

Les crabes des sources hydrothermales de la dorsale du Pacifique oriental (campagne *Biocyarise*, 1984)

Crabes hydrothermaux
Bythograeoidea
Faune abyssale
Heterotremata
Régression des yeux

Hydrothermal crabs
Bythograeoidea
Abyssal fauna
Heterotremata
Regression of the eyes

Danièle GUINOT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61 rue de Buffon, 75231 Paris Cédex 05, France.

RÉSUMÉ

Au cours de la campagne *Biocyarise* 1984 entre 12° et 13° N sur la dorsale du Pacifique oriental, une dizaine de prélèvements ont rapporté des crustacés décapodes brachyours provenant de divers sites hydrothermaux (Actinoir, Pogonord et Parigo). Le "crabe des fumeurs" *Cyanograea praedator* est représenté par deux grands individus femelles capturés sur le site Pogonord dans une zone à haute température, colonisée par les Alvinellinae. Les deux autres espèces connues des biocénoses hydrothermales profondes, *Bythograea thermydron* et *Bythograea microps*, sont retrouvées, le plus souvent associées et principalement sous forme de juvéniles. Le matériel abondant en stades précoces permet de formuler des hypothèses sur la régression et la rudimentation des yeux chez ces deux espèces, depuis le jeune stade crabe et le juvénile jusqu'aux stades subadulte et adulte. La position systématique des Bythograeoidea est discutée et leur place au sein des Heterotremata est expliquée. L'origine et l'évolution des crabes hydrothermaux, qui ne présentent pas d'affinités avec les crabes de la faune abyssale normale, sont envisagées.

Oceanol. Acta, 1988. Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, 109-118.

ABSTRACT

Crabs from the hydrothermal vents of the East Pacific Rise (*Biocyarise* 1984 cruise)

During the *Biocyarise* 1984 cruise in the area of deep-sea hydrothermal vents of the East Pacific ridge at 12°-13°N, some ten dives produced Crustacea Decapoda Brachyura collected on various sites (Actinoir, Pogonord and Parigo). The so-called "crab of the black smokers", *Cyanograea praedator*, is represented by two large adult females, caught on the Pogonord site in a superheated and very active zone colonized by Alvinellinae. The two other species known from the hydrothermal biocenoses, *Bythograea thermydron* and *Bythograea microps*, are recorded; they are generally associated in the same samples and very often as juveniles only. The very rich precocious stage material permits the formulation of hypotheses concerning regression of the eyes in both *Bythograea* species from the young and juvenile stages to the subadult and adult stages. The systematic position of the Bythograeoidea is discussed, and their place within the Heterotremata is explained on the basis of sternal structure, male and female copulatory organs, egg size and number and larval development. The origin and evolution of hydrothermal crabs, which bear no real relationship to crabs of the abyssal fauna class, are considered.

Oceanol. Acta, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris 4-7 November 1985, Proceedings, 109-118.

INTRODUCTION

Au cours de la campagne française *Biocyarise* de 1984 réalisée sous la direction de D. Desbruyères avec le submersible *Cyana* sur plusieurs sites de la dorsale du Pacifique oriental entre 12 et 13°N, plus de cinquante individus appartenant aux crustacés décapodes brachyours ont été rapportés. Tous appartiennent à la faune hydrothermale brachyouriennne, qui a donné lieu à la création d'une superfamille particulière : les *Bythograeoidea* Williams, 1980. Fait exception un seul individu, en réalité "trouvé mort sur le pont" d'après son étiquette : il s'agit du "Colombus's Crab", à savoir le genre *Planes* Bowdich (cf. Chace, 1951), que Christophe Colomb mentionna en effet dans son journal de bord en 1492 lorsqu'il voyageait vers le Nouveau Monde. Les crabes du genre *Planes* s'accrochent aux algues, aux bois flottants, à la coque des bateaux et, ainsi, ont conquis tous les océans du monde : il n'est donc pas étonnant de rencontrer ce petit crabe océanique sur le pont du Nadir, le navire de la mission *Biocyarise*.

Les premières explorations sur la dorsale des Galapagos ont permis la découverte de riches communautés animales associées aux sources hydrothermales abyssales, parmi lesquelles figurent d'assez nombreux brachyours (cf. Grassle *et al.*, 1979 ; Ballard, Grassle, 1979). Les crabes apparaissent sur les multiples documents iconographiques réalisés à partir des submersibles et, en outre, ont été récoltés au cours de diverses campagnes.

Le premier genre de brachyoure, *Bythograea*, a été décrit par Williams en 1980 pour l'espèce *Bythograea thermydron*, recueillie en grand nombre par le submersible *Alvin*, le long de la ride des Galapagos, vers 2500 m, dans trois sites différents (Mussel Bed, Rose Garden et Garden of Eden). Le matériel original récolté en 1979 contenait 36 mâles et 100 femelles, ainsi que quelques juvéniles et jeunes stades crabes et aussi sept mégalopes. Dans une lettre récente (*in litt.*, 24 octobre 1985), Williams nous précise qu'il a vu au total environ 250 adultes de *Bythograea thermydron* provenant de la dorsale des Galapagos, tous appartenant sans conteste à la même espèce. Plus récemment, Williams (*in litt.*, 27 novembre 1985) confirme, après un nouvel examen, que le spécimen juvénile de 12,5 mm de large, à yeux grêles, figuré par lui (1980), est bien *Bythograea thermydron*, "although the published drawing is inadequate to distinguish it from *Bythograea microps*" (cf. *infra*). Williams et nous-mêmes notons avec surprise que le matériel original de la dorsale des Galapagos, pourtant prélevé dans divers biotopes, ne contenait qu'une seule espèce (la question des mégalopes étant à part, et méritant une étude approfondie). Le mode de prélèvement doit-il être mis en cause ? Ou bien une unique espèce est-elle présente (ou était-elle présente sur les sites explorés lors des premières plongées de l'*Alvin*) sur la ride des Galapagos ?

Les premières observations des Américains indiquaient que *Bythograea thermydron* circulait à proximité des sources chaudes mais n'était pas confiné dans cette zone.

En 1984, de Saint Laurent a fait connaître dans une courte note préliminaire les éléments carcinologiques rassemblés par les biologistes français de la campagne *Biocyatherm* (1982) sur un nouveau site hydrothermal actif de la dorsale du Pacifique oriental par 13°N (cf. Desbruyères *et al.*, 1982) : les crabes étaient représentés par 78 spécimens.

Un magnifique crabe de grande taille, surnommé "crabe des fumeurs" car il semble étroitement inféodé aux édifices actifs du type fumeur noir (c'est-à-dire à proximité des diffuseurs à très haute température) et fumeur blanc (cf. Laubier, Desbruyères, 1984), a nécessité la création d'un genre nouveau, *Cyanagraea*, et d'une espèce nouvelle. *Cyanagraea praedator* de Saint Laurent, 1984, est représenté dans le matériel *Biocyatherm* par seulement deux femelles, endommagées lors de leur prélèvement à la pince télémanipulée.

Une deuxième espèce a été reconnue dans le genre *Bythograea*, *Bythograea microps* de Saint Laurent, 1984, distinguée en raison de sa petite taille (pas plus de 23-25 mm de large) et de la plus grande réduction des yeux. A notre connaissance, *Bythograea microps* est représentée d'une part par un seul individu adulte, la femelle holotype de 23,5 mm de large capturée par l'*Alvin* au cours de l'expédition américaine *Oasis* par 21°N et déposée à l'USNM, d'autre part, par des individus tous subadultes ou juvéniles rapportés par la campagne *Biocyatherm*. Le mâle allotype de ce dernier matériel est un subadulte de 15 mm de large, déposé au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. La femelle adulte figurée par de Saint Laurent, 1984 semble avoir une carapace glabre, mais celle-ci révèle, à l'examen, de nombreuses traces d'insertion de soies ; les chélicères (carpe, propode et doigts) de ce même individu portent un épais revêtement de soies. Plus parlante est la photographie, publiée par de Saint Laurent (1985), prise à l'état frais, d'un petit spécimen de 8 mm de large (*Biocyatherm*, Pl.05), qui nous montre un crabe jaunâtre très sétifère sur tout le corps.

Les *Bythograea microps* du matériel *Biocyatherm* 1982 étaient mélangés à une vingtaine de spécimens de *Bythograea thermydron*, tous juvéniles : ces deux espèces semblent donc vivre côte à côte, dans des secteurs plus tempérés que *Cyanagraea*.

En bref, les biocénoses hydrothermales profondes abritent deux genres de crabes : 1) *Bythograea* Williams, avec deux espèces, *Bythograea thermydron* Williams, et *Bythograea microps* de Saint Laurent, jusqu'à présent retrouvées dans les mêmes prises au sein de la riche faune associée aux pogonophores vestimentifères du genre *Riftia* ; et 2) *Cyanagraea* de Saint Laurent, avec une seule espèce, *Cyanagraea praedator*, qui vit sur les colonies massives des vers *Alvinella*.

Bythograea thermydron est connu de la dorsale des Galapagos et de la dorsale du Pacifique oriental par 13°N. *Bythograea microps* est présent sur la ride du Pacifique Est à 13°N, à 21°N (mission *Oasis* : cf. l'holotype déposé à l'USNM) et, d'après de Saint Laurent (1984), également sur les sites de la dorsale des Galapagos. *Cyanagraea praedator* serait absent de la dorsale des Galapagos mais se trouve sur la dorsale du Pacifique Est à 13° et certainement aussi à 21°, d'après des observations faites par les plongeurs de l'*Alvin* lors de la mission *Oasis* (cf. de Saint Laurent, *ibid.*).

STATIONS ÉTUDIÉES ET MODES DE PRÉLÈVEMENT UTILISÉS

Complétant la mission française *Biocyatherm* menée en 1982 entre 11 et 13°N, la campagne *Biocyarise* a poursuivi les investigations sur les sites étudiés en 1982 et en a découvert de nouveaux à proximité des précédents. La

comparaison des observations détaillées entre 1982 et 1984 révèle une importante fluctuation du débit des fluides hydrothermaux et, corrélativement, des changements considérables dans le peuplement associé aux édifices de certains sites hydrothermaux, par exemple Pogonord (cf. Laubier, Desbruyères, 1984 ; Fustec, 1985). Il ne nous a malheureusement pas été possible de procéder à des comparaisons sur les peuplements carcinologiques entre 1982 (*Biocyatherm*) et 1984 (*Biocyarise*).

Les coordonnées moyennes de la zone explorée lors de la campagne *Biocyarise* 1984 sont : 12°48, 80N - 103°56, 60 W. Les stations suivantes ont été visitées : Pogosud, Pogonord, Pogoroux, Pogomort, Actinoir et Parigo (cf. Desbruyères *et al.*, 1982 ; Fustec, 1985).

Des prélèvements de faune ont été effectués à l'aide d'une pince télémanipulée. Une navette (Na) autonome, indépendante de Cyana, pouvait être larguée du navire sur les sites étudiés et remontait les organismes récoltés au fond. Des nasses appâtées, déposées par Cyana à proximité immédiate des sources d'eau chaude, ont aussi servi à la récolte des crustacés. Des paniers de récolte ont acheminé le matériel. Un engin aspirateur, c'est-à-dire une pompe aspirant de l'eau et ce qu'elle contenait, sur une toile de 0,25 mm de maille, a également été utilisée pour capturer la microfaune.

Jugés parfois insuffisants par les organisateurs, ces instruments de saisie ont rapporté un matériel intéressant, fragmentaire il est vrai : la forte proportion de juvéniles et l'absence d'adultes dans le cas de *Bythograea microps*, sont dues en grande partie au mode de prélèvement. De même, l'absence de *Cyanagraea*, en dehors des deux grands individus mentionnés, est imputable aux systèmes de saisie.

RÉSULTATS

Tout le matériel étudié ici provient de la mission *Biocyarise* 1984, organisée par le Centre Océanologique de Bretagne (IFREMER, Brest) et nous a été envoyé par le Centre National de Tri d'Océanographie Biologique (CENTOB, Brest).

Ne disposant que des très brèves diagnoses formulées par de Saint Laurent en 1984, les descriptions et la discussion taxonomique n'ayant pas encore été publiées à l'heure actuelle et, par ailleurs, n'ayant pu avoir accès au matériel *Biocyatherm* qu'à la veille du Colloque de Paris sur les sources hydrothermales de la ride du Pacifique oriental (novembre 1985), la présente note est naturellement limitée. Notamment, la question délicate de l'identification de *Bythograea microps* serait à revoir, avec toutes les séries de taille, pour étudier la régression ontogénique de la région oculaire.

Bythograea thermydron Williams, 1980 fig. 1-3, 10-12

Bythograea thermydron Williams, 1980, p. 443-471, fig. 1-7 (spécimens adultes), fig. 8, 9 (rapport longueur-largeur de la carapace et de la petite pince), fig. 10 (mégaloque : à revoir), fig. 11 (mégaloques et juvéniles : à revoir, cf. *supra*) ; Arp, Childress, 1981, p. 559-561 ; Desbruyères

et al., 1982, p. 493 ; de Saint Laurent, 1984, p. 356, 360 ; Van Dover *et al.*, 1984, p. 413-418 ; Laubier, Desbruyères, 1984, p. 1510, 1516, fig. 7 ; Fustec, 1985, p. 23, 28, 34, 39, 43, 53, 74, 96, 98, 108.

Matériel

- P1.32, Pogonord, aspirateur, 2430 m : 4 spécimens juvéniles (1 mâle 7 x 11 mm à yeux réduits ; 3 spécimens plus jeunes dont le plus grand, une femelle, mesurant 6,7 x 9,8 mm, à yeux plus gros) (MP-B12825). Dans cette même prise se trouvent six spécimens de *Bythograea microps*, cf. *infra*.
- P1.34, associés aux polychètes *Alvinella*, 2600 m : 12 spécimens juvéniles au tégument mou (les six plus grands à yeux réduits, les six plus petits à yeux plus gros : MP-B12827).
- P1.38, Parigo, cheminée *Alvinella* : 1 mâle 10,9 x 18,7 mm (MP-B12818).
- P138, tiroir ascenseur : 1 mâle juv. 6,9 x 11,4 mm (difficile à identifier, porte une blessure dans la région frontale) et 1 juv. 5,4 x 8,5 mm (MP-B13001).
- P1.41, Parigo, panier récolte : 7 femelles juv. (quatre spécimens, dont deux plus grands mesurent 10,3 x 17,8 mm et 9,5 x 16,3 mm, tous les quatre à yeux réduits ; et trois spécimens à yeux plus gros : MP-B12990). Dans cette même prise se trouve un juvénile identifiable à *Bythograea microps*, cf. *infra*.
- P1.41, associés aux *Alvinella*, 2600 m : 7 spécimens juvéniles au tégument mou (quatre spécimens, les plus grands, à yeux réduits ; et trois spécimens plus petits à yeux plus gros : MP-B12998).
- P1.44, Actinoir, tiroir, bouteille avec bout de cheminée : 1 mâle juv. 7,3 x 11,8 mm (MP-B12821).
- P1.45, Parigo, Na 01, 2610 m : 1 mâle 40 x 70 mm, et 4 femelles 33 x 58 mm, 32,5 x 57 mm, 32 x 56 mm, 31 x 55 mm (MP-B12819).

Remarques

Bythograea thermydron Williams (fig. 1) est l'espèce la plus largement représentée dans le matériel *Biocyarise*

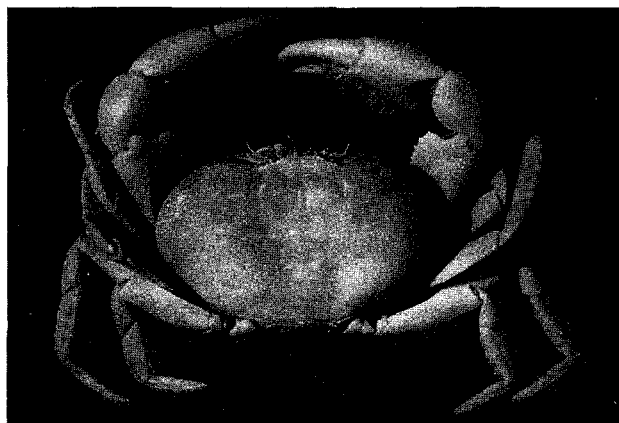


Figure 1
Bythograea thermydron Williams, paratype, femelle 26 x 46 mm, ride des Galapagos, Pl. 890, Rose Garden (MP-B6467). Photo J. Rebière, Paris.
Bythograea thermydron Williams, paratype, femelle 26 x 46 mm, Galapagos Rift, Dive 890, Rose Garden (MP-B6467). Photo J. Rebière, Paris.

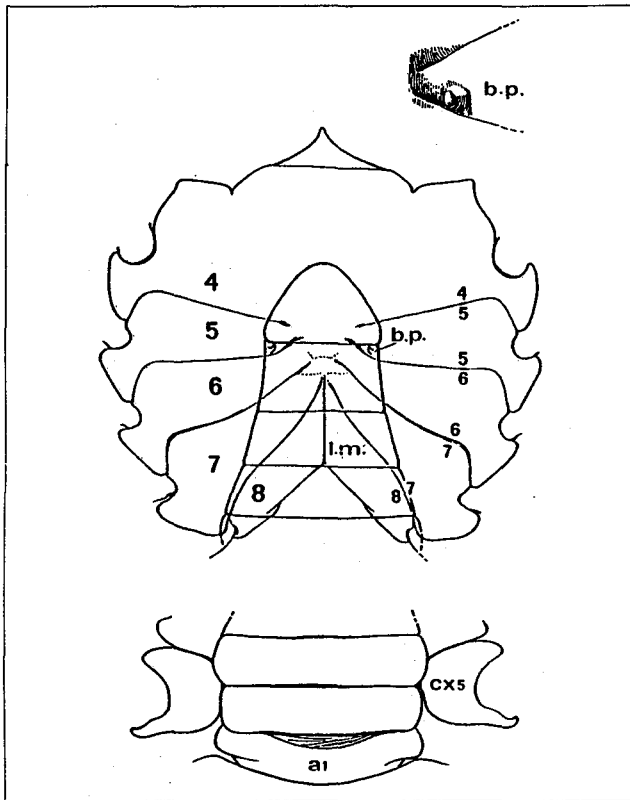


Figure 2
Plastron sternal, abdomen et bouton-pression grossi (en haut à droite) chez *Bythograea thermydron* Williams, mâle juv. 10,9 x 18,7 mm, *Biocyarise* 1984, Pl. 38, Parigo (MP-B12818) : plastron (x 5); b.p., bouton-pression (x13).

a1, premier segment abdominal; b.p., bouton-pression; cx5, coxa de p5; l.m., ligne médiane; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8; 4/5-7/8, sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8.

Sternal plate, abdomen and detail of the retaining mechanism of the abdomen (above right) in Bythograea thermydron Williams, male juv. 10,9 x 18,7 mm, Biocyarise 1984 dive 38, Parigo (MP-B12818): sternal plate (x 5); b.p., retaining mechanism of the abdomen (x 13). a1, first abdominal segment; b.p., retaining mechanism of the abdomen; cx5, coxa of p5; l.m., middle line; 4-8, thoracic sternites 4 to 8; 4/5-7/8, sternal thoracic sutures 4/5 to 7/8.

1984 : en effet, elle est trouvée dans la plupart des prélèvements (sauf celui comportant les deux spécimens de *Cyanograea*), où elle apparaît fréquemment mélangée avec *Bythograea microps*. Plus précisément, la plus grande partie des prélèvements contiennent une majorité de juvéniles et de jeunes stades crabes. Quelques subadultes et adultes seulement ont été récoltés : cela nous permet d'affirmer que l'espèce, supposée n'atteindre que 60 mm de large, peut mesurer en largeur jusqu'à 70 mm (P1.45, site Parigo, nasse 01). On peut noter que le matériel *Biocyatherm* ne comportait que des juvéniles de *Bythograea thermydron*. Nous figurons ici le plastron sternal d'un jeune mâle de 10,9 x 18,7 mm (fig. 2) et celui d'un mâle adulte de 60 mm de large (fig. 10).

Grâce à l'abondance des individus à un stade précoce, nous avons pu étudier le phénomène particulièrement intéressant de la régression des yeux chez *Bythograea thermydron*. En effet, dans la même prise, nous avons observé deux formes juvéniles des yeux qui, selon nous, sont identifiables à *Bythograea thermydron*. La disposition que nous représentons chez un mâle subadulte de 10,9 x 18,7 mm (fig. 3 b) se rencontre également chez des individus juvéniles mesurant jusqu'à 9-10 mm de large : les

pédoncules oculaires sont sensiblement analogues à ceux de l'adulte (fig. 3 a), c'est-à-dire étroits proximale et s'accroissant progressivement jusqu'à la cornée, qui est disposée obliquement. Chez les individus d'une taille inférieure à 9-10 mm, les pédoncules oculaires sont plus courts et offrent une région cornéenne renflée mais toujours disposée latéralement (fig. 3 c) : cela nous semble correspondre à la disposition juvénile des yeux chez *Bythograea thermydron*. Ce serait donc à une mue vers 9-10 mm de large qu'interviendrait la réduction des yeux chez *Bythograea thermydron*.

La mégalope et les jeunes stades crabes attribués par Williams (1980) à *Bythograea thermydron* ont des yeux très développés sur un pédoncule court et avec une cornée saillante, globuleuse (sauf le jeune de 12,5 mm de large figuré fig. 11 f mais qui, selon Williams, appartient malgré tout à *Bythograea thermydron* ; cf. supra).

La réduction des yeux s'accomplit donc au cours des mues : le jeune stade crabe possède des pédoncules oculaires encore cylindriques, et relativement développés, terminés par une cornée arrondie et brune, puis l'ensemble s'atrophie, et même - on le verra chez *Bythograea microps* (fig. 4 a-b) - le pédoncule oculaire de l'adulte peut s'enfoncer dans l'orbite et sous le front.

Écologie

On sait que *Bythograea thermydron* vit dans des secteurs relativement tempérés des sources chaudes, en association avec les pogonophores vestimentifères du genre *Riftia*, entre les tubes ou à l'intérieur des tubes eux-mêmes, les buissons de *Riftia* constituant une riche colonie animale en forme de cage protectrice à l'intérieur de laquelle le fluide hydrothermal conserve l'essentiel de ses propriétés physico-chimiques. Les prélèvements de *Biocyarise* 1984 nous montrent des *Bythograea thermydron* associés aux *Alvinella* (P1.34 et P1.41) et sur la cheminée à *Alvinella* (Parigo, P1.38), donc dans des zones plus chaudes ; mais les prélèvements en question ne concernent que des juvéniles. Bien sûr, une part d'incertitude quant à la localisation exacte des espèces relève du mode de capture. Néanmoins, il apparaît présentement que *Bythograea thermydron* n'est pas strictement inféodé à une zone et que, par ailleurs, il vit en sympatrie, au moins au stade juvénile, avec *Bythograea microps* (cf. infra).

Les diverses observations réalisées sur la ride des Galapagos et sur la ride du Pacifique oriental à 13°N, aussi bien au cours de *Biocyatherm* 1982 que de *Biocyarise* 1984, indiquent que *Bythograea thermydron* est un carnivore : soit nécrophage, comme en témoigne sa capture dans des nasses appâtées (cf. Williams, 1980), soit prédateur aux dépens des pogonophores vestimentifères (un document filmé montre nettement un *Bythograea* se nourrissant de la branchie rougeâtre du pogonophore géant *Riftia*), ou bien aux dépens de petits crustacés (analyse du contenu stomacal) (cf. Arp, Childress, 1981).

Bythograea microps de Saint Laurent, 1984 fig. 4

Bythograea microps de Saint Laurent, 1984, p. 356, 359, 360, pl. 1, fig. E-F ; Fustec, 1985, p. 23.

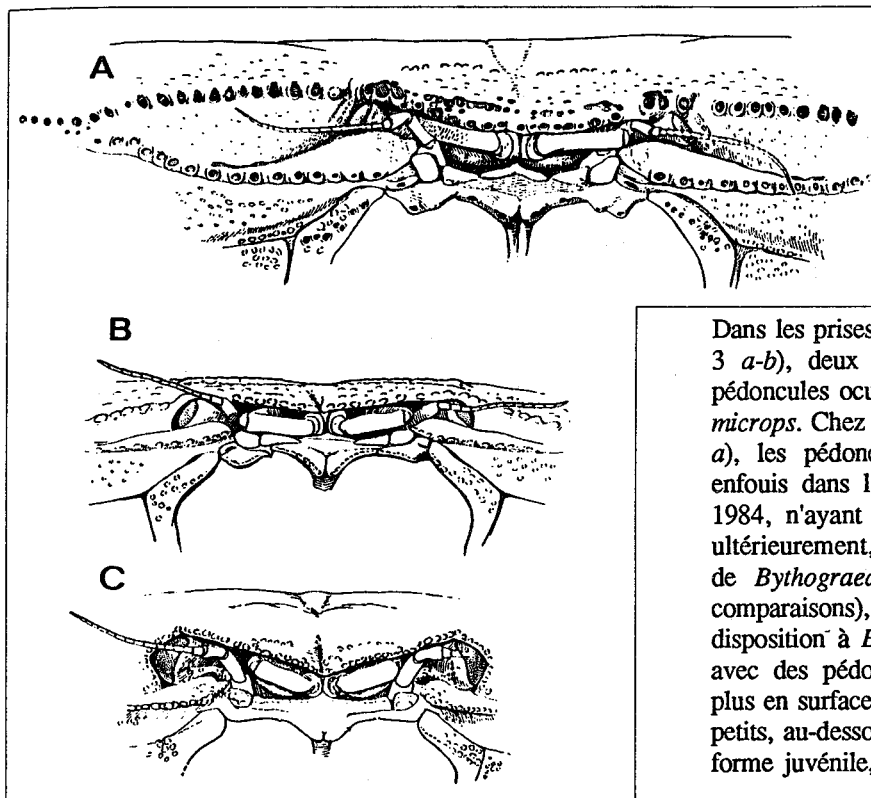


Figure 3
Bythograea thermydron Williams : région antenno-orbitaire et régression des yeux. A, paratype, mâle 33 x 60 mm, ride des Galapagos, Pl. 887, Mussel Bed (MP-B6468) : yeux régressés de l'adulte (x 2,5) ; B, mâle 10,9 x 18,7 mm, *Biocyarise* 1984, Pl. 38, Parigo (MP-B12818) : yeux d'un subadulte déjà régressés à cette taille (x 6) ; C, femelle juv. 6,7 x 9,8 mm, *Biocyarise* 1984, Pl. 32, Pogonord (MP-B12825) : pédoncules oculaires peu régressés, à région coméenne renflée, au stade juvénile (x 10,5).
Bythograea thermydron Williams, antennal and orbital regions showing regression of the eyes. A, paratype male 33 x 60 mm, Galapagos Rift, Dive 887, Mussel Bed (MP-B6468): reduced eyes of the adult (x 2,5); B, male 10,9 x 18,7 mm, *Biocyarise* 1984, dive 38, Parigo (MP-B12818): reduced eyes of the subadult (x 6); C, female juv. 6,7 x 9,8 mm, *Biocyarise* 1984, dive 32, Pogonord (MP-B12825): weakly reduced eyestalks, with a globular corneal region, in the juvenile stage (x 10,5).

Matériel

- P1.32, Pogonord, aspirateur, 2430 m : six spécimens juvéniles (1 mâle 5,4 x 9 mm à yeux grêles ; cinq spécimens plus petits, dont le plus grand mesure 4 x 6 mm et a des yeux moins réduits : MP-B12826). Mélangés à des *Bythograea thermydron* (cf. supra).
- P1.38, panier récolte *Alvinella* : trois spécimens juvéniles au tégument mou (1 femelle 4,8 x 7 mm sétifère et à yeux réduits ; deux jeunes de 5 et 4 mm de large à yeux moins réduits : MP-B12828).
- P1.41, Parigo, panier récolte : 1 juv. (MP-B13000). Mélangé à des *Bythograea thermydron* (cf. supra).

Remarques

Comme le matériel *Biocyatherm*, le matériel *Biocyarise* 1984 a révélé, dans la plupart des cas, la cohabitation de *Bythograea microps* avec *Bythograea thermydron*, mais uniquement sous forme de jeunes stades crabes et de

juvéniles. Aucun adulte ni subadulte de *Bythograea microps* ne figure dans les récoltes de *Biocyarise* : le plus grand spécimen en notre possession, un mâle juvénile de 5,4 x 9 mm, récolté avec l'aspirateur sur Pogonord (P1.32) ; un autre individu, capturé avec le panier récolte à *Alvinella* (P1.38), mesure 4,8 x 7 mm et offre une carapace légèrement tomenteuse.

Dans les prises, comme pour *Bythograea thermydron* (fig. 3 a-b), deux formes différant par la morphologie des pédoncules oculaires peuvent être attribuées à *Bythograea microps*. Chez nos juvéniles de 9 et 7 mm de large (fig. 4 a), les pédoncules oculaires sont très grêles, amincis, enfouis dans l'orbite et sous le front (de Saint Laurent, 1984, n'ayant pas figuré dans sa note préliminaire, ni ultérieurement, la morphologie oculaire des types adultes de *Bythograea microps*, il est difficile de faire des comparaisons), nous attribuons, avec réserve, cette disposition à *Bythograea microps*. Une autre disposition, avec des pédoncules oculaires plus épais, plus étendus, plus en surface (fig. 4 b), caractérise les individus les plus petits, au-dessous de 7-6 mm de large, et représenterait la forme juvénile, moins régressée, des yeux de *Bythograea*

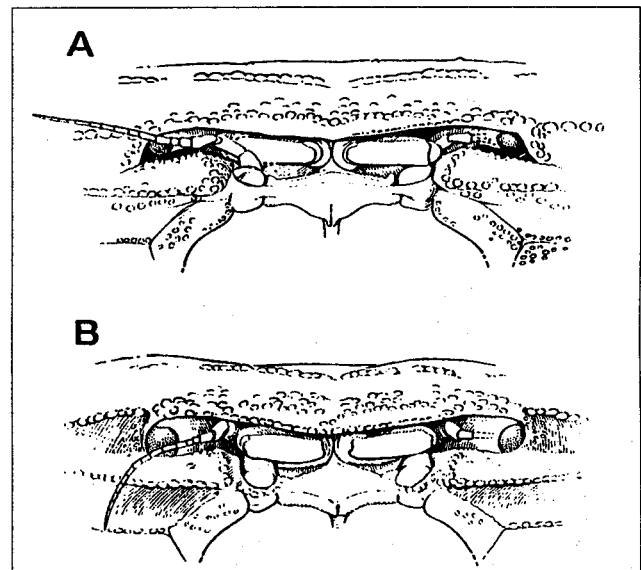


Figure 4
Bythograea microps de Saint Laurent : régression des yeux. A, mâle 5,4 x 9 mm, *Biocyarise* 1984, Pl. 32, Pogonord (MP-B12826) : yeux déjà régressés à cette taille (x 15) ; B, juv. 4 x 6 mm, même provenance : pédoncules oculaires plus épais, donc moins régressés, à ce stade plus précoce (x 22).
Bythograea microps de Saint Laurent: regression of the eyes. A, male 5,4 x 9 mm, *Biocyarise* 1984, dive 32, Pogonord (MP-B12826): reduced eyes as early as this age (x 15); B, juv. 4 x 6 mm, same label : eyestalks thicker, and thus less reduced, at this more precocious stage (x 22).

microps. La régression, ontogénique, postlarvaire, des yeux est remarquable chez *Bythograea microps* ; des recherches sont en cours pour comparer la rudimentation oculaire chez les deux espèces du genre *Bythograea*, dont l'une, *Bythograea microps*, a des yeux beaucoup plus rudimentaires que *Bythograea thermydron*.

Écologie

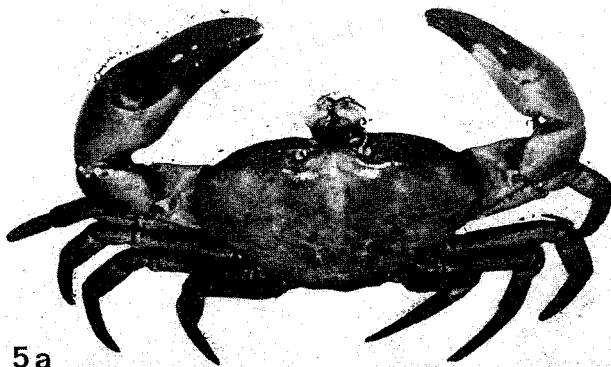
L'étude du matériel *Biocyarise* 1984 permet de confirmer que *Bythograea microps* vit en cohabitation avec *Bythograea thermydron*, tout au moins quand l'un et l'autre sont juvéniles. Cette espèce de petite taille n'a pas été repérée jusqu'à présent sur les documents photographiques et vidéoscopiques réalisés au cours des missions, et n'a été localisée que grâce aux prélèvements de *Biocyatherm* et de *Biocyarise*.

Cyanagraea praedator de Saint Laurent, 1984
fig. 5-7

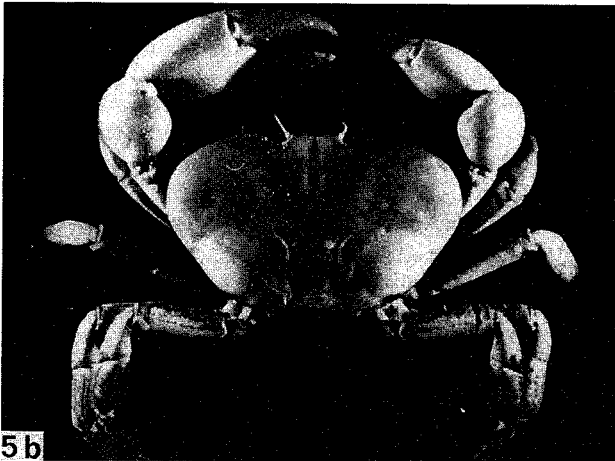
Cyanagraea praedator de Saint Laurent, 1984, p. 356, 359, 360, pl. 1, fig. A-D ; Laubier, Desbruyères, 1984, p. 1511 ; Fustec, 1985, p. 23, 34, 39, 41, 43, 48, 54, 68, 70, 71, 72, 96.

Matériel

• P1.34, Pogonord : 1 femelle 73 x 120 mm (poids : 450 g) et 1 femelle en mauvais état (MP-B12822).



5 a



5 b

Figure 5
Cyanagraea praedator de Saint Laurent, femelle 73 x 120 mm, *Biocyarise* 1984, Pl. 34, Pogonord (MP-B12822). En haut (5A), photographie à l'état frais sur le pont du Nadir, par M. Segonzac. En bas (5B), photographie au CENTOB de Brest par P. Briand.
Cyanagraea praedator de Saint Laurent, femelle 73 x 120 mm, *Biocyarise* 1984, dive 34, Pogonord (MP-B12822). Above (5A): photographed in a fresh condition on the deck of the Nadir by M. Segonzac; below (5B): photographed at CENTOB, Brest, by P. Briand.

Remarques

Lors de la campagne *Biocyarise* 1984, la pince télémanipulée de Cyana a attrapé deux volumineux individus de *Cyanagraea praedator* : une femelle partiellement écrasée, et une femelle en parfait état (fig. 5 a-b) rapportée avec le panier de récolte. De Saint Laurent (1985) attribue une largeur d'une dizaine de centimètres à l'espèce.

La description complète de *Cyanagraea praedator* n'ayant pas encore été publiée par de Saint Laurent, nous nous limiterons à montrer la seule région oculaire (fig. 6) et le plastron sternal chez la femelle, avec les vulves (fig. 7). Les pédoncules oculaires sont courts, avec une région cornéenne réduite, et ne se trouvent pas enfouis sous le front comme chez *Bythograea* et il n'y a pas de plaque

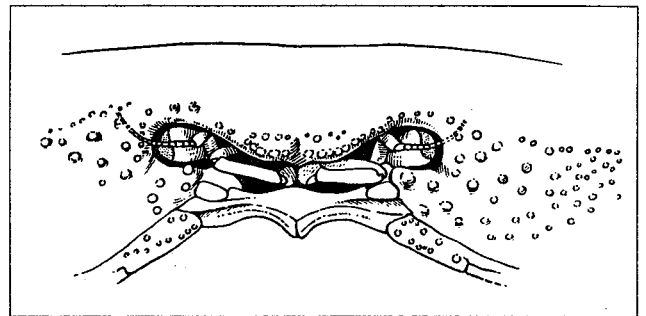


Figure 6
Cyanagraea praedator de Saint Laurent, femelle 73 x 120 mm, *Biocyarise* 1984, Pl. 34, Pogonord (MP-B12822) : régions antenno-orbitaire et oculaire.
Cyanagraea praedator de Saint Laurent, femelle 73 x 120 mm, *Biocyarise* 1984, dive 134, Pogonord (MP-B12822): antennal, orbital and ocular regions.

orbitaire, bordée de granules, comme chez ce dernier genre (fig. 3-4).

Cyanagraea praedator n'est connu que par les deux femelles adultes de *Biocyatherm* et les deux femelles plus âgées de *Biocyarise* 1984. Le mâle n'a pas été capturé ; donc on ne connaît pas la morphologie des pléopodes sexuels. On ne connaît pas non plus les subadultes ni les juvéniles de ce genre. La modification des pédoncules oculaires post-larvaires et au jeune stade crabe n'a donc pu être observée dans le genre *Cyanagraea*, comme nous le figurons chez *Bythograea thermydron* (fig. 3 a-c) et chez *Bythograea microps* (fig. 4 a-b) ; la rudimentation oculaire semble moins accentuée dans ce genre, mais nous poursuivons encore les recherches pour plus d'information. Les deux individus prélevés ont été capturés sur le site Pogonord (P1.34), dans une zone d'hydrothermalisme actif à haute température.

Le mode de prélèvement est à mettre en cause pour expliquer l'absence de juvéniles ; néanmoins, il serait intéressant de les localiser avec précision. D'après les documents vidéoscopiques, Fustec (1985) considère que les plus grands individus peuvent atteindre jusqu'à 15 cm de large.

Écologie

Fustec (1985), qui a utilisé les très nombreux documents photographiques et vidéoscopiques réunis au cours des campagnes *Biocyatherm* et *Biocyarise*, mentionne très

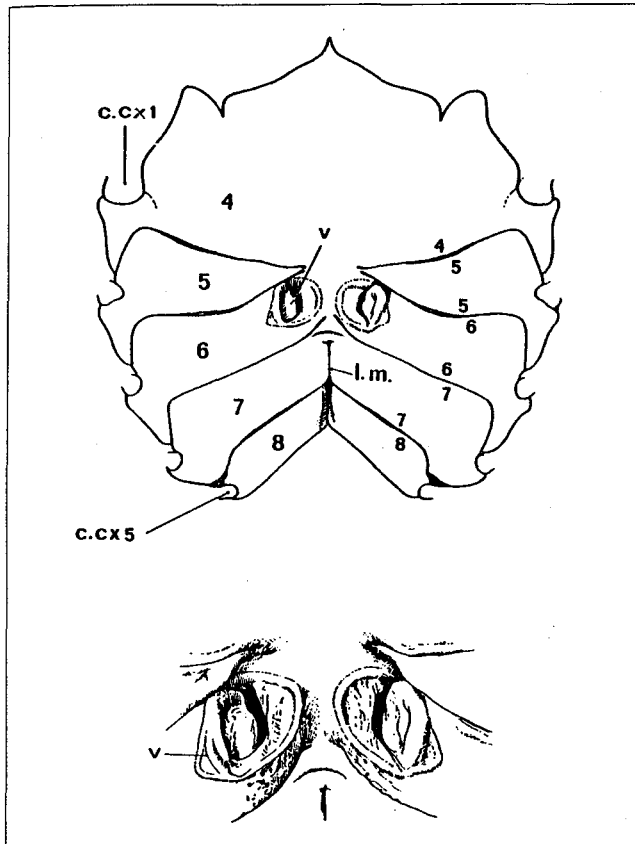


Figure 7

Cyanograea praedator de Saint Laurent, femelle 73 x 120 mm, Biocyarise 1984, Pl. 34, Pogonord (MP-B12822) : A, plastron sternal (x 1,9) ; B, détail des vulvæ (x 0,9).

c.c.x1, condyle articulaire de la coxa de p1 ; c.c.x5, condyle articulaire de la coxa de p5 ; l.m., ligne médiane ; v, vulve ; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8 ; 4/5-7/8, sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8.

Cyanograea praedator de Saint Laurent, femelle 73 x 120 mm, Biocyarise 1984, dive 34, Pogonord (MP-B12822) : A, sternal plate (x 0,9) ; B, vulvæ (x 1,9).

c.c.x1, articular condyle of the coxa of p1 ; c.c.x5, articular condyle of the coxa of p5 ; l.m., middle line ; v, vulvae ; 4-8, thoracic sternites 4 to 8 ; 4/5-7/8, sternal thoracic sutures 4/5 to 7/8.

fréquemment *Cyanograea praedator* : l'espèce est présente sans exception à 13°N sur plus de trente édifices actifs de Pogonord, d'Actinoir, de La Chainette, de Pogoroux, de Parigo (*loc. cit.*, p. 94). C'est sous forme de populations à forte densité (trois individus/m²) que *Cyanograea* vit le long des cheminées actives émettant un fluide noir (fumeurs noirs) ou sur les massifs d'annélides *Alvinella* (fumeurs blancs), en association avec ces derniers, qui seraient les invertébrés les plus thermophiles. La température des zones à *Cyanograea* serait de 20°C environ. *Cyanograea* se nourrirait, au moins en partie, de ces polychètes *Alvinellinae*, le contenu stomacal des deux spécimens de crabes récoltés par Cyana en 1982 ayant "révélé la présence de fragments importants de ces vers, mélangés il est vrai à des restes de jeunes *Bythograea*" (de Saint Laurent, 1984).

Le genre *Cyanograea* serait absent de la ride des Galapagos où, du reste, *Alvinella* manque (*cf.* Laubier, Desbruyères, 1984). Il serait présent, d'après les photographies, à 21°N.

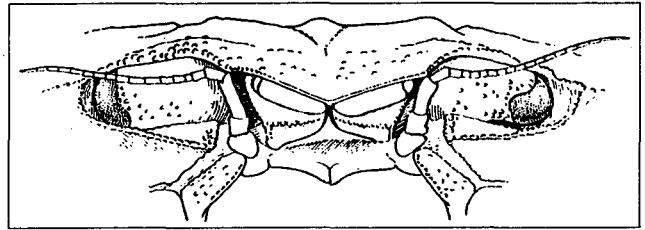


Figure 8

Bythograea sp. jeune stade crabe de 3,8 mm de large environ, Biocyarise 1984, Pl. 32, Pogonord : pédoncules oculaires épais, non rétrécis dans la région proximale, ni renflés, ni réduits au niveau de la région coméenne (x 30).

Dans la même prise se trouvent mélangés des juvéniles de *Bythograea themydrion* et de *Bythograea microps*, *cf.* fig. 3 et 4.

Bythograea sp., young stage crab, width of about 3.8 mm Biocyarise 1984, dive 32, Pogonord: eyestalks very thick, without proximal narrowing and with a neither swollen nor reduced cornea (x 30). Juveniles of both *Bythograea themydrion* and *Bythograea microps*, are mixed in the same sample, *cf.* fig. 3 and 4.

Bythograea sp. juv., fig. 8

Matériel

• P1.32, Pogonord, aspirateur, 2430 m : un jeune stade crabe de 3,8 mm de large environ. Dans cette même prise se trouvent sept spécimens juvéniles de *Bythograea themydrion* et six spécimens juvéniles de *Bythograea microps* (*cf. supra*).

Remarques

Ce jeune stade crabe se trouve mélangé à des *Bythograea themydrion* (*cf. supra*, fig. 3 a-c) et à des *Bythograea microps* (*cf. supra*, fig. 4 a-b), l'un et l'autre montrant deux formes de disposition oculaire que nous considérons comme la forme juvénile et la forme adulte. La régression de la région oculaire n'est pas suffisamment réalisée pour que l'on puisse attribuer avec certitude ce très jeune crabe à une espèce, peut-être plutôt à *Bythograea microps* qu'à *Bythograea themydrion*. Seul l'examen des mégalopes (en cours d'étude) de chacune des deux espèces permettra de trancher la question.

REMARQUES TAXONOMIQUES SUR LES BYTHOGRAEOIDEA

En 1980, Williams a instauré une famille et une superfamille spéciales, Bythograeidae et Bythograeoidea, pour accueillir *Bythograea themydrion*. Le genre *Cyanograea*, qui se distingue notamment par une plus grande taille et par la disposition des régions antenno-orbitaire, oculaire et buccale, prend place dans les mêmes taxons.

A première vue, l'allure générale des Bythograeoidea avait fait penser aux crabes d'eau douce, aux Potamoidea. Lorsque Delamare Deboutteville et nous-mêmes avons exposé nos idées sur *Bythograea*, nouveau crabe abyssal et hydrothermal, lors de la VIIe Réunion des carcinologistes de langue française à Banyuls-sur-Mer en juin 1981 (*cf.*

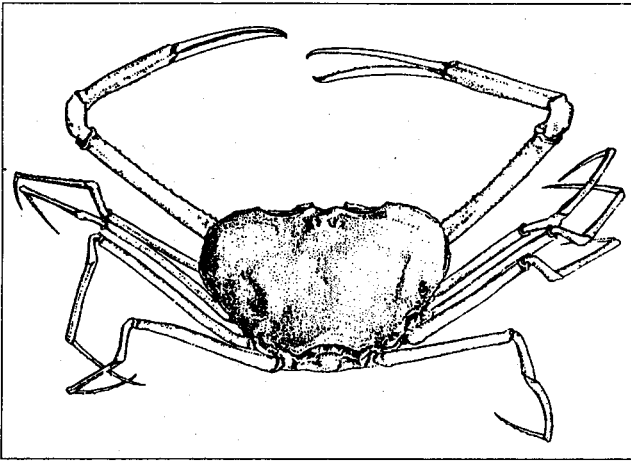


Figure 9

Un crabe Pseudohelphusidae, c'est-à-dire d'eau douce, découvert dans une grotte du Mexique, *Typhlopseudohelphusa mocinoi* Rioja (d'après Delamare Deboutteville, Juberthie, 1976, fig. 3).

A Pseudohelphusidae, i.e. freshwater crab, discovered in a Mexican cave, *Typhlopseudohelphusa mocinoi* Rioja (after Delamare Deboutteville, Juberthie, 1976, fig. 3).

Delamare Deboutteville, Guinot, 1981), nous avons évoqué le cas des crabes d'eau douce découverts par Delamare et Juberthie (1976) dans les grottes du Guatemala et du Mexique : ces crabes, adaptés à la vie cavernicole, sont dépigmentés et oculairement régressés (cf. fig. 9). L'hypothèse est séduisante : un même stock ancestral, potentiellement très riche, n'aurait-il pas pu coloniser d'une part les eaux douces (où il est effectivement très diversifié), et même des grottes du Nouveau Monde, d'autre part les sites profonds hydrothermaux (pour la phylogénie des diverses tribus de Pseudohelphusidae et, notamment, leur radiation avec voies de migrations en Amérique, cf. Rodriguez, 1982) ? L'adaptation aurait joué d'une manière tout à fait opposée, les crabes d'eau douce ayant un petit nombre d'oeufs et un développement direct, avec éclosion au stade jeune crabe, alors que les Bythograeidae ont gardé toutes les caractéristiques du développement par la voie marine, avec un nombre élevé d'oeufs et plusieurs zoés (Van Dover *et al.*, 1984). Les caractères morphologiques des crabes d'eau douce du continent américain ne nous fournissent aucun réel argument pour une filiation éventuelle avec les Bythograeidae : la disposition des pléopodes sexuels des Pseudohelphusidae, qui est extrêmement différente de celle des Bythograeidae (fig. 12), rend toute hypothèse hasardeuse, mais des recherches sont encore en cours.

Grâce à l'utilisation de nouveaux critères et à l'application de l'analyse cladistique chez les brachyours (cf. Guinot, 1977 ; 1978 ; 1979 a ; 1979 b), nous avons pu proposer une nouvelle classification des crabes, tentant de rendre compte de la phylogénie. Les crabes sont divisés en trois grands taxons : les Podotremata, qui constituent le plésion des brachyours ; les Heterotremata, qui contiennent la plupart des crabes marins ; les Thoracotremata, les plus évolués, qui renferment notamment les formes amphibies et terrestres, avec stimuli visuels et acoustiques.

Les Bythograeidae ne font pas partie des crabes formant le groupe à caractères archaïques, le plésion des brachyours. Ce sont au contraire de vrais crabes, très éloignés des Podotremata Guinot, 1977, aussi bien des Dromiacea

de Haan, 1833, que des Archeobrachyura Guinot, 1977 (cf. Guinot, 1978).

Un large plastron sternal (fig. 2, 7, 10) est intercalé entre les péréiopodes thoraciques. Toutes les sutures sternales thoraciques sont interrompues, les extrémités des sutures 4/5 et 5/6 étant éloignées de part et d'autre de l'axe longitudinal mais confluentes, les extrémités des sutures 6/7 étant plus rapprochées, les extrémités des sutures 7/8 étant dirigées antérieurement et presque conjointes.

Une large cavité sterno-abdominale est creusée dans le plastron et l'abdomen, complètement replié sous le céphalothorax, constitue une lame étroite de sept segments

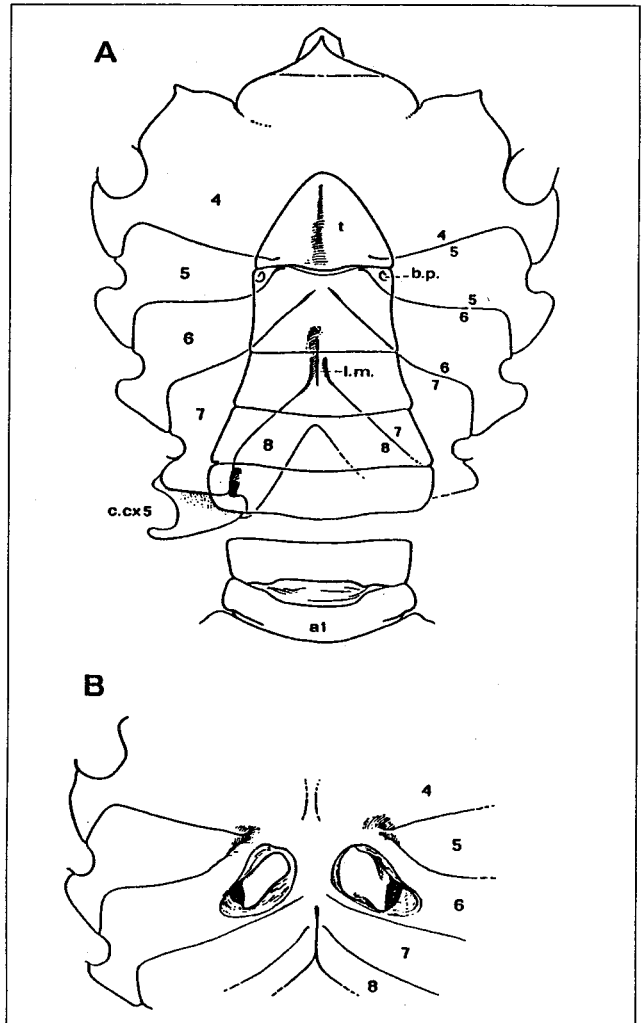


Figure 10

Bythograea thermhydrion Williams. A, paratype, mâle 33 x 60 mm, ride des Galapagos, Pl. 887, Mussel Bed (MP-B6468) : plastron sternal (x 1,8) ; B, paratype, femelle 26 x 46 mm, ride des Galapagos, Pl. 890, Rose Garden (MP-B6467) : vulves (x 2,5).

a1, premier segment abdominal ; b.p., bouton-pression ; c.cx5, condyle articulaire de p5 ; l.m., ligne médiane ; v, vulves ; 4-8, sternites thoraciques 4 à 8 ; 4/5-7/8, sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8.

Bythograea thermhydrion Williams. A, paratype, mâle 33 x 60 mm, Galapagos Rift, Dive 887, Mussel Bed (MP-B6468) : sternal plate (x 1,8) ; B, paratype, femelle 26 x 46 mm, Galapagos Rift, Dive 890, Rose Garden (MP-B6467) : vulvae (x 2,5).

a1, first abdominal segment ; b.p., retaining mechanism of the abdomen ; c.cx5, articular condyle of p5 ; l.m., middle line ; v, vulvae ; 4-8, thoracic sternites 4 to 8 ; 4/5 to 7/8, sternal thoracic sutures 4/5 to 7/8.

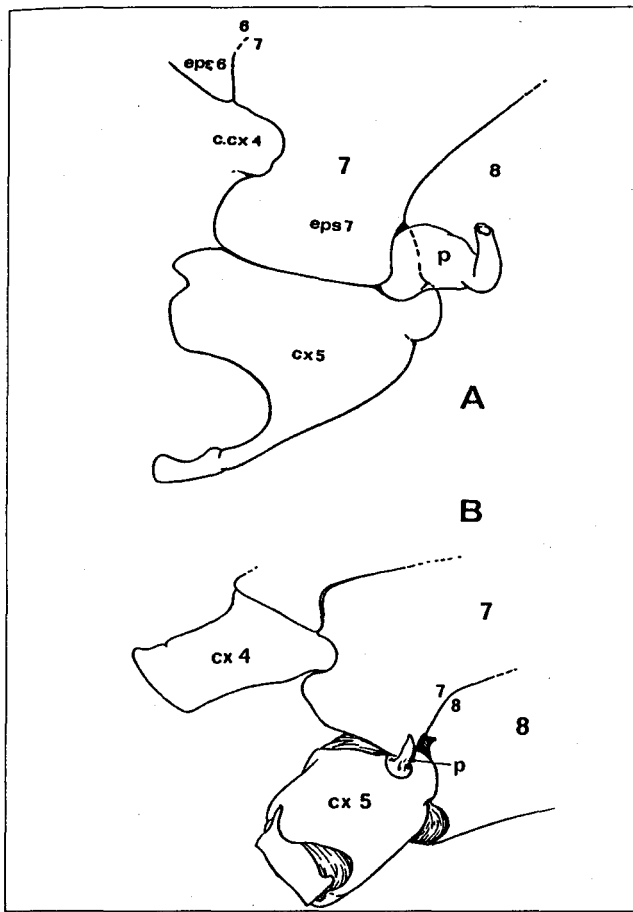


Figure 11
Région sternale postérieure et pénis chez *Bythograea themydrion* Williams. A, paratype, mâle 33 x 60 mm, ride des Galapagos, Pl. 887, Mussel Bed (MP-B6468) : le pénis, coxal, est bien développé (x 5); B, mâle juv. 10,9 x 18,7 mm, Biocyarise 1984, Pl. 38, Parigo (MB-B12818) : le pénis est faiblement développé (x 9,7).
c.cx4, condyle articulaire de p4; cx5, coxa de p5; eps 6, eps 7, épisternites 6 et 7; p, pénis; 7,8, sternites thoraciques 7 et 8.
Sternal posterior region and the penis in *Bythograea themydrion* Williams. A, paratype, male 33 x 60 mm, Galapagos Rift, Dive 887, Mussel Bed (MP-B6468): the penis, in a coxal position, is well developed (x 5); B, male juv. 10,9 x 18,7 mm, Biocyarise 1984, dive 38, Parigo (MP-B12818): the penis is not yet well developed (x 9,7).
c.cx4, articular condyle of p4; cx5, coxa of p5; eps 6, eps 7, episternites 6 and 7; p, penis; 7, 8, thoracic sternites 7 and 8.

chez le mâle (chez *Bythograea* tout au moins, puisque le mâle de *Cyanograea* n'est pas connu). Un bouton-pression des plus typiques (bouton sur le sternite 5; fossette à la face ventrale de l'avant-dernier segment abdominal : cf. fig. 2) tient l'abdomen accroché à la paroi sternale.

L'orifice génital femelle s'ouvre sur le sternum par une paire de vulves (fig. 7, 10 b) : l'absence de spermathèques, et le fait que les orifices femelles ne soient pas appendiculaires (comme chez les Dromiacea par exemple) écartent les *Bythograeidae* des *Podotremata*, groupe primitif de brachyours dont, du reste, certains ne sont pas tout à fait de vrais brachyours.

L'orifice mâle (fig. 11), par contre, est appendiculaire, sur la coxa de p5. Ceci, avec d'autres caractères non abordés ici, place les *Bythograeidae* parmi les *Heterotremata*, c'est-à-dire avec les crabes marins les plus représentatifs comme les *Majoidea*, les *Portunoidea*, les *Xanthoidea*, etc.

A côté d'adaptations certaines à la vie dans les oasis hydrothermales, les *Bythograeidae* offrent un caractère qui

révèle l'appartenance à un stock ancien : il s'agit de la disposition des pléopodes sexuels mâles (fig. 12) : le pl1 est large, subdroit, peu ornémenté, avec une ouverture subapicale ; le pl2 est nettement plus long que le précédent, tout au moins chez *Bythograea themydrion*. Cette préservation d'un caractère primitif, plésiomorphe (stasigénèse) — il y en a d'autres dans les relations antennules-antennes-yeux — nous montre que les *Bythograeidae* sont une branche conservatrice, d'origine ancienne ; dans celle-ci sont apparus des caractères nouveaux, apomorphes : par exemple la carcinisation très accentuée, avec l'élargissement du plastron sternal et l'interruption des sutures thoraciques sternales.

Disposant au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris de très nombreux brachyours bathyaux, que nous étudions depuis plusieurs années, nous constatons que les *Bythograeidae* n'offrent pas de similitudes avec les crabes de la faune profonde normale : pas d'allongement des péréiopodes thoraciques, pas de spinulation développée, etc. Les *Bythograeidae* semblent constituer un groupe isolé parmi les brachyours abyssaux et bathyaux. Ils ne dériveraient pas, selon nous, d'un groupe bathyal ancien qui, par la suite, se serait adapté au régime hydrothermal.

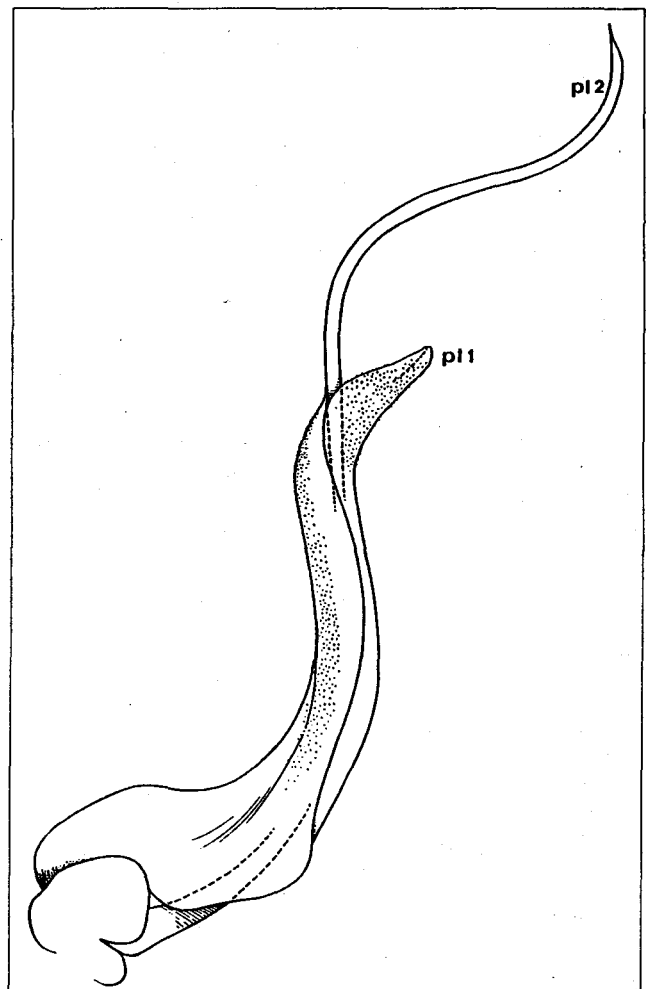


Figure 12
Bythograea themydrion Williams, paratype mâle 33 x 60 mm, ride des Galapagos, Pl. 887, Mussel Bed (MP-B6468) : pléopodes sexuels mâles, avec le pl2 inséré dans le pl1 (x 8).
Bythograea themydrion Williams, paratype male 33 x 60 mm, Galapagos Rift, Dive 887, Mussel Bed (MB-B6468): sexual male pleopods, with the pl2 inside the pl1 (x 8).

L'évolution aurait joué sur un stock brachyournien peu profond, qui se serait d'abord adapté à l'environnement hydrothermal. Il ne s'agit pas de fossiles vivants (comme le cirripède scapellide *Neolepas* ou le gastéropode patelliforme *Neomphalus*), ni, non plus d'un groupe "aberrant".

En effet, s'ils n'entrent dans aucun taxon supérieur connu,

les crabes des sources hydrothermales, parfaitement carcinisés, sont de vrais Heterotremata, formant une super famille spéciale, au même titre que les Majoidea, les Potamoidea, les Portunoidea, etc. Les caractères larvaires de la première zoé décrite par Van Dover *et al.* (1984) corroborent le caractère unique de ce groupement au sein des brachyours.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent tout d'abord aux responsables de la campagne *Biocyarise* 1984, qui nous ont confié pour étude le matériel carcinologique récolté au cours de cette mission. Notre gratitude va particulièrement à Michel Segonzac, du CENTOB-IFREMER de Brest, qui n'a cessé de nous envoyer, avec la plus grande amabilité, renseignements, indications bibliographiques, diapositives et toutes les informations nécessaires.

Nous remercions notre collègue A. Muñoz-Cuevas, du Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), spécialiste des

opiliens au Muséum, qui nous a donné des indications sur la rudimentation et la régression des yeux chez les arthropodes.

Les dessins de la présente note sont l'œuvre de M. Maurice Gaillard, que nous assurons de notre gratitude.

Notre reconnaissance s'adresse enfin à Mme Michèle Bertoncini, qui a inventorié le matériel et a collaboré à l'identification préliminaire des espèces, ainsi qu'à Mme Josette Semblat qui a réuni toute la documentation nécessaire à ce travail et mis au point le manuscrit.

RÉFÉRENCES*

- Arp A., Childress J.J., 1981. Functional Characteristics of the Blood of the Deep-sea Hydrothermal Vent Brachyuran Crab, *Science*, 214, 4520, 559-561.
- Ballard R.D., Grassle J.F., 1979. Return to oases of the deep, *Natl. Geogr. Mag.*, 156, 5, 689-703.
- Chace F.A. Jr., 1951. The oceanic Crabs of the genera *Planes* and *Pachygrapsus*, *Proc. US Natl. Mus.*, 101, 3272, 65-103.
- Delamare Deboutteville C., Juberthie C., 1976. Recherches biopécologiques au Guatemala, *Spelunca*, 3, 349-352.
- Delamare Deboutteville C., Guinot D., 1981. Considérations sur les Bythograeoidea Williams, nouvelle superfamille de crabes de la dorsale Pacifique Est, Conférence présentée à la VII^e Réunion des Carcinologistes de langue française, Banyuls-sur-Mer, France, 1-6 juin 1981 (résumé).
- Desbruyères D., Crassous P., Grassle J.P., Khrpounoff A., Reyss D., Rio M., Van Praët M., 1982. Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique oriental, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 295, 489-494.
- Dofflein F., 1903. Die Augen der Tiefseekrabben, *Biol. Zbl.* 23, 570-593.
- Dofflein F., 1904. Brachyura, in: *Wiss. Ergebn. Dtsch. Tiefsee Exped. "Valdivia"*, 1898-1899, 6, Jena, 314 p.
- Fustec A., 1985. Microdistribution et variations temporelles de la faune hydrothermale des sites de la zone 13°N sur la ride du Pacifique Est, *Thèse Doct. État, Univ. Rennes, France*, 1-146.
- Glaessner M.F., 1969. Decapoda, pp. R399-R533, R626-R628, in: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4*, edited by R.C. Moore, Univ. Kansas, Geol. Soc. Am., 2.
- Grassle J.F. *et al.*, 1979. Galapagos '79: Initial findings of a deep-sea biological quest, *Oceanus*, 22, 2, 2-10.
- Guinot D., 1977. Propositions pour une nouvelle classification des crustacés décapodes brachyours, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 285, 1049-1052.
- Guinot D., 1978. Principes d'une classification évolutive des crustacés décapodes brachyours, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 112, 3, 211-292.
- Guinot D., 1979 a. Examen des théories actuelles de la classification zoologique, *Hist. Philos. Life Sci. PSZN II*, 1, 1, 119-138.
- Guinot D., 1979 b. Données nouvelles sur la morphologie, la phylogénèse et la taxonomie des crustacés décapodes brachyours, *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, Sér. A., Zool.*, 112, 1-354.
- Laubier L., Desbruyères D., 1984. Les oasis du fond des océans, *La Recherche*, 15, 161, 1507-1517.
- McLean J.H., 1981. The Galapagos Rift Limpet *Neomphalus*: Relevance to understanding the Evolution of a Major Paleozoic-Mesozoic Radiation, *Malacologia*, 21, 1-2, 291-336.
- Muñoz-Cuevas A., 1978. Développement, rudimentation et régression de l'oeil chez les opiliens (Arachnida). Recherches morphologiques, physiologiques et expérimentales, *Thèse Doct. État, Univ. Paris VI, Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, 2 vol, 1-144.
- Rodriguez G., 1982. Les crabes d'eau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae, in: *Faune Tropicale, XXII*, Paris, ORSTOM, 1-223.
- Saint Laurent M. de, 1984. Crustacés décapodes d'un site hydrothermal actif de la dorsale du Pacifique oriental (13°N), en provenance de la campagne française *Biocyathern*, *C.R. Acad. Sci., Paris, Sér. III*, 299, 9, 355-360.
- Saint Laurent M. de, 1985. Crustacés. La continuité dans le changement, in: Biocénose, i.t. (les infraterrestres), par M. Van Praët, *L'Univers du Vivant*, 1, 32-33.
- Strauss E., 1909. Das Gammaridenauge. Studien über Ausgebildete und Rückgebildete Gammaridenaugen, *Wiss. Ergebn. Dtsch. Tiefsee-Exped. "Valdivia"*, 20, 1-84.
- Van Dover C.L., Williams A.B., Factor J.R., 1984. The First Zoeal Stage of a Hydrothermal Vent Crab (Decapoda: Brachyura: Bythograeidae), *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 97, 2, 413-418.
- Van Praët M., 1985. Biocénose, i.t. (les infraterrestres), *L'Univers du Vivant*, 1, 16-39.
- Vinogradova N.G., 1979. The geographical distribution of the abyssal and hadal (ultra-abyssal) fauna in relation to the vertical zonation of the ocean, *Sarsia*, 64, 1-2, 41-50.
- Waterman T.H., 1961. Light sensibility and vision, in: *The Physiology of Crustacea, Vol. II*, edited by T.H. Waterman, New York and London, Academic Press.
- Williams A.B., 1980. A new Crab Family from the vicinity of submarine thermal vents on the Galapagos Rift (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Contribution n° 5 of the Galapagos Rift Biology Expedition, *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93, 2, 443-472.

* Pour une bibliographie complète, se référer à Fustec (1985).