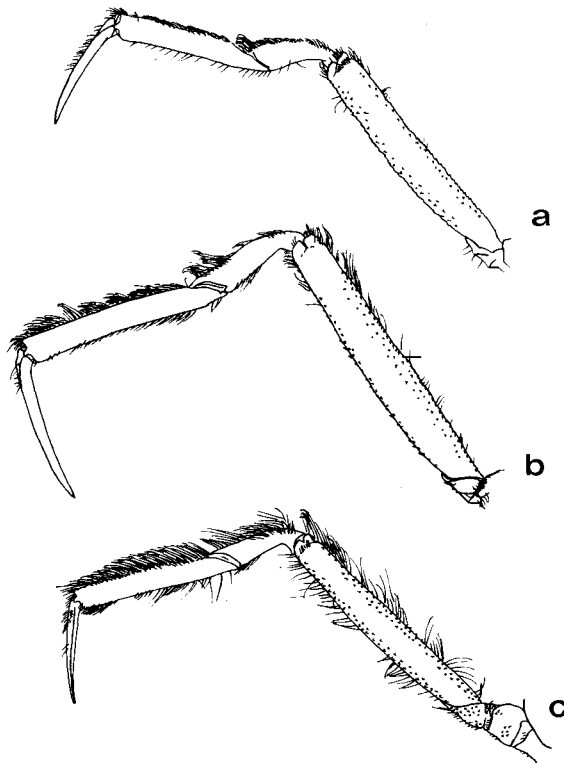


FIG. 8. — Pattes ambulatrices de *Bathyluma forficula* sp. nov., vue externe : a, P2 ; b, P3 ; c, P4.  $\times 4$ .

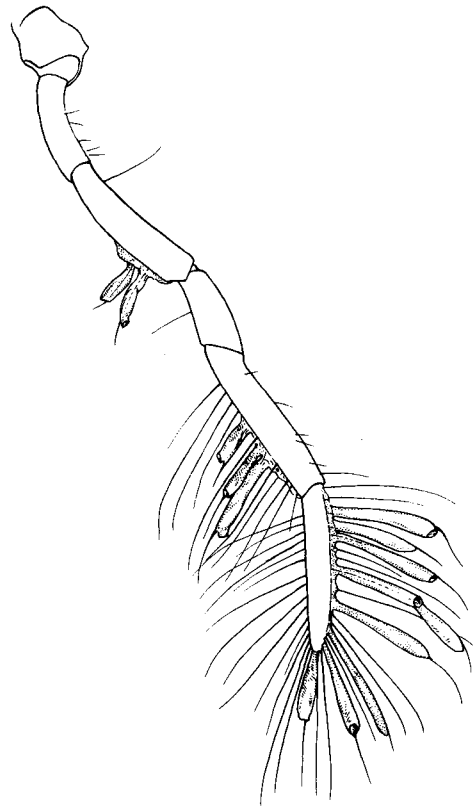


FIG. 9. — Dernière patte thoracique (P5) de *Retropluma quadrata* sp. nov.  $\times 12$ . Noter les Ciliés accolés à la base des soies

Pédoncules antennaires (fig. 3, 4) à insertion très latérale par rapport à celle des pédoncules oculaires ; leurs différents articles libres. Flagelles relativement bien développés.

Cadre buccal (fig. 4) subquadrangulaire, seulement très partiellement recouvert par les articles de base des endopodites des troisièmes maxillipèdes.

Pièces buccales sans caractères particuliers. Mandibules apparentes en vue ventrale (fig. 4). Maxillules (fig. 6 a) avec l'endite basipodial étroit et le palpe (endopodite) de deux articles larges. Maxilles (fig. 6 b) avec les deux endites basipodiales très grêles et le scaphognathite relativement court mais très large. Endopodite du premier maxillipède (fig. 6 c) de deux articles, le distal trapézoïdal, son extrémité distale la plus large. Deuxième maxillipède illustré fig. 6 d. Pmx3 (fig. 6 e) avec endopodite subpédiforme, ses trois derniers articles (palpe) dans le prolongement du mérus.

Chélicères (fig. 7) relativement grêles, sensi-

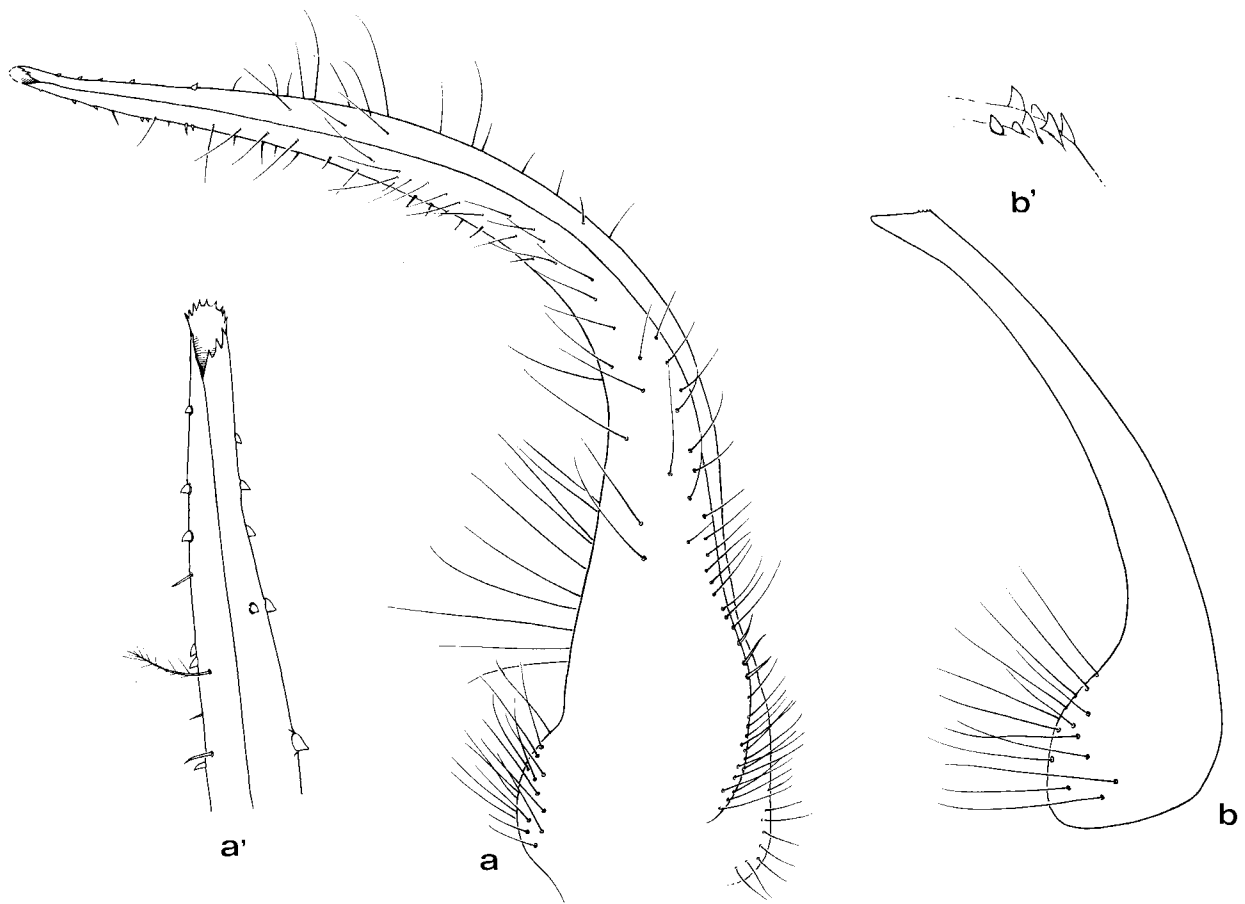


FIG. 10. — Premier et deuxième pléopodes mâle de *Retropluma serenei* sp. nov. : a, P11,  $\times 34$  ; a', extrémité du même,  $\times 180$  ; b, P12,  $\times 56$  ; b', extrémité,  $\times 300$ .

blement de même longueur à droite et à gauche ; mains allongées, cristiformes sur leurs bords dorsaux et ventraux, la main droite constamment plus forte que la gauche. Ces appendices sexuellement dimorphiques, l'article ischioméral plus court et plus trapu et l'inégalité des mains plus accentuée chez le mâle.

Pattes ambulatoires P2 à P4 (fig. 8), longues, grêles, les mérus, carpes et propodes comprimés latéralement et garnis dorsalement et ventralement de franges de soies plumeuses ; les dactyles, glabres, aplatis en lame de sabre dans un plan perpendiculaire à celui des propodes. Les P3 sont toujours nettement plus longues que les P2, elles-mêmes très légèrement plus longues que les P4. En règle générale, ces appendices sont un peu plus longs chez les mâles que chez les femelles, et relativement plus courts chez les individus juvéniles.

Dernière paire de pattes thoraciques, P5 (fig. 9), très courtes, leur extrémité atteignant entre le quart et le tiers proximal du mérus des P4 ; tous les articles aplatis et garnis de franges de longues soies plumeuses.

Pléopodes 1 du mâle (fig. 10 a) enroulés en un cornet fortement arqué, l'extrémité plus ou moins nettement denticulée, et ornés dans leur région distale de faibles tubercules en crochet. P12 (fig. 10 b) courts, le flagelle terminal réduit.

Chez la femelle, P12 uniramés, par suite de la disparition de l'exopodite. P13 à P15 normalement biramés.

Appareil branchial réduit dans la région antérieure, en raison de la tendance à la réduction ou à la perte de l'arthrobranchie des Pmx2 et des podobranchies des Pmx2 et Pmx3. Les formules branchiales des différentes espèces étudiées sont indiquées dans le tableau I.

TABLEAU I. — Formule branchiale chez quelques espèces de Retroplumidae

	Th1 (Pmx1)	Th2 (Pmx2)	Th3 (Pmx3)	Th4 (P1)	Th5 (P2)	Th6 (P3)	Th7 (P4)	Th8 (P5)
<i>Retropluma notopus</i>								
Podobranchie	—	vest.	vest.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	—	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>R. serenei</i>								
Podobranchie	—	vest.	rudi.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	1	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>R. quadrata</i>								
Podobranchie	—	—	rudi.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	—	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>R. planiforma</i>								
Podobranchie	—	—	rudi.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	—	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>R. denticulata</i>								
Podobranchie	—	—	vest.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	—	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>Bathylpluma forficula</i>								
Podobranchie	—	—	vest.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	—	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>B. spinifer</i>								
Podobranchie	—	—	rudi.	—	—	—	—	—
Arthrobranchies	—	—	2	2	—	—	—	—
Pleurobranchie	—	—	—	—	1	1	—	—

Dimensions des individus adultes n'excédant pas, chez les formes actuelles, 22 × 25 mm (longueur × largeur de la carapace). Le rapport longueur/largeur de la carapace, remarquablement constant d'une espèce à l'autre dans toute la série des formes actuelles connues, oscille de 0,75 à 0,90.

Développement inconnu. Les œufs sont petits, d'un diamètre de 35 à 50 μm chez les espèces où des femelles ovigères ont été observées, ce qui laisse supposer un développement planctotrophique de type habituel chez les Brachyours.

## DISTRIBUTION. COMPOSITION

Les Retroplumidae sont dans la faune moderne confinés dans la région indo-ouest-pacifique (du Japon au sud de l'Indonésie, la mer des Andaman, et le sud-ouest de l'océan Indien<sup>1</sup>; ils habitent des fonds de sable vaseux ou de vase entre 60 et environ 600 mètres de profondeur.

Les espèces récentes de la famille sont réparties en deux genres, *Retropluma* Gill, 1894 et *Bathylpluma* gen. nov., qui se distinguent par l'ornementation de la carapace et la dimension

1. Cf. Addenda, p. 161.

relative des pédoncules oculaires. Le premier comprend six espèces, distribuées du sud-ouest au nord-est de l'océan Indien, à l'Indonésie et au Japon, et de 50 à 350 m environ : *Retropluma notopus*, *R. serenei*, *R. quadrata*, *R. planiforma*, *R. denticulata* et *R. plumosa*. Le second a une distribution plus restreinte, de la mer des Andaman à l'Indonésie et aux Philippines, où les trois espèces reconnues ici, *Bathypelma spinifer*, *B. forficula* et *B. chuni*, habitent des eaux plus profondes, de 350 à 600 m environ.

#### REMARQUES

Nous reviendrons en détail sur les caractères originaux de ce groupe de Brachyours dans le chapitre consacré à l'étude de leur position systématique et à leur évolution (*infra* : 150). Nous nous bornerons ici à quelques remarques sur la description de la famille par ALCOCK, base de toutes les connaissances antérieures sur la morphologie du groupe. L'excellente description (sous le nom de Ptenoplacidae) publiée en 1899 par cet auteur appelle en effet quelques commentaires. Tout d'abord, une seule espèce était connue à l'époque et un certain nombre de caractères propres aux Retroplumidae ne figurent pas dans la diagnose de la famille mais sont donnés soit pour le genre *Ptenoplax*, soit pour l'espèce *notopus*. Certains éléments de cette description sont d'autre part erronés, ou ambigus, et sont peut-être à l'origine des hypothèses des paléontologistes relatives à une filiation commune des Retroplumidae et des Ocypodidae.

1) ALCOCK écrit (1899 : 78), à propos de la famille des Ptenoplacidae : « the form and position of the openings of the male... are typically Catometopan », mais indique quelques lignes plus loin que, si certains caractères de la famille sont susceptibles de suggérer des affinités avec les Dorippidae, « That this is not the case is shown ... by the position ... of the genital openings of the male ». Dans la description du genre *Ptenoplax*, il écrit au sujet des orifices sexuels mâles (*op. cit.* : 79) : « Genital ducts of the male opening at a distinct tubercle on the base of the fifth pair of legs, the tubercle being embedded in a notch in the posterior border of the sternum ». Cette disposition est peu différente de ce qui est observé dans le genre *Dorippe*,

mais nullement de type catométope. Il y a donc une contradiction à ce sujet dans le texte d'ALCOCK.

2) A propos du genre *Ptenoplax*, ALCOCK écrit (*ibid.* : 78) : « front very narrow, and declivous, yet forming a distinct rostrum (*i.e.* its front border is not fused with the epistome, but is free) ». Il est exact que la partie antérieure du rostre se projette librement au delà du premier article des pédoncules antennulaires, mais il existe un septum interantennulaire qui relie, comme chez tous les autres Brachyours, le front à l'épistome. Par suite du grand développement du premier article des antennules et de l'absence de fosse antennulaire, ce septum n'est pas visible en vue externe.

3) L'affirmation d'ALCOCK selon laquelle les chélicèdes, inégaux chez le mâle, sont subégaux chez la femelle est exagérée. L'inégalité des chélicèdes est certes moins marquée chez les femelles de *R. notopus* (seule espèce connue d'ALCOCK) que chez d'autres espèces de la famille, mais elle est nette (*cf. infra* : 118).

4) Au sujet de la dernière paire de péréiopodes, ALCOCK écrit enfin (*op. cit.* : 79) « Last pair of legs reduced to feather-like rudiments, arising close together, high up, almost on the back. » Il est vrai que chez tous les Retroplumidae les P5 ont des dimensions réduites : leur longueur totale n'excède pas celle du mérus des appendices précédents. Tous leurs articles sont cependant individualisés et si les franges de soies qui les garnissent tous leur confèrent un aspect particulier, il est exagéré d'interpréter le texte d'ALCOCK par « P5 en forme de plumes » (GUINOT, 1979 b : 200).

En ce qui concerne l'insertion de ces appendices, l'étrécissement du dernier sternite thoracique sur lequel ils s'articulent explique leur faible écartement ; si leur insertion paraît « dorsale » (comme d'ailleurs chez d'assez nombreux autres brachyours), c'est en raison de la très forte convexité du sternite précédent (Th 7), beaucoup plus large que le sternite 8, dont une large portion est visible en vue postérieure et même dorsale de l'animal (fig. 22, 23 a) : émergeant du sternite 8 réduit et en grande partie recouvert par l'abdomen, les P5 apparaissent au-dessus des portions latérales du sternite 7 en position topographiquement dorsale (*cf. p.* 153).

5) Les « sutures » auxquelles ALCOCK fait allusion dans sa description de la carapace correspondent au sommet cristiforme des carènes antérieures et postérieures. Il ne s'agit pas de sutures membraneuses à proprement parler.

6) ALCOCK est l'un des seuls auteurs à avoir observé la formule branchiale chez de nombreux

Brachyours et à l'avoir mentionnée dans ses diagnoses. S'agissant des Retroplumidae, il indique pour *Retropluma notopus* « six gills on either side ». Ceci est en partie inexact car s'il est vrai qu'il n'existe chez *notopus*, de chaque côté, que six branchies bien développées, nous avons observé chez cette espèce des podobranchies vestigiales sur Pmx2 et Pmx3.

### TABLEAU DE DÉTERMINATION DES GENRES ET ESPÈCES

1. — Bords de la carapace avec des lobes saillants plus ou moins prononcés, mais sans dents aiguës... 2 (*Retropluma*)  
— Saillies supra-orbitaire, fronto-latérale et médiane terminées par des dents aiguës... 7 (*Bathypluma*)
2. — Rostre plus ou moins spatuliforme, dépassant le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires... 3  
— Rostre court, triangulaire, n'atteignant pas le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires... 6
3. — Saillie fronto-latérale largement arrondie, à bords convexes de part et d'autre de son sommet. Pédoncules oculaires environ 3 fois plus longs que la cornée. Terminaisons des lobes latéraux du 6<sup>e</sup> segment abdominal en forme de crochets chez le mâle... *R. planiforma* p. 127  
— Saillie fronto-latérale plus ou moins anguleuse, avec le bord frontal seul convexe. Pédoncules oculaires environ 4 fois plus longs que la cornée. Extrémités des lobes latéraux du 6<sup>e</sup> segment abdominal obtuses chez le mâle... 4
4. — Plus grande largeur de la carapace située au niveau de la carène antérieure (chez l'adulte). Bords latéraux rectilignes, délimités des flancs jusqu'au bord postérieur, ou presque, par une fine crête cristiforme... *R. quadrata* p. 122  
— Plus grande largeur de la carapace située au niveau de la carène médiane, ou vers le milieu des bords latéraux. Bords latéraux plus ou moins fortement convexes... 5
5. — Crête denticulée de la carène postérieure continue sur toute la largeur de la carapace. Saillies médianes obsolètes... *R. notopus* p. 118  
— Crête denticulée de la carène postérieure interrompue dans la région médiane. Saillies médianes bien développées... *R. serenei* p. 121
6. — Rostre atteignant au plus le milieu du premier article des pédoncules antennulaires. Bords de la carapace sans dents ni lobes en arrière de l'angle fronto-latéral... *R. denticulata* p. 129  
— Rostre atteignant entre le milieu et le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires. Bords latéraux de la carapace ornés de saillies médianes... *R. plumosa* (juv.) p. 131
7. — Dent fronto-latérale longue et acérée, recourbée en crochet vers l'extérieur. Sternites thoraciques 5 à 7 (P2 à P4) avec des carènes transversales granuleuses... *B. forficula* p. 136  
— Épine fronto-latérale courte, droite ou faiblement arquée vers l'extérieur... 8
8. — Sternites thoraciques 5 à 7 (P2 à P4) sans crêtes transversales... *B. spinifer* p. 134  
— Sternites thoraciques 5 à 7 (P2 à P4) avec des crêtes transversales... *B. chuni* p. 137

### Genre *Retropluma* Gill, 1894

*Archaeoplax* Alcock & Anderson, 1894 : 180, *nec* Stimpson, 1863.

*Retropluma* Gill, 1894 : 1044 (*nom. nov.* pour *Archaeoplax* Alcock & Anderson, *nec* Stimpson).

*Ptenoplax* Alcock & Anderson, 1895, pl. 15, fig. 2 (*nom. nov.* pour *Archaeoplax* Alcock & Anderson, *nec* Stimpson); ALCOCK, 1895 : 78 ; 1900 : 455.

*Retropluma* : TESCH, 1918 : 29 (*pro parte*); SAKAI, 1939 : 606 ; 1976 : 592 ; BALSS, 1927 : 1023 ; 1957 : 1662 ; SERÈNE & VADON 1981 : 125 (*pro parte*).

## DIAGNOSE

Céphalothorax plus ou moins comprimé dorso-ventralement. Carapace dorsale marquée par des carènes transverses nettes, la carène postérieure cristiforme, continue sur toute la largeur de la carapace. Bords antéro-latéraux avec des lobes saillants triangulaires ou arrondis. Dent infra-orbitaire non spiniforme. Entre le rostre et le lobe fronto-latéral, au plus une saillie faiblement granuleuse. Extrémité des pédoncules oculaires atteignant, en général, la base du lobe fronto-latéral.

Espèce-type : *Archaeoplax notopus* Alcock & Anderson, 1894, par monotypie.

### 1. *Retropluma notopus* (Alcock & Anderson, 1894) (Fig. 11 a ; pl. 1 A-D)

*Archaeoplax notopus* Alcock & Anderson, 1894 : 281, pl. 9, fig. 3, 3 a-b.

*Retropluma notopus* : GILL, 1894 : 1045.

*Ptenoplax notopus* : ALCOCK & ANDERSON, 1895, pl. 15, fig. 2 a, 2 b ; ALCOCK, 1899 : 456.

*Retropluma notopus* : TESCH, 1918 : 29 (clef) ; BALSS, 1927 : 1023, fig. 1117.

? *Retropluma notopus* : ZARENKOV, 1968 : 762, fig. 1 A. nec :

*Retropluma notopus* : DOFLEIN in CHUN, 1903 : 531 (= *R. chuni*) ; SERÈNE & VADON, 1981 : 122 (*pro parte*), pl. 2, fig. B (= *R. serenei* sp. nov.).

## MATÉRIEL

*Investigator*, station 166, 8.2.1894, 13°34'55" N, 80°32'12" E, golfe du Bengale, 240 m : 1 ♂ 15 × 18,5 mm (lectotype, ZSI, 4164 6/7) ; 1 ♀ 15,5 × 18 mm (paralectotype, USNM 19021) ; 1 ♀ 15 × 16,5 mm (paralectotype, BMNH 1895.1.2.2.).

## DESCRIPTION

Carapace à face dorsale légèrement bombée et à relief prononcé, non nettement séparée des flancs dans sa région postérieure ; sa plus grande largeur située un peu en arrière de la carène médiane. Sommet de la carène antérieure marquée par une fine crête denticulée, presque rectiligne, et se prolongeant latéralement par les deux saillies antéro-latérales, triangulaires, granuleuses. Carènes médianes à sommet obtus, et ne se prolongeant pas sur les bords par des saillies marquées. Carène postérieure avec sur toute son étendue une crête de fins tubercules granuleux, et présentant au niveau de la région

cardiaque une convexité orientée vers l'avant. Aires branchiales postérieures renflées.

Rostre spatuliforme, indenté au sommet chez les trois spécimens examinés, dépassant le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires.

Bord orbitaire concave de part et d'autre du rostre, avec une nette saillie supra-orbitaire, granuleuse. Angle fronto-latéral triangulaire, à sommet orienté vers l'extérieur. Bord antéro-latéral légèrement concave, avec une faible saillie granuleuse vers son milieu. En arrière des saillies antéro-latérales, bords latéraux convexes, rejoignant le bord postérieur suivant une courbe ; la crête denticulée qui sépare ce bord des flancs s'atténue progressivement depuis la saillie médiane jusqu'à la région postérieure.

Pédoncules oculaires grêles, amincis vers leur milieu, à cornées peu développées. Leur extrémité atteint environ le milieu de la saillie infra-orbitaire.

Dent infra-orbitaire triangulaire, à base très large et à sommet aigu.

Sternites thoraciques à surface légèrement granuleuse, dépourvus de crêtes transverses, plastron sternal approximativement plan.

Formule branchiale, d'après ALCOCK, comprenant 6 paires de branchies, soit, de chaque côté, 2 arthrobranchies sur Pmx3 et sur P1, et 1 pleurobranchie sur P2 et sur P3. L'étude du spécimen du musée de Washington, déjà partiellement disséqué lorsqu'il nous a été communiqué, montre qu'il existe en outre une podobranchie réduite sur Pmx2 et sur Pmx3.

Chélipède droit à main renflée, plus forte que

la gauche chez le mâle ; hétérochémie beaucoup plus faible chez la femelle, dont les deux mains sont étroites, avec des doigts plus longs que la paume.

Premier pléopode mâle du type habituel dans le genre.

#### TYPES

La série-type de *Retropluma notopus* est composée des spécimens du golfe du Bengale récoltés par l'*Investigator* au large de la côte du Coromandel, de 180 à 450 m, seuls mentionnés dans la description originale des auteurs.

Le spécimen mâle de 15 × 18,5 mm, revu au cours de ce travail, et déposé au musée de Calcutta (ZSI, 4164 — 6/7) est désigné ici comme lectotype de l'espèce. Il est dépourvu de ses deux péréiopodes 4, et l'abdomen est détaché.

#### DISTRIBUTION

*Retropluma notopus*, espèce-type du genre *Retropluma*, n'est connue avec certitude que des côtes de la péninsule indienne, où elle a été récoltée par l'*Investigator* au large du Coromandel et dans la mer des Andaman, de 180 à 450 mètres.

L'exemplaire signalé sous le nom de *notopus* par ZARENKOV en 1969, provient de la mer de Chine du sud, et son identité réelle ne nous paraît pas certaine ; il appartient plutôt, selon nous, à *R. quadrata* sp. nov. (*infra* : 125).

Quant au matériel de la première campagne MUSORSTOM cité par SERÈNE et VADON (1981) comme *notopus*, il appartient en partie à *R. serenei* sp. nov., en partie à *R. quadrata* sp. nov.

#### REMARQUES

Les ressemblances entre l'espèce d'ALCOCK et ANDERSON d'une part, et celles que nous décrivons ci-dessous des Philippines, *R. quadrata* et surtout *R. serenei* spp. nov. d'autre part, sont telles que leurs caractères distinctifs n'ont pu être relevés avec précision que par un examen comparatif direct de spécimens. Cette proche parenté

explique les confusions de SERÈNE et VADON qui, dans leur compte rendu préliminaire sur les Brachyours de la campagne MUSORSTOM 1, ont identifié à *notopus* des exemplaires appartenant à l'une ou à l'autre des espèces nouvelles décrites ci-après.

Pour la même raison nous pensons que le spécimen signalé par ZARENKOV du large de l'île de Hainan n'appartient pas à *notopus*, mais plutôt à l'une des deux formes nouvelles voisines présentes dans les eaux philippines.

Les différences qui opposent *Retropluma notopus* à ces deux espèces, et surtout à *R. serenei* sp. nov., avec laquelle elle offre le plus de similarités, seront indiquées à propos des descriptions qui suivent. Mentionnons cependant dès à présent que *notopus* se distingue essentiellement des autres *Retropluma* du même groupe (*serenei* sp. nov., *quadrata* sp. nov. et *planiforma* Kensley), par la carène postérieure de la carapace nettement cristiforme sur toute sa longueur, et par les contours latéraux de la carapace convexes et dépourvus de saillies médianes prononcées.

#### DIMENSIONS. VARIATIONS

Les seules dimensions indiquées par ALCOCK et ANDERSON concernent un mâle figuré (1894, pl. 9, fig. 3) à sa taille réelle, soit environ 19 × 24 mm ; dans son travail de 1899, ALCOCK indique par ailleurs : « The carapace of an average egg-laden female is nearly 17 millim. long, and nearly 22 millim. broad. Males are somewhat smaller. ». Le lectotype mâle et les deux autres spécimens que nous avons eu la possibilité de voir ont des dimensions (15 × 16,5 à 16 × 18,5 mm) inférieures. Il s'agit néanmoins d'une espèce de taille relativement grande, comparable à cet égard à *R. serenei* sp. nov. (cf. *infra*), qui comprend, dans la faune actuelle, les plus grands individus connus de la famille.

Le nombre total d'exemplaires récoltés par l'*Investigator* n'est pas indiqué par ALCOCK, qui ne donne aucune information sur d'éventuelles variations individuelles. Nous n'avons décelé aucune différence notable entre les trois spécimens examinés.

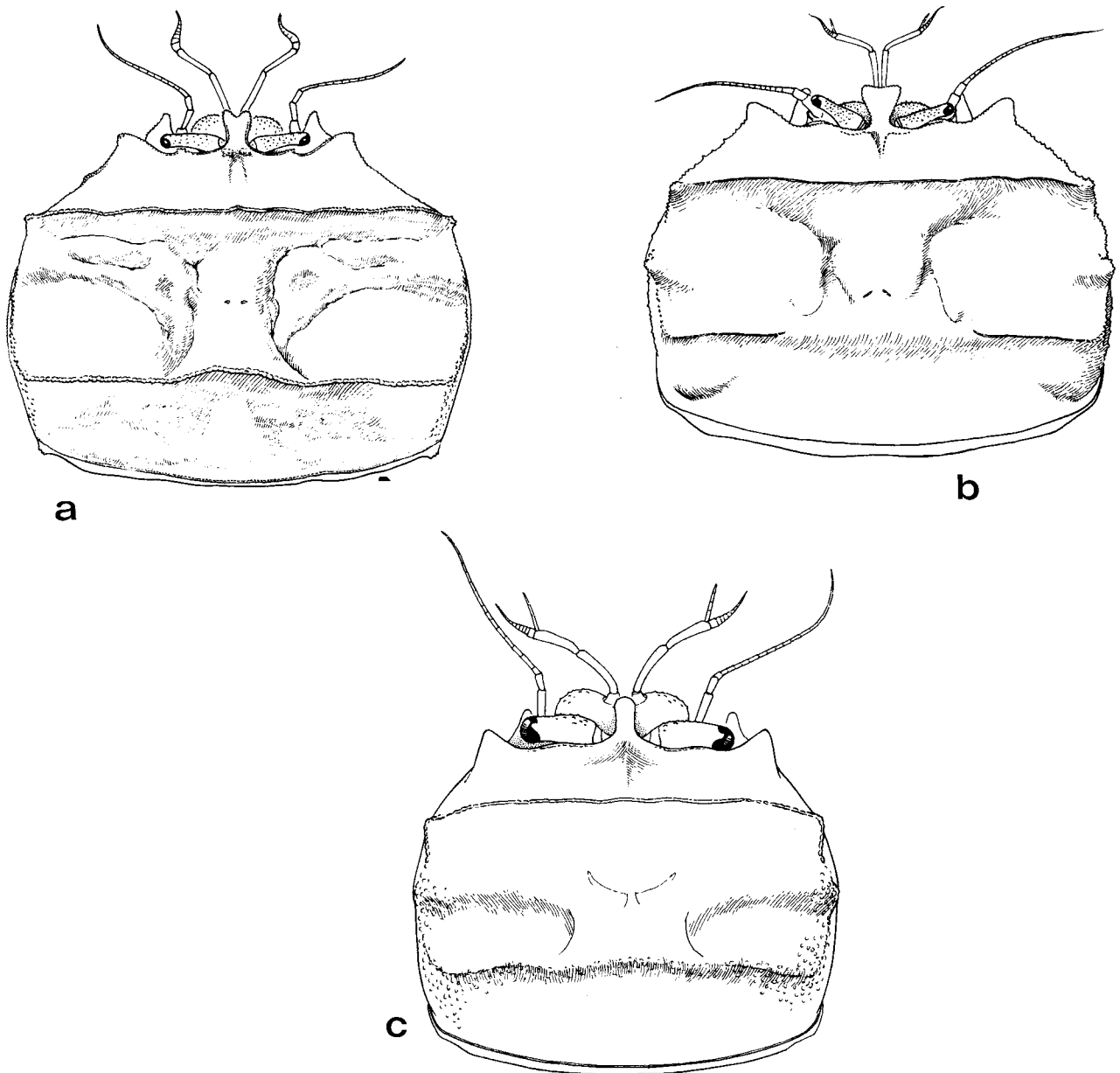


FIG. 11. — Carapace : a, *Retropluma notopus* (Alcock et Anderson), paralectotype femelle 15,5 × 18 mm ; b, *Retropluma serenei* sp. nov., femelle × 3,5 ; c, *id.*, femelle juvénile, × 12.



## 2. *Retropluma serenei* sp. nov.

(Fig. 4, 10 a-b, 11 b-c ; 22 a-c ; pl. 1 E-H, 7 F-G)

*Retropluma notopus* : SERÈNE & VADON, 1981 : 122  
(*pro parte*), pl. 1, fig. B.  
*Retropluma* sp., GUINOT, 1979 b : 200, fig. 54 F, 54 G.

### MATÉRIEL

#### MUSORSTOM 1

- St. 11, 230-217 m : 2 ♂ 12,5 × 14 et 13,5 × 16 mm, 1 ♀ 18,5 × 20 mm.
- St. 21, 223-174 m : 1 ♀ 11 × 12,5 mm.
- St. 31, 187-195 m : 1 ♀ juv. 5,2 × 5,5 mm.
- St. 68, 199-183 m : 1 ♂ 18,5 × 21,5 mm, 3 ♀ 17,5 × 20, 20 × 23,5 et 21 × 26 mm.
- St. 69, 187-199 m : 1 ♂ 21 × 25 mm.

#### MUSORSTOM 2

- St. 21, 191-192 m : 1 ♀ 19 × 22 mm.
- St. 62, 186-189 m : 2 ♂ 8 × 9 et 12,5 × 14 mm.

#### MUSORSTOM 3

- St. 101, 196-194 m : 1 ♂ 18 × 22 mm (holotype).
- St. 103, 193-200 m : 1 ♀ 16 × 20 mm.

### DESCRIPTION

Carapace à face dorsale légèrement bombée et à relief moins accentué que chez *notopus*, non nettement séparée des flancs dans sa région postérieure ; sa plus grande largeur située vers le milieu des bords latéraux, au niveau des saillies médianes. Carène antérieure rectiligne, surmontée d'une fine crête et se prolongeant latéralement par des saillies triangulaires granuleuses. Carènes médianes faibles, à sommet obtus, se prolongeant latéralement par des saillies coniques, granuleuses. Carène postérieure à sommet obtus.

Rostre spatuliforme, dépassant le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires d'environ le tiers de sa longueur.

Bord frontal concave, avec une faible saillie supra-orbitaire à sommet arrondi. Angle fronto-latéral triangulaire à sommet arrondi. Bord antéro-latéral presque rectiligne, denticulé. Bord latéral faiblement convexe, avec une forte saillie médiane granuleuse. Au-delà de cette saillie, la crête denticulée qui sépare la face dorsale des

flancs s'atténue rapidement et disparaît dans la région postérieure.

Pédoncules oculaires grêles, rétrécis sur leur moitié distale, à cornées non dilatées.

Dent infra-orbitaire allongée, subrectangulaire à sommet tronqué.

Région antérieure du plastron sternal déprimée et marquée par une forte crête transverse sur le sternite 5, entre les insertions des P2. Cette crête délimite sur le sternum deux plans, antérieur et postérieur, formant entre eux un angle d'environ 160°.

Abdomen mâle (pl. 1, F) avec les segments 3 à 5 fusionnés. Abdomen femelle illustré pl. 1, G. Crête transversale du tergite 6 forte, en continuité avec celle du sternite thoracique 5 lorsque l'abdomen est en place ; expansions latérales peu développées, à sommet rectangulaire.

Une podobranche vestigiale et une petite arthrobranche sur Pmx2, et une podobranche rudimentaire sur Pmx3.

Hétérochélie marquée, chez le mâle comme chez la femelle.

Pléopodes 1 et 2 mâle illustrés fig. 10 a et 10 b.

### TYPES

Holotype : Mâle 18 × 22 mm, MUSORSTOM 3, station 101, 01.06.1985, 14°00,1' N, 120°19,2' E, 196-194 m (MNHN-B 19531).

Les autres spécimens cités dans la liste du matériel ci-dessus sont des paratypes.

### DISTRIBUTION

*Retropluma serenei* sp. nov. n'a pour l'instant été récoltée que dans le nord-ouest des Philippines, au nord de l'île de Lubang, dans les parages mêmes où a été capturée *Neoglyphea inopinata*, mais à une profondeur légèrement supérieure, de 186-189 à 230-217 m.

### REMARQUES

Cette nouvelle espèce appartient, comme la suivante, au groupe des *Retropluma* à rostre

spatulé. L'espèce la plus proche est certainement *R. notopus* (Alcock & Anderson), dont l'aspect global de la face dorsale est très voisin. Les deux espèces se distinguent cependant par une série de caractères très nets : chez *notopus*, le rostre est un peu plus court et paraît constamment profondément indenté au sommet ; les bords orbito-antennaires présentent une saillie supra-orbitaire accentuée ; les bords antéro-latéraux sont concaves, avec une légère saillie vers leur milieu, qui manque chez *serenei*. Chez *notopus* encore, la crête finement denticulée de la carène postérieure de la carapace est continue sur toute son étendue ; cette crête est obscure et limitée aux aires latérales chez *serenei*. Les fortes saillies médianes, coniques, qui prolongent latéralement les carènes médianes chez l'espèce nouvelle des Philippines, sont à peine indiquées, voire même absentes, chez celle du golfe du Bengale. Une autre différence concerne la forme de la région inférieure de l'orbite : chez *notopus*, la dent infra-orbitaire, triangulaire à sommet obtus, apparaît comme le prolongement antérieur d'une large plaque sous-orbitaire sur laquelle repose le pédoncule oculaire ; cette plaque est réduite en largeur chez *serenei*, où la saillie infra-orbitaire se présente comme un éperon allongé à bords parallèles et à sommet tronqué.

La courbure du plastron sternal au niveau du sternite des P2 est enfin particulière à *serenei* au sein de ce groupe de *Retropluma*.

*Retropluma serenei*, comme *R. notopus*, se distingue des espèces qui suivent, *R. planiforma* Kensley et *R. quadrata* sp. nov., par la forme du céphalothorax, plus épais, moins comprimé dorso-ventralement, et par la carapace bombée et à bords latéraux convexes.

#### DIMENSIONS. VARIATIONS

La taille des spécimens recueillis au cours des trois expéditions MUSORSTOM s'échelonne de 8,0 × 9,0 à 21 × 25 mm pour les mâles, et de 11,0 × 13,0 à 21,0 × 26,0 mm pour les femelles.

La femelle de 5,2 × 5,5 mm (MUSORSTOM 1, st. 31) possède un abdomen dont la morphologie externe est encore de type mâle, mais avec des pléopodes courts et glabres sur les segments 2 à 5. Cet individu, dont la carapace est illustrée fig. 11 c, diffère des adultes par les proportions de la carapace, relativement beaucoup moins large, par le rostre plus court et à peine élargi à son extrémité distale, par les pédoncules oculaires plus élargi à leur extrémité distale, et par les pédoncules oculaires plus épais et à cornées plus grandes.

On note chez les adultes, comme chez toutes les *Retropluma*, des variations notables dans la forme du rostre ; l'exemplaire illustré fig. 11 b présente un rostre à sommet particulièrement élargi.

### 3. *Retropluma quadrata* sp. nov.

(Fig. 6 a-e, 9, 12 a-e, 13 a-d, 15 a, 16 a, 21a ; pl. 2 A, B, E, 7 E)

? *Retropluma notopus* : ZARENKOV, 1969 : 762, fig. 1 A.

*Retropluma notopus* : SERÈNE & VADON, 1981 : 122, 125 (pro parte).

*Retropluma* aff. *planiforma* : SERÈNE & VADON, 1981 : 122, 125, pl. 2, fig. A.

#### MATÉRIEL

##### MUSORSTOM 1

- St. 10, 187-205 m : 2 ♀ 10, 5 × 12 et 9,5 × 11,5 mm.
- St. 11, 230-217 m : 1 ♂ 10 × 11,2 mm.
- St. 15, 192-188 m : 1 ♀ juv. 5,4 × 6,3 mm.
- St. 24, 189-209 m : 1 ♂ 6,0 × 6,9 mm, 1 ♀ 9 × 10,5 mm.

- St. 25, 200-191 m : 2 ♂ 9 × 10 et 9,5 × 11 mm.
- St. 30, 186-177 m : 3 ♂ 9 × 10 à 12 × 13,5 mm, 4 ♀ 10 × 10,5 à 12,5 × 14,5 mm.
- St. 31, 187-195 m : 1 ♂ 11 × 13 mm.
- St. 32, 193-184 m : 1 ♀ 13,5 × 16,5 mm.
- St. 36, 210-187 m : 1 ♂ 11,5 × 13 mm, 1 ♀ 11,5 × 13 mm.
- St. 56, 134-129 m : 1 ♂ 9 × 10,5 mm.
- St. 61, 202-184 m : 1 ♀ 9 × 10 mm.
- St. 69, 187-199 m : 3 ♂ (dont l'holotype) 12,5 × 14,5 à 17 × 19 mm.

##### MUSORSTOM 2

- St. 1, 198-188 m : 1 ♀ 10 × 11,5 mm.
- St. 4, 190-183 m : 1 ♀ juv. 7,5 × 8 mm.

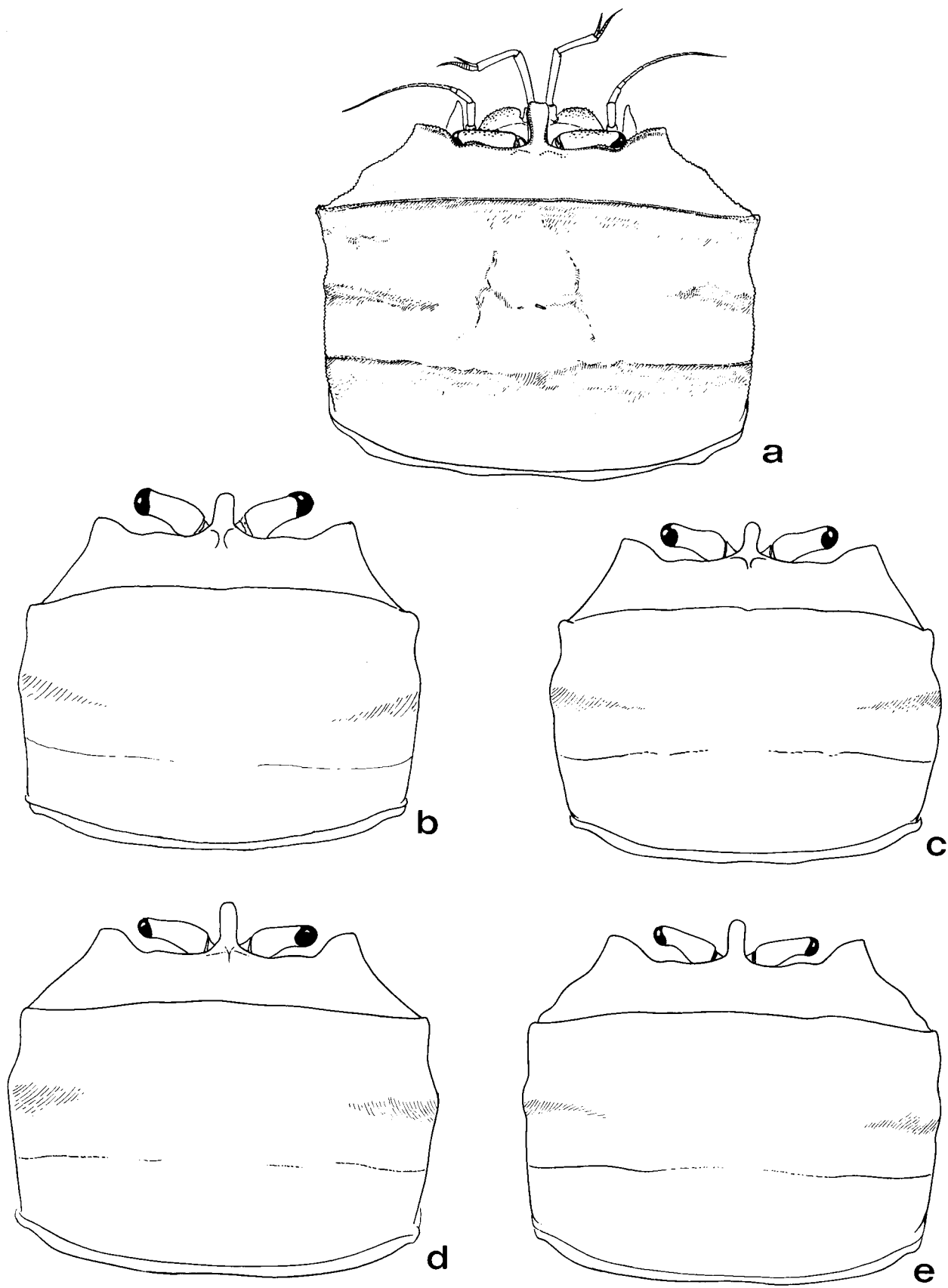


FIG. 12. — *Retropluma quadrata* sp. nov., carapace : a, mâle holotype,  $\times 4,7$  ; b, juv.  $6,2 \times 6,6$  mm ; c, juv.  $7,4 \times 8,2$  mm ; d, juv.  $9 \times 10$  mm ; e, femelle subadulte  $9,5 \times 11,5$  mm.

- St. 12, 197-210 m : 1 ♀ 8,5 × 10 mm.
- St. 18, 195-188 m : 1 ♀ 11 × 12,5 mm.
- St. 21, 191-192 m : 1 ♂ 10,5 × 11,5 mm, 2 ♀ 8 × 10 et 9,5 × 11,5 mm.
- St. 52, 190-181 m : 1 ♂ 8,5 × 10 mm.
- St. 62, 186-189 m : 3 ♂ 9 × 10 à 10,5 × 12 mm.
- St. 64, 155-191 m : 1 ♀ 8,5 × 10 mm.
- St. 66, 209-192 m : 1 ♀ 8,5 × 10 mm.
- St. 72, 197-182 m : 1 ♂ 8,5 × 10 mm.

### MUSORSTOM 3

- St. 87, 197-191 m : 1 ♀ 13 × 15,5 mm.
- St. 91, 190-203 m : 1 ♀ 7,2 × 8,2 mm.
- St. 101, 196-194 m : 1 ♀ 8,5 × 9,5 mm.
- St. 109, 190-198 m : 1 ♂ 8 × 9 mm.
- St. 120, 220-219 m : 8 ♂ 7,5 × 8,5 à 12 × 13,5 mm, 3 ♀ 9,5 × 11, 10,5 × 12 (ovig.) et 12,5 × 15 mm.
- St. 145, 214-246 m : 1 ♂ 9 × 9,5, 1 ♀ 8,5 × 9,5 mm.

### CORINDON 2

- St. 271, 215 m, 2 ♂ 7,2 × 8 et 9 × 10 mm, 1 ♀ 10 × 11 mm.

### NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY, WASHINGTON

- *Albatross*, st. 5375, 2.03.1909, 13°42'15" N, 121°50'19" E, 195 m : 1 ♀ 9,5 × 12 mm (identifié *R. plumosa* Tesch).

### INSTITUT D'Océanologie, ACADEMIA SINICA, QINGDAO

- Ouest de la mer de Chine méridionale, 15.04.1959, 270 m : 1 ♂ 6 × 7 mm.

### DESCRIPTION

Plus grande largeur de la carapace située, chez l'adulte, au niveau de la carène antérieure (saillies antéro-latérales). Carène antérieure marquée sur toute sa longueur par une fine crête, et se prolongeant latéralement par des saillies triangulaires granuleuses. Carènes médianes peu développées, leur extrémité latérale marquant une faible saillie latérale obtuse. Carène postérieure à peine indiquée dans la région médiane de la carapace, plus nette et surmontée d'une fine crête dans les régions latérales.

Rostre spatuliforme, à bords parallèles, à sommet entier ou légèrement indenté, dépassant de très peu le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires.

Bord orbito-antennaire avec une très légère saillie supra-orbitaire. Angle fronto-latéral triangulaire, son bord mésial (orbitaire) convexe. Bord antéro-latéral faiblement concave, avec, vers son milieu, une faible protubérance anguleuse (souvent absente chez les jeunes individus). Bord latéral subrectiligne en arrière de la saillie médiane, cristiforme presque jusqu'au bord postérieur.

Pédoncules oculaires relativement longs, sub-cylindriques, le diamètre des cornées sensiblement égal à celui des pédoncules.

Dent infra-orbitaire triangulaire à sommet aigu.

Sternites thoraciques lisses, plastron sternal à faible convexité.

Abdomen mâle (fig. 13 d) avec les segments 3 à 5 coalescents, abdomen femelle illustré fig. 13 c. Prolongements latéraux du dernier tergite fig. 15 a à peu près comme chez *serenei*.

Formule branchiale (tab. 1) réduite à 6 paires de branchies : aucune podobranchie, et pas d'arthrobranchie sur Pmx3.

Hétérochémie prononcée dans les deux sexes.

Pléopode 1 mâle : fig. 16 a.

Diamètre des œufs environ 50 µm.

### TYPES

Holotype : Mâle 13,5 × 16,5 mm, MUSORSTOM 1, station 69, 27.03.1976, Philippines, 13°58,8' N, 120°17,3' E, 187-199 m (MNHN-B 7009).

Tous les autres spécimens mentionnés dans la liste ci-dessus sont des paratypes.

### DISTRIBUTION

Mer de Chine du Sud orientale (Philippines) et occidentale (parages de Hainan), Indonésie (détroit de Makassar), de 134-129 à 199-228 m.

Cette espèce nouvelle apparaît comme la plus abondante des espèces de *Retropluma* dans la région explorée : 55 des 60 spécimens signalés ici proviennent en effet des eaux philippines. L'espèce avait déjà été récoltée dans la région de Marinduque par l'*Albatross* en 1909 (spécimen du Musée de Washington).

L'hypothèse selon laquelle le spécimen identifié à *R. notopus* par ZARENKOV en 1968 appartient plutôt à *R. quadrata* (cf. *supra* : 119) s'est

trouvé renforcée par l'examen d'un individu récolté dans les mêmes parages par l'équipe de recherche de l'Institut d'Océanologie de Qingdao, et qui nous a tout récemment été remis par le D<sup>r</sup> CHEN HUILIAN.

*R. quadrata* est également présente dans les eaux indonésiennes ; trois spécimens y ont été capturés en une station de la campagne CORINDON 2, par 215 mètres.

#### REMARQUES

Cette nouvelle *Retropluma* appartient au groupe des espèces caractérisées par un rostre spatuliforme plus ou moins indenté au sommet, dans lequel se classent, en dehors d'elle, *notopus*, *serenei* et *planiforma*. Dans ce groupe, *notopus* et *serenei* présentent une carapace à face dorsale plus ou moins bombée et à bords latéraux convexes, non nettement séparés des flancs dans la région postérieure, tandis que *quadrata* et *planiforma* ont un céphalothorax plus comprimé dorso-ventralement, une carapace à face dorsale presque plane, nettement séparés des flancs dans la région postérieure par des bords cristiformes.

Les caractères communs à ces deux dernières espèces, l'une, *quadrata*, de la région indomalaise, l'autre, *planiforma*, du sud-ouest de l'océan Indien, sont tels que SERÈNE et VADON avaient identifié une partie des spécimens de MUSORSTOM 1 comme « *Retropluma* aff. *planiforma* Kensley ». Les contours de la carapace sont cependant bien distincts chez les deux espèces : les lobes caractéristiques (fronto-latéral, antéro-latéral et médian) sont plus larges, avec un sommet nettement plus arrondi chez *planiforma* (fig. 14 a). L'abdomen du mâle de *R. quadrata* ne se distingue guère de celui de *notopus* ou de *serenei* : les lobes latéraux du 6<sup>e</sup> segment notamment sont triangulaires (fig. 15 a) ; chez l'espèce de KENSLEY, ces lobes se terminent par des crochets caractéristiques.

Il convient encore de remarquer ici l'étroite ressemblance morphologique entre les individus juvéniles de notre espèce nouvelle et le type de *R. plumosa* Tesch, 1918. Cette ressemblance est telle que nous avons envisagé, au début de cette étude, de considérer le type de TESCH comme un individu immature de l'espèce la plus abondante de nos récoltes, à savoir l'espèce que nous nommons ici *R. quadrata* (cf. *infra* : 132, à propos de *R. plumosa*).

En 1968, dans une courte note sur des Brachyours récoltés dans la mer de Chine méridionale par le navire soviétique *Orlik*, ZARENKOV a signalé un spécimen mâle de *Retropluma*, capturé à 180 m, qu'il a identifié à *R. notopus*. Il ne donne aucune description de ce spécimen, mais il en figure le premier pléopode (*op. cit.*, fig. 1 A). *Retropluma notopus* était alors la seule espèce connue de ce groupe de *Retropluma*, et nous pensons que le spécimen en question peut en fait se rapporter à l'une des deux espèces voisines de la mer de Chine orientale, *serenei* ou *quadrata*. La morphologie des appendices sexuels mâles n'offre guère de caractères distinctifs d'une espèce à l'autre dans la famille des Retroplumidae, de sorte que l'illustration de ZARENKOV ne permet pas de conclusion définitive à cet égard.

#### DIMENSIONS. VARIATIONS

Les 60 spécimens de *R. quadrata* qui représentent la série-type de l'espèce ont une taille qui s'échelonne de 6,0 × 6,9 mm à 13,5 × 17 mm pour les mâles (32 spéc.) et de 5,4 × 6,3 mm à 13,5 × 16,5 mm pour les femelles (28 spéc.). Il s'agit donc d'une espèce de taille moyenne, dont les dimensions maximales sont inférieures à celles de *R. notopus* et de *R. serenei*, mais supérieures à celles de *R. denticulata*.

Aucune femelle ovigère n'a été observée dans les récoltes de MUSORSTOM 1 et MUSORSTOM 2, respectivement en mars 1976 et novembre 1980. Une seule femelle portant des œufs a été capturée en juin 1985 pendant la campagne MUSORSTOM 3.

Afin d'illustrer les variations dans la forme de la carapace au cours de la croissance, nous en avons tracé les contours chez trois juvéniles et un subadulte : 6,2 × 6,6, 7,4 × 8,2, 9,0 × 10,1, et 9,5 × 10,5 mm (fig. 12 b-e). On peut constater l'élargissement progressif de la carapace et la modification de son contour : plus large chez les juvéniles vers le milieu des bords latéraux, elle s'élargit plus fortement au niveau de la carène antérieure, qui devient la partie la plus large ; en même temps, la convexité des bords latéraux s'atténue ; la saillie qui marque le plus souvent le milieu des bords antéro-latéraux n'apparaît que chez le plus grand spécimen de cette série, de 9,5 × 10,5 mm.

Nous illustrons encore ici, à propos de cette

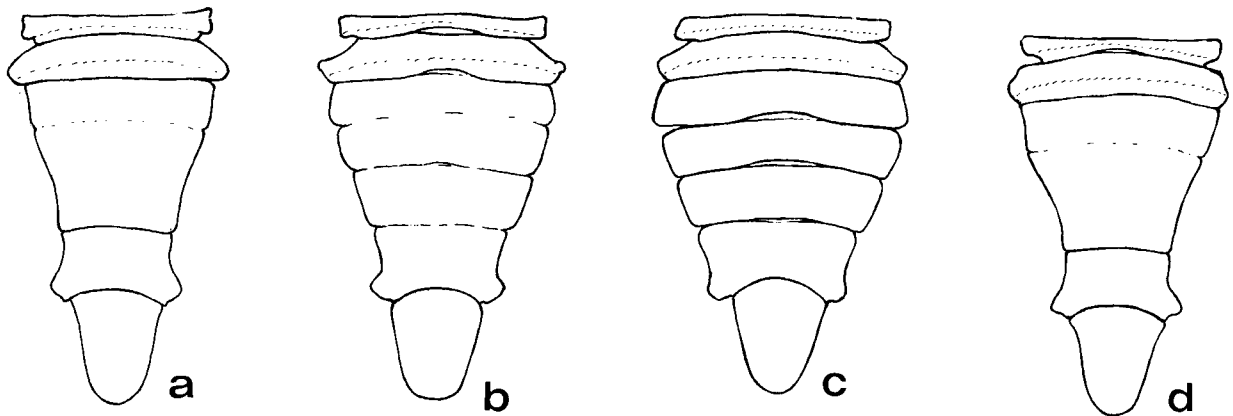


FIG. 13. — *Retropluma quadrata* sp. nov., abdomen : a, femelle juv. 7,5 × 8,0 mm, × 12,5 ; b, femelle juv. 8,0 × 10 mm, × 9 ; c, femelle adulte ou subadulte 9,5 × 11,5 mm, × 7 ; d, mâle adulte, × 8.

espèce dont nous possédons un matériel abondant, l'abdomen femelle à plusieurs stades de son développement : chez la plus jeune (7,5 × 8,0 mm, fig. 13 a), l'abdomen présente l'aspect global de celui des mâles adultes ; les segments 3, 4 et 5 sont fusionnés, seule une faible encoche latérale indique la limite des segments 3 et 4. L'ensemble de ces trois segments coalescents est en forme de trapèze.

A un stade ultérieur (8,0 × 10,0 mm ; fig. 13 b) les segments 3 à 5 se sont individualisés, ils sont séparés par des sutures incomplètes, et leurs bords latéraux sont devenus convexes ; l'ensemble de l'abdomen est un peu plus large. Chez une femelle plus âgée (9,5 × 11,5 mm ; fig. 13 c) tous les segments sont articulés entre eux, et l'abdomen s'est encore élargi. On peut estimer à cette dimension environ l'acquisition de la maturité sexuelle chez la femelle. Notons cependant que chez toutes les *Retropluma*, l'abdomen demeure relativement étroit, toujours plus long que large : chez les femelles ovigères, la ponte n'est aucunement protégée durant l'incubation,

les grappes d'œufs pendent librement de part et d'autre de l'abdomen (cf. pl. 3, E : *R. denticulata*).

Chez les plus petits mâles observés (6,0 × 6,9 mm), les gonopodes ont déjà acquis la structure adulte.

Comme chez les autres espèces du genre, on observe chez *R. quadrata* des variations individuelles non négligeables dans la forme et les proportions du rostre et dans le contour des bords latéraux de la carapace. Le rostre est le plus souvent arrondi au sommet, mais une faible indentation médiane apparaît parfois, surtout chez les spécimens les plus âgés ; sa longueur comme sa largeur sont relativement variables.

Les saillies fronto-latérales présentent, en général, l'aspect illustré pour le type, mais, chez certains individus, le sommet de ces saillies peut être arrondi, la partie antérieure du bord antéro-latéral ayant alors un aspect plus ou moins convexe. Les saillies médianes, comme celles, faibles, des bords antéro-latéraux sont assez irrégulièrement développées suivant les individus.

4. *Retropluma planiforma* Kensley, 1969  
(Fig. 5, 14 a, 15 b, 16 b, pl. 2 C, D, F)

*Retropluma planiforma* Kensley, 1969 : 158, fig. 3 a-g.  
*Retropluma* sp. : GUINOT, 1979 b : 114, 148, 167, fig.  
30 C-E.

MATÉRIEL

COLLECTIONS A. CROSNIER, MADAGASCAR

- Chalutage 47, 245-250 m : 7 ♀ 6,5 × 7,5 mm à 11 × 14 mm.
- Chalutage 56, 395-410 m : 2 ♂ 9,5 × 11 et 10,5 × 12,5 mm.

DESCRIPTION

Carapace à face dorsale plane dans sa portion située en arrière de la carène antérieure, très légèrement concave dans sa portion antérieure, en avant de cette carène ; sa largeur maximale située, en général, au niveau de la carène antérieure. Celle-ci est surmontée d'une crête, finement denticulée latéralement. Carènes médianes

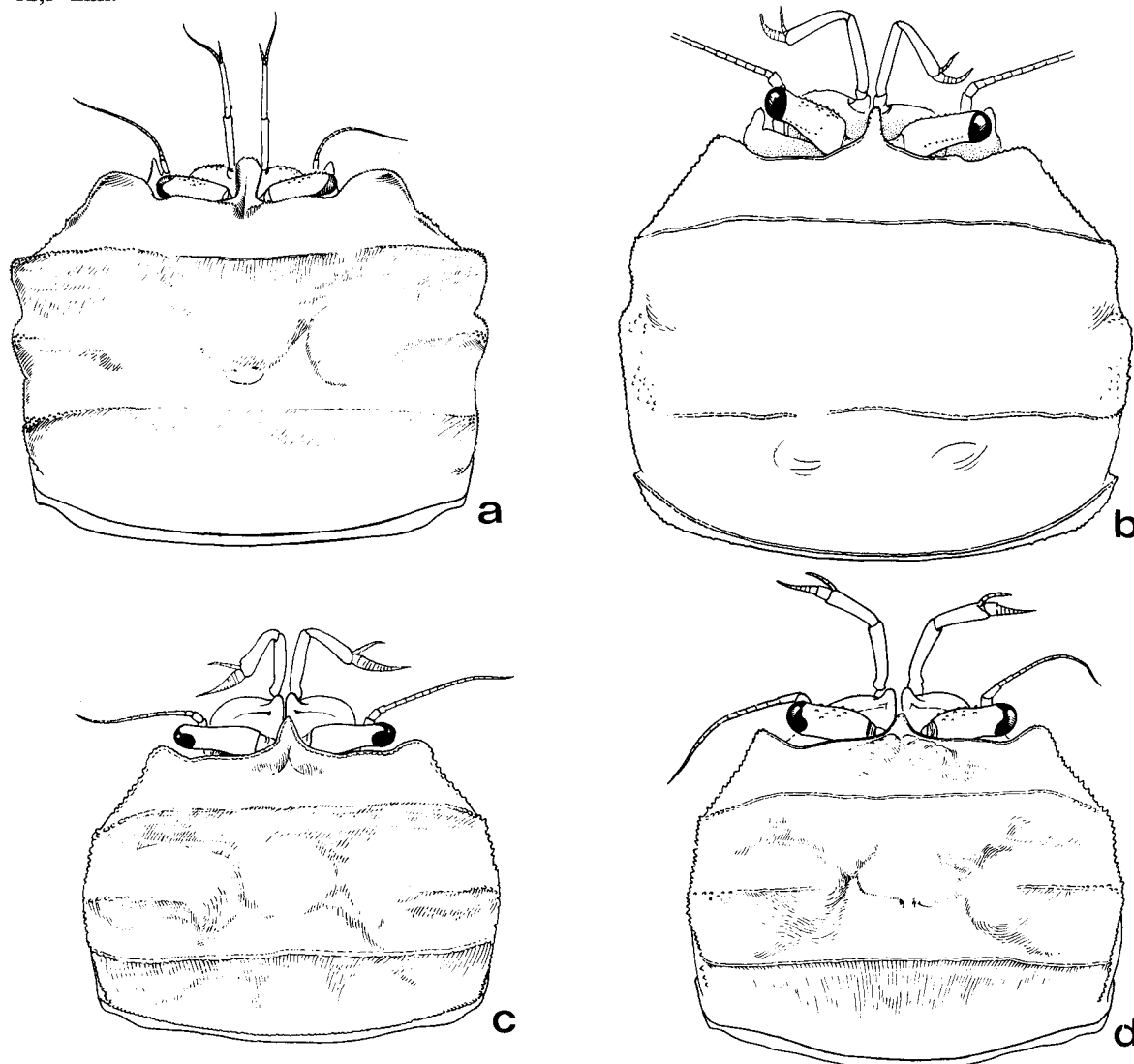


FIG. 14. — Carapace : a, *Retropluma planiforma* Kensley, × 4,5 ; b, *Retropluma plumosa* Tesch, femelle juv. holotype, × 9 ; c, *Retropluma denticulata* Rathbun, mâle, × 8 ; d, *id.*, mâle juv., × 10.

courtes, légèrement obliques. Carène postérieure cristiforme, sauf dans sa portion médiane.

Rostre spatulé, à sommet arrondi et finement denticulé, atteignant sensiblement le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires.

Bord orbito-antennaire sans saillie infra-orbitaire nette. Angle fronto-latéral très largement arrondi. Saillies antéro-latérale et médiane prononcées, à sommet arrondi. Bord latéral légèrement sinueux, cristiforme et faiblement denticulé presque jusqu'au bord postérieur.

Pédoncules oculaires allongés, renflés à la base, leur surface faiblement granuleuse-épineuse. Diamètre des cornées sensiblement égal à celui des pédoncules.

Dent infra-orbitaire étroite, en triangle à sommet très aigu.

Sternites thoraciques granuleux, sans carènes transverses marquées.

Abdomen mâle avec les segments 3 à 5 fusionnés; lobes latéraux du 6<sup>e</sup> tergite se terminant, chez le mâle, par de petites pointes aiguës (fig. 15 b).

Pléopode 1 mâle illustré fig. 16 b.

Pas de podobranche ni d'arthrobranche sur Pmx2, une podobranche rudimentaire sur Pmx3.

#### TYPES

Holotype : Femelle 7,0 × 9,1 mm, *Anton Bruun*, station 390 H, 08.09.1964, au large du Natal, 29°37' S, 31°33' E, 175-200 m, sable vaseux (South African Museum, A 12644).

Paratypes, mêmes coordonnées : 2 mâles et 3 femelles 5,4 × 6,5 à 6,8 × 9 mm (*Ibid.*, A 12643 et A 12645).

#### DISTRIBUTION

Sud-ouest de l'océan Indien, de part et d'autre du canal de Mozambique : au large du Natal à 175-200 m, et sur la côte orientale de Madagascar de 250 à 400 m environ.

#### REMARQUES

Les spécimens des collections A. CROSNIER, en provenance de la côte orientale de Madagascar,

sont conformes à la description originale de *Retropluma planiforma* par KENSLEY, dont nous n'avons cependant pas examiné les types. Les spécimens malgaches sont plus grands que ceux de la série-type, et ils ont été récoltés à des profondeurs supérieures.

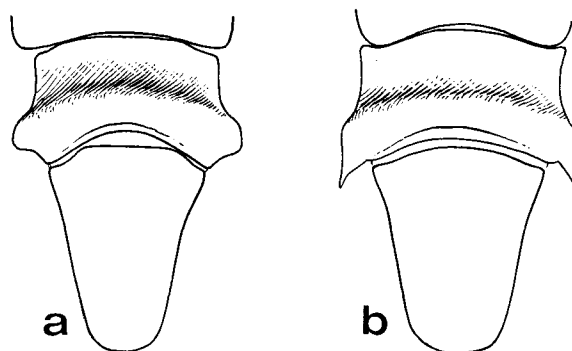


FIG. 15. — Extrémité de l'abdomen (6<sup>e</sup> segment abdominal et telson) : a, *Retropluma quadrata* sp. nov., mâle 14 × 17 mm, × 11; b, *Retropluma planiforma* Kensley, mâle 10,5 × 12,5 mm, × 16,5.

L'espèce de KENSLEY s'apparente de très près, comme nous l'avons indiqué ci-dessus, à *R. quadrata* sp. nov., de la mer de Chine. Elle se distingue surtout des taxons voisins par l'aspect largement arrondi des lobes de la carapace, par le P11 mâle à portion basale plus massive, et par les pointes latérales particulières du sixième tergite abdominal des mâles.

#### DIMENSIONS. VARIATIONS

Les dimensions du matériel connu (6 spécimens de 5,4 × 6,5 à 7,0 × 9,1 mm pour la série-type sud-africaine, 9 spécimens de 6,5 × 7,5 à 11 × 14 mm pour le matériel malgache) situent *R. planiforma* parmi les espèces de taille moyenne, comparable à cet égard à *R. quadrata*. La morphologie externe de l'abdomen de la plus petite femelle observée (6,5 × 7,5 mm) est déjà typique de son sexe.

Les variations observées chez cette *Retropluma* sont du même ordre que chez les autres espèces. Elles concernent surtout le développement relatif des saillies antéro-latérales et médianes de la carapace.



5. *Retropluma denticulata* Rathbun, 1932

(Fig. 14 c-d, 16 c; pl. 3)

*Retropluma denticulata* Rathbun, 1932 : 33; YOKOYA, 1933 : 207, fig. 1 A-D; SAKAI, 1934 : 319, pl. 17, fig. 4; 1939 : 606, fig. 89, pl. 71, fig. 2; 1976 : 592, pl. 296, fig. 2; ZARENKOV, 1968 : 762, fig. 1 B; SERÈNE & VADON, 1981 : 122, pl. 2, fig. D.

## MATÉRIEL

## MUSORSTOM 1

- St. 19, 167-187 m, 1 ♀ 4,7 × 5,3 mm.
- St. 26, 189 m : 1 ♂ 4,5 × 5,4 mm.
- St. 32, 193-184 m : 1 ♀ ovig. 5,5 × 6,4 mm.
- St. 56, 134-129 m : 1 ♂ 5 × 6 mm.
- St. 61, 202-184 m : 2 ♀ ovig. 5 × 6 mm, 1 ♀ 5,2 × 6,2 mm.
- St. 62, 179-194 m : 1 ♂ 4,6 × 5,3 mm.
- St. 64, 194-195 m : 1 ♀ 5,3 × 6,5 mm.

## MUSORSTOM 2

- St. 61, 178-180 m : 1 ♂ 5 × 6 mm.

INSTITUT D'Océanologie, ACADEMIA SINICA,  
QINGDAO

- Mer de Chine du Sud, au large de Hainan, 18.04.1959, 99 m : 1 ♂ 6 × 7 mm; *id.*, 113 m 1 ♀ 6,5 × 7,5 mm, 1 ♀ ovig. 6,5 × 8 mm.

NATUR-MUSEUM SENCKENBERG, FRANCFORT-SUR-LE-  
MAIN

- Japon, Tosa Bay, 10.1979, 70-80 m : 1 ♂ 9 × 11 mm.

## DESCRIPTION

Carapace à face dorsale faiblement convexe, déprimée en avant de la carène antérieure et en arrière de la carène postérieure, sa plus grande largeur située au niveau des carènes médianes. Carène antérieure cristiforme, finement denticulée sur toute son étendue. Carènes médianes prononcées, également denticulées sur leur portion externe. Carène postérieure continue sur toute la largeur de la carapace.

Rostre triangulaire, à sommet parfois plus ou

moins obtus, atteignant à peu près le milieu du premier article des pédoncules antennulaires. Bord fronto-orbitaire légèrement sinueux, dépourvu de saillie supra-orbitaire. Angle fronto-latéral saillant, à sommet le plus souvent largement arrondi. Bord antéro-latéral plus ou moins rectiligne, denticulé. Saillies antéro-latérale et médiane à peine indiquées. Bord latéral convexe, se prolongeant en crête faiblement spiniforme presque jusqu'au niveau du bord postérieur.

Pédoncules oculaires allongés, atteignant la base de l'angle fronto-latéral, leur surface granuleuse, les cornées légèrement dilatées.

Dent infra-orbitaire triangulaire, subspiniforme, à bords denticulés.

Sternum thoracique assez fortement convexe, les sternites 5 (P2) à 7 (P4) pourvus d'une crête transverse obtuse.

Saillies latérales du dernier segment abdominal (pl. 3, C) peu accentuées.

Formule branchiale (tableau I) : aucune branchie annexée au deuxième maxillipède, une podobranche vestigiale et pas d'arthrobranche sur Pmx3.

Hétérochélie prononcée, la main droite beaucoup plus forte que la gauche, chez le mâle (pl. 3, A) comme chez la femelle (pl. 3, D). Cette hétérochélie se double d'un dimorphisme sexuel important, particulièrement marqué au niveau des mérus des chélipèdes.

Premier pléopode mâle illustré fig. 16 c.

Diamètre des œufs environ 36 µm.

## TYPE

Femelle ovigère 8,4 × 10,6 mm, *Albatross* station 5074, 34°40'45" N, 138°18'30" E, golfe de Suruga, Japon, 86 m, vase grise (USNM 46305).

## DISTRIBUTION

Japon, est et ouest de la mer de Chine méridionale (Philippines et Hainan), de 70 à 200 m environ.

SAKAI (1976) indique que l'espèce est endémique du Japon, d'où elle est connue de plusieurs localités de 50 à 150 m. L'espèce avait cependant été signalée des parages de Hainan par ZARENKOV en 1968.

Les récoltes MUSORSTOM étendent sa distribution au nord-ouest des Philippines, où sa distribution bathymétrique paraît un peu plus profonde, de 134-129 à 195 m.

#### REMARQUES

Décrite assez sommairement par RATHBUN en 1932, *Retropluma denticulata* a été figurée pour la première fois par YOKOYA l'année suivante (1933, fig. 71 A-D).

Cette espèce présente un ensemble de caractères particuliers qui lui confèrent une position isolée au sein des *Retropluma* proprement dites.

Il s'agit d'abord d'une forme à céphalothorax relativement peu comprimé dorso-ventralement : elle peut être comparée à cet égard à *R. notopus* d'une part, à certains *Retroplumidae* fossiles d'autre part. Il faut noter encore chez cette espèce : 1) le rostre triangulaire, court, qui n'a, semble-t-il, d'équivalent que chez *R. plumosa* Tesch (cf. *infra* : 132) ; 2) les pédoncules oculaires allongés, occupant la totalité du bord fronto-orbitaire ; 3) la délimitation très apparente des carènes médianes, qui apparaissent plus ou moins obscures chez les autres formes. Le dimorphisme sexuel des chélicères est, en outre, plus accentué que chez tous les autres *Retroplumidae*.

L'espèce la plus proche pourrait être *R. plumosa*, avec laquelle cependant une comparaison précise ne peut être établie, en raison du caractère juvénile du seul spécimen connu de l'espèce de TESCH.

*Retropluma denticulata* est, comme nous allons

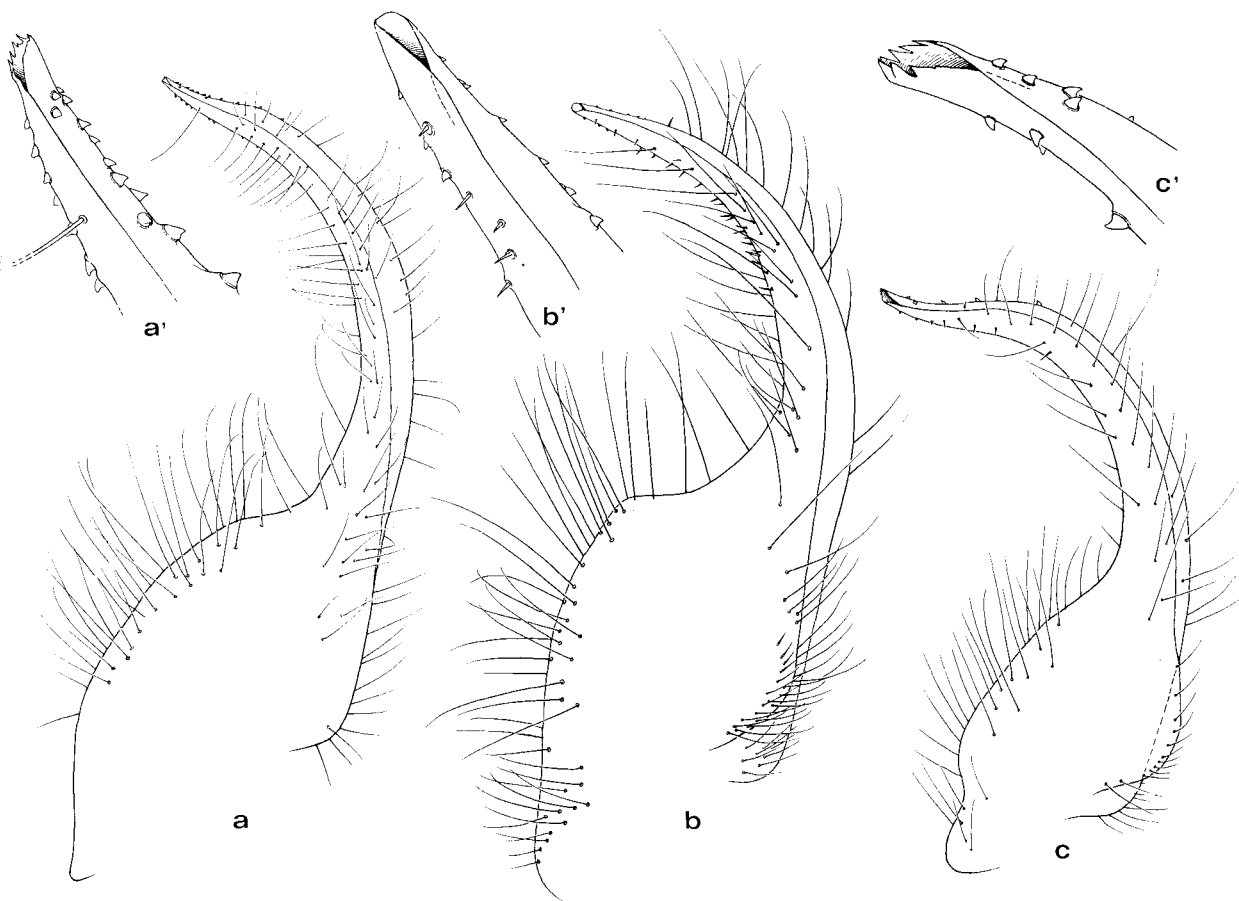


FIG. 16. — Premier pléopode mâle : a, b, c, appendice entier ; a', b', c', extrémité distale ; a, *Retropluma quadrata* sp. nov., × 38 et 110 ; b, *Retropluma planiforma* Kensley, × 40 et 150 ; c, *Retropluma denticulata* Rathbun, × 47 et 180.

le voir, l'espèce la plus petite de la faune actuelle ; c'est aussi celle qui se rencontre aux profondeurs les plus faibles.

#### DIMENSIONS. VARIATIONS

Le plus grand spécimen de *R. denticulata* que nous avons examiné est un mâle de  $9 \times 11$  mm seulement, en provenance de la baie de Tosa, au Japon. Les individus, assez peu nombreux, récoltés aux Philippines sont notablement plus petits : leur taille s'échelonne de  $4,5 \times 5,4$  à  $6 \times 7$  mm : la plus petite femelle ovigère ne mesure que  $5,0 \times 6,0$  mm, dimensions auxquelles les femelles de *R. quadrata* (cf. *supra* : 126) sont encore juvéniles. Le type de RATHBUN est cependant une femelle relativement grande ( $8,4 \times 10,6$  mm), et il est possible que la population philippine atteigne des dimensions maximales inférieures à celles du nord de la zone de distribution de l'espèce.

Le plus jeune individu des récoltes MUSORSTOM, un mâle de  $4,6 \times 5,3$  mm (fig. 14 d)

présente un rostre court et des pédoncules oculaires relativement plus forts que les spécimens plus âgés.

Par ailleurs, si l'on excepte le mâle de la station 62 de MUSORSTOM 1 (fig. 14 c), aux carènes dorsales bien marquées et avec des saillies antéro-latérales arrondies au sommet, et qui par ces caractères est tout à fait conforme au spécimen japonais du musée de Francfort (pl. 3, A), tous les spécimens philippins ont des carènes dorsales atténuées et des saillies antéro-latérales à sommet anguleux. Ces différences nous avaient dans un premier temps laissé supposer que la majeure partie du matériel philippin appartenait peut-être à un taxon distinct. L'examen d'exemplaires de l'ouest de la mer de Chine méridionale, que nous devons à l'obligeance du Professeur LIU, de l'Institut océanologique de Qingdao, a montré qu'il existait entre eux des différences morphologiques du même ordre, et nous a amenée à la conclusion qu'il s'agissait d'une seule et même espèce, quelque peu variable quant aux caractères considérés.

### 6. *Retropluma plumosa* Tesch, 1918

(Fig. 14 b)

*Retropluma plumosa* Tesch, 1918 : 30, pl. 2, 1 a-c.

#### MATÉRIEL

— *Siboga*, station 254, 10.12.1899, parages des îles Kei,  $5^{\circ}40' S$ ,  $132^{\circ}26' E$ , 310 m, vase : 1 ♀  $7 \times 7,5$  mm (holotype).

#### DESCRIPTION (femelle juvénile)

Plus grande largeur de la carapace située au niveau des saillies latérales. Carènes antérieure et postérieure cristiformes sur toute leur étendue, carènes médianes très faibles.

Rostre triangulaire à sommet arrondi, n'atteignant pas l'extrémité antérieure du premier article des pédoncules antennulaires. Bord orbito-antennaire avec une faible saillie supra-orbitaire.

Angle fronto-latéral triangulaire à sommet obtus, son bord externe en continuité avec le bord antéro-latéral, qui est droit et finement denticulé. Saillies antéro-latérales peu accentuées, bords latéraux irréguliers, subparallèles immédiatement en arrière de la carène antérieure, s'incurvant en avant des saillies latérales, puis faiblement et régulièrement convexes, cristiformes, du sommet de cette saillie au bord postérieur.

Pédoncules oculaires relativement courts, légèrement rétrécis sur leur tiers distal, cornées bien développées.

Dent infra-orbitaire subtriangulaire, à sommet obtus.

#### TYPE

Femelle juvénile  $7,0 \times 7,5$  mm<sup>2</sup>, *Siboga* station 254 (cf. *supra*), ZMA De 102995).

2. Au sujet du sexe de ce spécimen, voir *infra* : 132. La largeur de la carapace que nous donnons ici est différente de celle indiquée par TESCH ; notre mesure correspond en effet à la largeur mesurée au niveau de la carène antérieure, comme nous l'expliquons p. 109, alors que la dimension de TESCH est celle de la plus grande largeur, au niveau des saillies médianes.

Ce spécimen est dépourvu de la plupart de ses péréiopodes, et sa carapace, extrêmement mince et fragile, est en mauvais état.

#### DISTRIBUTION

Indonésie (îles Kei), 310 m. L'espèce n'a pas été signalée depuis sa description originale.

#### REMARQUES

Décrite en 1918 d'après un spécimen unique de l'expédition de la *Siboga*, *Retropluma plumosa* n'a jamais, à notre connaissance, été capturée depuis. Grâce à l'obligeance du responsable des collections du Musée zoologique d'Amsterdam, nous avons eu la possibilité d'obtenir en prêt le type de TESCH, et d'en donner une illustration (fig. 14 b).

L'examen de ce type unique a révélé qu'il s'agit d'une femelle juvénile, et non d'un mâle, comme le mentionnait l'auteur de l'espèce ; en dépit, en effet, d'un abdomen d'aspect externe mâle, aux segments 3 à 5 fusionnés, la présence de pléopodes sur les segments 2 à 5 permet d'affirmer qu'il s'agit d'une femelle. L'état du développement de ces pléopodes, biramés mais courts et glabres, et les vulves de très petite taille montrent en outre qu'il s'agit d'un individu juvénile.

La description originale, détaillée, de TESCH correspond donc à un spécimen immature d'une espèce qui, sous sa forme adulte, peut présenter un faciès sensiblement différent (cf. *supra* : 125, à propos de la morphologie des juvéniles de *R. quadrata*).

Nous avons également fait remarquer ci-dessus qu'en raison des similarités entre les petits individus de *quadrata* et le type de *plumosa*, nous avons tout d'abord envisagé l'hypothèse qu'il s'agissait d'une seule et même espèce, et la décision d'établir un taxon nouveau pour la forme philippine n'a pas été prise sans hésitation. Parmi les juvéniles de *quadrata* d'une taille comparable à celle du type de *plumosa*, aucun ne possède cependant le rostre triangulaire et les bords antéro-latéraux de la carapace rectilignes de ce type. D'autre part chez *plumosa*, autant qu'on puisse en juger d'après l'état du spécimen, la carène postérieure de la face dorsale semble continue et cristiforme sur toute son étendue ;

cette carène est limitée aux aires latérales chez *quadrata*.

Aux critères morphologiques qui permettent de supposer que *R. quadrata* sp. nov. est une espèce distincte de *R. plumosa* s'ajoutent les données relatives à la distribution : *R. plumosa* provient des îles Kei, donc d'une localité éloignée de celles des récoltes de *quadrata*, et surtout d'une station à 310 m, alors que la profondeur maximale des stations où ont été capturées des *R. quadrata* se situe à 199-228 m.

Il est souhaitable que de nouvelles prospections dans le secteur des îles Kei permettent de retrouver l'espèce de TESCH et d'en préciser les caractéristiques adultes.

Si une certaine ressemblance dans le faciès de la carapace permet de rapprocher *plumosa* de *quadrata*, c'est peut-être toutefois avec *denticulata* que l'espèce des îles Kei offre le plus d'affinités. Les deux espèces présentent un rostre triangulaire, des bords antéro-latéraux rectilignes, et une carène postérieure cristiforme sur toute sa longueur. En dépit de ces traits morphologiques communs il s'agit cependant, indéniablement, d'espèces bien distinctes : les *denticulata* de la dimension du type de *plumosa* sont des individus adultes ou subadultes, et nous avons vu que ce dernier est une femelle juvénile. Chez l'espèce japonaise, le rostre est en outre plus large à la base, les bords latéraux de la carapace sont régulièrement convexes, sans saillies médianes, et les yeux sont nettement plus longs.

Dans sa description des pattes ambulatoires de *plumosa*, TESCH (*op. cit.* : 32) mentionne les franges de soies plumeuses qui garnissent ces appendices, et qui, en fait, sont communes à toutes les *Retropluma*. Mais il fait état, en outre, de soies modifiées : « Many of these hairs, especially on the posterior legs are modified in a most peculiar way : the tip is likewise plumose, but the rest of the hair is transformed into a long, membraneous structure, that is inflated, closed all round and narrowing towards the base of the hair. ». Et l'auteur hollandais attribue à ces soies un rôle respiratoire : « Although gills, six in number, are present on either side of the thorax, it may be assumed that the transformed hairs are adapted to oxygen-breathing purposes, and as such hairs are especially numerous on the hinder legs, these should not only present the animal from sinking into the soft mud upon which it lives, a supposition made by ALCOCK,

but also perform the function of gills ». Les structures décrites par TESCH correspondent en fait à la présence, sur des soies plumeuses normales, de Ciliés, dont la portion basale forme un tube à parois minces étroitement accolé à celles-ci sur une certaine longueur. Ces parasites

ne sont pas propres à *Retropluma plumosa* (comme le suppose TESCH), mais sont présentes en plus ou moins grande abondance sur les pattes ambulatoires et les deux dernières paires de maxillipèdes de toutes les espèces étudiées (cf. fig. 9 : P5 de *R. quadrata*).

### Genre *Bathypluma* gen. nov.

*Retropluma* : DOFLEIN, 1904 : 131.

*Ptenoplax* : ALCOCK & MACGILCHRIST, 1905 : pl. 74, fig. 1.

*Retropluma* : TESCH, 1918 : 29 ; BALSS, 1927 : 1023 ; 1957 : 1662 ; SERÈNE & VADON, 1981 : 125 (*pro parte*).

#### DIAGNOSE

Céphalothorax fortement comprimé dorso-ventralement. Carapace approximativement quadrangulaire, les bords latéraux cristiformes sur presque toute leur longueur. Face dorsale presque plane, les carènes dorsales caractéristiques de la famille des Retroplumidae présentes mais très atténuées. Bords frontal et antéro-latéral marqués par une série de saillies spiniformes à terminaison aiguë : l'une d'elle correspond à la saillie supra-orbitaire observée chez quelques *Retropluma* et divise chaque bord orbito-antennaire en deux sinus. Les autres dents, fronto-latérales, antéro-latérales et médianes, se situent à l'emplacement des saillies triangulaires ou coniques des *Retropluma*. Dent infra-orbitaire spiniforme. Pédoncules oculaires courts, à cornées rétrécies et à surface granulopépineuse ; leur extrémité atteint le bord mésial de la dent supra-orbitaire.

Tous les autres caractères comme chez *Retropluma*.

Espèce-type : *Bathypluma spinifer* sp. nov., par la présente désignation.

#### REMARQUES

Les trois espèces pour lesquelles nous créons ici le genre *Bathypluma* constituent une petite unité systématique homogène, s'opposant aux *Retropluma* par leur céphalothorax plus aplati, leur carapace aux carènes transverses réduites, voire obsolètes, n'atteignant pas les bords latéraux, et surtout par le développement au niveau des saillies des bords antérieur et antéro-latéraux, de dents épineuses caractéristiques.

Leurs pédoncules oculaires sont couchés obliquement le long du sinus orbitaire mésial, leur extrémité atteignant tout juste le bord mésial de l'épine frontale ; chez les *Retropluma*, les pédoncules oculaires, plus longs, occupent le plus souvent, au moins chez les adultes, la totalité du bord frontal, et leur extrémité atteint donc la base de la saillie antéro-latérale.

Les caractères morphologiques par lesquels les *Bathypluma* se distinguent des *Retropluma* repré-

sentent probablement une adaptation à la profondeur ; on les trouve en effet de 300 à plus de 600 m, alors que les espèces de *Retropluma* vivent en moyenne de 50 à 300 m.

Deux espèces de ce genre ont été recueillies au cours des récentes expéditions françaises : l'une aux Philippines, à laquelle nous avons attribué le nom de *Bathypluma spinifer* ; l'autre en Indonésie, dans le détroit de Makassar, que nous avons nommée *B. forficula*. *Retropluma chuni* Doflein, 1904 appartient au même genre, ainsi que *Ptenoplax dentata* Alcock et MacGilchrist, 1905. L'impossibilité d'obtenir en prêt les types de ces deux derniers taxons, qui appartiennent vraisemblablement à une seule et même espèce, ne nous a pas permis d'en redonner les descriptions et de les comparer à nos espèces nouvelles. Une incertitude subsiste quant à l'identité réelle des trois espèces retenues ici, et nous nous en expliquerons dans les remarques relatives à la systématique du genre *Bathypluma*.

7. *Bathypluma spinifer* sp. nov.

(Fig. 3, 7 a-c, 17 B, 18 a ; pl. 4 A-B, 5 B)

*Retropluma chumi* : SERÈNE & VADON, 1981 : 122, pl. 2 fig. C.*Retropluma* aff. *planiforma* : SERÈNE & VADON, 1981 : 122. (*pro parte*, MUSORSTOM 1, st. 43).

## MATÉRIEL

## MUSORSTOM 1

- St. 43, 484-448 m : 8 ♂ 11 × 12,5 à 13,5 × 16 mm, 4 ♀ 11,5 × 13,5 à 12 × 14,5 mm.
- St. 44, 610-592 m : 1 ♂ 11,5 × 13,5 mm.

## MUSORSTOM 2

- St. 26, 299-320 m : 1 ♂ 8,5 × 9 mm, 1 ♀ 12,5 × 15 mm.
- St. 36, 595-569 m : 1 ♀ 12 × 14 mm.
- St. 49, 925-750 m : 1 ♂ 11,5 × 13 mm.
- St. 74, 300-370 m : 1 ♀ 10 × 12 mm.
- St. 75, 300-330 m : 5 ♂ 8,5 × 9,0 à 11,5 × 12,5 mm (dont l'holotype), 5 ♀ 8 × 9 à 12,5 × 15 mm.
- St. 78, 440-550 m : 10 ♂ 9 × 10 à 12 × 13,5 mm, 26 ♀ 8,5 × 9 à 11,5 × 13 mm.
- St. 82, 550 m : 1 ♀ 12 × 15 mm.

## MUSORSTOM 3

- St. 118, 422-415 m : 5 ♂ 10 × 11,5 à 12 × 14 mm, 5 ♀ 13 × 16 (ovig.), 12,5 × 15, 14,5 × 17 (ovig.) et 16,5 × 18 mm.
- St. 119, 312-296 m : 1 ♂ 9 × 11 mm, 2 ♀ 9 × 10,5 et 12 × 15 mm.

## DESCRIPTION

Céphalothorax fortement comprimé dorso-ventralement ; carapace subquadrangulaire, à face dorsale presque plane, les carènes antérieure et postérieure faibles, non cristiformes, les carènes médianes absentes. Rostre plus ou moins spatuliforme, à bords légèrement relevés et le plus souvent arrondi au sommet. Épine supra-orbitaire aiguë, dirigée vers l'avant, son extrémité atteignant tout juste, chez le type, le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires. Épine fronto-latérale courte, bord antéro-latéral faiblement concave, épines antéro-latérales et

médianes courtes, à sommet acéré. Bord latéral, en arrière de l'épine médiane, très légèrement concave jusqu'au bord postérieur.

Dent infra-orbitaire spiniforme.

Chélicèdes inégaux, le droit le plus fort comme chez tous les Retroplumidae, le mérus relativement plus court et plus trapu chez le mâle (fig. 7).

Longueur des mérus des P2 et des P4 inférieure à la largeur de la région antérieure de la carapace, mesurée entre la base des épines antéro-latérales.

Premier pléopode mâle illustré fig. 18 a.

Formule branchiale : aucune branchie annexée au deuxième maxillipède, une podobranchie vestigiale sur Pmx3 (tableau I).

Diamètre des œufs, 45 µm environ.

## TYPES

Holotype : Mâle 12,5 × 14,5 mm, MUSORSTOM 2, station 75, 01.12.1980, 13°50,5' N, 120°30,3'E, 300-330 m (MNHN-B 11226).

Tous les autres spécimens mentionnés dans ce travail sont des paratypes.

## DISTRIBUTION

Est de la mer de Chine méridionale (Philippines), de 300-330 à 595-569 m. Il s'agit d'une forme relativement abondante sur fonds de vase ou de sable vaseux aux profondeurs mentionnées ci-dessus, dans les secteurs explorés au cours des expéditions MUSORSTOM au sud-ouest et au sud de Luçon.

## REMARQUES

Les caractères par lesquels l'espèce que nous venons de décrire sous le nom de *Bathypluma spinifer* sp. nov. se distingue des espèces voisines seront exposés plus loin, à propos de la systématique du genre.

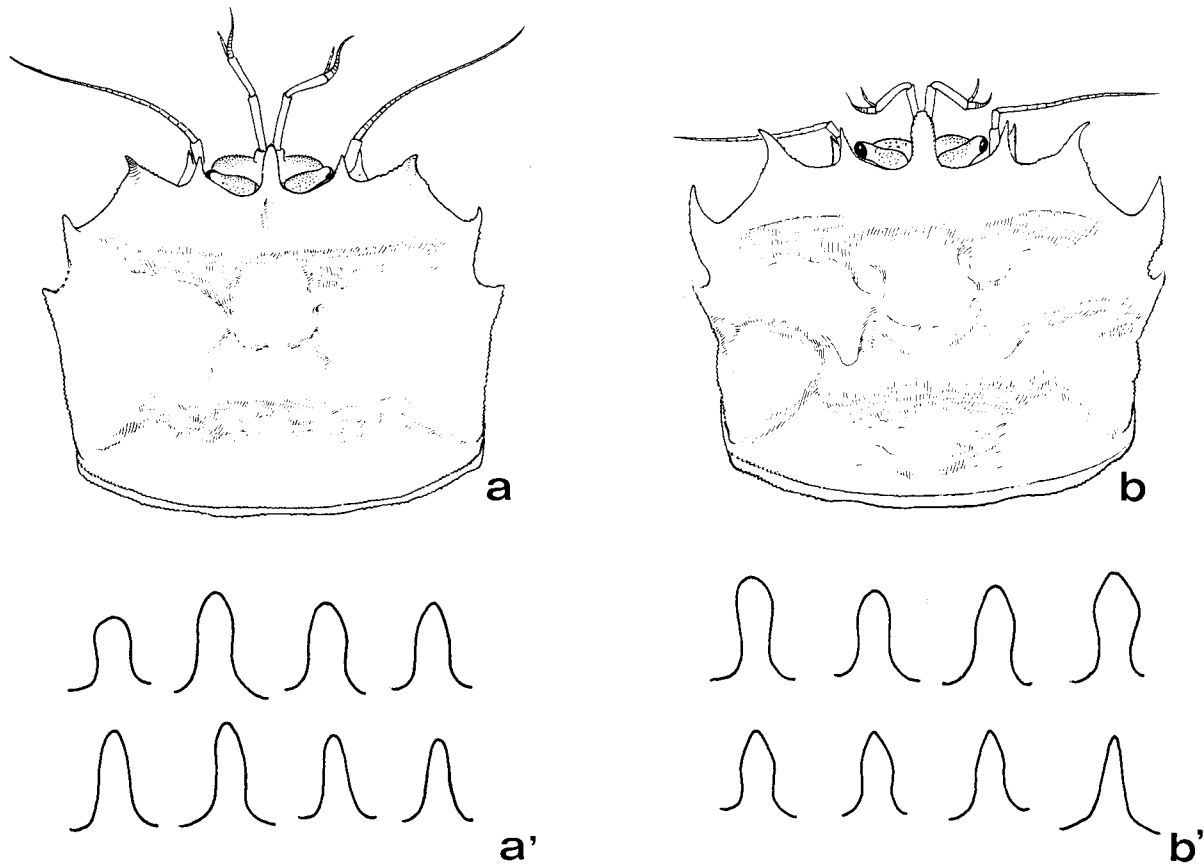


FIG. 17. — *Bathypluma* gen. nov., carapace : a, *B. spinifer* sp. nov.,  $\times 4,5$  ; b, *B. forficula* sp. nov.,  $\times 4,5$ . Les figures a' et b' illustrent les variations du rostre.

#### DIMENSIONS. VARIATIONS

*Bathypluma spinifer* est une espèce de Retroplumidae de taille moyenne : les dimensions des spécimens récoltés au cours des trois expéditions MUSORSTOM oscillent de  $8,5 \times 9$  à  $16,5 \times 18$  mm. Les deux seules femelles ovigères, capturées en décembre 1985, sont relativement grandes ( $13 \times 16$  et  $14,5 \times 17$  mm).

Les variations observées dans la morphologie

de l'espèce concernent surtout la forme du rostre, plus ou moins long, à sommet arrondi ou anguleux, parfois en fer de lance (fig. 17 a'). Les dents épineuses de la carapace offrent également des variations non négligeables dans leur forme et leurs dimensions relatives. Quelques rares individus présentent enfin sur le sternite thoracique 5 une légère crête transverse, analogue à celle qui est constamment observée chez *B. forficula* (cf. *infra*).

8. *Bathypluma forficula* sp. nov.

(Fig. 8, 17 b, 18 b, 23 a; pl. 4 C-D, 5 A-B)

## MATÉRIEL

## CORINDON 2

St. 276, 395 m, 22 ♂ 8 × 9,5 à 14 × 16,5 mm, 29 ♀ 8 × 9 à 14,5 × 17,5 mm (1 ♀ parasitée par un Rhizocéphale).

## DESCRIPTION

Céphalothorax fortement comprimé dorso-ventralement. Carapace subtrapézoïdale, sa portion antérieure, entre la base des dents antéro-latérales, plus large qu'au niveau du bord postérieur. Face dorsale presque plane, dotée de très faibles carènes transverses lisses; seule la carène antérieure possède, parfois, de courtes portions cristiformes et très finement denticulées.

Rostre plus ou moins spatuliforme, de forme variable (fig. 17 b') : tantôt à sommet arrondi, tantôt triangulaire allongé à sommet aigu, tantôt encore en fer de lance. Dent supra-orbitaire relativement longue, aiguë et légèrement incurvée vers l'extérieur; son extrémité dépasse généralement le bord antérieur du premier article des pédoncules antennulaires. Dent fronto-latérale longue, acérée, et recourbée vers l'extérieur et vers le haut. Bord antéro-latéral concave. Dent, ou épine, antéro-latérale très développée, à base élargie, suivie d'une épine médio-latérale plus faible. En arrière de cette épine, bord latéral de la carapace faiblement convexe, et cristiforme presque jusqu'à sa jonction avec le bord postérieur.

Sternite thoracique 4, entre les P1, marqué par une crête transverse granuleuse, obtuse, mais nette; ces crêtes présentes, mais plus faibles, et de plus en plus atténuées sur les sternites suivants.

Chélopèdes et pattes ambulatoires sensiblement comme chez *Bathypluma spinifer*, mais en moyenne légèrement plus longs. Premier pléopode mâle illustré fig. 18 b.

Formule branchiale identique à celle de *spinifer*.

## TYPES

Holotype : Mâle 14 × 15,5 mm, CORINDON 2, station 276, 8.11.1980, 01°55' N, 119°13,3' E, détroit de Makassar, 395 m (MNHN-B 11229).

Tous les autres spécimens cités dans la liste ci-dessus sont des paratypes.

## DISTRIBUTION

*Bathypluma forficula* n'est connu que du détroit de Makassar; tout le matériel étudié provient d'une seule station à 395 m.

## REMARQUES

Cette nouvelle espèce est proche de la précédente, et de *B. chuni* (Doflein), avec lesquelles elle sera comparée ci-dessous, dans les remarques suivant l'étude de cette dernière.

## DIMENSIONS. VARIATIONS

Un peu plus de 50 spécimens ont été recueillis lors d'un même chalutage, et l'on peut considérer qu'ils représentent un échantillon moyen de la population de cette espèce dans la région explorée. Les dimensions minimales des mâles comme des femelles (8 × 9 mm environ) correspondent à des individus adultes; les plus grands spécimens (14,5 × 17,5 mm) ont une taille inférieure à celle des plus grands *Bathypluma spinifer*.

Les variations considérables observées dans la forme du rostre ont été notées dans la description ci-dessus; notons toutefois que la fréquence de la forme en fer de lance est plus élevée chez *forficula* que chez *spinifer*, chez laquelle dominent les rostres à sommet arrondi.

Les autres variations individuelles sont comparables à celles déjà relevées chez cette dernière espèce.



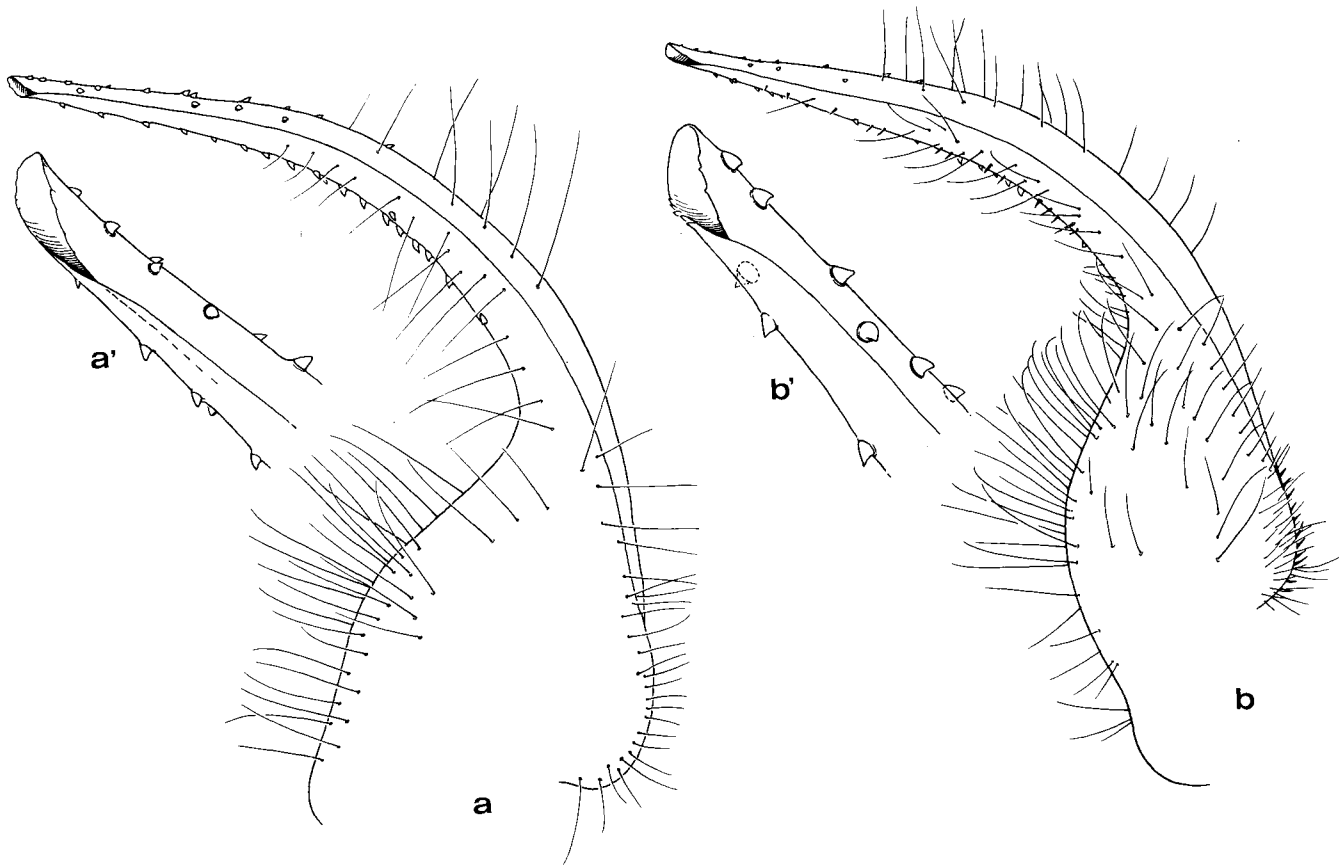


FIG. 18. — Premier pléopode mâle : a, a', *Bathypluma spinifer* sp. nov., × 34 et 130 ; b, b', *B. forficula* sp. nov., × 42 et 110.

### 9. *Bathypluma chuni* (Doflein, 1904) (pl. 4 E-F, 5 D)

*Retropluma notopus* : DOFLEIN, in CHUN, 1903 : 531, fig.

*Retropluma chuni* Doflein, 1904 : 131, pl. 37, fig. 1, 2 ; TESCH, 1918 : 29 (clef).

*Ptenoplax dentata* Alcock & MacGilchrist, janv. 1905 : pl. 74, fig. 1 ; MACGILCHRIST, mars 1905 : 266.

nec :

*Retropluma chuni* : SERÈNE & VADON, 1981 : 122, pl. 2, fig. C (= *R. spinifer* sp. nov.)

#### DESCRIPTION

Une description relativement détaillée de *Bathypluma chuni* a été donnée par DOFLEIN dans son ouvrage sur les Brachyoures profonds de l'expédition de la *Valdivia*.

Celle de *Ptenoplax dentata* publiée quelques mois plus tard par MACGILCHRIST lui correspond sensiblement. Nous n'avons pas eu accès à ce spécimen, conservé au Zoological Survey of India, Calcutta, mais Ms. Maya DEB, de cette Institution, a bien voulu l'examiner à notre

#### MATÉRIEL

Néant.

requête, et nous fournir les illustrations photographiques que nous publions ici (pl. 4, E-F; pl. 5 D).

Notons par ailleurs que si la description de l'espèce a été signée par MACGILCHRIST, la planche des illustrations zoologiques de l'*Investigator* dans laquelle cette espèce est figurée sous le même nom de *Ptenoplax dentata* est d'ALCOCK et MACGILCHRIST, et c'est donc à ces deux auteurs que doit être attribué son nom spécifique.

#### TYPES

*Retropluma chuni* : Femelle environ 22 × 26 mm, *Valdivia*, station 194, 0°15,2' N, 98°8,8' E, sud de Nias, 614 m. Nous ignorons s'il existe encore, et dans l'affirmative, dans quel musée il se trouve déposé.

Ce type unique n'a pas été revu depuis la description originale de DOFLEIN, qui précise qu'il s'agit d'une femelle dont le chélicède gauche manque. Ses dimensions ont été estimées d'après l'illustration de l'auteur (pl. 37, fig. 1, photographie en grandeur naturelle).

Le type, également unique, de *Ptenoplax dentata* est un mâle de 9 × 11 mm, *Investigator*, station 882, sud-est des îles Andaman, 508 m (Zoological Survey of India, Calcutta).

#### DISTRIBUTION

Si la synonymie adoptée ici est exacte, *Bathypiuma chuni* serait localisée au nord-ouest de l'océan Indien (mer des Andaman et sud de Nias) et sa distribution bathymétrique connue s'étendrait de 508 à 614 m.

#### REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES DU GENRE BATHYPLUMA

La découverte, lors des récentes expéditions océanographiques françaises aux Philippines et dans le détroit de Makassar, de deux espèces étroitement apparentées à *Retropluma chuni* Doflein posait des problèmes d'identification. En effet, si, comme nous l'avons écrit ci-dessus, les descriptions de DOFLEIN et de MACGILCHRIST étaient relativement détaillées et permettaient de distinguer sans difficulté l'espèce de la *Valdivia* du seul autre Retroplumidae alors connu, *Retro-*

*pluma notopus*, les deux espèces récoltées en 1980 présentaient toutes deux une étroite ressemblance avec *Retropluma chuni*, et les détails morphologiques qui permettaient de les différencier étaient difficilement appréciables dans le texte comme dans les figures de l'auteur allemand.

L'une de nos espèces, celle de Makassar (*forficula*), semblait proche de *chuni* par les dimensions relatives des pattes ambulatoires, mais s'en éloignait par la taille et la forme des dents de la carapace.

La seconde espèce, des Philippines (*spinifer*), présentait des caractéristiques inverses : les pattes ambulatoires y sont plus courtes que chez *chuni*, tandis que les dents de la carapace correspondaient davantage à celles du type de *dentata*.

Les questions posées étaient donc les suivantes :

1) La synonymie de *Ptenoplax dentata* avec *Retropluma chuni*, proposée par TESCH en 1918, était-elle exacte, et ne s'agissait-il pas de deux espèces distinctes ?

2) Si *dentata* et *chuni* étaient bien identiques, l'une des espèces du matériel nouveau appartenait-elle à ce taxon, et laquelle ?

3) Si au contraire *dentata* était distincte de *chuni*, nos deux espèces philippine et indonésienne leur correspondaient-elles, et, dans ce cas, laquelle était *chuni* et laquelle était *dentata* ?

4) Étions-nous enfin en présence de deux espèces nouvelles distinctes l'une et l'autre de *chuni* et de *dentata* ?

L'analyse détaillée du texte de DOFLEIN concernant la morphologie des épines de la carapace chez le type de *chuni*, des mensurations portant sur la longueur et la largeur relatives des différents articles des pattes ambulatoires, et des considérations d'ordre biogéographique nous ont amenée à l'hypothèse que *dentata* avait été correctement mise en synonymie avec *chuni* par TESCH, et que les deux espèces philippine et indonésienne pouvaient être considérées comme encore inédites. Elles ont donc été décrites ci-dessus comme des taxons nouveaux.

Après avoir indiqué les principaux traits par lesquels s'opposent nos deux espèces nouvelles, nous montrerons pourquoi aucune d'elles ne peut-être rattachée, dans l'état actuel de nos connaissances, à *B. chuni*.

*Bathypiuma spinifer* et *B. forficula* spp. nov. se distinguent surtout l'une de l'autre par l'aspect

de la carapace dorsale et la longueur relative moyenne des pattes ambulatoires. Chez *spinifer*, la région antérieure de la carapace n'est pas sensiblement plus large que la région postérieure, les dents supra-orbitaire et fronto-latérale sont plus courtes, et la dent antéro-latérale, à sommet aigu, est dirigée vers l'avant. Chez *forficula*, par suite du grand développement des saillies épineuses antéro-latérales, la carapace est nettement plus large dans sa partie antérieure qu'au niveau du bord postérieur ; les dents fronto-latérale et antéro-latérale, plus longues et plus aiguës, sont recourbées l'une vers l'autre.

Si l'on compare des spécimens de taille égale des deux espèces, les mérus des pattes ambulatoires sont en moyenne plus courts et plus trapus chez *spinifer* que chez *forficula*. Chez *spinifer* également, la longueur du mérus des P4 est toujours inférieure, ou au plus égale, à la largeur de la carapace au niveau du bord postérieur, et sensiblement égale à sa longueur (rostre inclus). Chez *forficula*, le mérus des P4 a une longueur nettement supérieure, et à la largeur postérieure de la carapace, et à sa longueur.

Les crêtes transverses des sternites thoraciques 4 à 7, et particulièrement celles du sternite 4, sont rarement développées chez *spinifer*, elles sont au contraire toujours nettes chez *forficula*.

Des variations individuelles notables se manifestent cependant chez l'une comme chez l'autre, dans la forme comme dans la longueur du rostre, dans celles des dents épineuses de la carapace et dans la dimension relative des pattes ambulatoires, celles-ci tendant à devenir proportionnellement plus longues chez les individus les plus grands.

La distinction entre ces deux espèces, que nous considérons comme nouvelles, a été facilitée par l'examen comparatif d'un nombre relativement élevé de spécimens des deux sexes et de tailles variées. La connaissance limitée aux holotypes de chacune des deux autres formes décrites, *B. chuni* et *B. dentata*, ne permet pas à l'heure actuelle de conclusions formelles en ce qui concerne d'une part leur synonymie supposée, d'autre part leurs affinités exactes avec les espèces philippine et indonésienne décrites plus haut.

La synonymie de *Ptenoplax dentata* Alcock et MacGilchrist, avancée par TESCH en 1918, apparaît cependant fort plausible. Malgré la différence de taille considérable (22 × 26 mm pour le type de *chuni*, 9 × 11 mm pour celui de *dentata*)

les illustrations et descriptions dont nous disposons ne font apparaître aucune différence sensible, et le fait que ces deux spécimens proviennent de localités peu éloignées (*chuni* : sud de Nias, 614 m ; *dentata* : sud des Andaman, 508 m) permet d'estimer qu'il s'agit bien de la même espèce.

De *Bathypluma spinifer*, *B. chuni* possède la forme globale de la carapace, subquadrangulaire, et la disposition des dents épineuses antérieures (cf. ALCOCK et MACGILCHRIST, pl. 74, fig. 1 ; DOFLEIN, pl. 37, fig. 1 ; présent travail pl. 4, F pour *chuni*, et pl. 4, B pour *spinifer*). Les deux espèces diffèrent toutefois par la longueur relative des pattes ambulatoires, dont les mérus sont plus longs et plus grêles chez *chuni*. DOFLEIN n'a pas fait état dans sa description de l'ornementation des sternites thoraciques, mais sur le cliché dont nous disposons du type de *dentata* (pl. 5, D) ces sternites apparaissent ornés de crêtes bien marquées, dont la présence nous a été confirmée par Maya DEB, qui a examiné ce spécimen à notre intention.

Les caractères par lesquels s'opposent *chuni* et *spinifer* (carénation des sternites thoraciques, longueur relative des péréiopodes) semblent d'autre part devoir rapprocher *chuni* de *forficula* et nous avons dans une première étape de ce travail envisagé d'identifier à l'espèce de DOFLEIN les exemplaires du détroit de Makassar. Ces *Bathypluma* se caractérisent cependant par le grand développement des épines fronto- et antéro-latérales, par ailleurs nettement incurvées l'une vers l'autre. DOFLEIN, dans sa description ne signale rien de tel ; il mentionne simplement l'existence de dents épineuses, et précise seulement que la troisième est deux fois plus courte que les deux premières. Ce caractère s'appliquerait davantage à *spinifer* qu'à *forficula*, chez laquelle la troisième dent est en fait plus de deux fois plus courte que la deuxième. La figure publiée par DOFLEIN est une illustration photographique, dont les contours sont flous, d'une part en raison des conditions de reproduction de l'époque, et d'autre part parce que le spécimen n'a pas été nettoyé : les structures épineuses de la carapace sont masquées par des soies engluées de vase.

Le tableau II résume les principaux caractères distinctifs des *Bathypluma*.

TABLEAU II. — Principaux caractères distinctifs des trois espèces de *Bathypiuma*

	<i>chuni</i>	<i>spinifer</i>	<i>forcicula</i>
carapace	subquadrangulaire	subquadrangulaire	subtrapézoïdale
dent orbito-antennaire	courte	courte	longue
dents fronto- et antéro-latérales	aiguës, faiblement incurvées	aiguës, faiblement incurvées	très aiguës, fortement incurvées
sternites thoraciques	carènes transverses marquées	carènes transverses obsolètes	carènes transverses marquées
longueur du mérus des P4	supérieure à la largeur post. et à la longueur totale de la carapace	infér. ou égale à la largeur post. et à la longueur totale de la carapace	supérieure à la largeur post. et à la longueur totale de la carapace
Distribution géographique	sud de Nias et mer des Andaman	Philippines	détroit de Makassar

Il convient cependant de rappeler que les conclusions présentées dans ce travail demeurent incertaines et sont susceptibles d'être infirmées par la découverte de nouveau matériel. L'existence de deux espèces bien différenciées, distri-

buées respectivement aux Philippines et dans le détroit de Makassar, est à notre sens une donnée certaine. Aucune des deux ne peut être rattachée avec certitude à *Bathypiuma chuni*, dont une redescription précise demeure souhaitable.

## DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

### DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

La distribution géographique actuelle de la famille des Retroplumidae est représentée sur la carte de la figure 19. Exclusivement indo-ouest-pacifique, le groupe s'étend du sud-ouest (Natal, côte occidentale de Madagascar) au nord-est (golfe du Bengale) de l'océan Indien, à l'Indonésie, aux Philippines et au Japon, soit, approximativement, de part et d'autre d'une ligne s'étendant de 30° S-32° E à 33° N-140° E<sup>3</sup>. Les différentes espèces reconnues présentent un fort degré d'endémisme, ce qui n'empêche pas les aires de distribution de certaines d'entre elles de se chevaucher parfois assez largement. Ainsi, *Retropluma notopus* (Alcock & Anderson) est localisée dans le golfe du Bengale, *R. serenei* sp. nov. à l'ouest des Philippines, *R. planiforma* Kensley de part et

d'autre du canal de Mozambique, et *R. plumosa* Tesch n'est connue que d'une seule station dans la mer des Moluques, alors que *Retropluma quadrata* sp. nov. et *R. denticulata* Rathbun ont une extension plus large : la première, présente à l'est et à l'ouest de la mer de Chine méridionale, s'étend vers le sud jusqu'au détroit de Makassar ; la seconde a une distribution similaire dans la mer de Chine méridionale, mais atteint vers le nord la baie de Sagami, au Japon.

Le genre *Bathypiuma*, dont les trois espèces reconnues ici sont très voisines, est connu de la mer des Andaman, du sud de Java, du détroit de Makassar et des Philippines.

La mer de Chine méridionale apparaît comme la région la plus riche, puisque quatre des neuf

3. Cf. Addenda, p. 161.

espèces que compte la famille ont été récoltées sur les côtes philippines au cours des expéditions MUSORSTOM.

Une interprétation paléobiogéographique de

la distribution actuelle des Retroplumidae sera tentée à la fin du chapitre relatif à l'étude des taxons fossiles.

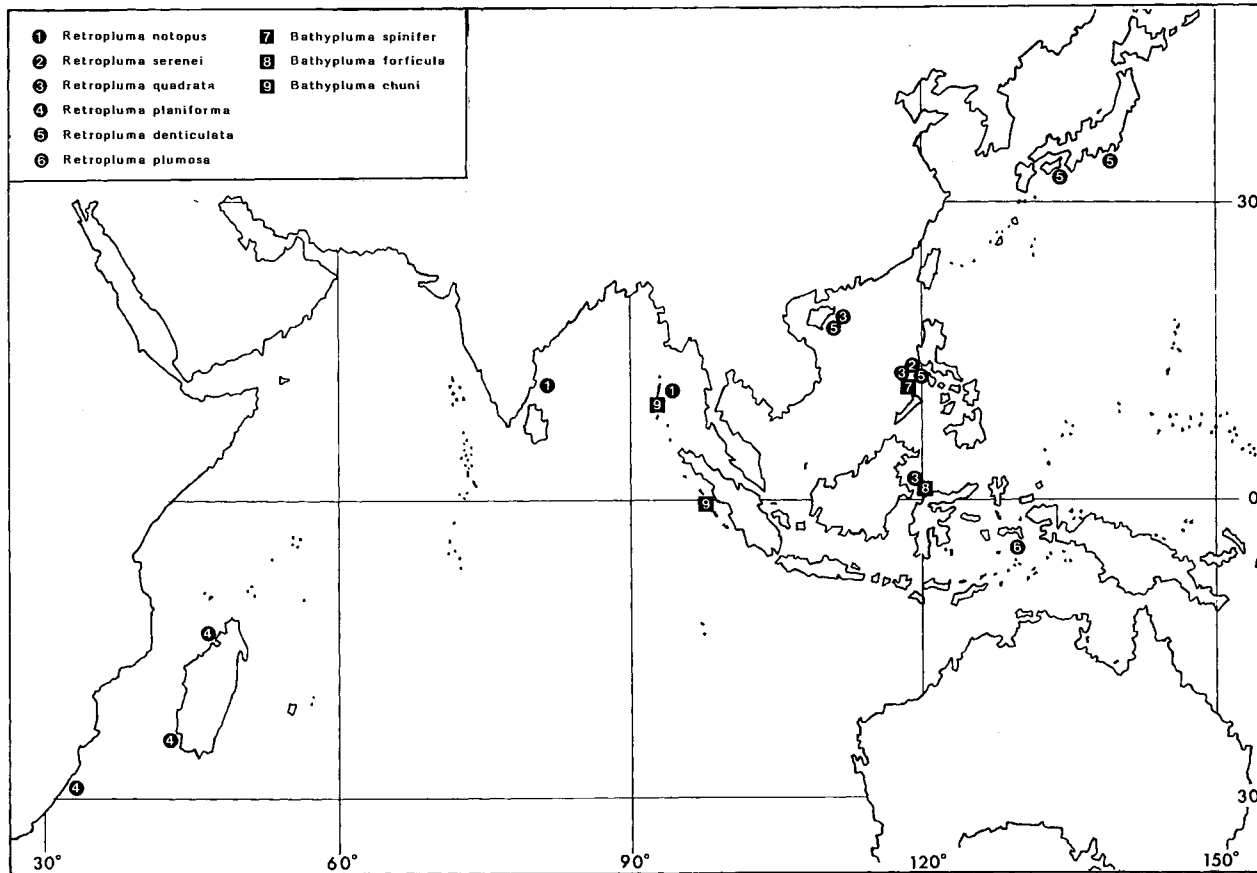


FIG. 19. — Distribution géographique des Retroplumidae actuels. Le genre *Retropluma* est également présent à l'ouest de la Nouvelle-Calédonie (cf. Addenda).

### DISTRIBUTION VERTICALE

Les données relatives à la distribution verticale des différentes espèces de Retroplumidae ont été rassemblées dans le tableau de la figure 20. L'on constate que, considéré globalement, le groupe se tient depuis 50 jusqu'à un peu plus de 600 mètres de profondeur. Il ne s'agit donc pas comme l'ont indiqué certains auteurs de formes abyssales.

Les *Bathypluma* vivent dans l'ensemble à plus grande profondeur que les *Retropluma*, mais les

zones bathymétriques occupées par les deux genres se chevauchent quelque peu : *Retropluma notopus* par exemple est susceptible de descendre jusqu'à 450 m, et des *Bathypluma spinifer* ont été récoltées à partir de 300 m.

Les espèces capturées en un nombre de stations suffisant pour que leurs préférences bathymétriques puissent être estimées manifestent une certaine eury bathie : les répartitions verticales de *Retropluma quadrata* et de *Bathypluma spinifer*

au large des Philippines, et de *Retropluma notopus* dans le golfe du Bengale, s'étagent par exemple de 130 à 300 m pour la première, de 300 à 600 m pour la seconde, et de 180 à 450 m pour la troisième. *Retropluma serenei* apparaît toutefois à cet égard comme une exception; dans le secteur intensivement exploré à des niveaux variés de la côte sud-ouest de Luçon, pendant les expéditions MUSORSTOM, cette forme a été exclusivement récoltée de 180 à 200 m.

On peut noter enfin la tendance de deux espèces à fréquenter des eaux moins profondes lorsqu'elles s'éloignent des régions tropicales : *Retropluma denticulata* n'a été récoltée aux Philippines qu'à partir de 130 m, alors qu'au Japon elle est signalée à partir de 50 m. Les différences des niveaux de récolte de *Retropluma planiforma* au large du Natal, à 175-200 m, et sur la côte malgache, de 240 à 400 m, ont peut être la même signification.

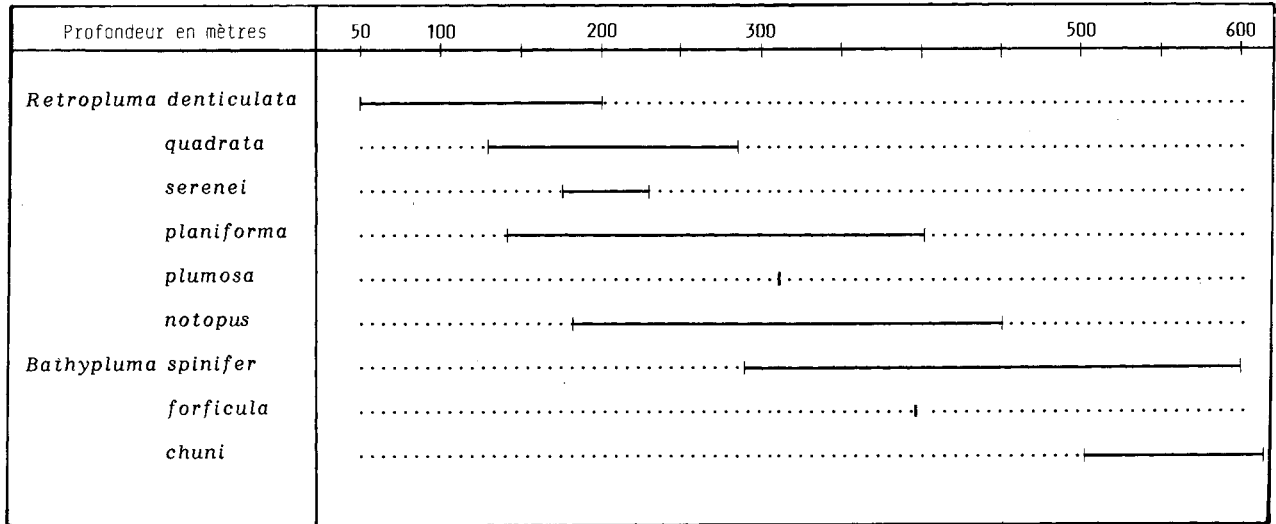


FIG. 20. — Distribution bathymétrique des Retroplumidae actuels.

## ÉCOLOGIE

Les diverses espèces de *Retropluma* et de *Bathypluma* recueillies pendant les expéditions MUSORSTOM provenaient de fonds de vase ou de sable vaseux, ce qui correspond aux données figurant dans la littérature.

Les soies plumeuses qui garnissent leurs appendices retiennent des particules de vase durcie souvent mêlées à des débris organiques, et leur aspect au moment de leur capture témoigne de leur habitat préférentiel, sinon exclusif. Toutes les espèces sont infestées, parfois massivement, par des Ciliés fixés à la surface des téguments, le plus souvent au niveau des soies des thoracopodes.

Plusieurs auteurs ont interprété la dernière paire de pattes thoraciques des *Retropluma* comme des organes de « flottaison » : courtes, grêles, régulièrement frangées de soies plumeuses, elles

permettraient à ces crabes de se maintenir à la surface de la vase molle sur laquelle ils vivent (ALCOCK, 1899 ; TESCH, 1918). L'aplatissement de leur céphalothorax et des autres pattes ambulatoires (P2 à P4), qui s'étalent largement de part et d'autre du corps, est de nature à étayer cette hypothèse. La conformation des mains des chélicères et celle des dactyles en forme de sabre des P2 à P4 sont par contre celles de formes susceptibles de fouir activement dans le substrat. Au cours de la campagne de 1985 du *Coriolis* (MUSORSTOM 3) nous avons observé un tel comportement chez des *Retropluma quadrata* capturées vivantes et gardées quelques jours en captivité dans des bacs d'eau de mer à fond de vase; placés dans ces conditions, les crabes s'enfouissent immédiatement et se maintiennent oblique-

ment dans le sédiment, la région antérieure du corps seule affleurant la surface. Il semble que l'enfouissement soit temporaire et corresponde à des périodes de repos, et que les déplacements s'effectuent en quelque sorte par glissement horizontal dans la couche superficielle du substrat.

Le comportement alimentaire n'a pas été observé. Cependant, de la vase se trouve tou-

jours en bonne quantité dans le tube digestif et on peut supposer que les Retroplumidae se nourrissent surtout des particules organiques présentes dans le sédiment.

On peut sans doute établir une relation entre le comportement alimentaire et la conformation de la chambre buccale, non close et avec les mandibules largement exposées.

## LES RETROPLUMOIDEA FOSSILES

Les hypothèses relatives à l'origine, aux affinités et à l'évolution des Retroplumoidea doivent nécessairement s'appuyer sur l'examen des formes fossiles.

Une liste des espèces attribuées à la famille a été publiée par VIA BOADA en 1980, dans une note sur l'origine et l'évolution des Ocyphodoidea du bassin méditerranéen. Nous ne partageons pas les vues de cet auteur dont les hypothèses reposent sur la conviction qu'il existe d'étroites affinités entre les Retroplumidae et les Ocyphodidae Macrophthalminae; le tableau suivant (tab. III) est inspiré de celui de VIA (*op. cit.*), mais largement modifié: nous avons supprimé tous les taxons rapportés aux Ocyphodidae, à l'exception du genre *Retrocypoda*, classé par VIA dans les Macrophthalminae, mais qui est en fait un Retroplumoidea; nous y avons ajouté les fossiles signalés ou découverts depuis 1980 (*Cristipluma mississippiensis* Bishop, *Costacopluma ? concava* du Crétacé du nord de l'Inde, et *Retrocypoda* sp. de l'Eocène de Hongrie; la colonne

de droite, portant sur la faune holocène, indo-ouest-pacifique, a par ailleurs été mise à jour en fonction des données de la présente révision. Le Paléocène est enfin présenté comme un étage à part entière et non comme une division de l'Eocène.

L'on peut constater sur ce tableau que VIA, comme l'avait fait avant lui le paléontologiste BEURLIN (1930, 1958, 1965), situe dans le groupe taxonomique qui nous occupe un certain nombre de restes fossiles d'une part du Crétacé d'Amérique, d'autre part du Crétacé supérieur et du Tertiaire eurafricains.

Nous examinerons successivement, parmi ces fossiles rapportés par VIA aux Retroplumidae, les formes eurafricaines, qui seules, à notre avis, appartiennent bien à la lignée rétroplumienne, puis les formes américaines dont aucune ne présente les caractéristiques du groupe, à l'exception peut-être d'*Archaeopus antennatus* Rathbun, 1908, qui pourrait appartenir à une famille apparentée.

## RETROPLUMIDAE FOSSILES DE L'ANCIEN CONTINENT

Les fossiles eurafricains du groupe des Retroplumidae ont été découverts dans l'ordre inverse de leur ancienneté stratigraphique. Le premier décrit, *Retropluma craverii* (Crema, 1896), du Plaisancien d'Italie, avait été attribué avec doute par son auteur à un Goneplacidae du genre *Goneplax*. C'est seulement après la découverte par VIA BOADA (1957, 1959, 1969) de *Retrocypoda almelai*, puis de *Retropluma eocenica*, que

l'espèce de CREMA a été transférée, à juste titre, dans le genre *Retropluma*.

Une espèce du Paléocène du Sénégal a été décrite en 1960 par RÉMY sous le nom d'*Archaeopus senegalensis* et classée par son auteur dans les Cymopolidae (= Palicidae).

Plus récemment, MORRIS et COLLINS (1975) ont étudié une belle série de crabes fossiles du Crétacé supérieur du Nigeria, dans lesquels ils

TABLEAU III. — Répartition géographique et chronostratigraphique des espèces attribuées à la superfamille des Retroplumoidea (modifié d'après VIA BOADA, 1980).

	AMÉRIQUE	EURAFRIQUE	INDO-PACIFIQUE
HOLOCÈNE			<i>Retropluma notopus</i> , <i>R. serenei</i> , <i>R. quadrata</i> , <i>R. planiforma</i> , <i>R. denticulata</i> , <i>R. plumosa</i> , <i>Bathypiluma spinifer</i> , <i>B. forficula</i> , <i>B. chuni</i>
PLÉISTOCÈNE			
PLIOCÈNE		<i>Retropluma craverii</i> (Italie)	
MIOCÈNE Badénien		<i>Retrocypoda</i> sp. (Hongrie)	
OLIGOCÈNE			
ÉOCÈNE Biarritzien Lutécien Ilerdien		<i>Retrocypoda almelai</i> (Espagne NE) <i>Retropluma eocenica</i> (Espagne NE) <i>Retropluma eocenica</i> (Espagne NE)	
PALÉOCÈNE	<i>Retrocypoda</i> (Brésil)	<i>Costacopluma senegalensis</i> (Sénégal)	
CRÉTACÉ SUPÉRIEUR Maestrichtien Campanien Coniacien	<i>Ophthalmoplax brasiliana</i> (Brésil) <i>O. stephensoni</i> (Alabama, Texas, etc.) <i>O. comancheensis</i> (Texas) <i>Cristipluma mississippiensis</i> (Mississippi) <i>Archaeopus antennatus</i> (Californie) <i>A. vancouverensis</i> (Canada W)	<i>Costacopluma concava</i> (Nigeria)  <i>Costacopluma concava</i> (Nigeria) <i>Costacopluma concava</i> (Nigeria)	<i>Costacopluma concava</i> (Inde N.)
CRÉTACÉ INFÉRIEUR Albien sup. Albien	<i>Archaeopus rathbunae</i> (Brésil) <i>Ophthalmoplax comancheensis</i> (Texas)		

ont reconnu fort justement de très anciens représentants du groupe des Retroplumidae, qu'il ont décrits comme une espèce et un genre nouveaux, *Costacopluma concava*. Observant des similitudes frappantes entre cette forme et l'espèce du Paléocène du Sénégal, ils ont reclassé cette dernière dans leur nouveau genre.

A l'exception de *C. senegalensis*, les différentes espèces d'origine eurafricaine que nous venons de citer sont connues par des restes suffisamment nombreux et dont l'état de conservation permet l'observation de détails morphologiques précis, qui attestent leur appartenance à la lignée des

Retroplumidae. Nous examinerons successivement la plus ancienne de ces espèces, *Costacopluma concava* Collins et Morris, 1975, et les deux formes qui paraissent en dériver directement, *Costacopluma senegalensis* (Rémy, 1960) et *Retrocypoda almelai* Via Boada, 1957, puis les deux espèces *Retropluma eocenica* Via Boada, 1959, et *R. craverii* (Crema, 1896), toutes deux extrêmement proches des représentants indopacifiques modernes de la superfamille.

Présent à divers niveaux stratigraphiques du Crétacé supérieur du Nigeria, et récemment



signalé du Crétacé supérieur des montagnes du Zaskar (nord de l'Inde), *Costacopluma concava* est un crabe de taille relativement faible (au plus 26 mm de largeur de carapace), à céphalothorax massif, et à carapace transversalement ovulaire, élargie dans sa partie postérieure, et dont l'aspect général diffère assez sensiblement de celui des actuelles *Retropluma*. Le système des trois carènes transverses typique du groupe y est présent, mais le relief, plus prononcé, y est sensiblement différent : la carène antérieure décrit deux larges courbes, à convexité orientée vers l'avant, de part et d'autre de la région gastrique, les carènes médiane et postérieure confluent vers la région cardiaque, et celle-ci et la région intestinale sont larges et renflées.

Malgré ces différences, de nombreux caractères de *C. concava*, notamment la conformation de la région orbito-antennaire, la face ventrale du céphalothorax et l'abdomen montrent que ce crabe appartient indubitablement à la lignée des Retroplumidae, et que, dès la base du Crétacé supérieur ce groupe avait acquis l'essentiel de ses caractéristiques actuelles : front très étroit, pédoncules oculaires insérés au-dessus des antennes (COLLINS & MORRIS, pl. 97, fig. 3), cadre buccal large et incomplètement recouvert par les maxillipèdes externes (*ibid.*, fig. 8), plastron sternal brusquement élargi en arrière de l'insertion des chélicères et marqué par des crêtes transverses, abdomen mâle triangulaire, profondément encastré dans le plastron et à segments 3-5 apparemment fusionnés, élargissement du 6<sup>e</sup> sternite abdominal laissant supposer un appareil d'accrochage de même type que celui des *Retropluma* (*ibid.*, fig. 4).

L'examen comparatif du matériel type de *Costacopluma concava* et d'un spécimen de *Retropluma notopus* nous a permis de vérifier la similitude de plusieurs de leurs caractères, en ce qui concerne notamment la morphologie de la région orbito-antennaire ; les orbites sont cependant plus profondes et mieux délimitées chez l'espèce fossile, et la distance entre les insertions des antennules et des antennes, pour autant qu'on puisse les situer avec précision, moins grande que chez *Retropluma*.

Une inexactitude nous est apparue dans la description originale : l'angle antéro-latéral de la carapace, décrit par COLLINS et MORRIS comme largement arrondi, et qui apparaît tel sur leur cliché de l'holotype (pl. 97, fig. 1), est en fait

cassé des deux côtés sur ce spécimen, et doit présenter comme sur le paratype BMNH In.46497 (*ibid.*, fig. 6) une assez forte saillie anguleuse. Nous avons en outre constaté la présence de crêtes transverses sur les tergites abdominaux ; ce caractère, non noté par les auteurs, est habituel dans le groupe.

Une carapace d'un crabe fossile découvert dans des gisements du Maestrichtien de la chaîne du Zaskar (Himalaya occidental) a été identifiée, en 1983, par GAETANI *et al.* à *Costacopluma concava*. L'examen attentif de l'illustration photographique publiée par ces auteurs (p. 105, fig. 7) montre qu'il s'agit bien, sinon de l'espèce de COLLINS et MORRIS, du moins d'un taxon voisin, et met en évidence la vaste distribution mésogéenne des Retroplumoidea au Crétacé supérieur.

Le transfert par COLLINS et MORRIS d'*Archaeopus senegalensis* dans le genre *Costacopluma* semble justifié. Ce crabe n'est connu que par une carapace incomplète du Paléocène du Sénégal (pl. 7, H) : son contour et son relief offrent une grande ressemblance avec ceux de *Costacopluma*. Le réexamen du type, conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum à Paris, n'a pu que confirmer les traits communs à ces deux taxons ; une partie de la région frontale, conservée, laisse deviner une orbite élargie vers son extrémité externe, plus développée que chez l'espèce du Nigeria.

A bien des égards, *Costacopluma concava* et *C. senegalensis* se rapprochent beaucoup d'une espèce plus récente, *Retrocypoda almelai* Via Boada, de l'Eocène supérieur méditerranéen. Bien que VIA (1969 : 339) considère cette espèce comme un exemple typique d'une « forme synthétique » illustrant le passage des Retroplumidae aux Macrophthalminae, il la regarde comme plus proche de ces derniers, parmi lesquels il la classe.

Nous avons examiné, à l'Institut de Géologie du Grand Séminaire de Barcelone, d'assez nombreux spécimens de ce crabe, et nos observations montrent que *Retrocypoda almelai* est incontestablement un membre de la superfamille des Retroplumoidea. La morphologie de la région fronto-orbitaire, la forme du cadre buccal et des maxillipèdes externes, avec les mandibules

largement exposées, celles du plastron sternal, du telson, de l'abdomen mâle et femelle, des chélicèdes et des pattes ambulatoires (pl. 6 et pl. 7, A-D) sont typiquement rétroplumiennes.

Le tubercule coxal qui porte l'orifice sexuel mâle, par exemple, s'encastre, exactement comme chez les espèces modernes, entre les portions latérales des segments abdominaux 2 et 3. Comme chez *Retropluma* également, les chélicèdes sont inégaux, le droit le plus fort, et sexuellement dimorphiques, avec un mérus plus court et plus trapu chez la femelle. Les pattes ambulatoires sont incomplètes sur tous les spécimens examinés, seuls les mérus étant parfois conservés : ceux-ci sont fortement comprimés latéralement, et ceux des P3 sont les plus longs : ces détails sont caractéristiques des Retroplumidae.

Ce crabe fossile, abondant dans certaines couches géologiques étudiées par VIA, est de loin le plus grand de tous les représentants connus du groupe. Les dimensions de la carapace de la femelle-type sont approximativement de 30 × 38 mm (longueur × largeur maximale).

Les caractères qui opposent *Retrocypoda* à *Retropluma* sont sensiblement ceux qui les rapprochent de *Costacopluma* : le céphalothorax est épais, le relief de la carapace accentué, les carènes médiane et postérieure sont convergentes, le bord postérieur est étroit, et les orbites sont relativement développées. La face dorsale de la carapace ne semble avoir été bien conservée chez aucun spécimen, de sorte que son relief et son ornementation ne peuvent être appréciés avec précision ; la région antérieure paraît cependant plus large que celle de *Costacopluma* ; la carène antérieure, nettement cristiforme sur certains spécimens, est presque rectiligne et n'atteint pas les bords ; ceux-ci ne sont pas découpés en lobes et paraissent, dans la région antéro-latérale au moins, régulièrement convexes et denticulés. Enfin, et c'est là peut-être la différence la plus importante, des carènes obliques supplémentaires semblent dédoubler vers l'avant les carènes médianes.

Par la forme générale de la carapace, plus large sur sa moitié postérieure, en arrière des carènes médianes, *Retrocypoda almelai* se rapproche sans doute davantage de *Costacopluma senegalensis* que de *C. concava*.

Nous mentionnons sur le tableau III la présence d'un *Retrocypoda* sp. dans le Miocène moyen de Hongrie. Il s'agit d'une carapace

isolée, identifiée et en cours d'étude par le D<sup>r</sup> Pál MÜLLER, de Budapest, qui nous en a tout récemment informée. Il s'agirait d'une espèce proche de *R. almelai*. La confirmation de l'identité générique de ce spécimen étendrait notablement la distribution géographique et stratigraphique du genre *Retrocypoda*, qui aurait persisté dans la Paratéthys durant une grande partie du Miocène.

Notons enfin, dès à présent, que la présence d'un *Retrocypoda* au Brésil au début de l'Eocène, également mentionnée sur le tableau, est hautement improbable (cf. *infra* : 148).

L'espèce fossile *Retropluma eocenica* Via Boada, 1969, contemporaine et sympatrique de *Retrocypoda almelai* dans certains gisements du Biarrizien pyrénéen (VIA BOADA, 1980 : 8), offre une très grande similarité avec les espèces indopacifiques actuelles du genre *Retropluma* : carapace transversalement ovalaire, à largeur maximale au niveau des carènes médianes, ornées dorsalement de trois carènes parallèles au bord postérieur, rostre spatulé et surbaissé. *R. eocenica* paraît, au moins superficiellement, très proche de *R. notopus*, espèce-type du genre.

La sous-espèce *Retropluma eocenica folgarolensis* Via Boada, 1980, de même âge stratigraphique que la sous-espèce nominative, en est très voisine.

Le dernier représentant des Retroplumidae fossiles dans la région eurafricaine est *Goneplax craverii* Crema, 1895, très judicieusement rapporté par VIA, dès 1957, au genre *Retropluma*. Il est connu par un spécimen unique du Plaisancien supérieur du Piémont qui, d'après la description originale et l'illustration données par CREMA, offre une carapace à face dorsale plate, subrectangulaire, à bords latéraux à peine convexes, et qui évoque la *Retropluma quadrata* sp. nov., des Philippines.

La présence d'une *Retropluma* dans le Plaisancien du nord de l'Italie, postérieurement à l'assèchement de la Méditerranée à la fin du Miocène, pose un problème paléobiogéographique (cf. *infra* : 150).

Pour en terminer avec les formes fossiles rapportées, en Europe, aux Retroplumidae, il

n'est sans doute pas inutile de signaler que BEURLÉN, en 1965, a classé dans le genre *Archaeopus* Rathbun (considéré par cet auteur comme un Retroplumidae) *Goniocypoda sulcata* Carter, 1898, daté dans sa description originale du Crétacé inférieur d'Angleterre. Le spécimen dont

il s'agit a été revu par GLAESSNER et RAO en 1960, qui ont constaté qu'il s'agissait en réalité d'un *Macrophthalmus* subfossile, ayant fait l'objet d'une grossière erreur d'origine géographique et de datation stratigraphique.

### FOSSILES AMÉRICAINS RAPPORTÉS AUX RETROPLUMIDAE

Le tableau III, emprunté en grande partie rappelons-le, à VIA BOADA (1980), mentionne comme appartenant aux Retroplumidae un certain nombre de fossiles d'origine américaine : trois espèces d'*Archaeopus* Rathbun, du Crétacé du Brésil, du Texas et du Canada, trois espèces également d'*Ophthalmoplax* Rathbun, du Crétacé du Brésil, de Californie et du Texas, et *Retrocypoda* sp., du Paléocène du Brésil.

Le genre *Ophthalmoplax* Rathbun, 1935, avec ses trois espèces, *O. brasiliana* (Maury, 1930), et *O. stephensoni* et *O. comancheensis* Rathbun, 1935, est généralement considéré comme appartenant à la famille fossile des Carcineretidae (GLAESSNER, 1969 : R 514) et les raisons pour lesquelles VIA BOADA le place dans les Retroplumidae n'ont pas été clairement exprimées. Il nous semble qu'en aucun cas ce genre ne puisse véritablement appartenir à la lignée rétroplumienne. L'espèce-type, *O. stephensoni*, possède bien une carapace subquadrangulaire évoquant de loin celle des Retroplumidae, mais le front a un aspect bien différent : les orbites ont leur bord dorsal fissuré (RATHBUN, 1935, pl. 13, fig. 13 ; STENZEL, 1952, fig. 6) et le plastron sternal offre une conformation qui n'évoque en rien les Retroplumoidea (RATHBUN, *ibid.* : pl. 13, fig. 14).

Les orbites sont, de même, fissurées au-dessus chez *O. brasiliana*.

Quant à la troisième espèce, *O. comancheensis*, elle n'est connue que par des fragments des doigts des chélicèdes, offrant une grande ressemblance avec ceux de l'espèce-type.

La place que GLAESSNER assigne au genre *Ophthalmoplax* dans les Carcineretidae est sans aucun doute justifiée.

Trois espèces également ont été classées dans le genre *Archaeopus*. L'espèce-type, *A. antennatus* Rathbun, 1908, du Crétacé supérieur de

Californie, bien illustrée et décrite avec précision par son auteur, présente d'indéniables traits de ressemblance avec les Retroplumoidea, mais s'en écarte par une série de caractères tels qu'ils ne nous semble pas possible de retenir l'hypothèse de son étroite parenté avec *Retropluma*. Il s'agit peut-être cependant d'une lignée apparentée. Cette question sera développée ci-dessous.

*Plagiolophus vancouverensis* Woodward, 1896, du Crétacé supérieur de Colombie britannique, a été transféré en 1930 par BEURLÉN dans le genre *Archaeopus*. Il s'agit d'une forme trop imparfaitement connue pour que des hypothèses valables sur sa position systématique puissent être avancées. Les deux spécimens figurés par WOODWARD (1896, fig. 5 et 6) montrent un rostre bilobé, avec un sillon médian, bien différent de celui des Retroplumidae. Rathbun, en 1908, à propos de la description d'*A. antennatus*, mentionnait bien une ressemblance dans la forme de la carapace entre son espèce nouvelle et celle de WOODWARD, mais mettait en évidence des différences notables dans la forme des orbites comme dans celle du rostre, et ajoutait que la dernière patte thoracique était inconnue.

*Archaeopus rathbunae* Beurlen, 1965, du Crétacé inférieur du Brésil, est connu par un céphalothorax unique et un fragment isolé de chélicèpe. La description et l'illustration de BEURLÉN n'évoquent que de très loin l'espèce-type du genre, et aucun des éléments qui y figurent ne permet un quelconque rapprochement de cette espèce avec les Retroplumidae. L'holotype par exemple, est identifié par BEURLÉN comme de sexe femelle, en raison de son abdomen élargi, « quase circular » ; nous avons vu que l'abdomen des Retroplumoidea demeure triangulaire chez les femelles adultes.

La présence d'un *Retrocypoda* dans le Paléo-

cène du Brésil, est mentionnée sans aucune précision par BEURLEN dans sa note de 1965 ; à notre connaissance cette espèce n'a jamais été décrite et ne peut donc être prise en considération ici.

*Cristipluma mississippiensis* Bishop, 1983, du Crétacé supérieur du Mississippi, a été décrit d'après une carapace très incomplète, offrant quelques traits de similitude avec celle des *Retroplumoidea* : contour général (encore que la région frontale manque), flancs perpendiculaires

à la face dorsale, et celle-ci ornée de deux carènes transversales. La carène principale, très marquée, est cependant située à l'emplacement des carènes médianes incomplètes des *Retropluma*, la deuxième, plus faible encore que très nette, s'observe immédiatement en avant du bord postérieur, et n'a pas d'équivalent dans le groupe que nous étudions. Aucun caractère précis de ce reste fossile ne permet de le classer dans les *Retroplumoidea*. Ses affinités mêmes avec *Archaeopus antennatus* paraissent douteuses.

#### AFFINITÉS D'*ARCHAEOPUS ANTENNATUS* RATHBUN, 1908

Lors de la description de cette forme fossile, représentée par plusieurs spécimens relativement bien conservés, RATHBUN a souligné sa ressemblance avec le genre *Retropluma*, mais la classait, pourtant, dans les *Ocypodidae*<sup>4</sup>.

C'est BEURLEN en 1930 qui, le premier, a proposé le rattachement de l'espèce de RATHBUN aux *Retroplumidae*. Malgré de nombreuses similitudes morphologiques — forme globale de la carapace, étroitesse apparente du front, réduction de la dernière paire de péréiopodes et aspect des chélicèdes —, il ne nous paraît pas possible actuellement de confirmer l'appartenance d'*Archaeopus antennatus* à la lignée rétroplumienne.

1) Le contour général de la carapace évoque d'assez près, il est vrai, les *Retroplumidae* ; mais en raison des nombreuses convergences observées dans l'aspect de cette région du corps chez les *Brachyours*, ce caractère ne peut être retenu comme déterminant.

2) L'étroitesse du front apparaît comme un autre caractère en faveur de l'hypothèse de BEURLEN. Mais la conformation de la région orbito-antennaire, telle que l'on peut la déduire de la description originale et des illustrations de l'auteur, paraît bien différente de celle, typique, des *Retroplumidae*. Les très grandes fosses orbitaires, ou ce qui est considéré comme tel par RATHBUN (1908, pl. 17, fig. 4), doivent correspondre à des pédoncules oculaires allongés et à

cornées fortement dilatées. D'autre part, si les formations globuleuses visibles de part et d'autre du rostre chez la femelle-type sont bien, comme le suppose RATHBUN à juste titre, les articles de base renflés des pédoncules antennulaires, on voit mal comment les pédoncules oculaires pourraient s'articuler au-dessus, et très près de la base du rostre, comme c'est le cas chez tous les *Retroplumoidea*.

3) Le relief et l'ornementation de la face dorsale n'offrent pas, non plus, les éléments habituels observés dans le groupe en question : RATHBUN mentionne une seule crête transversale, traversant les régions branchiales et cardiaque ; cette crête n'apparaît pas nettement sur les spécimens photographiés. Le fort tubercule surmontant la région hépatique et les cinq tubercules coniques des bords latéraux (*ibid.* : 347 et pl. 17, fig. 5) n'existent chez aucun *Retroplumoidea* connu.

4) En ce qui concerne la face ventrale, si les sternites thoraciques sont bien parcourus par des crêtes transverses, l'abdomen du mâle paratype semble lisse (*ibid.* : pl. 17, fig. 6). La forme de cet abdomen mâle, dont les segments sont par ailleurs libres, comme celui de la femelle (*ibid.* : pl. 18, fig. 3) diffère assez sensiblement de celle des formes rétroplumiennes typiques.

5) Les derniers éléments susceptibles de rapprocher *Archaeopus antennatus* des *Retropluma*, à savoir l'étroitesse du dernier sternite thoracique

4. Rappelons toutefois que le concept d'*Ocypodidae* à l'époque de la description de RATHBUN était bien différent de ce qu'il est aujourd'hui et plus ou moins équivalent de *Catometopa*.

et la réduction des P5, pourraient apporter quelque justification à la thèse des paléontologistes. Mais les P5 sont en fait inconnues (*ibid.* p. 348 : « the 4th and last leg, unfortunately missing ») et la morphologie de la région postérieure du céphalothorax n'est pas décrite avec suffisamment de précision, ni assez clairement illustrée, pour qu'une comparaison valable puisse être effectuée.

En conclusion, les éléments dont nous disposons ne permettent pas de classer avec certitude *Archaeopus antennatus* dans le groupe des Retroplumoidea. Un nouvel examen des spécimens serait nécessaire pour apprécier s'il s'agit d'une forme apparentée à la lignée rétroplumienne. Dans l'affirmative, il serait sans doute nécessaire, en raison des divergences relevées ici, de classer cette espèce dans une unité familiale distincte.

Rappelons que GLAESSNER (1969 : R531) a placé *Archaeopus antennatus* dans la famille des Palicidae. Ce classement nous semble également fort hypothétique.

Nous retiendrons de cette revue rapide des formes fossiles que seuls les restes d'origines indo-africaine et européenne appartiennent avec certitude à la lignée des Retroplumidae. Celle-ci était déjà bien différenciée à la base du Crétacé supérieur, avec *Costacopluma concava* Collins et Morris. Deux groupes peuvent être distingués : d'une part les formes massives, susceptibles d'atteindre une assez grande taille, et chez les-

quelles les carènes dorsales ne sont pas parallèles au bord postérieur de la carapace ; ce sont *Costacopluma concava*, *C. senegalensis* et *Retrocypoda almelai*. D'autre part les espèces à céphalothorax comprimé dorso-ventralement, présentant un système de carènes dorsales parallèles au bord postérieur, et proches des formes modernes du groupe ; ce sont *Retropluma eocenica*, *R. eocenica folgarolensis* et *R. craverii*.

La présence simultanée de *Retrocypoda almelai* et de *Retropluma eocenica* dans les mêmes formations de l'Eocène méditerranéen laisse supposer que les groupes ont suivi deux voies évolutives parallèles mais distinctes ; leur classement dans des familles différentes, Costacoplumidae et Retroplumidae, pourrait être envisagé. Les premiers seraient les plus anciens et auraient disparu au cours du Cénozoïque, les seconds, sans doute plus récents, ayant subsisté dans la faune actuelle.

Une dernière conclusion sur l'étude paléontologique des Retroplumidae a une portée plus générale. Si la forme et l'ornementation de la carapace fournissent dans la recherche des affinités des formes fossiles un élément de base qu'il ne faut pas négliger, elles ne peuvent en aucun cas être considérées comme déterminantes. L'observation précise de nombreux autres caractères demeure nécessaire pour l'estimation des réels liens de parenté ; l'analyse critique des fossiles attribués aux Retroplumidae n'a pu être effectuée que postérieurement à l'étude morphologique détaillée des représentants actuels du groupe.

### ESQUISSE PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE

La répartition paléobiogéographique des Retroplumidae a fait l'objet d'une interprétation séduisante de VIA BOADA et CALS (1979), dans laquelle les auteurs font intervenir la tectonique des plaques et les paléocourants. Cette théorie a pour fondement l'existence supposée d'un centre originel de dispersion des Retroplumidae dans la région centre-américaine (Brésil-Californie), à partir duquel les populations auraient pu migrer vers l'Indo-Ouest-Pacifique suivant trois directions : « par le Nord-Est, vers la Téthys ; par l'Océan Atlantique sud ; par l'ouest, la zone de

Panama et la fosse colombienne » (VIA BOADA & CALS, 1979 : 353, légende de la figure 1). Une telle hypothèse ne peut guère être retenue ; d'une part, l'identification à la famille des Retroplumidae de fossiles américains est contestable (cf. *supra* : 147) ; d'autre part, on peut supposer qu'une lignée ayant migré du Proto-Atlantique dans des directions aussi différentes aurait subi au cours de ces déplacements une diversification que ne corrobore pas la grande homogénéité du peuplement indo-ouest-pacifique actuel.

L'histoire paléobiogéographique du groupe,

dont les représentants actuels sont cantonnés dans l'océan Indien et le nord ouest du Pacifique (Japon, mer de Chine du sud, Indonésie), paraît en fait beaucoup plus simple. Les documents fossiles incontestables témoignent de sa présence dans la portion centrale de la Mésogée crétacée : bassin du Niger à l'ouest, nord de la future péninsule indienne à l'est. Ces fossiles du Crétacé sont des formes massives, sans doute encore proches des ancêtres eubrachiouriens de la lignée. Les fossiles du Cénozoïque, peu nombreux également, indiquent que, vers le milieu de l'Eocène, les Retroplumoidea, qui s'étaient scindés en deux groupes (*Retrocypoda*, alliés aux *Costacopluma*, crétacés, et *Retropluma*, voisins des taxons modernes) étaient présents dans les mers épicontinentales peu profondes de l'ouest de la Téthys eurafrique et dans la Paratéthys. On peut supposer que leur distribution s'étendait aussi largement à l'est, vers le futur océan Indien, alors plus ou moins en communication avec la Paratéthys.

Si les bouleversements orogéniques de la fin du Miocène et l'assèchement presque total de la Méditerranée ont provoqué la disparition des Retroplumoidea dans la portion occidentale de leur aire de distribution cénozoïque, il n'est pas nécessaire de supposer que des migrations géographiques sont à l'origine des peuplements actuels dans l'Indo-Ouest-Pacifique.

La présence d'une *Retropluma* [*R. craverii* (Crema)] dans le Plaisancien d'Italie, donc postérieurement à l'assèchement, puis au repeuplement de la Méditerranée occidentale, pose toutefois un problème. S'il ne s'agit pas d'une erreur, toujours possible, sur l'origine ou la datation du fossile en question, et si celui-ci est

correctement identifié (le seul spécimen signalé ne semble pas avoir été revu depuis sa description originale mais l'illustration de CREMA ne permet guère de doutes), l'on peut avancer deux hypothèses pour expliquer sa présence à ce niveau et dans cette région : ou bien, un peuplement de Retroplumidae s'est maintenu à l'ouest du seuil de Gibraltar durant tout le Miocène et a pénétré en Méditerranée au cours du Pliocène ; ou bien, et c'est ce qui apparaît le plus plausible, il a subsisté en Méditerranée au cours du Miocène et jusqu'au Pliocène des bassins marins profonds à salinité modérée, dans lesquels certaines espèces marines ont pu trouver refuge.

Nos informations concernant l'écologie des Retroplumoidea fossiles sont pratiquement inexistantes. Ceux de l'Eocène, *Retrocypoda almelai* et *Retropluma eocenica*, semblaient inféodés à un environnement bien différent de celui où vivent les espèces modernes et fréquentaient des eaux peu profondes, de 20 à 30 mètres environ. Aucun des Retroplumidae actuels ne vit à moins de 50 mètres, les profondeurs moyennes de récolte des espèces de la famille se situant plutôt de 200 à 400 m.

Il semble bien, en tous les cas, que les Retroplumoidea n'ont jamais connu qu'une extension limitée. Sans doute précocement spécialisée au sein d'un groupe de Brachyours (les Eubrachiura) dont la radiation devait devenir explosive au cours du Cénozoïque (GLAESSNER, 1969 : R441), cette petite lignée n'a sans doute survécu qu'en s'adaptant aux faciès vaseux de la zone bathyale, où elle semble confinée aujourd'hui.

## AFFINITÉS, POSITION SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTION DE LA SUPERFAMILLE DES RETROPLUMOIDEA

Ainsi que nous l'avons écrit dans l'historique du groupe (cf. *supra* : 107), les affinités et la position systématique de ces crabes aberrants ont, au moment de leur découverte, intrigué les carcinologistes. En fait, ALCOCK, seul, s'était réellement posé le problème des affinités de *Retropluma notopus* et avait en quelque sorte

évalué la singularité de cette forme. A propos de la diagnose des Ptenoplacidae, il notait : « It is a true Catometope, but an archaic type » (1899 : 78). L'année suivante, dans l'introduction de la série de ses notes sur les Brachyours de la péninsule indienne et à propos de leur classification, il écrit encore : « There remains the family

Ptenoplacidae, which includes the single species *Ptenoplax notopus*. This, though it has a superficial resemblance to *Macrophthalmus*, is remote from that genus in many important characters, and, though it has no look of *Hexapus*, yet shows an attraction to *Hexapus* and *Lambda-phallus* that can hardly be accidental» (1900 : 282).

Dans l'esquisse de la classification des Brachyours de BORRADAILE, les Retroplumidae (encore sous le nom de Ptenoplacidae) sont considérés comme l'une des nombreuses familles de la superfamille des Brachygnathes Brachyrhynques, et placés entre les Pinnotheridae et les Cymopolidae. C'est la place que leur ont dès lors assignée tous les carcinologistes néontologistes (RATHBUN, 1918 ; BALSS, 1927, 1957 ; SAKAI, 1976).

Il est vraisemblable que BEURLÉN, lorsqu'il a réuni les Retroplumidae et les Ocypodidae dans une tribu des Ocypodoida n'a pas examiné de spécimens des premiers et s'est basé, pour l'évaluation de leurs caractères, sur les descriptions antérieures et les illustrations d'ALCOCK. Son point de vue a été par la suite adopté par tous les paléontologistes (VIA, 1957, VIA BOADA, 1969, 1980 ; GLAESSNER, 1969 ; COLLINS & MORRIS, 1975).

Dans le nouveau système de classification des Brachyours par GUINOT (1977, 1978), les Retroplumidae sont placés avec un point d'interrogation dans la superfamille des Dorippoidea, section des Heterotremata.

Ainsi, au moment où nous avons abordé cette étude, la position systématique de ce petit groupe de Brachyours demeurait très incertaine :

1) pour les néontologistes de la tradition classique, il s'agissait de l'une des petites familles aberrantes des Brachyrhynques Catométopes. Une parenté avec les Hexapodidae avait été très brièvement suggérée par ALCOCK.

2) pour les paléontologistes, Retroplumidae et Ocypodidae étaient étroitement apparentés et classés dans une même superfamille.

3) pour GUINOT, une parenté des Retroplumidae avec les Dorippidae et les Palicidae paraissait possible.

Afin de justifier notre refus d'accepter l'un ou l'autre des groupements précédemment envisagés et d'expliquer les raisons qui nous ont incitées à élever la famille des Retroplumidae au rang de superfamille, il est nécessaire de revenir en détail sur plusieurs caractéristiques morphologiques, dont certaines n'ont d'équivalent chez aucun autre groupe de Brachyours.

Nous étudierons successivement celles qui nous ont paru les plus importantes, à savoir la conformation de la région céphalique antérieure, fronto-orbitaire, celle de la région postérieure du céphalothorax, dont le trait principal est la réduction du dernier sternite thoracique, l'abdomen, mâle et femelle, avec ses appendices, puis enfin l'appareil branchial. En quelques lignes, nous montrerons ensuite que les Retroplumoidea ne présentent aucune affinité avec les Ocypodidae, et que leur appartenance à la lignée des Dorippoidea ne nous paraît guère plausible. Quelques traits communs avec les Hexapodidae seront ensuite indiqués, dont nous ignorons si une valeur phylétique peut leur être accordée.

## RÉGION FRONTO-ORBITAIRE

L'aspect général de la région frontale des Retroplumidae ressemble à première vue à celui d'un crabe brachyrhynque classique, mais une observation précise des détails de l'implantation des appendices céphaliques antérieurs (pédoncules oculaires, antennulaires et antennaires) montre une profonde originalité.

Chez tous les autres Brachyours, en effet, le front recouvre l'article basal renflé des antennes, qui masque lui-même, de part et d'autre

du septum interantennulaire, la partie latérale du segment ophthalmique et le premier article des pédoncules oculaires, ou basophthalmite. L'articulation du basophthalmite avec le podophthalmite, par le jeu de laquelle s'exerce la mobilité des pédoncules oculaires, est située immédiatement à l'extérieur de la fossette antennulaire (fig. 3 et 21 c-d ; voir aussi PICHOD-VIALE, 1966). Chez l'ensemble des formes brachyouriennes, les implantations des antennules et des antennes

sont contiguës ou très voisines, et les articles de base de l'antenne viennent se placer entre l'article basal des antennules et la région proximale du podophthalmite, contribuant ainsi à la délimitation de l'orbite. En dépit d'une extraordinaire diversité dans l'aspect de cette région orbito-antennaire, ne font exception à ce bref schéma que, d'une part, certains Brachyours de profondeur chez lesquels une fusion des pédoncules oculaires avec les régions avoisinantes en modifie les rapports respectifs (*Cymonomus*, *Homolodromia*) et, d'autre part, les Retroplumoidea.

Chez ces derniers (cf. p. 111), le front est très étroit, les fosses antennulaires sont à peine creusées, le basophthalmite est réduit à une très courte écaille, et l'articulation des pédoncules oculaires se situe très près de la base du rostre, au-dessus de la cavité arthroïdale des antennules (fig. 21 a). Cette cavité et celle de l'antenne sont éloignées l'une de l'autre, et le pédoncule antennaire croise le pédoncule oculaire vers son extrémité distale (sauf chez *Costacopluma concava*, cf. *infra*).

La comparaison avec de très nombreux représentants des familles les plus diverses a montré que chez les Retroplumidae, et chez eux seuls, existait une telle conformation, sans qu'aucune structure intermédiaire ait pu être observée.

Les deux espèces fossiles chez lesquelles des éléments de cette région ont été conservés, *Costacopluma concava* Collins & Morris, et *Retrocypoda almelai* Via Boada, présentent des caractéristiques similaires, mais l'on note chez elles des orbites plus profondes et apparemment mieux délimitées, et un écart plus faible entre les insertions des antennules et des antennes. Chez le type de *Costacopluma concava*, par exemple, dont le pédoncule oculaire droit est conservé, sa base est voisine de celle du rostre mais son extrémité distale dépasse par contre largement, du côté ventral, l'insertion supposée des antennes (fig. 21 b : A2). Sur un autre spécimen de cette espèce, conservé à l'Institut de Géologie du Grand Séminaire de Barcelone, l'une des orbites est bien visible et laisse voir l'empreinte d'une cornée dilatée, beaucoup plus développée que dans l'actuel genre *Retropluma*.

Chez *Retrocypoda almelai*, le front semble plus étroit que chez *Costacopluma* et les pédoncules oculaires plus grêles. Les rapports entre les insertions des appendices paraissent semblables : les orbites assez nettes, à bords parallèles, sont creusées dans le bord antérieur, et l'épistome paraît nettement plus développé que chez les représentants actuels du groupe.

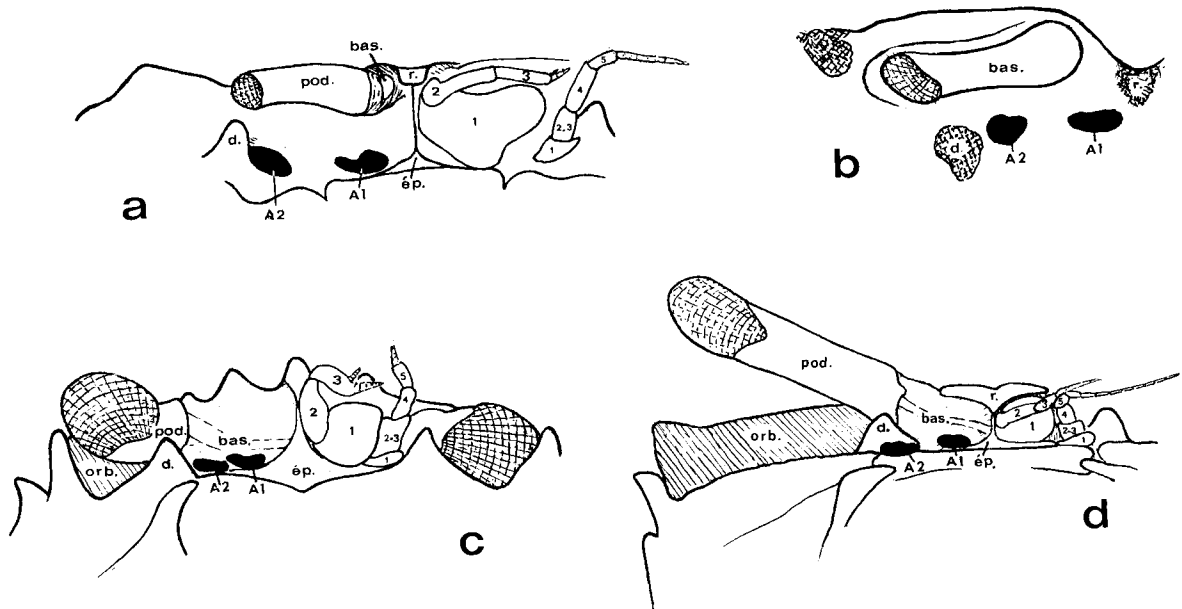


FIG. 21. — Région orbito-antennaire, vue fronto-ventrale, semi-schématique : a, *Retropluma quadrata* ; b, *Costacopluma concava* Collins et Morris ; c, *Bathynectes* sp. (Portunidae) ; d, *Macrophthalmus* sp. (Ocypodidae).

A1, A2 : cavités arthroïdiales des antennule et antenne droites ; 1, 2, 3 : segments 1, 2 et 3 du pédoncule antennulaire gauche ; 1, 2 + 3, 4, 5, en chiffres plus petits : segments 1, 2 + 3, 4 et 5 du pédoncule antennaire gauche ; bas. : basophthalmite ; d : dent ou saillie infra-orbitaire ; ép. : épistome ; pod. : podophthalmite ; r., rostre, ou front.



## MORPHOLOGIE DE LA RÉGION THORACIQUE POSTÉRIEURE

Un second caractère majeur des Retroplumidae est le brusque rétrécissement du sternum thoracique au niveau du dernier somite. En même temps et peut être corrélativement, la dernière paire de péréiopodes est également réduite et modifiée.

Cette région du corps chez les Retroplumidae n'avait fait l'objet d'aucune étude précise jusqu'aux recherches de GUINOT (1979 b), qui a

examiné des spécimens et en a donné des illustrations. Nous ne sommes toutefois pas d'accord, comme nous le verrons plus loin, avec son interprétation selon laquelle une partie du sternite 8 se trouve déplacée sous la carapace, comme elle l'a écrit également au sujet des Hexapodidae.

Très étroit par rapport aux sternites thoraciques 5, 6 et 7, le sternite 8 est presque

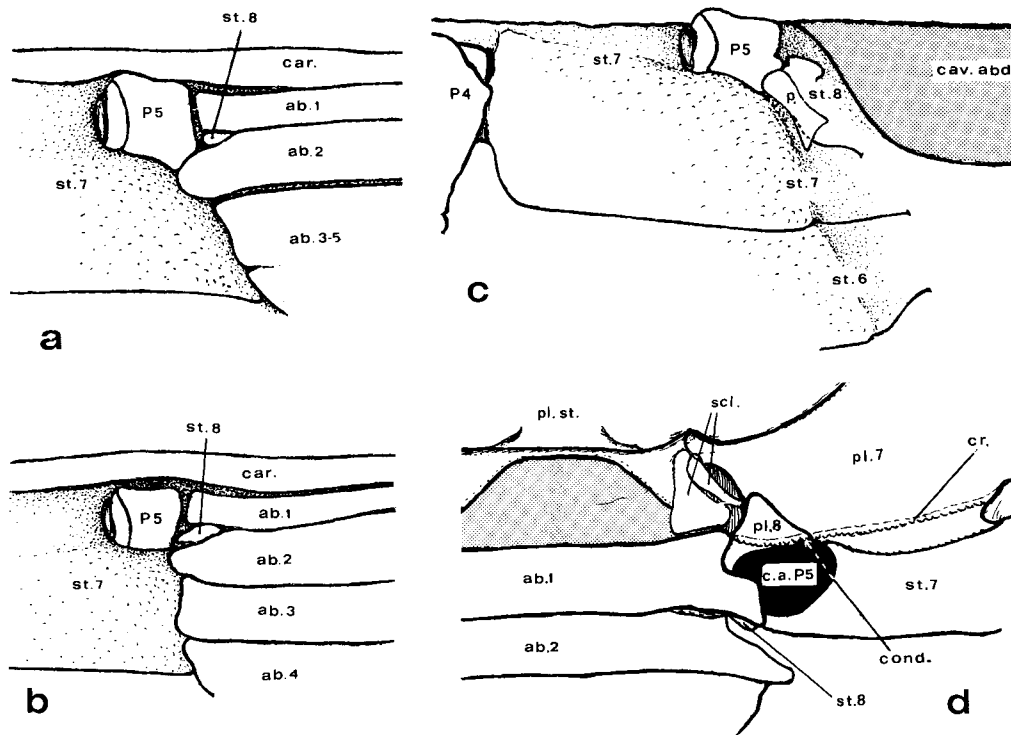


FIG. 22. — Région postérieure du thorax : a-c, vue postéro-ventrale. a, mâle ; b, femelle ; c, mâle, abdomen enlevé. d, vue dorsale, carapace enlevée.

a-c : *Retropluma serenei* sp. nov. ; d, *R. quadrata* sp. nov. Les sclérites de l'articulation thoraco-abdominale ont été rabattus vers l'avant pour mettre en évidence le pleurite 8.

ab. 1-5 : segments abdominaux 1-5 ; car. : bord postérieur de la carapace ; c. a. : cavité arthroïdale de P5 ; cond. : emplacement du condyle articulaire coxo-pleural de P5 ; cr. : crête d'emboîtement de la carapace sur les pleurites ; pl. 7-8 : pleurites 7-8 ; pl. st. : plancher sternal ; scl. : sclérites de l'articulation thoraco-abdominale ; P4, P5 : coxae des appendices thoraciques 4 et 5.

entièrement recouvert par la base de l'abdomen, à l'exception de faibles portions triangulaires encastrées entre les portions latérales des segments abdominaux 1 et 2. Ces portions visibles correspondent à de petites protubérances latérales qui s'emboîtent dans une excavation des bords latéraux du premier segment abdominal ; cette portion visible du sternite 8 est légèrement plus développée chez la femelle (fig. 22 b) que chez le mâle (fig. 22 a), où elle se trouve accolée au fort tubercule portant le condyle articulaire de la coxa des P5 et la large perforation du conduit génital (pénis).

Si le dernier sternite, de largeur réduite, se trouve presque totalement caché par l'abdomen, le précédent est largement exposé et visible dans une vue postérieure et même dorsale de l'animal, en raison de sa forte convexité. La coxa de P5 y paraît en quelque sorte enchâssée dans une dépression mésiale de sa partie exposée (fig. 22 c).

La position topographiquement dorsale de l'insertion des P5 n'est pas propre aux Retroplumidae ; le plastron sternal des Brachyours présente en général une convexité prononcée au niveau des deux derniers sternites, de sorte que l'articulation des P5 se trouve le plus souvent dans un plan situé nettement au-dessus de celui du plan d'articulation des P3, celle des P4 occupant une position intermédiaire (pl. 5, E :

*Carcinoplax* sp.). La discontinuité dans la largeur des deux derniers sternites chez les Retroplumidae met particulièrement en évidence cette position dorsale des P5.

En résumé, ce qui caractérise la région postérieure du céphalothorax chez les Retroplumidae est à la fois la réduction du dernier somite thoracique, et le décalage considérable entre les insertions des P4 et des P5. La morphologie du dernier sternite nous semble par ailleurs d'un type assez habituel chez les Brachyours, et les termes fréquemment utilisés dans les diagnoses : « abdomen occupant tout l'espace entre les P5 », s'appliquent parfaitement au groupe qui nous occupe. Nous ne voyons pas la nécessité de faire intervenir dans l'interprétation de la structure de cette région l'hypothèse d'un « glissement » d'une partie du sternite 8 sous la carapace (GUINOT, 1979 b : 114). La zone faiblement calcifiée en continuité, sous la carapace, avec le sternite 8 n'est pas, comme le suppose GUINOT, sternale, mais représente la région basale du pleurite du même segment. En effet, d'une part, c'est sur cette formation que s'articule le condyle dorsal (coxo-pleural) des P5, et, d'autre part, les sclérites de l'articulation thoraco-abdominale (fig. 22 d) ; étudiés par PILGRIM et WIERSMA (1963) chez *Procamburus*, ces sclérites appartiennent à la région pleurale du dernier segment thoracique<sup>5</sup>.

5. L'interprétation de la morphologie de la région postérieure du céphalothorax des Hexapodidae par GORDON (1971) et GUINOT (1979 b) nous paraît correspondre à une erreur d'interprétation comparable. L'on sait que dans cette famille, la dernière paire de périopodes a disparu, ainsi que toute portion apparente du sternite 8. Pour les deux auteurs mentionnés plus haut, le sternite 8 est présent, normalement développé, mais se trouve dissimulé sous la carapace (GORDON, 1971, p. 107, fig. 1, 2 ; GUINOT, 1979 b, p. 114, fig. 32).

Nos propres observations ne confirment pas cette hypothèse. En première analyse, il est logique de supposer que la musculature des P5 a régressé en même temps que les appendices eux-mêmes, et que les supports tégumentaires somatiques de cette musculature, c'est-à-dire les formations sternales et pleurales de ce somite ont subi une régression corrélative.

Par ailleurs, la zone faiblement calcifiée visible sous la région postérieure de la carapace peut être différemment interprétée. Elle comprend deux parties : sa portion externe, la plus large, est en continuité avec le sternite 7, dont elle n'est séparée par aucune cloison endophragmale, et appartient au même somite, dont elle représente un élément pleural ; par sa position et son aspect, elle est d'ailleurs identique aux bases des pleurites, situés sous la carapace de nombreux autres Brachyours à P5 normalement développées. Les languettes triangulaires qui continuent mésialement cette portion externe, dont elles sont séparées par une suture, et qui sont visibles dans une vue postérieure de l'animal, de part et d'autre de la base de l'abdomen (GUINOT, 1979 b, p. 116, fig. 33 E, F), sont d'une interprétation plus délicate : mobiles, ces pièces, et elles seules, assument la liaison articulaire entre le thorax et le premier segment abdominal ; elles doivent être homologuées à des formations pleurales, et représentent sans doute, au moins partiellement, les sclérites modifiés de la *secula* (cf. PILGRIM et WIERSMA, 1963, et ci-dessus, à propos de la région thoracique). Habituellement peu développés et dissimulés sous la carapace, de part et d'autre de la partie antérieure du premier segment abdominal, ces sclérites n'ont jamais été étudiés chez les Brachyours. Leur développement relativement important chez les Hexapodidae compenserait la réduction des éléments squelettiques du dernier somite thoracique, tout en assurant le jeu de l'articulation de l'abdomen sur le thorax.

La région sternale de ce dernier segment thoracique, à laquelle ne correspond apparemment aucun élément chitinisé, est réduite au point d'émergence vers l'extérieur des conduits génitaux mâles. Les observations pratiquées chez les *Thaumastoplax anomalipes* (Miers) et *Parahexapus africanus* (Balss) nous permettent d'émettre l'hypothèse que les formations habituellement assimilées par les auteurs à l'organe pénial pourraient en réalité inclure un élément coxal vestigial. L'ensemble de nos observations sur les Hexapodidae ont été effectuées sur un matériel peu abondant et de très petite taille et demanderaient à être complétées par une étude plus précise du squelette endophragmal et de la musculature. Si l'hypothèse formulée ici que les

Les illustrations photographiques de *Retrocypoda almelai* Via Boada (pl. 7, A-D) montrent que la conformation de cette région du corps était, chez cette espèce fossile, très voisine de celle observée chez les espèces actuelles. Les ressemblances entre les régions sternales thoraci-

ques de la forme crétacée *Costacopluma concava* Collins et Morris et de *Retrocypoda almelai* permettent de supposer une morphologie comparable du dernier sternite chez le plus ancien des fossiles connus, où cette région n'est conservée chez aucun spécimen.

## ABDOMEN

L'abdomen mâle des Retroplumoidea, triangulaire, à segments 3 à 5 fusionnés et pratiquement confondus, à bords étroitement coaptés avec ceux de la cavité sternale thoracique dans laquelle il s'emboîte, présente des caractéristiques comparables à celles de certaines formes avancées d'Eubranchyura ; ce stade d'évolution de l'abdomen mâle avait déjà été atteint par la forme la plus ancienne du groupe, *Costacopluma concava*.

L'abdomen femelle demeure triangulaire et relativement étroit chez l'adulte, ses différents segments y demeurent libres, et aucune ébauche de cavité incubatrice n'apparaît : la ponte, peu abondante, est largement exposée. L'ensemble des caractéristiques de l'abdomen femelle semble donc relativement primitif. Ce décalage apparent dans le stade d'évolution de l'abdomen dans les deux sexes n'a rien d'exceptionnel et se retrouve chez de nombreux autres Brachyours.

Le maintien, cependant, d'un appareil d'accrochage, de type bouton pression, fonctionnel chez la femelle adulte, est plus original et ne semble avoir encore été observé dans aucun autre groupe : GUINOT 1979 b n'en signale aucun exemple dans son étude exhaustive de l'appareil d'accrochage de l'abdomen des Brachyours.

Les gonopodes mâles sont d'un type cyclométope assez banal ; les P11 n'offrent qu'une diffé-

renciation peu accentuée, avec une ouverture apicale simple ; les P12, courts, à flagelle terminal réduit, correspondraient suivant les critères de GUINOT (1979 b : 243) à un niveau évolutif avancé.

Les pléopodes femelles possèdent dans l'ensemble la morphologie habituelle : endopodites ovifères, exopodites longs et soyeux, encadrant la ponte sur les bords de l'abdomen et la protégeant. Mais une singularité oppose les Retroplumidae à la presque totalité des autres Brachyours, c'est la perte de l'exopodite des P12. Cette disparition est peut-être liée au faible développement de l'abdomen, et sans doute aussi au maintien du caractère fonctionnel de l'appareil d'accrochage : les exopodites, assez volumineux, ne pourraient se loger tous dans l'espace restreint entre abdomen et thorax ; leurs extrémités débordent par ailleurs la portion distale du telson et se logent dans une rainure creusée dans la partie antérieure du plastron sternal.

Les pléopodes du deuxième segment abdominal disparaissent parfois entièrement, chez certains Pinnotheridae, par exemple, mais nous n'avons observé la perte de l'exopodite de ces appendices que dans une autre famille, celle des Hexapodidae.

## APPAREIL BRANCHIAL

L'appareil branchial des Eubranchyours comprend en règle générale 9 paires de branchies, à savoir, de chaque côté, une podobranchie et

une arthrobranchie sur Pmx2 (Th2), une podobranchie et 2 arthrobranchies sur Pmx3 (Th3), 2 arthrobranchies sur P1 (Th4), une pleurobran-

P5 subsistent encore chez les mâles sous forme d'une coxa vestigiale d'où émergerait le conduit génital était vérifiée, la place des Hexapodidae dans la classification des Brachyours en serait précisée : il s'agirait en effet d'Hétérotrèmes modifiés, comme nous l'avions supposé en 1980, et non de Thoracotrèmes.

chie sur P2 (Th5) et une pleurobranchie sur P3 (Th6). Cette formule peut se trouver modifiée par la perte de branchies antérieures, ou, plus rarement, par celle des branchies postérieures. La tendance à la réduction ou à la perte des podobranchies de Pmx2 et Pmx3 et de l'arthrobranchie des Pmx3 n'est pas l'apanage de la famille des Retroplumidae : nous l'avons constatée dans d'autres groupes, en particulier chez tous les Dorippoidea, Hexapodidae et Hymenosomatidae, chez de nombreux Leucosiidae, et quelques Majidae (HARTNOLL, 1964). La perte de branchies postérieures s'observe chez des formes commensales comme les Pinnotheridae (chez lesquels les branchies antérieures peuvent également manquer) ou terrestres comme certains Ocypodidae et Gecarcinidae. Cette liste n'est pas exhaustive, car d'une part, les formules

branchiales sont rarement mentionnées dans les ouvrages sur la systématique des Brachyours, et d'autre part nos observations personnelles ont été limitées à un petit nombre de formes dans chaque famille. On peut cependant estimer qu'une formule branchiale réduite représente l'exception au regard de l'immense majorité des espèces à formule branchiale complète. Il paraît également certain que cette perte correspond à une tendance évolutive, dont la réalisation parallèle dans certaines lignées ne correspond pas nécessairement à des liens phylogénétiques étroits. La réduction de la forme branchiale dénote cependant une condition apomorphe.

Ce processus évolutif est en cours d'achèvement dans l'actuelle famille des Retroplumidae, avec différents stades dans le degré de réduction des trois premières paires de branchies.

## CONCLUSION

Une comparaison des Retroplumidae avec les divers groupements dont ils ont été rapprochés dans le passé peut maintenant, compte tenu des structures morphologiques que nous venons d'étudier, être valablement envisagée.

Le rapprochement effectué par les paléontologistes entre Retroplumidae et Ocypodidae correspondait sans doute à une certaine similitude dans la forme et le relief de la carapace et dans l'étroitesse de la partie dorsale du front, similitude d'ailleurs évoquée par ALCOCK (1900 : 282), lorsqu'il mentionnait la ressemblance entre *Ptenoplax notopus* et *Macrophthalmus*.

La région fronto-orbitaire des Macrophthalminae (fig. 21 d) est en fait bien différente de celle des Retroplumidae : l'étroitesse du front n'y est qu'apparente, car sa portion ventrale s'élargit en recouvrant largement des fosses antennulaires profondes ; les pédoncules antennaires s'intercalent entre les antennules et la base des pédoncules oculaires.

Les faibles dimensions de la dernière paire de périopodes chez certaines espèces de Macrophthalminae ne s'accompagnent pas d'une réduction concomitante du dernier somite thoracique : les illustrations données ici d'une *Bathypluma*

(fig. 23 a) et d'un *Macrophthalmus* (fig. 23 b) montrent des différences importantes dans la morphologie de la région postérieure du céphalothorax. On peut noter en particulier la proximité des insertions des coxae des P4 et des P5 chez *Macrophthalmus* et la morphologie sensiblement différente des premiers segments abdominaux : le deuxième segment, très court, de *Macrophthalmus*, est une caractéristique ocypodienne, sans équivalent chez les Retroplumidae.

La morphologie du sternum thoracique et la position des orifices génitaux mâles ne permet non plus, en aucune façon, de réunir les deux groupes : les uns sont des cyclométopes hétérotrèmes, les autres de vrais catométopes thoracotrèmes.

La formule branchiale enfin, réduite chez *Retropluma*, complète chez *Macrophthalmus*, ne permet pas de faire dériver, comme le fait VIA BOADA, la famille des seconds de celle des premiers.

L'hypothèse effleurée en 1980 par nous même que les Retroplumidae pourraient représenter une lignée thoracotrème encore à un stade hétérotrème (DE SAINT LAURENT, 1980 b), avait pour origine, à une époque où nous avions tout juste abordé l'étude de cette famille, les publica-

tions de VIA BOADA et VIA BOADA et CALS (1979) sur l'origine et la paléobiogéographie des «Ocy-podoidea». Fondées sur des données systématiques erronées, ces hypothèses paléobiogéographiques, de même que notre supposition initiale, perdent toute vraisemblance. Elles étaient par ailleurs en contradiction avec les hypothèses de BARNES (1967, 1968) sur l'origine et la dispersion biogéographique des Macrothalaminae.

L'inclusion des Retroplumidae dans la superfamille des Dorippoidea, proposée par GUINOT (1977, 1978), mérite d'être envisagée plus attentivement.

Il s'agit pour les uns comme pour les autres de Brachyours hétérotèmes, dont la morphologie de la région postérieure du céphalothorax est quelque peu aberrante par rapport à celle de la grande majorité des autres Eubrachyura, dont la disposition des orifices sexuels mâles présente une certaine similitude, et dont enfin la formule branchiale est comparable. Les deux familles, bien distinctes, des Dorippidae et des Palicidae, qui composent les Dorippoidea offrent cependant un ensemble de caractères qui les opposent très nettement aux Retroplumidae.

Tout d'abord, la morphologie orbito-antennaire, unique, comme nous l'avons souligné plus haut, chez les Retroplumidae, présente chez les Dorippoidea la conformation habituelle des Brachyours, avec chez les Dorippidae quelques modifications liées à un dispositif oxystome de respiration.

La convexité très prononcée de la région postérieure du sternum thoracique et l'implantation topographiquement dorsale des P4 et P5 (Dorippidae) ou des P5 seulement (Palicidae) s'accompagne bien d'une réduction plus ou moins accentuée des appendices correspondants, mais sans aucune tendance à un rétrécissement latéral du sternite 8, lequel, au contraire, est légèrement plus large que le précédent (cf. GUINOT, 1979 a, fig. 2 : *Ethusa* ; 1979 b, p. 108, fig. 28 : *Dorippe*).

Les Dorippoidea représentent probablement, comme en témoigne l'originalité de leur morphologie larvaire (RICE, 1980 a), une lignée indépendante précocement détachée de la souche des Eubrachyura. Comme les Retroplumidae, ils ont subi au cours de leur évolution une réduction de leur formule branchiale, ce qui ne peut être interprété comme l'indice d'une parenté entre les deux familles, mais comme la réalisation

de tendances évolutives parallèles dans deux lignées probablement anciennes.

Si Dorippoidea et Retroplumoidea présentent une parenté, celle-ci ne peut remonter qu'à des ancêtres du Crétacé au moins et ne peut être que lointaine. Leur réunion dans une même unité suprafamiliale ne nous semble donc pas pouvoir être retenue.

Les raisons pour lesquelles ALCOCK a suggéré une « attraction » (cf. *supra* : 151) entre Retroplumidae et Hexapodidae n'ont pas été exprimées par cet auteur, mais l'on peut supposer que c'est à cause de la réduction du dernier somite thoracique, prononcée chez les premiers, presque totale chez les seconds (cf. note, p. 154).

Les Retroplumidae et les Hexapodidae sont les seules familles où existe une disparité considérable dans le développement des deux derniers somites thoraciques, corrélée avec la réduction ou la perte de la dernière paire d'appendices. Par ailleurs leurs représentants offrent un faciès extrêmement différent (céphalothorax fortement comprimé dorso-ventralement, et péréiopodes largement étalés chez les Retroplumidae, céphalothorax étiré transversalement et presque cylindrique, péréiopodes allongés suivant cet axe, chez les Hexapodidae).

Plus importantes encore sont les différences qui affectent la morphologie de la région orbito-antennaire. Les Hexapodidae diffèrent totalement à cet égard des Retroplumidae, et semblent s'apparenter aux Goneplacidae, auxquels ils ont été longtemps rattachés. Leur formule branchiale réduite les différencie cependant de cette famille, chez les représentants de laquelle nous avons constamment observé les neuf paires de branches habituelles des Eubrachyura.

Un dernier caractère est curieusement commun aux Retroplumidae et aux Hexapodidae, et à eux seuls : c'est la perte des exopodites des P12 chez la femelle. Nous avons fait intervenir dans l'interprétation de ce caractère chez les Retroplumidae l'étranglement de l'abdomen femelle. La morphologie de ce dernier est sensiblement différente chez les Hexapodidae, où, cependant, un rétrécissement des deux premiers segments pourrait aussi être à l'origine de la perte de la rame exopodiale des P12. En tous cas, de nombreux Brachyours, notamment parmi les groupes fouisseurs (Corystidae, Atelecyclidae, Calappidae) ont

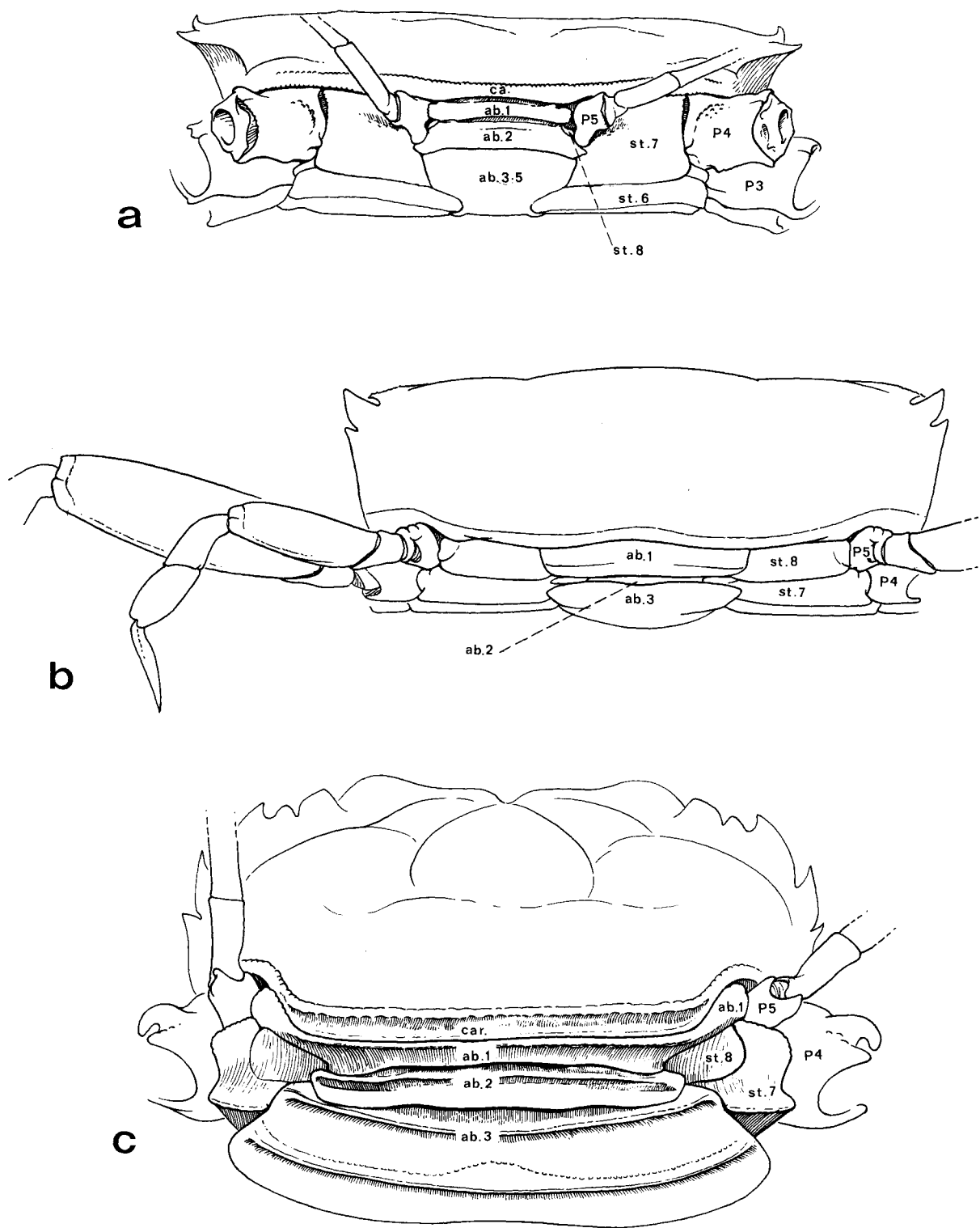


FIG. 23. — Vue postérieure du céphalothorax : a, *Bathypiuma forficula* sp. nov.,  $\times 5$  ; b, *Macroptthalmus grandidieri* A. Milne Edwards,  $\times 3$  ; c, *Palicus whitei* (Miers),  $\times 6,5$ .

ca. : bord postérieur de la carapace ; ab. 1-5 : segments abdominaux 1-5 ; st. 6-8 : sternites thoraciques 6-8 ; P4, P5 : coxae des appendices thoraciques 4 et 5.

un abdomen étroit dès sa base, sans que, pour autant, le PI2 femelle soit modifié.

Les traits communs aux Retroplumidae et aux Hexapodidae sont-ils fortuits, ou, au contraire, dénotent-ils une parenté phylétique ? Une réponse affirmative à cette question ne peut être formulée ici qu'avec la plus grande réserve. Dans un groupe comme celui des Brachyours, où des convergences adaptatives innombrables ont conduit à de graves erreurs dans l'appréciation des parentés, un phénomène inverse peut être invoqué : des faciès très différents peuvent résulter d'adaptations à des modes de vie diversement spécialisés et masquent sans doute fréquemment des affinités réelles. La morphologie singulière des Hexapodidae est, manifestement, en rapport avec un habitat particulier, dans des cavités tubulaires d'Annélides tubicoles par exemple. Il s'agit d'autre part d'un groupe ancien, incluant des fossiles éocènes qui ont exactement le faciès des formes modernes (COLLINS & MORRIS, 1978 ; GLAESSNER & SECRETAN, 1988), et qui ne pourrait avoir, en tout état de cause, qu'une parenté éloignée avec celui des Retroplumidae.

Les stades larvaires des uns et des autres, encore inconnus, fourniraient sans aucun doute des éléments appréciables pour la recherche de leurs affinités respectives<sup>6</sup>.

Au terme de cette étude, l'élévation au statut de superfamille du petit groupe taxonomique représenté dans la faune moderne par la famille des Retroplumidae, dont aucune affinité particulière avec d'autres Eubranchyours n'a pu être mise en évidence, apparaît comme une nécessité. L'évaluation de leur position systématique au sein du grand ensemble des Brachyours pose cependant des problèmes, et ceci en raison de l'absence d'une classification phylogénétique satisfaisante de cet infra-ordre. Nous les situons quant à nous dans le groupe majeur des Eubranchyura de Saint Laurent, 1980, qui réunit les sections des Heterotremata et des Thoracotremata de GUINOT, 1977 et représente pour nous un ensemble monophylétique au sens strict, ayant évolué indépendamment des autres lignées brachyouriennes, péditrèmes (DE SAINT LAURENT, 1980 a). La division en deux catégories établies par GUINOT d'après la position des orifices mâles sur la coxa ou sur le sternite du dernier somite

thoracique ne correspond pas à notre avis à une division phylétique fondamentale ; il est vraisemblable en effet qu'une radiation précoce des Eubranchyura a donné naissance à différentes lignées avant que ne se manifeste, chez l'une ou plusieurs d'entre elles, la tendance à la migration des orifices mâles de la coxa sur le sternum (DE SAINT LAURENT, 1980 b). Nous pensons, par exemple, en accord avec les conclusions de RICE (1980, 1981), fondées sur la morphologie des stades larvaires, que les Dorippoidea d'une part, les Majoidea d'autre part, représentent sans doute deux branches indépendantes, individualisées antérieurement à une ramification qui aurait, éventuellement, donné naissance à la majorité des Thoracotremata.

Le groupement des Retroplumoidea peut correspondre à l'émergence dès la base du Crétacé d'une petite lignée caractérisée par deux tendances principales : transformation de la région fronto-orbitaire, avec modification du plan d'insertion des pédoncules oculaires, antennulaires et antennaires, et régression du dernier somite thoracique. La signification adaptative de ces transformations morphologiques nous échappe.

Les données dont nous disposons pour apprécier l'évolution de ce groupe sont très fragmentaires : le nombre des fossiles connus est faible, et les formes actuelles, réduites à un petit nombre d'espèces localisées sur des fonds vaseux de la région indo-ouest-pacifique, présentent une grande homogénéité dans leurs caractères morphologiques et dans leur habitat.

Dans le chapitre relatif aux Retroplumoidea fossiles, nous avons montré l'existence de deux types morphologiques, qui se distinguent par l'épaisseur du céphalothorax et le relief de la carapace. Au premier groupe se rattachent les trois formes fossiles *Costacopluma concava*, *C. senegalensis* et *Retrocypoda almelai*. Les modifications de la région fronto-orbitaire sont chez eux moins prononcées que chez les formes actuelles et ces fossiles se rapprochent davantage à cet égard des Brachyours normaux. La morphologie du sternum thoracique et de l'abdomen permet de rattacher avec certitude ces formes massives à la lignée rétroplumienne, mais la région postérieure du corps n'est assez bien conservée chez aucun spécimen pour que les dimensions relatives du dernier sternite thora-

6. Cf. addenda, p. 161.

cique et de la dernière paire de pattes puissent être évaluées. Il n'est pas impossible que ces dernières pattes aient été plus développées que chez les *Retropluma* actuelles.

Le deuxième groupe de fossiles inclut les espèces éocène et pliocène *Retropluma eocenica* et *R. craverii*. Il s'agit de formes ayant subi, par rapport aux précédentes, une compression dorso-ventrale importante, et dont la carapace devenue moins convexe tend à devenir quadrangulaire, avec un relief atténué, tandis que ses carènes s'orientent parallèlement au bord postérieur. Une réduction des pédoncules oculaires et probablement aussi une atténuation des orbites accompagne cette transformation, mais aucun changement significatif n'apparaît dans la structure sternale thoracique et dans la morphologie de l'abdomen.

Les représentants modernes des Retroplumoidea semblent très proches du second groupe, et se répartissent en deux genres, *Retropluma* et *Bathypluma*. L'on peut distinguer parmi les six espèces du premier des formes à céphalothorax relativement encore assez massif, à bords latéraux de la carapace convexes, cette dernière offrant un relief encore accentué ; ce sont *R. notopus*, *R. serenei* et *R. denticulata*, qui représenteraient, peut-être, les formes les plus primitives. Elles

s'opposent à *R. quadrata* et *R. planiforma*, à carapace plus aplatie et à contour plus nettement quadrangulaire, qui pourraient représenter des formes dérivées. Le genre *Bathypluma* marque apparemment une étape ultime dans l'évolution de la famille, en rapport, sans aucun doute, avec une adaptation à la vie dans des eaux plus profondes : le céphalothorax est plus plat encore et la carapace a perdu presque tout son relief ; les pédoncules oculaires ont subi une étape supplémentaire dans leur régression. Les saillies des bords de la carapace se sont par ailleurs transformées en dents épineuses.

La présence simultanée de *Retrocypoda almelai*, forme massive descendant apparemment directement d'un ancêtre voisin de la *Costacopluma concava* crétacée, et de *Retropluma eocenica* dans les gisements du Lutétien pyrénéen montre que l'évolution des Retroplumoidea a suivi deux directions distinctes, mais aucun élément ne permet d'affirmer que *Costacopluma* représente leur forme ancestrale commune, ni de déterminer à quelle époque les deux lignées se sont individualisées. L'on peut simplement supposer que le faciès des *Retropluma* résulte d'une adaptation du groupe à la vie épibenthique dans des biotopes vaseux, comme l'atteste l'habitat des formes actuelles.

## REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent tout d'abord à J. FOREST, chef de mission des expéditions MUSORSTOM aux Philippines, qui a bien voulu nous confier cette étude, entreprise dès 1979 à l'initiative du regretté Raoul SERÈNE. Le travail n'était qu'ébauché lorsque ce dernier disparut en 1980, au moment même où la campagne MUSORSTOM 2 s'achevait. Qu'il nous soit permis d'exprimer ici notre gratitude posthume envers ce fervent carcinologiste, auquel l'intérêt exceptionnel de la collection étudiée ici n'avait pas échappé.

J. FOREST et A. CROSNIER ont bien voulu relire le manuscrit et nous faire part de leurs remarques critiques et de leurs suggestions.

La plus grande partie des illustrations au trait sont l'œuvre de M. GAILLARD, et de nombreuses photographies ont été exécutées par J. REBIÈRE.

Madame J. SEMBLAT a largement participé à la

recherche bibliographique et à la mise en forme du manuscrit.

Nous remercions d'autre part les responsables des musées mentionnés plus haut, qui nous ont donné accès à leurs collections, ou communiqué des spécimens. Miss Maya DEB, en particulier, du Zoological Survey of India, Calcutta, a eu l'obligeance d'examiner pour nous le type de *Ptenoplax dentata*, conservé dans cette institution, et nous en fournir des illustrations photographiques.

Nous devons enfin au D<sup>r</sup> S. F. MORRIS d'avoir pu consulter au British Museum (Paléontologie) les types de *Costacopluma concava*, et nous sommes redevables au D<sup>r</sup> L. VIA BOADA des illustrations photographiques de *Retropluma eocenica* et de *Retrocypoda almelai*, exécutées à notre demande lors d'un séjour au laboratoire de Géologie du Grand Séminaire de Barcelone.



## ADDENDA

Un spécimen du genre *Retropluma*, récolté en avril 1988 à l'ouest de la Nouvelle-Calédonie, au cours d'une campagne du navire *Alis*, nous a tout récemment été communiqué par B. RICHER DE FORGES. Il s'agit probablement d'une espèce nouvelle, très proche de *Retropluma planiforma* Kensley.

Cette découverte, qui étend considérablement vers le sud et vers l'est la distribution géographique de la famille des Retroplumidae, n'a pu être prise en compte dans notre analyse.

Par ailleurs, une description du développement

de l'Hexapodidae *Siroplax spiralis* (Barnard, 1950) vient d'être publiée [R. P. LAGO, 1988, *Journal of Crustacean Biology*, 8 (14) : 576-596]. La morphologie des zoés confirme, selon l'auteur, la position systématique originale de la famille, mais aussi certaines affinités avec les Goneplacidae.

Il est intéressant de noter que le dernier segment thoracique porte, chez la mégalope de *Siroplax*, des appendices, certes réduits, mais composés d'un nombre normal d'articles. Ces P5 disparaîtraient complètement lors de la mue qui donne naissance au premier stade crabe.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOCK, A., 1899. — *An Account of the Deep-Sea Brachyura collected by the Royal Indian Marine Survey Ship "Investigator"*. Calcutta, 85 p., pl. 1-4.
- ALCOCK, A., 1900. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 6. The Brachyura Catometopa, or Grapsoidea. *J. Asiat. Soc. Beng.* 69, pt 2 (3) : 279-456.
- ALCOCK, A., & ANDERSON, A. R. J. 1894. — Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer "Investigator", Commander C. F. Oldham, R. N., commanding. Series II, N° 14. An Account of a Recent Collection of Deep Sea Crustacea from the Bay of Bengal and Laccadive Sea. *J. Asiat. Soc. Beng.* 63, pt 2 (3) : 141-185, pl. 9.
- ALCOCK, A., & ANDERSON, A. R. S. 1895. — Crustacea. Part III. Illustrations of the Zoology of the Royal Indian Marine Surveying Steamer Investigator, pl. 9-15.
- ALCOCK, A. & MACGILCHRIST, A. C., 1905. — Crustacea. Part XI. Illustrations of the Zoology of the Royal Indian Marine Survey Ship "Investigator", pl. 68-76.
- BALSS, H., 1927. — Decapoda. In : W. KÜKENTHAL & T. KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, 3 (1) : 840-1038, fig. 903-1119.
- BALSS, H., 1957. — Decapoda. VIII. Systematik. In : H. G. D' BRONNS, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief. : 1505-1672, fig. 1131-1199.
- BARNES, R. S. K., 1967. — The Macrophthalminae of Australasia ; with a review of the evolution and morphological diversity of the type genus *Macrophthalmus* (Crustacea : Brachyura). *Trans. zool. Soc., Lond.*, 31 : 195-261, fig. 1-16, pl. 1-4.
- BARNES, R. S. K., 1968. — On the affinities of three fossil ocypodid crabs and their relevance to the time and place of origin of the genus *Macrophthalmus* (Crustacea : Brachyura). *J. Zool., Lond.*, 154 : 333-339.
- BEURLEN, K., 1930. — Veirgleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. *Fortschr. Geol. Palaeont.*, 8 (26) : I-VIII + 317-586, fig. 1-82.
- BEURLEN, K., 1958. — Dois Crustáceos do Cretáceo superior do nordeste do Brasil (Decapoda Brachyura). *Bolm Mus. nac. Rio de J., n. s., Geol.* (26) : 1-23, pl. 1-3.
- BEURLEN, K., 1965. — Crustáceos Decápodes na Formação Riachuelo (Cretáceo-Sergipe). *Anais Acad. bras. Ciênc.*, 37 (2) : 267-272, fig. 1-4.
- BEURLEN, K., & GLAESSNER, M. F., 1930. — Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. *Zool. Jb.*, 60 (1) : 49-84, fig. 1-22.
- BISHOP G. A., 1983. — Fossil decapod Crustacea from the Late Cretaceous Coon Creek Formation, Union County, Mississippi. *J. crust. Biol.*, 3 (3) : 417-430, fig. 1-8, tabl. 1.

- CHUN, C., 1903. — *Aus den Tiefen des Weltmeeres*. Jena. Ed. 2 : i-ix, 1-592, fig. n. n., pl. n. n., 1 carte.
- COLLINS, J. S. H., & MORRIS, S. F., 1975. — A new crab, *Costacopluma concava*, from the upper Cretaceous of Nigeria. *Paleontology*, **18** (4) : 823-829, fig. 1, pl. 97.
- COLLINS, J. S. H., & MORRIS, S. F., 1978. — New Lower Tertiary crabs from Pakistan. *Paleontology*, **21** (4) : 957-981, fig. 1, pl. 116-118, 1 tabl.
- CREMA, C., 1895. — Sopra alcuni Decapodi terziarii del Piemonte. *Atti Accad. Sci., Torino*, **30** : 664-681, fig. 1-19.
- DOFLEIN, F., 1904. — Brachyura. In : *Wiss. Ergebn. Deutschen Tiefsee-Exped. auf dem Dampfer «Valdivia», 1898-1899*, 6. Jena : i-xiv, 1-314, fig. 1-68. Atlas, 58 pl.
- FOREST, J., 1981. — Compte rendu et remarques générales. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM I. — Philippines (18-28 mars 1976), volume 1 (1). *Mém. ORSTOM*, **91** : 9-50, fig. 1-5, tabl. 1.
- FOREST, J., 1986. — La campagne MUSORSTOM II (1980). Compte rendu et liste des stations. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM. — Philippines (1980), volume 2 (1). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), **133** : 9-30, fig. 1-2.
- FOREST, J., 1989. — Compte rendu de la campagne MUSORSTOM 3 aux Philippines (31 mai-7 juin 1985). In : J. FOREST (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, volume 4. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), **143** : 9-24.
- GAETANI, M., *et al.*, 1983. — Upper Cretaceous and Paleocene in Zanskar Range (NW Himalaya). *Riv. it. Paleont. Strat.*, **89** (1) : 81-118, fig. 1-7, tabl. 7-10.
- GILL, Th., 1894. — A New Bassalian Type of Crabs. *Am. Nat.*, **28** (336) : 1034-1045.
- GLAESSNER, M. F., 1960. — The Fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. *Paleont. Bull. N. Z.*, **31** : 1-63, fig. 1-24, pl. 1-7.
- GLAESSNER, M. F., 1969. — Decapoda : R399-R533, R626-R628, fig. 217-340. In : R. C. MOORE, *Treatise on Invertebrates Paleontology, Part R, Arthropoda 4* (2). Univ. of Kansas Press and Geol. Soc. America.
- GLAESSNER, M. F., 1980. — New Cretaceous and Tertiary crabs (Crustacea : Brachyura) from Australia and New Zealand. *Trans. N. Z. R. Soc. Aust.*, **104** (6) : 171-192, fig. 1-22.
- GLAESSNER, M. F., & RAO, V. R., 1960. — A New Species of Crab from the Early Tertiary Fuller's Earth Deposits of Kapurdi, Rajasthan, Western India. *Rec. geol. Survey India*, **86** (4) : 675-682, pl. 2.
- GLAESSNER, M. F., & SECRETAN, S., 1988. — Crabes (Crustacea Brachyura) de l'Éocène du Sulaiman Range (Pakistan). *Annls Paléont.*, (Vert.-Invert.), **73** (4) : 273-288, fig. 1, pl. 1-2.
- GORDON, I., 1971. — On the thoracic sternum in the subfamily Hexapodinae (Brachyura, Goneplacidae). *Crustaceana*, **21** (1) : 106-110, fig. 1-3.
- GORODISKI, A., & RÉMY, J.-R., 1960. — Sur les Décapodes éocènes du Sénégal occidental. (Géologie par A. GORODISKI, Paléontologie par J.-M. RÉMY). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7) **1** (3), 1959 (1960) : 315-319, fig. 1-2, pl. 19 a.
- GUINOT, D., 1977. — Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) **285** : 1049-1052.
- GUINOT, D., 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. biol. Fr. Belg.*, n. s., **112** (3) : 211-292, fig. 1-3, 1 tabl.
- GUINOT, D., 1979a. — Problème pratique [*sic* pour Problèmes pratiques] d'une classification cladistique des Crustacés Décapodes Brachyours. In : C. r. VI<sup>e</sup> Réunion des Carcinologistes de langue française, Nabeul, Tunisie, 4-9 septembre 1979. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, **3** (1) : 33-46, fig. 1-4, tabl. 1.
- GUINOT, D., 1979 b. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyours. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), **112** : 1-354, fig. 1-70, pl. 1-27, tabl. 1-5.
- HARTNOLL, R. G., 1964. — Reduction of the gill number in spider crabs. *Crustaceana*, **7** (2) : 145-148, tabl. 1.
- KENSLEY, B. F., 1969. — Decapod Crustacea from the south-west Indian Ocean. *Ann. S. Afr. Mus.*, **52** (7) : 149-181, fig. 1-16.
- MAURY, C. J., 1930. — O cretaceo do Parahyba do Norte. *Monographias Serv. geol. mineral. Brazil*, **8** : 1-305.
- PICHOD-VIALE, D., 1966. — L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes. *Vie et Milieu*, (A) **17** (3-A) : 1235-1271, fig. 1-11, photogr. 1-4.
- PILGRIM, R. L. C. & WIERSMA, A. G., 1963. — Observations on the Skeleton and Somatic Musculature of the Abdomen and Thorax of *Procambarus clarkii* (Girard), with notes on the Thorax of *Panulirus interruptus* (Randall) and *Astacus*. *J. Morph.*, **113** (3) : 453-487, fig. 1-8, tabl. 1.
- RATHBUN, M. J., 1908. — Descriptions of fossil crabs from California. *Proc. U. S. natn. Mus.*, **35** (1647) : 341-349, pl. 45-49.
- RATHBUN, M. J., 1918. — The Grapsoid crabs of America. *Bull. U. S. natn. Mus.*, (97) : I-XXII, 1-461, fig. 1-172, pl. 1-161.

- RATHBUN, M. J., 1932. — Preliminary descriptions of new species of Japanese crabs. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **45** : 29-37.
- RATHBUN, M. J., 1935. — Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geol. Soc. Am., Spec. Pap.*, (2) : 1-160, fig. 1-2, pl. 1-26, tabl. 1-8.
- RICE, A. L., 1980. — Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Trans. zool. Soc., Lond.*, **35** : 271-424, fig. 1-47, tabl. 1-11.
- RICE, A. L., 1981. — Crab zoeae and brachyuran classification : a re-appraisal. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Zool.), **40** (5) : 287-296, fig. 1-3.
- SAINT LAURENT, M. DE, 1980 a. — Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyours. I. Podotremata Guinot, 1977, et Eubrachyura sect. nov. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) **290** : 1265-1268.
- SAINT LAURENT, M. DE, 1980 b. — Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyours. II. Heterotremata et Thoracotremata Guinot, 1977, *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) **290** : 1317-1320 fig. 1.
- SAKAI, T., 1934. — Brachyura from the Coast of Kyusyu, Japan. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daig.*, sect. B, **1** (25) : 281-330, fig. 1-26, pl. 17-18.
- SAKAI, T., 1939. — *Studies on the Crabs of Japan. IV. Brachygnatha, Brachyrhyncha*. Tokyo, Yokendo : 365-741, fig. 1-129, pl. 42-111, tabl. 1.
- SAKAI, T., 1976. — *Crabs of Japan and the Adjacent Seas*. Tokyo, Kodansha Ltd, 3 vol. : I-XXIX, 1-773, fig. 1-379 (anglais) ; 1-461 (japonais) ; 1-16, pl. 1-251 (planches).
- SERÈNE, R., & VADON, C., 1981. — Crustacés Décapodes : Brachyours. Liste préliminaire, description de formes nouvelles et remarques taxonomiques. In : Résultats des Campagnes MUSORSTOM. I — Philippines (18-29 mars 1976), volume 1. *Mém. ORSTOM*, **91** : 117-140, fig. 1-3, pl. 1-4.
- STENZEL, H. B., 1952. — Decapod Crustaceans From the Woodbine Formation of Texas. In : L. W. Stephenson, Larger Invertebrate Fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas. *Geol. Survey prof. Pap.*, (242) : 212-247, fig. 1-8, pl. 59.
- TESCH, J. J., 1918. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. *Siboga Exped.*, Monogr. XXXIXc, livr. 82 : 1-148, pl. 1-6.
- VIA, L., 1957. — Contribution à l'étude paléontologique des Ocypodoïda, Beurlen. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) **245** (5) : 553-554.
- VIA BOADA, L., 1969. — Crustáceos Decápodos del Eoceno Español. *Pirineos*, (91-94) : 1-479, fig. 1-41, pl. 1-39, encadrés 1-16.
- VIA BOADA, L., 1980. — Ocypodoidea (Crustacés Décapodes) du Cénozoïque méditerranéen. Origine et évolution de cette superfamille. *Annls Paléontol.*, (Invertébrés), **66** (1) : 51-66 [1-16], fig. 1-2, pl. 1, tabl. 1.
- VIA BOADA, L., 1982. — Nueva contribución al estudio paleontológico de la super-familia Ocypodoidea (Crustáceos Decápodos). *Boln Inst. geol. min. Esp.*, Geol., **93-II** : 115-119 [17-21], fig. 1-2.
- VIA BOADA, L., & CALS, Ph., 1979. — Tectonique des plaques et biogéographie évolutive. Répartition des Retroplumidae, Crabes méroplanctoniques (Crustacea, Brachyura), du proto-atlantique tertiaire à l'Indopacifique actuel. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, (D) **289** : 351-354, fig. 1-4.
- WOOWARD, H., 1896. — On some Podophthalmous Crustacea from the Cretaceous Formation of Vancouver and Charlotte Islands. *Q. Jl geol. Soc., London*, **52** : 221-228.
- YOKOYA, Y., 1933. — On the Distribution of Decapod Crustaceans inhabiting the Continental Shelf around Japan, chiefly based upon the Materials collected by S. S. Sôyô-Maru, during the Year 1923-1930. *J. Coll. Agric. Tokyo*, **12** (1) : 1-226, fig. 1-71, tabl. 1-4.
- ZARENKOV, N. A., 1968. — [Crabs of the families Retroplumidae and Palicidae collected by Soviet Expeditions in the Pacific and Indian Oceans]. [*Zool. Zh., Moscow*], **47** (4) : 761-766, fig. 1-3, tabl. 1-2 (en russe avec résumé anglais).

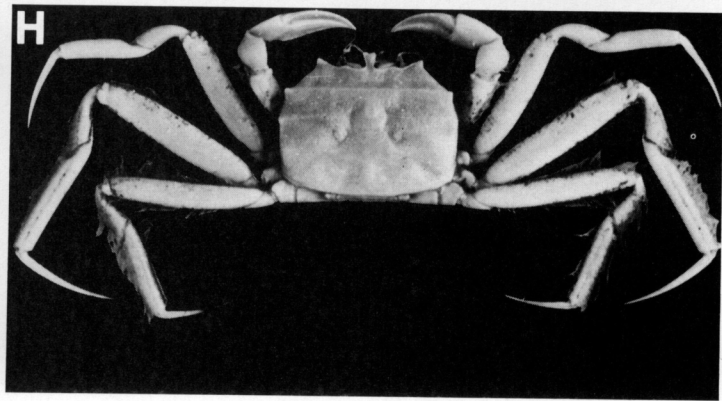
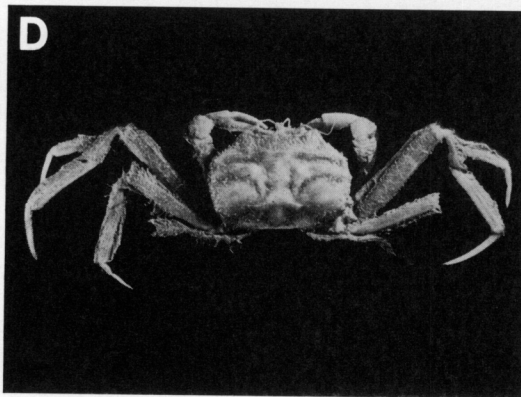
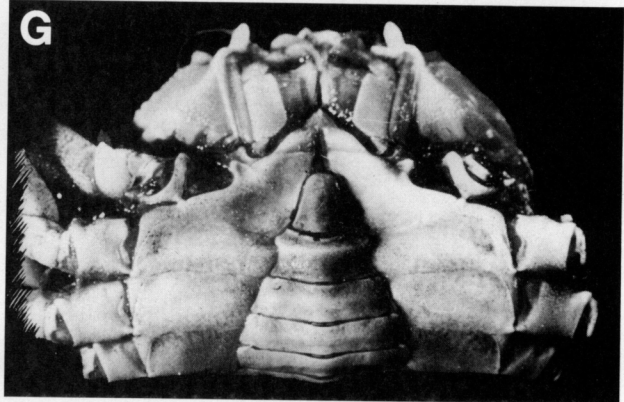
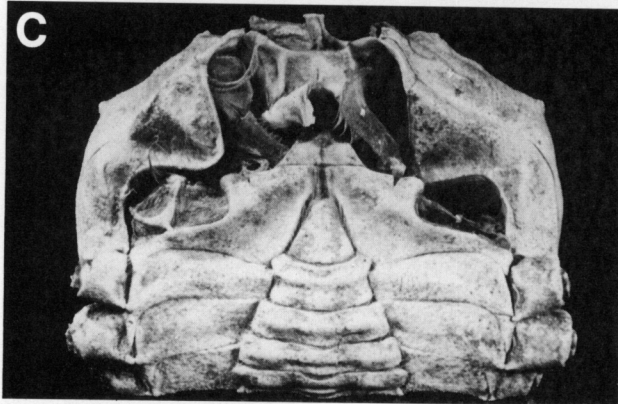
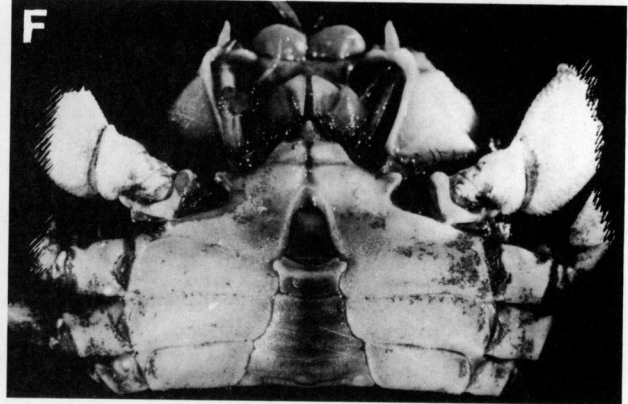
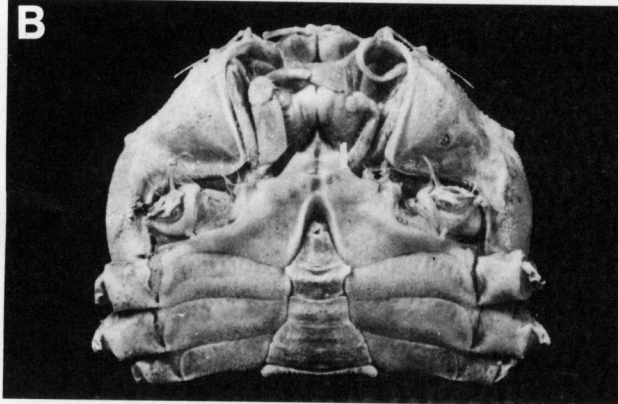
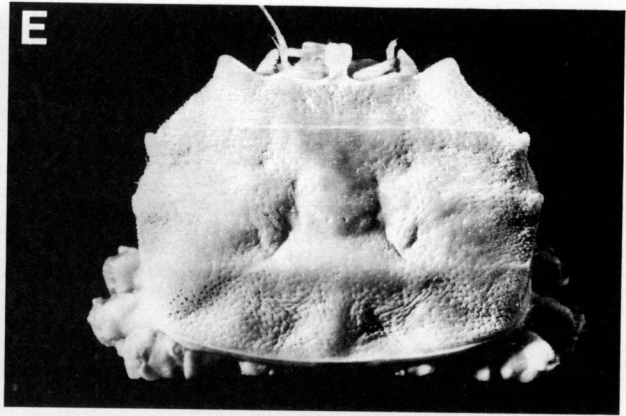
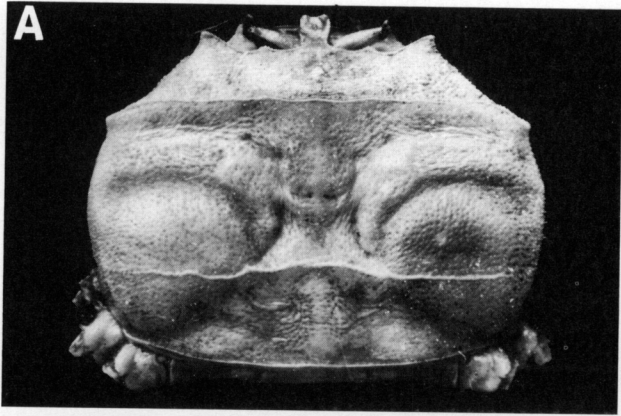


**PLANCHES**

## PLANCHE 1

A-D *Retropluma notopus* (Alcock et Anderson) : A, mâle lectotype 15 × 18,5 mm, carapace ; B, *id.*, face ventrale ; C, femelle paralectotype 15,5 × 18 mm, face ventrale ; D, mâle, animal entier (Z.S.I., cliché et photothèque Raoul SERÈNE).

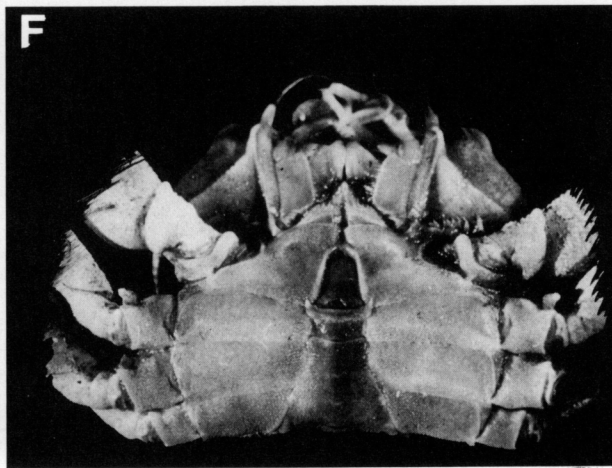
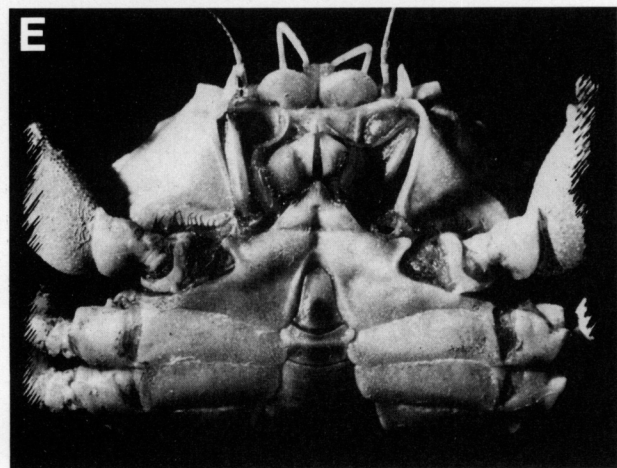
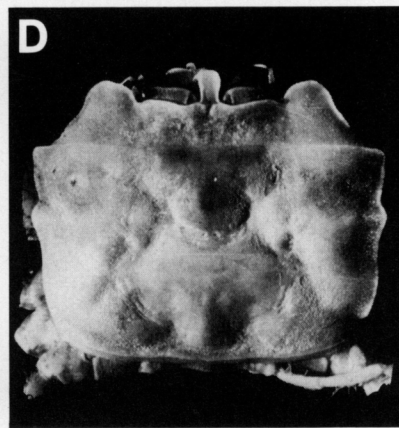
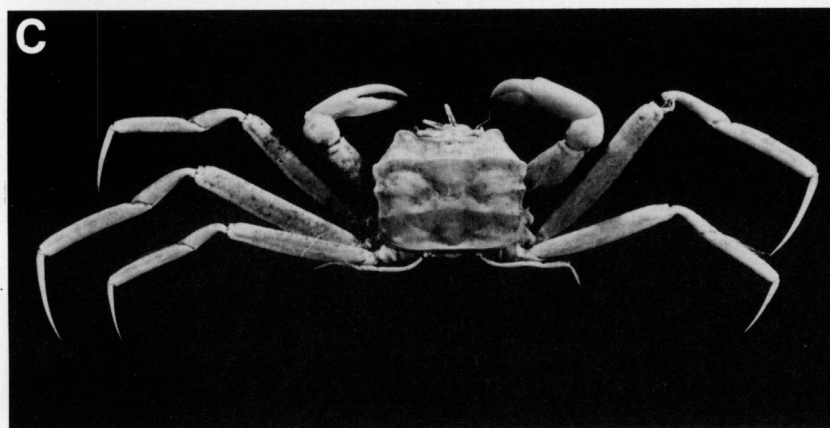
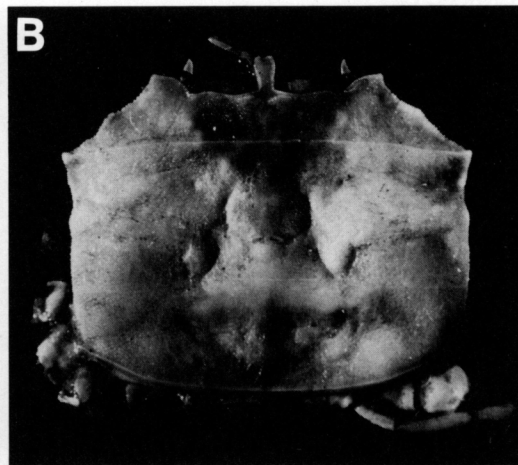
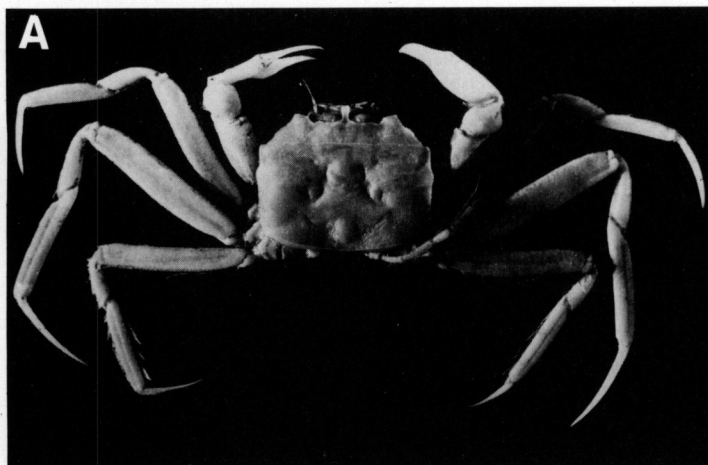
E-H, *Retropluma serenei* sp. nov. : E, mâle 18,5 × 21,5 mm, carapace ; F, *id.*, face ventrale ; G, femelle 17,5 × 20 mm, face ventrale ; H, mâle holotype, 18 × 22 mm.



## PLANCHE 2

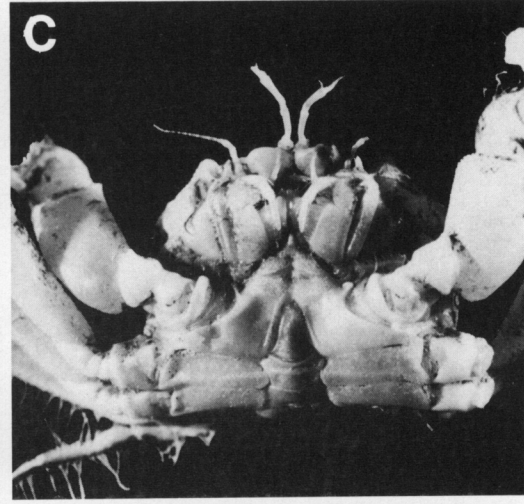
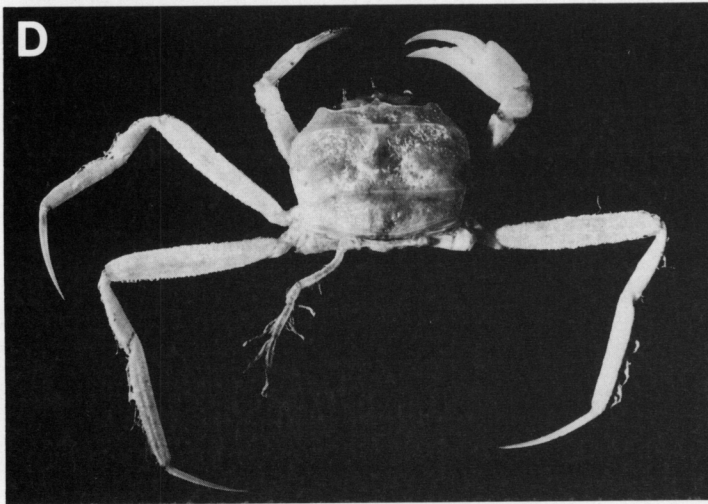
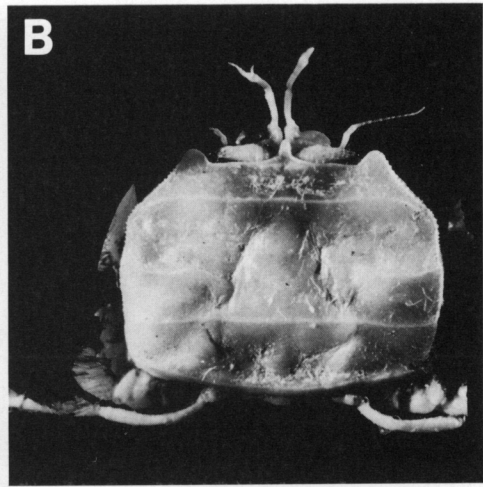
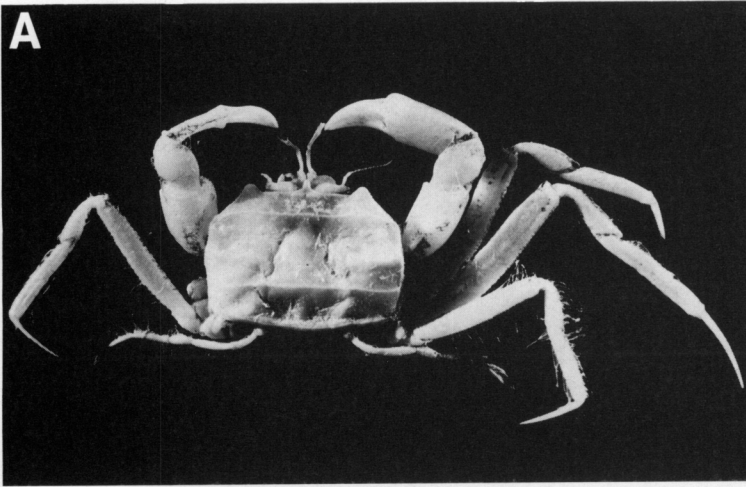
A-B, E, *Retropluma quadrata* sp. nov. A, mâle holotype 13,5 × 16,5 mm ; B, mâle 17 × 19 mm, carapace ; E, mâle 15 × 17 mm, face ventrale.  
C-D, F, *Retropluma planiforma* Kensley : C, mâle 10,5 × 12,5 mm ; D, *id.*, carapace ; F, *id.*, face ventrale.





## PLANCHE 3

*Retropluma denticulata* Rathbun : A, mâle 9 × 11 mm (Japon, S.M.F.); B, *id.*, carapace ; C, *id.*, face ventrale ; D, femelle ovigère 5,5 × 6,4 mm ; E, *id.*, face ventrale, montrant la ponte.

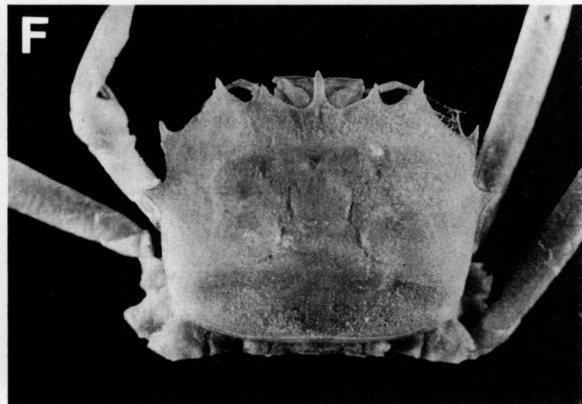
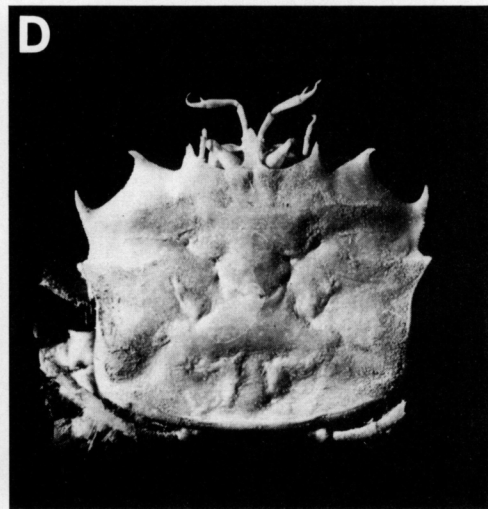
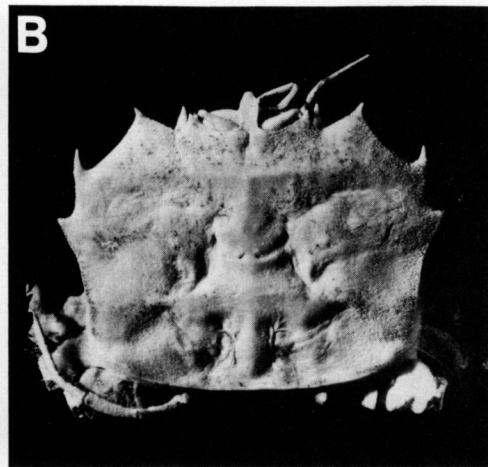
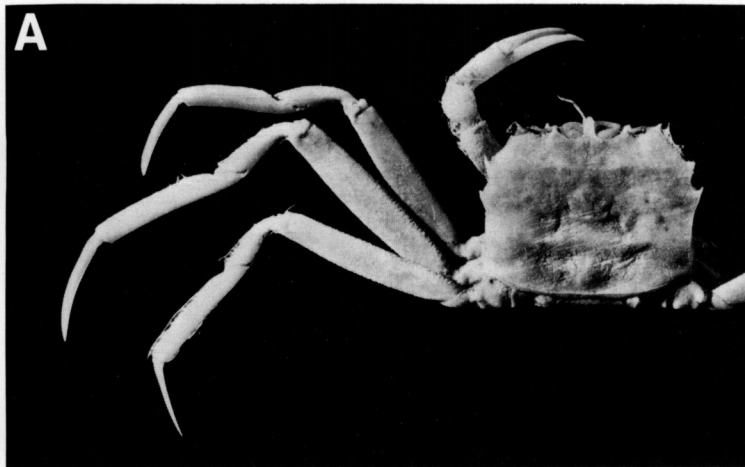


## PLANCHE 4

A-B, *Bathypluma spinifer* sp. nov. : A, femelle 11 × 12,5 mm ; B, mâle 13 × 14,5 mm, carapace.

C-D, *Bathypluma forficula* sp. nov. : C, femelle 11 × 12 mm ; D, mâle 13,5 × 16 mm.

E-F, *Bathypluma chuni* (Doflein) : [mâle type de *Ptenoplax dentata* Alcock et MacGilchrist] : E, animal entier ; F, carapace (Z.S.I., clichés M. DEB). Seuls les P1 gauche et P4 droite sont encore en place sur l'animal ; la position des autres appendices thoraciques est approximative).



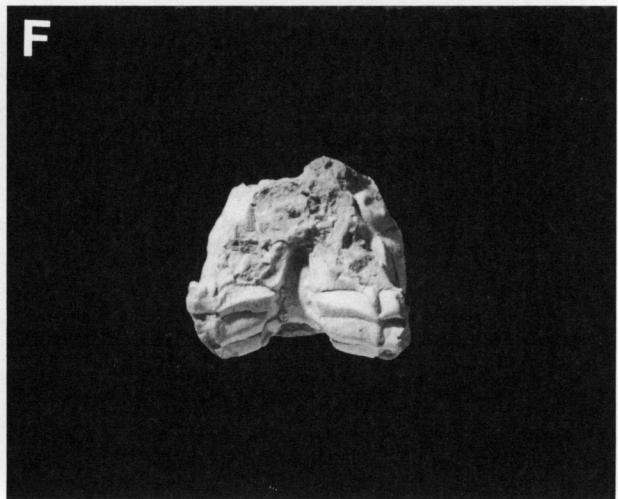
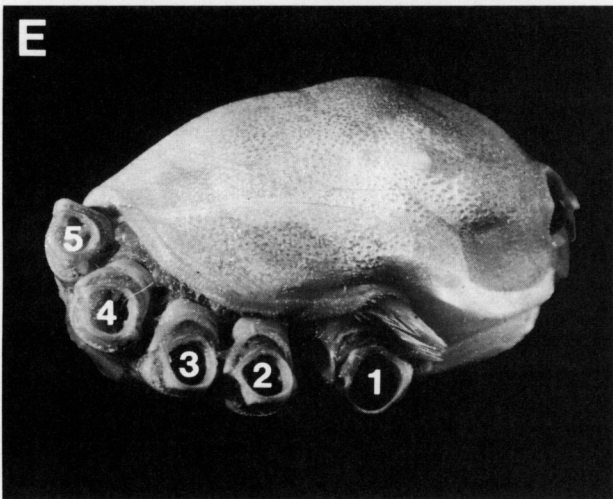
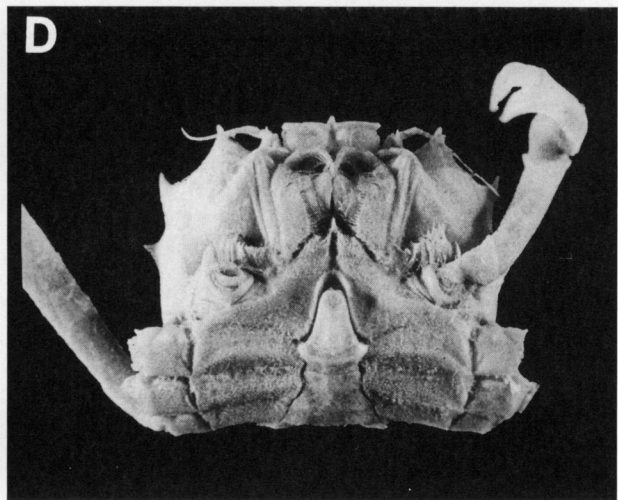
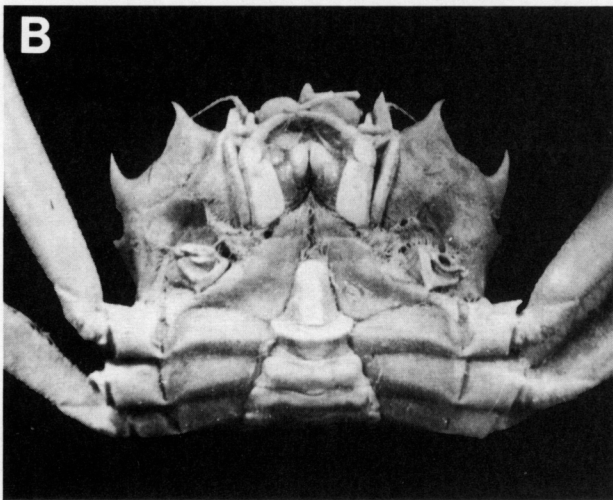
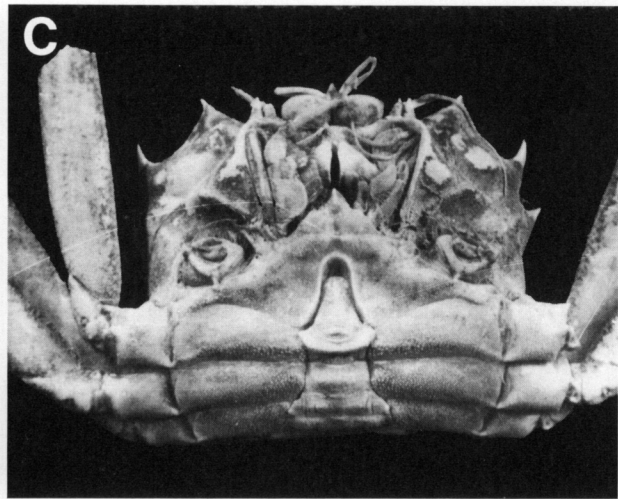
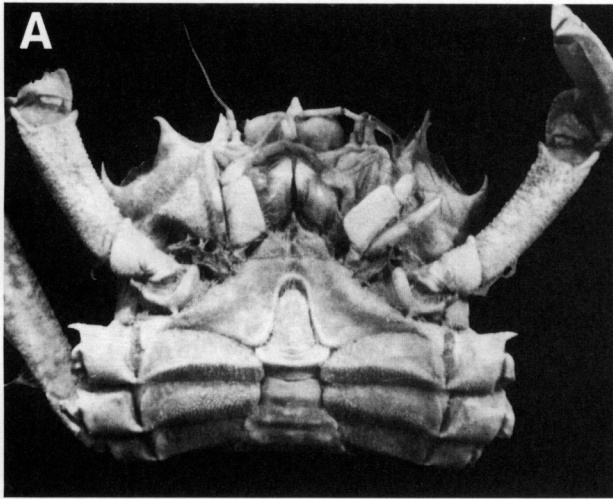
## PLANCHE 5

A-D, face ventrale du céphalothorax : A, *Bathypluma forficula* sp. nov., mâle 13 × 14,5 mm ; B, *id.*, femelle 11,5 × 12,5 mm ; C, *Bathypluma spinifer* sp. nov. mâle 14 × 16 mm ; D, *Bathypluma chuni* (Doflein) [mâle type de *Ptenoplax dentata* Alcock et MacGilchrist, cliché M. DEB].

E, *Carcinoplax* sp., vue latérale, montrant la convexité de la partie postérieure de la face ventrale du thorax et l'implantation des coxae des appendices successifs.

F, *Retropiuma eocenica* Via Boada, mâle (I.G.B. n° 23471) : face ventrale du céphalothorax d'un mâle, montrant les sternites thoraciques et la dépression médio-sternale. × 2.



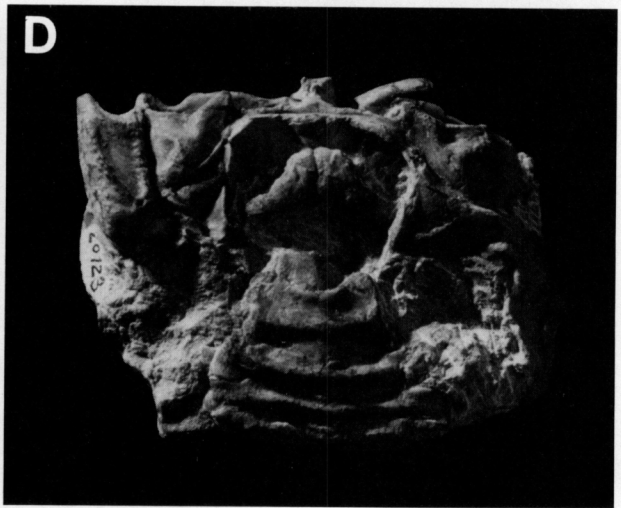
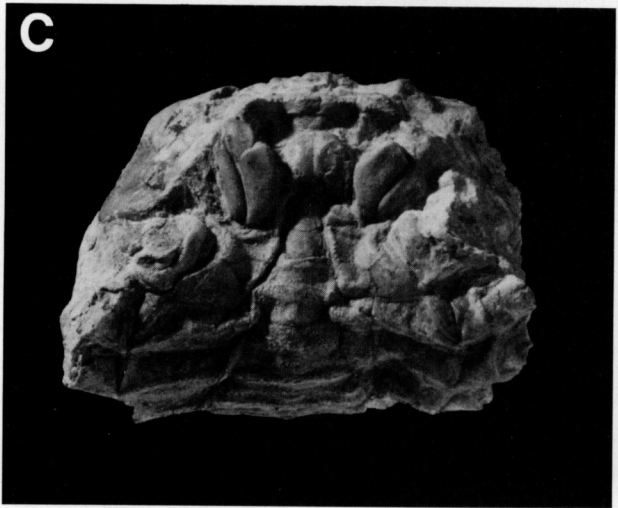


## PLANCHE 6

*Retrocypoda almelai* Via Boada : A-B, carapace dorsale de deux femelles ; C, face ventrale d'un mâle ; D, face ventrale d'une femelle ; E, vue frontale.  $\times 2$ .

A, D, F : femelle holotype I.G.B. n° 20114 ; B, femelle n° 24104 ; C, mâle n° 20102.





## PLANCHE 7

A-D, *Retrocypoda almelai* Via Boada, vue postérieure du céphalothorax : A, mâle (I.G.B. n° 20107),  $\times 2$  ; B, *id.*, détail des premiers segments abdominaux et de la coxa de P5 droite,  $\times 4,5$  ; C, femelle n° 20108,  $\times 2$  ; D, *id.*,  $\times 4,5$ .

E-G, vue postérieure du céphalothorax : E, *Retropluma quadrata* sp. nov., mâle ; F, *R. serenei* sp. nov., mâle ; G, *id.*, femelle.

H, *Costacopluma senegalensis* (Rémy), holotype,  $\times 7$ .

