L'ADAPTATION À LA VIE AQUATIQUE D'UN REMARQUABLE TRICHONISCIDE CAVERNICOLE, CANTABRONISCUS PRIMITIVUS VANDEL, ET LE PROBLÈME DE LA MONOPHYLIE DES ISOPODES TERRESTRES

IONEL TABACARU

Institut de Spéologie «Émile Racovitza» str. Frumoasă 11, sect. 1., R-78114, Bucarest, Roumanie

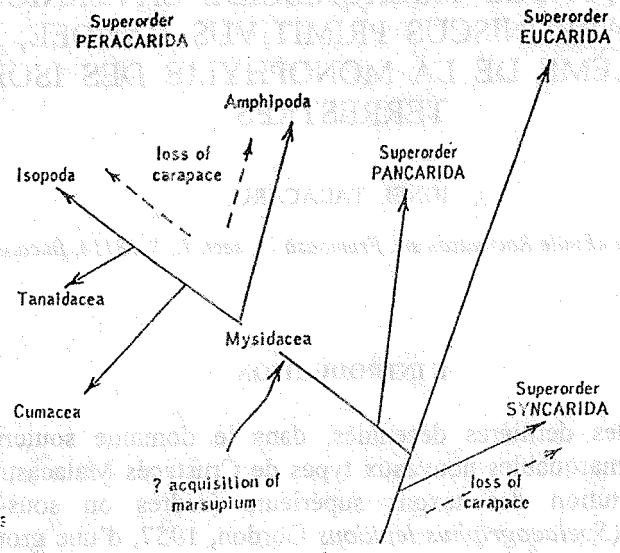
1. INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, dans le domaine souterrain ont été découverts des remarquables nouveaux types de Crustacés Malacastracés qui ont conduit à l'institution des taxons supérieurs (ordres ou sous-ordres): les Spelaeogriphacea (*Spelaeogriphus lepidops* Gordon, 1957, d'une grotte d'Afrique du Sud, *Potiicoara brasiliensis* Pires, 1987, d'une grotte du Brésil, *Mangkurtu mityula* Poore & Humphreys, 1998, des eaux souterraines de l'Australie Occidentale), les Mictacea (*Mictocaris halope* Bowman & Iliffe, 1985, des grottes marines des Bermudes), les Bochusacea (*Thetispelecaris remex* Gutu & Iliffe, 1998, des grottes anchialines et sous-marines de Bahamas) et les Calabozoidea (*Calabozoa pellucida* Van Lieshout, 1983, des nappes phréatiques du Venezuela). Mais, en examinant la littérature actuelle concernant les relations entre les différents groupes des Crustacés supérieurs, on peut affirmer que ces découvertes n'ont pas apporté une contribution majeure à l'élucidation des problèmes de la phylogénie, mais par contre, elles ont montré la complexité de ces problèmes.

À l'heure actuelle le supér-ordre des Peracarida institué par Calman en 1904, représente un groupe controversé, ainsi qu'il résulte des travaux récents publiés par Watling [58, 59, 60], Mayrat & de Saint Laurent [18], Hessler & Watling [15]. Cela est dû, comme l'a montré Watling [60], d'une part à la découverte de nouveaux taxons difficilement à situer du point de vue phylogénétique, comme le Thermosbaenacea, et d'autre part à la mise en discussion de l'homologie et de la direction de l'évolution de certains caractères essentiels. Ainsi, pour certains auteurs la carapace représente un caractère primitif des Malacostracés, qui a évolué dans le sens de son réduction et disparition (Anaspidacea, Bathynellacea, Isopoda, Amphipoda), tandis que pour d'autres auteurs la carapace s'est développée graduellement sur des lignées parallèles (Fig. 1).

On peut affirmer que le problème de la monophylie, donc de la validité, de certains taxons supérieurs de Crustacés Malacostracés est actuellment sujet de vives controverses.

Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitza», t. XXXVII–XXXVIII, p. 115–131, Bucarest, 1998–1999



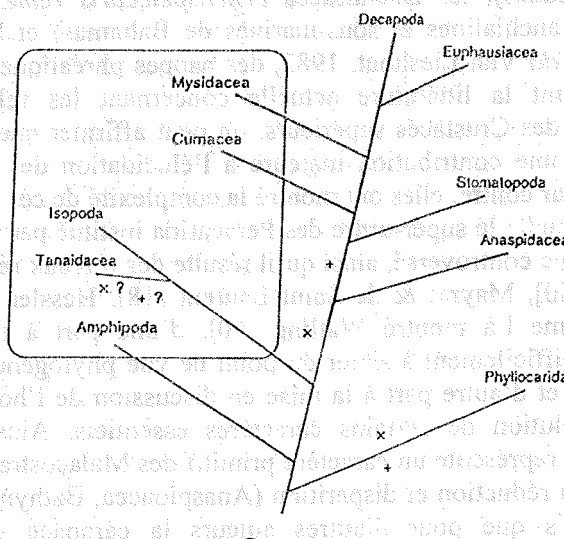


Fig. 1. A – Les relations phylogénétiques des Peracarida d'après Siewing (1963) – Dans cette hypothèse on considère que l'évolution a eu lieu dans le sens de la réduction de la carapace; B – Esquisse des liens phylétiques possibles entre les principaux ordres de Malacostracés d'après Mayrat et de Saint Laurent (1996) – Dans cette hypothèse on suppose que l'évolution a eu lieu dans le sens de l'apparition de la carapace (+) et des pédoncules oculaires (x).

2. SUR LA MONOPHYLIE ET L'ANALYSE DES CARACTÈRES. LES PRÉMISSES DE LA TAXONOMIE PHYLOGENETIQUE PRÉCONISÉES PAR ÉMILE RACOVITZA

Nous concevons la notion de monophylie dans l'éspirit de la «Systématique phylogénétique» proposée par le zoologiste allemand Willi Hennig [14] et largement développée aujourd'hui sous le nom de systématique cladistique ou taxonomie cladistique, c'est-à-dire qui est fondée sur des taxons monophylétiques ou clades [6, 7, 10, 16, 35, 44, 45, 62]. Comme l'a precisé Hennig [14, p. 200], un groupe est monophylétique, donc valable dans la systematique phylogénétique, si tous ses membres descendent d'un ancêtre commun et en même temps s'il comprend tout les descendents de cet ancêtre.

La prémisse de la conception de Hennig est que la ressemblance générale ne prouve pas une relation de parenté (comme considère la systématique phénétique) et que seule la présence d'une synapomorphie (similitude qui provient de l'ancêtre commun immédiat) peut indiquer une proche parenté phylogénétique.

Le point de départ de la méthode henningienne est donc l'analyse des caractères dans le but de reconnaître les homologies (similitude provenant d'un héritage) à l'opposé des homoplasies (convergences, parallélismes et réversions – qui peuvent conduire à établir des groupes polyphylétiques) et d'étudier l'histoire de chaque caractère pour reconnaître l'état primitif (plésiomorphie) et l'état dérivé (apomorphie). Les symplésiomorphies conduisent à définir des groupes paraphylétiques (qui ne comprennent qu'une partie de descendants d'une espèce ancestrale) et seulement les homologies à leur état de synapomorphies peuvent définir des groupes-frères, c'est-à-dire des groupes monophylétiques ou clades.

Même des zoologistes qui ne sont pas des adeptes de la conception de Hennig ont reconnu les mérites de l'analyse cladistique. Ainsi, Ernst Mayr [17, p. 319] afirme: «En principe, l'analyse cladistique visant à déterminer si les groupes sont monophylétiques est une méthode remarquable. Elle avance des critères objectifs pour établir si des espèces ont des ancêtres communs. Elle force à l'analyse détailliée de tous les caractères, et introduit un nouveau principe d'évaluation des caractères, la possession commune de caractères synapomorphiques..»

Mais nous tenons à préciser que dèja en 1910, Emile Racovitza dans son étude sur les Sphaeromiens, a affirmé que le but suprême de la taxonomie est celui de parvenir à donner le groupe étudié une «classification naturelle», phylogénétique. En même temps, dans un chapitre intitulé «Signification et classification des caractères taxonomiques» [19, pp. 632–638] Racovitza affirme: «Il est donc nécessaire d'examiner les caractères taxonomiques du groupe du point de vue de leur histoire et leur signification phylogénétique pour arriver à une comprèhension exacte de leur classification». Racovitza introduit, en ce qui concerne les animaux souterrains, les notions de caractères paleogénétiques (qui caractérisaient la souche épigée) et caractères néogénétiques (ceux acquis par la

colonie, géographiquement ou physiologiquement isolée de sa souche). Mais il affirme en même temps que les caractères devront être groupés en caractères de filiation (dus à l'hérédité) et caractères d'adaptation, et qu'on doit les hiérarchiser suivant leur ancienneté relative et le rôle qu'ils jouent dans la biologie de chaque forme. Racovitza définit, comme Abel, les caractères d'adaptation en: a) caractères de parallélisme (dus à l'évolution parallèle d'organes homologues) et b) caractères de convergence (dus à l'évolution convergente d'organes hétérologues). La même méthode de l'analyse des caractères est utilisée par Racovitza [20] dans l'étude des Cirolanides.

Il faut souligner, comme l'a fait Racovitza en 1910, que les qualificatifs donnés aux caractères n'ont pas de sens que si on précise le niveau où on se place. Ainsi, par exemple, la respiration pléopodale représente une autapomorphie de l'ordre des Isopoda, c'est-à-dire une synapomorphie des tous les sous-ordres inclus dans cet ordre, mais pour la définition des Oniscidea il s'agit d'une plésiomorphie. De même, on peut affirmer, que la volvation représente dans le sous-ordre des Oniscidea le résultat de nombreuses évolutions parallèles (donc une homoplasie), mais au niveau d'une famille, comme celle des Scleropactidae, elle représente avec toute probabilité un caractère apparu une seule fois, donc une synapomorphie des genres doués de cette capacité.

3. LE PROBLÈME DE LA MONOPHYLIE DE L'ORDRE DES ISOPODA

Les Isopoda sont considérés par la majorité des auteurs comme un ordre, mais Schram [27, 28, 29] les considère comme un sous-ordre tandis que Watling [59] comme un super-ordre. Ils constituent l'un des groupes les plus importants parmi les Malacostracés. Cependant dans le dernier tome du Traité de Zoologie fondé par Grassé, les auteurs du chapitre Isopoda, Roman et Dalens [22, p. 224] affirment:

«En fait, l'homogénéité même des Isopodes doit être mise en doute, car s'il est vrai que de nombreux caractères communs permettraient de conclure à leur monophylétisme, les caractères originaux présentés par plusieurs sous-ordres (Anthuridea, Gnathiidea, Phreatoicidea) entérineraient plutôt la thèse polyphylétique». Sans doute que les Isopodes représentent parmi les Malacostracés l'un des groupes les plus complexes et plus diversifies tant du point de vue morphologique que par leur mode de vie. Cela conduit à de nombreux problèmes. Les relations des Isopoda avec les autres Eumalacostraca ainsi que les relations entre les différents groupes d'Isopodes constituent à présent des problèmes vivement discutés. En général il y a un accord sur la monophylie de l'ordre des Isopoda mais en ce qui concerne les relations entre les différents sous-ordres, Schmalfuss [25], Wägele [57], Brusca & Wilson [3], Tabacaru et Danielopol [42] ont présentés des opinions différentes.

Sur les relations des Isopoda avec les autres Peracarida ont été argumentées des opinions très différentes:

1. Suite à une ample argumentation donnée par Siewing [33] de nombreux auteurs considèrent l'ordre des Isopoda comme groupe-frère de l'ordre des Tanaidacea (Fig. 2A). D'ailleurs les Tanaidacea ont été initialement inclus sous différents noms (Anisopoda, Asellota heteropoda, Isopoda Chelicerata) dans l'ordre des Isopoda et c'est Hansen qui en 1895 a délimité l'ordre des Tanaidacea.

2. Une opinion nettement différente soutient Schram [27, 28, 29] qui considère que les Isopoda et les Amphipoda sont deux groupes-frères, c'est-à-dire les sous-ordres d'un ordre qu'il designe d'abord [27] sous le nom «Acaridea» et puis [29] sous l'ancien nom «Edriophthalma» (Fig. 2B). Ce nom a été proposé initialment par Leach en 1815, tenant compte des yeux sessiles, mais Burmeister a introduit en 1834 aussi le nom de Arthrostraca, considérant l'absence de la carapace. L'opinion considérant les Isopoda et les Amphipoda réunis dans un même groupe a été acceptée par de nombreux auteurs, comme Haekel, Claus, Perrier, Hertwig et a été argumentée surtout par Reibisch dans Kükental's Handbuch der Zoologie (1926–1927).

3. Par contre, Watling [59] considère les Isopoda comme un super-ordre, groupe-frère d'un ensemble de plusieurs ordres (Tanaidacea, Cumacea, Spelaeogriphacea, Thermosbeaenacea) pour lesquels il utilise le nom de Brachycarida introduit en 1981 par Schram (Fig. 2C).

Récemment Tabacaru et Danielopol [42] ont réalisé une analyse cladistique ayant pour but de tester la monophylie des Isopoda et de reconstruire les relations phylogénétiques des principales lignées de cet ordre des Malacostracés. Après l'analyse des caractères, à partir d'une matrice de 75 et/ou 76 caractères, utilisant le logiciel PAUP 3.1 on a obtenu deux cladogrammes Majority Rule 50% (Fig. 3).

La monophylie des Isopoda ressort de l'analyse en utilisant comme extra groupes les ordres des Amphipoda et des Tanaidacea. À l'encontre de l'opinion qui considère les Amphipodes et les Isopodes comme appartenant à un même ordre, nous considérons que les caractères en commun (1. pas de carapace; 2. yeux sessiles; 3. péréiopodes sans exopodite; 4. maxillipède sans épipodite branchiale) sont des plésiomorphies et/ou des réductions convergentes. La monophylie des Isopodes est argumentée par les caractères suivants:

20 – Antennule uniramée [antennule biramée];
21 – Maxillule sans palpe [maxillule avec palpe];
22 – Rames uropodales uniarticulées [rames uropodales multiarticulées];
23 – Pléopodes à rôle respiratoire [pléopodes sans rôle respiratoire];
24 – Cœur thoraco – abdominal [cœur thoracique];
25 – Endopodite du pléopode 2 mâle modifié [non modifié];
26 – Mue en 2 phases [mue non en 2 phases].

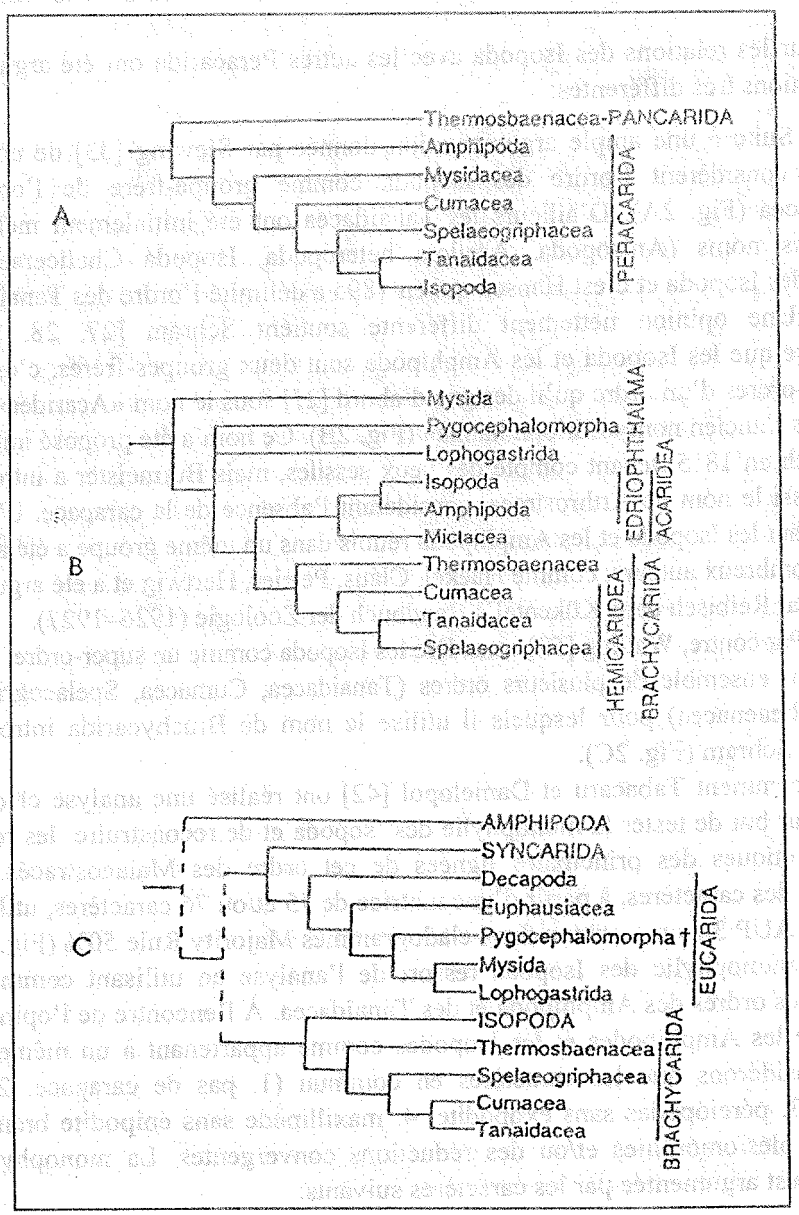


Fig. 2 – Hypothèses concernant les relations entre les taxa de Péracarida. A – Hypothèse de Siewing (1963) – Les Isopodes sont considérés comme un ordre, groupe-frère de l'ordre des Tanaidacea; B – Hypothèse de Schram (1981, 1986) – Les Isopodes sont considérés comme un sous-ordre, groupe-frère du sous-ordre Amphipoda dans l'ordre des Edriophthalma; C – Hypothèse de Watling (1983) – Les Isopodes sont considérés comme un super-ordre, groupe-frère du super-ordre des Brachycarida Schram, 1981 (d'après Hessler et Watling, in: Grassé, Traité de Zoologie, 1999).

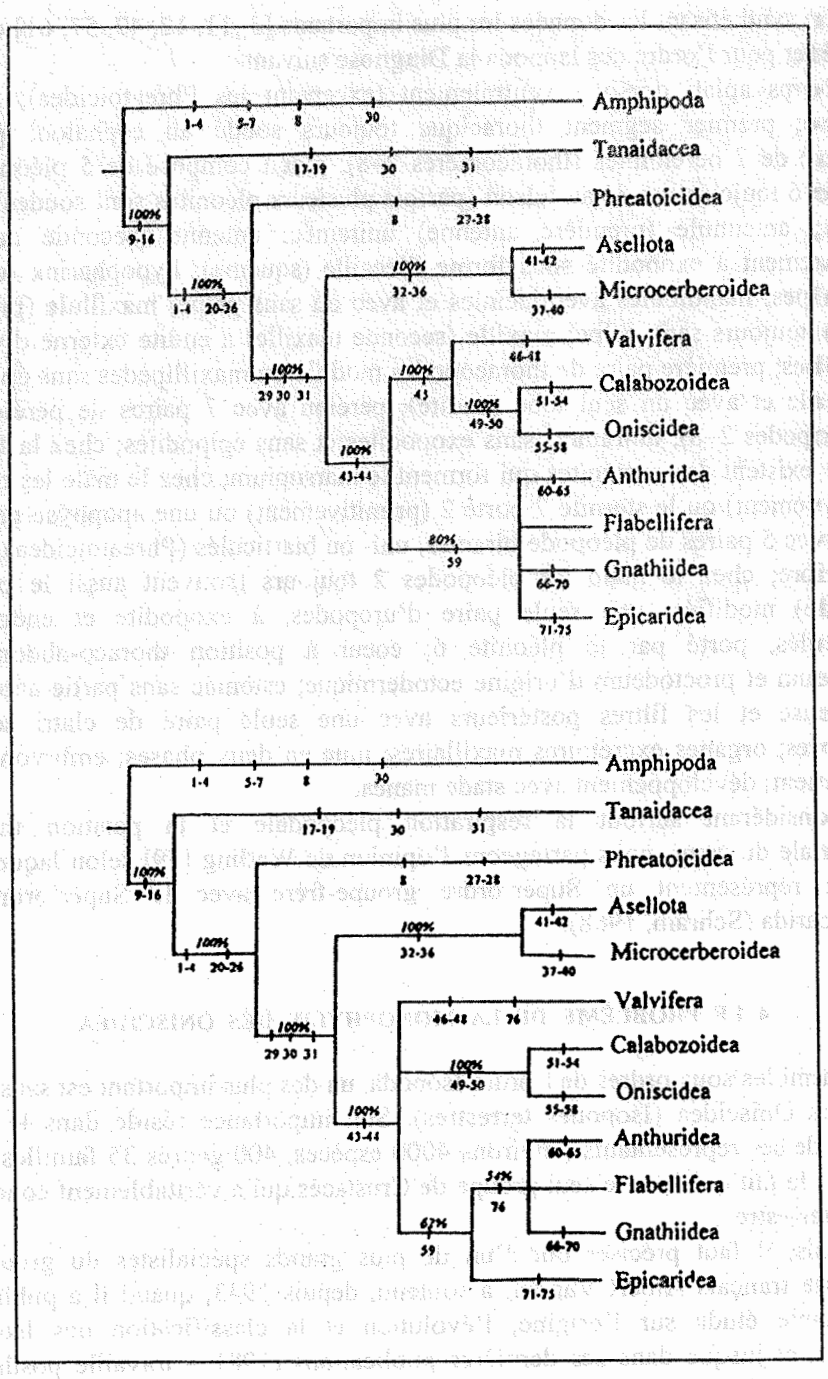


Fig. 3 – Cladogrammes majority roule 50% représentant les relations phylogénétiques des sous-ordres des Isopoda (d'après Tabacaru et Danielopol, 1999).

En synthétisant les données les plus importants [3 ,11, 12, 42, 57, 61] on peut considérer pour l'ordre des Isopoda la **Diagnose** suivante:

Corps aplati dorso – ventralement (exceptant les Phreatoicidea); pas de carapace; premier segment thoracique toujours soudé au céphalon; péréion constitué de 7 péréionites (thoracomères 2–8); pléon composé de 5 pléonites, le pléonite 6 toujours soudé au telson (parfois plusieurs pléonites sont soudes); yeux sessiles; antennule (première antenne) uniramée; antenne (seconde antenne) primitivement à exopodite sous forme d'écaille (squama); hypopharinx toujours sans palpes; mandibules avec lacinies et avec ou sans palpe; maxillule (première maxile) toujours sans palpe; maxille (seconde maxille) à endite externe divisé en deux lobes; première paire de thoracopodes modifié en maxillipèdes sans épipodite branchiale et avec un seul lobe (endite); péréion avec 7 paires de péréiopodes (thoracopodes 2–8), uniramés, sans exopodites et sans épipodites; chez la femelle gravide existent des oostégites qui forment le marsupium; chez le mâle les coxes 7 (primitivement) ou le sternite 7 porte 2 (primitivement) ou une apophyse génitale; pléon avec 5 paires de pléopode biramés, uni- ou biarticulés (Phreatoicidea), à rôle respiratiore; chez le mâle les pleopodes 2 toujours (souvent aussi le premier pléopode) modifiés; une seule paire d'uropodes, à exopodite et endopodite uniarticulés, porté par le pléonite 6; coeur à position thoraco-abdominale; stomodeum et proctodeum d'origine ectodermique; estomac sans partie antérieure vesiculeuse et les filtres postérieurs avec une seule paire de clatri setarum posteriores; organes excrétoires maxillaires; mue en deux phases; embryon curbé dorsalement; développement avec stade manca.

Considérant surtout la respiration pléopodale et la position thoraco-abdominale du cœur, nous partageons l'opinion de Watling [59] selon laquelle les Isopoda représentent un Super-ordre groupe-frère avec le Super-ordre des Brachycarida (Schram, 1968).

4. LE PROBLÈME DE LA MONOPHYLIE DES ONISCIDEA

Parmi les sous-ordres de l'ordre Isopoda, un des plus important est sans doute celui des Oniscidea (Isopodes terrestres). Son importance réside dans le grand nombre de ses représentants (environs 4000 espèces, 400 genres 35 familles) ainsi que dans le fait qu'il est le seul groupe de Crustacés qui a véritablement conquis le millieu terrestre.

Mais, il faut préciser que l'un de plus grands spécialistes du groupe, le zoologiste français Albert Vandel, a soutenu, depuis 1943, quand il a publié une remarquable étude sur l'origine, l'évolution et la classification des Isopodes terrestres, et jusque dans ses dernières publications (1981 – travaille posthume), que les Isopodes terrestres représentent un ensemble hétérogène constitué par des

lignées phylétiques distinctes. Tout d'abord il a consideré deux lignées désignées sous le noms: Série tylienne et Série ligienne. D'après Vandel la série tylienne s'apparente au sous-ordre des Valvifera tandis que la série ligienne a son origine parmi les Flabellifera. Il affirme même [56, p. 38] que «les deux genres *Tylos* et *Helleria* doivent être rangés parmi les Isopodes marins du sous-ordre des Valvifera, et plus précisément, ou voisinage des Idoteidae».

La découverte dans une grotte des Monts Cantabriques d'un remarquable Isopode Trichoniscidae menant une vie exclusivement aquatique, *Cantabroniscus primitivus* Vandel, 1965 a conduit le savant français à considérer une troisième lignée. Il soutient que le milieu aquatique représente le milieu primitif de vie de cette espèce. En conséquence il considère que les Trichoniscidae (et en général la Section des Synocheta) ont passé indépendamment à la vie dans le milieu terrestre et donc qu'ils constituent une troisième lignée phylétique distincte: la Série trichoniscienne. Vandel [51, 52] affirme que la recherche des affinités de *Cantabroniscus* conduit à le rapprocher du genre *Typhlotricholigioides* Rioja, 1952, dont l'unique espèce, *T. aquaticus* Rioja, 1952, a été trouvée dans une grotte du Mexique central et présente aussi un mode de vie aquatique. Vandel est d'avis que les données paléogéographiques permettent de rendre compte de la parenté qui lie les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides* considérant qu'ils ont pris naissance dans des pays qui se trouvaient en contiguïte, à la fin du paléozoïque. D'après Vandel [53] *Cantabroniscus primitivus* est le plus primitif et le plus ancien Oniscidea que l'on connaisse. Ultérieurement Vandel a affirmé [54] que le genre *Mexiconiscus* Schultz, 1964, avec le espèce *M. laevis* (Rioja, 1956), qui présente un mode de vie amphibie, a aussi d'étroites affinités avec *Cantabroniscus*.

Donc, d'après Vandel, le passage des Isopodes de la vie aquatique à la vie terrestre a été réalisé à trois reprises et les Isopodes terrestres (Oniscidea) constituent un ensemble polyphylétique de trois lignées indépendantes: la série tylienne, la série ligienne et la série trichoniscienne.

En ce qui concerne la série tylienne, Schmalfuss [23, 25] et Tabacaru et Danielopol [40, 41] ont argumenté que les caractères qui d'après Vandel prouvent que les Tylidae doivent être rattachés aux Valvifera sont en effet des phénomènes de convergence. Schmalfuss [25] et Wägele [57] ont mentionné une série des synapomorphies qui indiquent la monophylie des Oniscidea.

Tabacaru & Danielopol ont présenté en 1994, à une Table ronde tenue à Florence à l'occasion du XI^{ème} Symposium International de Biospéologie, une analyse phylogénétique des Isopodes terrestres, publiée ultérieurement dans les Compte rendus de l'Académie des Sciences de Paris [40]. La reconstruction phylogénétique a été réalisée par une analyse cladistique utilisant les logiciels Philip 3.5c et PAUP 3.0 à partir de 43 caractères (18 synapomorphies et 25 autapomorphies). On a conclu que les Oniscidea sont un groupe monophylétique et que les Tylidae ne peuvent être rattachés aux Valvifera ni considérés comme des

Diplocheta ou des Crinocheta. La monophylie des Oniscidea a été prouvée, en utilisant deux extra groupes (Asselota et Valvifera), par 8 synapomorphies (Fig. 4):

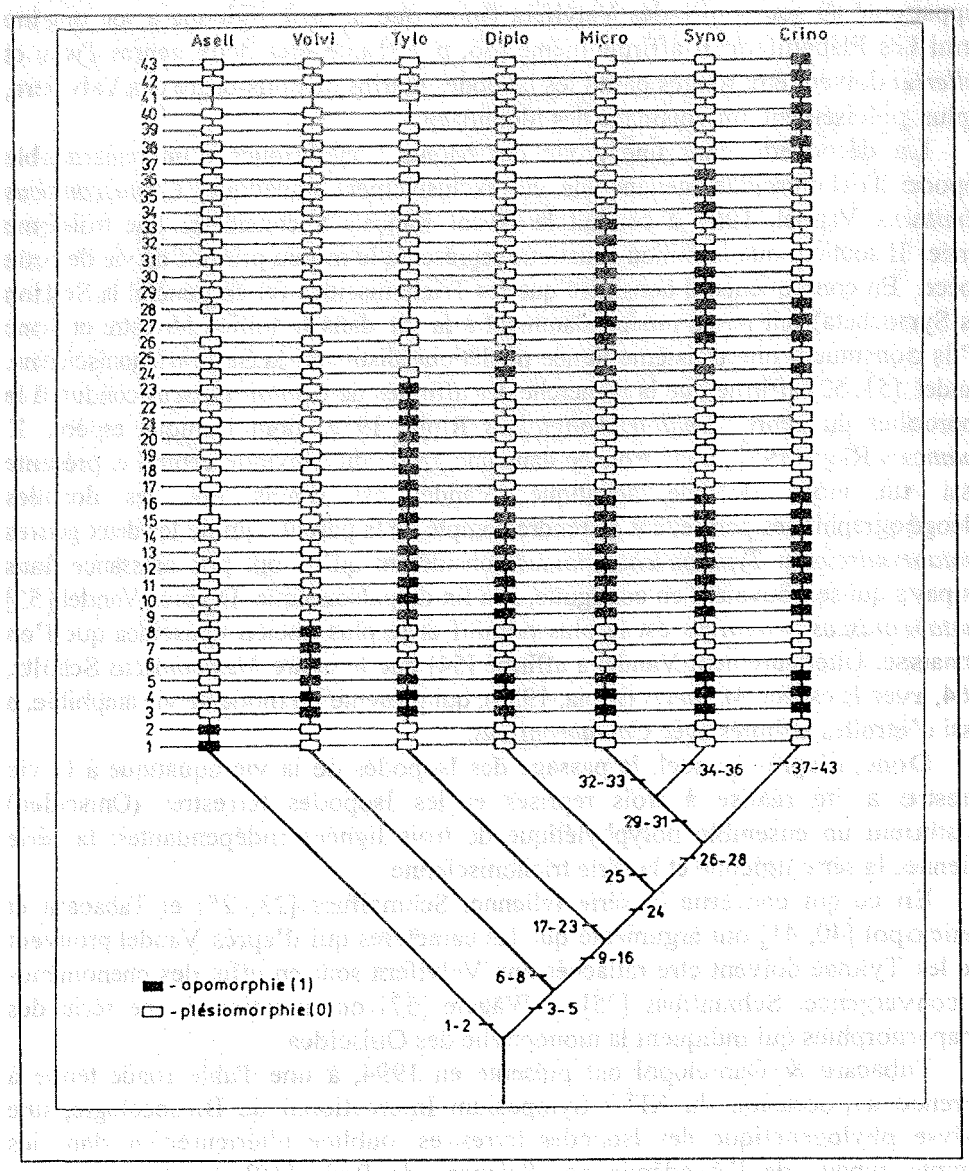


Fig. 4 – Matrice et cladogramme des grands groupes des Oniscidea (d'après Tabacaru et Danielopol, 1996).

9 – Mandibules toujours sans palpe [mandibules avec palpe];

10 – Palpe du maxillipède réduit par rapport au basis [palpe du maxillipède égal ou plus long que le basis];

11 – Endite du maxillipède sans rétinacles [endite du maxillipède avec rétinacles];

12 – Maxille réduite à une lame bilobée [maxille à 3 endites];

13 – Antennule constituée tout au plus de 3 articles [antennule constituée d'un pédoncule de 3 articles set d'un flagelle muni d'un à plusieurs articles];

14 – Surface des tergites pourvue de soies-écailles [tergites sans soies-écailles];

15 – Présence d'un système d'écailles qui assure la circulation d'un liquide sur la surface du corps [absence d'un système d'écailles pour la circulation d'un liquide sur la surface du corps];

16 – Lame endopodiale du deuxième pléopode mâle réduit à l'article basilaire du stylet copulateur [endopodite du deuxième pléopode mâle lamelliforme portant du côté interne un appendice allongé].

En synthétisant les données [1, 11, 12, 22, 24, 25, 40, 41, 42, 49 57] les plus importantes on peut considérer pour le sous-ordre de Oniscidea la **Diagnose** suivante:

Corps aplati dorso-ventralement, souvent bombé du côté dorsal surtout chez les formes volvationnelles; système d'écailles assurant la circulation de l'eau sur la surface du corps; d'habitude existent de soies-écailles sur les tergites; 5 pléonites libres; tendance à la réduction des pléonites 1 et 2, mais pléonites 3 – 5 toujours bien développés; pléotelson court; apex du pléotelson jamais courbé vers la partie dorsale; antennule très courte, réduite à 3 – 1 articles; mandibule toujour sans palpe; maxille transformée en pièce unitaire bilobée; maxillipède à endite sans rétinacles; apophyses génitales insérées sur la membrane entre péréion et pléon, à tendance à fusionner (absentes chez les Tylomorpha); péréiopodes sans coxa annulaire; d'habitude tous les 5 pléopodes présents et biramés; exopodite des pléopodes uniarticulé; ensemble de l'endopodite du pléopod 2 mâle transformé en organe copulateur long et étroit; uropodes styliformes ne formant pas avec le pléotelson un évantail; squelette gnatho-cephalique avec une paire de plaques sous-stomacales; rainures filtrantes antérieures de l'estomac toujours divergeant dans leur partie caudale.

Considérant surtout la respiration pléopodale et la position thoraco-abdominale du cœur, nous partageons l'opinion de Watling [59] selon laquelle les Isopoda représentent un Super-ordre groupe-frère avec le Super-ordre des Brachycarida (Schram, 1968).

5. LE PROBLÈME DU MODE DE VIE AQUATIQUE DANS LA SECTION DES SYNOCHETA

Roman et Dalens affirment [22, pp. 213, 254] que les opinions divergent en ce qui concerne si, au cours des temps géologiques, il y aurait eu une seule ou plusieurs tentatives de colonisation du milieu terrestre par les Isopodes et qu'il y a aussi des opinions divergentes en ce qui concerne la condition primitive du mode de vie franchement aquatique (*Cantabroniscus, Typhlotricholigioides, Mexiconicus, Thailandoniscus)*. À notre avis, la considération que le mode de vie aquatique dans la section des Synocheta représente la condition primitive implique en même temps à considérer que les Isopodes terrestres sont un groupe polyphylétique. Autrement, il faut supposer que la diférenciation des sections des Oniscidea, en partant d'un ancêtre commun, s'est produite dans la milieu aquatique. Cela est difficile à croire d'autant plus que parmi les synapomorphies des Oniscidea il y a des caractères morphologiques qui représentent des adaptations à la vie terrestre.

Nous pensons avoir beaucoup d'arguments pour soutenir que le mode de vie aquatique dans la section des Synocheta représente un retour secondaire à un mode de vie ancestral:

1) L'étude de la morphologie de *Cantabroniscus primitivus* nous a montré que les genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides* appartiennent à un même tribu, la tribu des Typhlotricholigiodini, mais qu'il n'existe pas d'affinités spéciales entre ces deux genres. par contre il y a de nombreuses différences:

Cantabroniscus Vandel, 1965

- Mandibule droite avec deux pénicilles, mandibule gauche avec trois pénicilles;
- Palpe du maxillipède terminé avec une pointe, endite conique;
- Exopodite du premier pléopode mâle arrondi à l'extrémité;
- Exopodite du second pléopode mâle nettement distinct du protopodite;
- Endopodite du second pléopode mâle à article basilaire plus long que celui terminal;
- Maxille à lobes très inégaux, celui interne plus court et étroit.

Typhlotricholigioides Rioja, 1953

- Mandibule droite avec un pénicille, mandibule gauche avec deux pénicilles;
- Palpe du maxillipède terminé avec deux pointes, endite tronqué;
- Exopodite du premier pléopode mâle avec un lobe terminal;
- Exopodite du second pléopode mâle complètement soudé avec le protopodite;
- Endopodite du second pléopode mâle à article basilaire plus court que celui distal;
- Maxilles à lobes subégaux.

2) *Mexiconiscus* Schultz, 1964 (syn. *Xilitloniscus* Bowman, 1965), avec l'espèce *Mexiconiscus laevis* (Rioja, 1953), présente un mode de vie amphibie, à savoir: le plus souvent aérien à l'état jeune, mais à peu près exclusivement aquatique à l'état adulte [34, 54]. Nous avont montré [36, 37, 39] que *Mexiconiscus* n'appartient pas à une même tribu avec *Cantabroniscus*, mais à la tribu des Spelaeonethini car il présente l'endopodite du premier pléopode mâle terminé par une tige plumeuse. Sur la position systématique de *Mexiconiscus*, nous partageons donc l'opinion de Schultz [30, 31, 32] et non celle de Bowman [2] et Vandel [54] en considérant les caractères taxonomiques proposés par Vandel même (1960).

3) Comme il résulte des données publiées par Sket [34] et par Dalens [4, 5], le mode de vie aquatique ou amphibie existe dans la section des Synocheta à différents niveaux d'évolution de ce groupe et pas seulement parmi les plus primitifs de leur représentants : Fam. Trichoniscidae, Subfam. Trichoniscinae, Tribu des Typhlotricholigioidini (*T. aquaticus, C. primitivus, Brackenridgia bridgesi*), Tribu des Spelaeonethini (*M. laevis, Titanethes albus, T. dahli, T. biseriatus, Cyphonetes herzegowinensis, Alpioniscus bosniensis, A. heroldi, Macedonethes skopjensis*), Tribu des Oritoniscini (*Bureschia bulgarica*), Tribu des Trichoniscoidini (*Trichoniscoides mixtus, Scotoniscus macromelos*), Subfam. Haplophthalminae (*Balearonethes sesrodesanus*), Fam. Stylioniscidae (*Thailandoniscus annae*). Nous pensons que la fréquence du mode de vie aquatique ou amphibie dans la Section des Synocheta est en relation avec la forte hygrophilie des représentants de cette section, qui renferme la grande majorité des Isopodes terrestres troglobies (plus de 70 % - d'après Argano, 1994).

4) Nous trouvons parfaitement justifiée l'affirmation de Vandel, dans son traité «*Biospéologie. La biologie des Animaux Cavernicoles*» [50, p. 331]: «Les animaux terrestres qui peuplent les grottes vivent dans une atmosphère saturée d'humidité. Aussi n'est-il point étonnant que certaines d'entre eux s'aventurent dans le millieu liquide et soient capables d'y subsister sans dommage pendant fort longtemps.» et p. 332 «Il n'y a qu'un pas à franchir pour que des formes originellement terrestres mais devenues secondairement amphibies, achèvent leur évolution en acquérant un habitat exclusivement aquatique.» Nous pensons que c'est le cas des Synocheta troglobies menant une vie aquatique.

5) Les Synocheta Legrand, 1946 ne représentent pas les plus primitifs Oniscidea. Ils appartiennent avec les sections des Microcheta Schmalfuss, 1989 et des Crinicheta Legrand, 1946 à la Super-section des Orthogonopoda Tabacaru et Danielopol, 1996 et sont plus éloignés des Isopodes marins que les représentants de la Super-section de Diplocheta Vandel, 1957. Par rapport aux Diplocheta, les Synocheta présentent des caractères qui prouvent qu'ils sont plus évolués [36, 38, 39, 40, 41]: la disparition du sillon occipital (le reste de la limite d'un segment maxillipedal); la disparition de squama (rudiment de la l'exopodite antennaire) et la

réduction du nombre d'articles du flagelle antennaire (chez *Ligia* d'après Schmalfuss, 1998, plus de 30 articles); la réduction du nombre d'ommatidies (chez *Ligia* 500–800 et chez *Ligidium*, d'après Schmalfuss, 1998, plus de 150 et 3 ou 1 chez les Synocheta); la réduction de nombre d'articles du palpe du maxillipède (5 chez le Diplocheta et maximum 3 chez les Synocheta); les apophyses génitales fusionnées formant une seule apophyse génitale (deux longues apophyses génitales chez les Diplocheta); endopodite du pléopode 2 mâle articulé perpendiculairement au basipodite sans former un angle entre le premier et le second article; endopodite des uropodes réduit et s'insérant sur le basipodite plus proximalement que l'exopodite. Dans les études concernant la phylogénie, il y a un accord [8, 9, 22, 25, 40, 41, 57] sur le fait que les Synocheta sont plus évolues que les Diplocheta. Même dans la phylogénie conçue par Vandel [46, 47, 48] les Synocheta dérivent des Ligiidae (Diplocheta) par l'intermédiaire des Mesoniscidae (Microcheta).

6) Dans le Section des Crinocheta, qui renferme les formes les mieux adaptées à la vie terrestre, existent, comme dans la Section des Synocheta, des espèces à mode de vie franchement aquatique (*Haloniscus searlei* Chilton, 1920, connue des eaux salées d'Australie et *Haloniscus anophthalmus* Taiti, Ferrara & Iliffe, 1995, espèce aveugle de l'eau anchialine d'une grotte de la Nouvelle Calédonie), mais les auteurs sont unanimes à considérer qu'il s'agit d'un retour secondaire à la vie aquatique [22, 43, 55].

Nous concluons de ces arguments que le mode de vie de *Cantabroniscus primitivus*, représente un retour secondaire à la vie aquatique et qu'il ne prouve pas une origine indépendante de la Section des Synocheta. À notre avis, *Cantabroniscus* comme *Typhlotricholigioides*, malgré le fait qu'ils appartiennent à la première tribu, sont, en considérant leur morphologie, des formes très spécialisées.

Remerciements. Nous sommes reconnaissant à l'Académie Roumaine pour le support financier (Grant 238/2000) et à l'Académie Autrichienne des Sciences pour les stages de documentation accordés à Vienne et à Mondsee. Nous adressons nos vifs remerciements à Madame Dr. Ana Isabel Camacho (Musée National de Sciences Naturelles de Madrid) pour le précieux matériel de *Cantabroniscus primitivus* ainsi qu'à ceux qui nous ont aidé dans notre documentation bibliographique: Dr. H. Dalens (Merilla), Dr. Verena Stagl, Dr. J. Gruber et Dr. P. Dworschack (Musée d'Histoire Naturelle, Vienne). Nous remercions bien vivement le Prof. Dr. Dan L. Danielopol (Institut de Limnologie, Mondsee) de nous avoir continuellement tenu au courant de nouveaux travaux concernant les problèmes qui nous intéressent.

BIBLIOGRAPHIE

1. ARGANO R., *Isopoda terrestria: Oniscidea,* in: JUBERTHIE et DECU (eds.), Encyclopaedia Biospeologica, Moulis – Bucarest, pp. 141–146, 1994.
2. BOWMAN E.T., Xilitloniscus, *a new genus for the Mexican troglobitic isopod, Cordioniscus laevis Rioja (Oniscoidea: Trichoniscidae).* Proc. Biol. Soc. Washington, 78, 209–216, 1965.

3. BRUSCA R. C., WILSON G.D.F., *A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations.* Mem. Queensland. Mus., 31, 143–204, 1991.
4. DALENS H., *Sur un nouveau genre de Trichoniscidae* Balearonethes sesrodesanus *n. g., n. sp. (Isopoda, Oniscoidea).* Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **113**, 3–4, 298–302, 1977.
5. DALENS H., *Sur un nouveau genre d'oniscoide «aquatique» provenant du sud-est Asiatique: Thailandoniscus annae (Isopoda, Oniscidea, Styloniscidea).* Spixiana, **12**, *1*, 1–6, 1989.
6. DARLU P., TASSY P., *La reconstruction phylogénétique. Concepts et metodes.* Masson, Paris, 245 p., 1993
7. DUPUIS C., *Permanence et actualité de la systématique. La «systématique phylogénétique» de W. Hennig (Historique, discussion, choix de références).* Cahiers des Naturalistes, **34**, *1*, 1–69, 1978.
8. ERHARD F., *Vergleichend – und functionell – anatomische Untersuchungen am Pleon des Oniscidea (Crustacea, Isopda) Zugleich ein Beitrag zur phylogenetischen Systematic derLandasseln. Zoologica*, **145**, 114 p., 1995.
9. ERHARD F., *Phylogenetic relationships within the Oniscidea (Crustacea, Isopoda).* Israel Journ. of Zool. **44**, 303–309, 1998.
10. GOUJET D., MATILE M., JANVIER P., HUGOT J.-P., *Systématique cladistique.* Biosystema, **2**, Paris, 195 p., 1988.
11. GRUNER H.-E., *Isopoda* In DAHL – Die Tierwelt Deutschlands, 51. und 53. Teil, *Krebstiere oder Crustacea*, Gustav Fischer Verlag, V, *1, 2,* 380 p., 1965/1966.
12. GRUNER H.-E., *Klasse Crustacea,* in: KAESTNER – Lehrbuch der *speziellen Zoologie.*Gustac Fischer Verlag, 1993
13. GUȚU M., ILIFFE T.M., *Description of a new Hirsutiid (n.g., n.sp.) and reassignement of this family from order Mictacea to the new order Bochusacea (Crustacea, Peracarida).* Trav. Mus. natl. Hist. nat. «Grigore Antipa», **XL**, 93–120, 1998.
14. HENNIG W., 1998. *Phylogenetische Systematik.* Paul Parey, Berlin et Hamburg, 246 p., 1982.
15. HESSLER R., WATLING L., *Les Péracarides: un groupe controversé*, in: GRASSÉ – *Traité de Zoologie,* **VII**, 1–10, 1999.
16. MATILE M., TASSY P., GOUJET D., *Introduction à la systématique zoologique (concepts, principes, métodes).* Biosystema, **1**, 126 p., 1987.
17. MAYR E., *Histoire de la biologie. Diversité, évolution et hérédité.* Fayard, Paris, 1205 p., 1982.
18. MAYRAT A., SAINT LAURENT M. de, *Classe de Malacostraces. Malacostraca Latreille, 1802,* in: GRASSÉ – *Traité de Zoologie*, Fasc. II, Crustacea, 841–862, 1996.
19. RACOVITZA E. G. *Sphéromiens et Révision des Monolistrini (Isopodes sphéromiens).* Arch. Zool. exp. gén., **IV**, *3*, 625–758, 1910.
20. RACOVITZA E. G., *Cirolanides.* Arch. Zool. exp. gén., **X**, *5*, 203–329, 1912.
21. RIOJA E. *Estudios carcinologicos. XXIX.Un nuevo genero de Isopodo Triconiscido de la Cueva de Ojo de Aqua Grande, Paraje Nuevo, Cordoba,* Ver. An. Inst. Biol. Mexico, **23**, 227–241, 1953.
22. ROMAN M.-L., DALENS H., *Ordre des Isopodes (Epicarides exclus)(Isopoda, Latreille, 1917),* in: GRASSÉ – *Traité de Zoologie*, VII, III A, *Crustacés, Péracarides*, Mem. Inst. Océanogr. Monaco, **19**, *8*, 177–278.
23. SCHMALFUSS H., *Skelett und Extremitäten – Muskulatur des Isopoden – Cephalothorax. Ein Beitrag zur Klärung von Phylogenie und Systematik der incertae-sedis – Familie Tylidae (Crustacea).* Z. Morph. Tiere, **78**, 1–91, 1974.
24. SCHMALFUSS H., *Asseln*, in: Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, **17**, 28 p., 1983.
25. SCHMALFUSS H., *Phylogenetics in Oniscidea.* Monit Zool. Ital., (NS), Monogr., **4**, 3–27, 1989.
26. SCHMALFUSS H., *Evolutionary strategies of the antennae in terrestrial Isopods.* Journ. Crust. Biol. **18**, *1*, 10–24, 1998.
27. SCHRAM F.R., *On the classification of the Eumalacostraca.* Journ. Crust. Biol. **1**, 1–10, 1981.

28. SCHRAM F.R., *Relationships within eumalacostracan Crustacea.* Transactions of the San Diego Soc. Nat. History, **20**, 301–312, 1984.
29. SCHRAM F.R., *Crustacea*, Oxford University Press, 606 p., 1986.
30. SCHULTZ G.A., Mexiconiscus tlamayaensis, *a new genus and species of terrestrial cave isopod from San Luis Potosi, Mexico.* Transactions of the American Microscopical society, **83**, 376–380, 1964.
31. SCHULTZ G.A., Xilitloniscus *Bowman a synonym of* Mexiconiscus *Schultz with notes on the species involved (Isopoda, Oniscoidea).* Crustaceana, **14**, 255–258 1968.
32. SCHULTZ G.A., Tyohlotricholigioides *and* Mexiconiscus *from Mexico and* Cylindroniscus *from North America (Isopoda: Oniscidea: Trichoniscidae).* Journal of Crustacean Biology, **14**, *4*, 763–770, 1994.
33. SIEWING R., *Studies in malacostracan morphology: results and problems,* in: WHITTINGTON and ROLF (Eds.), *Phylogeny and Evolution of Crustaceans*, Museum of Comparative Zoology Cambridge, Mass., 85–103, 1963.
34. SKET B., *Isopoda : Oniscidea.* pp. 482–485. In BOTOSANEANU L. (Ed.), *Stygofauna Mundi*, Leiden, Brill/Backhuys, 1986.
35. SUDHAUS W., REHFELD K., *Einführung in die Phylogenetik und Systematik.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart–Jena–New York, 219 p., 1992.
36. TABACARU I., *Sur la classification des Trichoniscidae et la position systématique de* Thaumatoniscelus orghidani *Tabacaru, 1973 (Crustacea, Isopoda, Oniscidea).* Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza, **XXXII**, 43–85, 1993.
37. TABACARU, I., *Sur* Caucasonethes vandeli *n. sp. (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) isopode terrestre cavernicole de Roumanie.* Mém. de Biospéol., XX: 231–238, 1993.
38. TABACARU, I., *Les Trichoniscidae des grottes de Roumanie. Description d'une nouvelle espèce troglobie:* Trichoniscus racovitzai *n. sp.(Crustacea, Isopoda, Oniscidea).* Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza, **XXXIII**, 49–61, 1994.
39. TABACARU, I., *Contribution à l'étude du genre* Hyloniscus*(Crustacea, Isopoda) II. Diagnoses des genres* Hyloniscus *et* Nippononethes *nov. gen. La tribu des Spelaeonethini.* Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza, **XXXV**, 21–62, 1996.
40. TABACARU, I. & DANIELOPOL, D.L., *Phylogénie des Isopodes terrestres.* C. R. Acad. Sci. Paris. sér. III, p. **319**, Sciences de la Vie, Évolution, 71–80, 1996.
41. TABACARU, I. & DANIELOPOL, D.L., *Phylogenese et convergence chez les Isopodes terrestres.* Vie et Milieu, Laboratoire Arago – Université P. et M. Curie – Paris, **46** (Special issue : Evolution): 171–181, 1996 .
42. TABACARU, I. & DANIELOPOL, D.L., Contribution à la connaissance de la phylogénie des Isopoda (Crustacea). Vie et Milieu, **49** (2/3), 163–176, 1999.
43. TAITI S., FERRARA F., ILIFFE I. T. H., *A new species of* Haloniscus *Chilton, 1920 from New Caledonia (Isopoda, Oniscidea).* Crustaceana, **68**, 3, 321–328, 1995.
44. TASSY P. (ed.), *L'ordre et la diversité du vivant.* Fondation Diderot, Fayard, Paris, 289p., 1986.
45. TASSY P., *Le cladisme, trente ans après* Phylogenetic Systematics; *quelques remarques à propos de débats récents.* Vie et Milieu, **46**, 2, 115–123, 1996.
46. VANDEL A., *Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscidea (Isopodes terrestres).* Bull. biol. Fr. Belg. Supl. **30**, 136p., 1943.
47. VANDEL A., *La répartition géographique des Oniscoidea (Crustacés; Isopodes terrestres).* Bull. biol. Fr. Belg., **79**, 4, 221–272, 1946.
48. VANDEL A., *Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses génitales chez les Crustacés Isopodes.* C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D, **245**, 2160–2163, 1957.
49. VANDEL A., *Isopodes terrestres (Première partie),* in: Faune de France **64**, P. Lechevalier, Paris, 416 p., 1960.

50. VANDEL A., *Biospéologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles.* Paris, Gauthiers – Villars Ed., Paris, 619 p., 1964.
51. VANDEL A., *Sur l'existence d'Oniscoïdes très primitifs menant une vie aquatique et sur le polyphylétisme des Isopodes terrestres.* Ann. Spéléol., **XX**, 4, 489–518, 1965.
52. VANDEL A., *Observations complémentaires sur* Cantabroniscus primitivus *Vandel (Crustacés; Isopodes; Oniscoidea; Trichoniscidae).* Ann. Spéléol. **XXI**, 3, 643–650, 1966.
53. VANDEL A., *La répartition de* Cantabroniscus primitivus *(Crustacé: Isopodes: Oniscoïde).* Ann. Spéléol., **XXII**, 3 (1967), 787–795, 1968.
54. VANDEL A., *Un troisième Oniscoïde cavernicole menant une vie aquatique*: Mexiconiscus laevis *(Rioja).* Ann. Spéléol., **25**, 1, 161–171, 1970.
55. VANDEL A., *Les Isopodes terrestres de l'Australie. Etude systématique et biogéographique.* Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris (A. Zool.), **82**, 171p., 1973.
56. VANDEL A., *Les Isopodes terrestres et cavernicoles de l'île de Cuba (second mémoire).* In Résultats des expéditions biospéologiques cubano – roumaines à Cuba. **3**, 35–76, 1981.
57. WÄGELE J.W., *Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntisse.* Zoologica, **140**, 262p., 1989.
58. WATLING L., *An alternative phylogeny of peracarid crustaceans.*J. Crust. Biol., **1**, 201–210, 1981.
59. WATLING L., *Peracaridan disunity and its bearing on Eumalacostracan phylogeny with a redefinition of Eumalacostracan Superorders*, in: SCHRAM – *Crustacean Phylogeny*, 213–228, 1983.
60. WATLING L., *Toward understanding the relationships of the Peracardian orders: the necessity of determining exact homologies,* in: F. R. SCHRAM and J. C. von VAUPEL KLEIN, eds. *Crustaceans and the biodiversity crisis.* Brill Academic Publishers, Leiden, The Netherlands, 73–89, 1999.
61. WETHEIDE W., RIEGER R. (eds.), *Spezielle Zoologie.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1996
62. WILEY E.O., SIEGEL-CAUSEY D., BROOKS D.R., FUNK V.A., *The Compleat Cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures.* University of Kansas, Publ. **19**, 158 p., 1991.

Institute of Speleology "E. Racovitza" Bucharest
Str. Frumaosa 11, R-78114

(Présenté à la Conférence Internationale
«Karst Studies and Problems: 2000 and Beyond»
July 14–22, 2000, Cluj-Napoca, Romania