

Données Faunistiques et Ecologiques sur les Stenasellidae

(Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines)

par

Guy MAGNIEZ*

Ecological and Faunistic Data on the Stenasellidae (Crustacea Isopoda Asellota of Subterranean Waters)

SUMMARY

Some important morphological features, which are discussed here, point out that the Stenasellids (*Crustacea Isopoda Asellota*) must be considered as a true family (*Stenasellidae*), independent from the *Asellidae*.

A definition and a renewed diagnosis of the *Stenasellidae* Dudich, 1924, are given.

Their relationships must be pursued, especially in the marine *Parastenetroidea* and in the psammic *Microcerberidae*.

Until 1938, the group was known only from subterranean waters of southern Europe. Now, several genera and many thermophil species from north-tropical underground waters have been discovered in Africa (5 gen., 12 sp.), Asia (1 gen., 2 sp.) and central America (1 gen., 4 sp.).

The Stenasellids are very active burrowers. Such a behaviour explains how their phyletic lines had colonized the continental underground waters, by migrations from the littoral gravels to the underflow of rivers, phreatic alluvial waters and finally, to the karstic waters.

The typical medium for the life of the group is represented by the phreatic zones of African shields arenas.

In European phyletic lines, the speciation seems to be linked with tertiary subsidences (within the tyrrhenian area, for the line of *Stenasellus virei*).

The European species which have survived quaternary glaciations may have diversified themselves (rising of subspecies), recolonizing newly vacant biotopes on postglacial ages.

* Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Université de Dijon, 6, boulevard Gabriel, 21000 DIJON, FRANCE.

SOMMAIRE

PREMIER CHAPITRE: DONNEES FAUNISTIQUES ET BIOGEOGRAPHIQUES

I - GENERALITES	4 - 7
II - LA FAMILLE DES STENASELLIDAE DUDICH, 1924	7 - 9
A. Historique	7
B. Définition de la famille	8
III - DIAGNOSE RENOVEE DE LA FAMILLE	9 - 11
A. Corps	9
B. Appendices	10
IV - JUSTIFICATION MORPHOLOGIQUE DE L'INDEPENDANCE DU GROUPE	22-23
V - CLE DICHOTOMIQUE PERMETTANT DE DISTINGUER LES 4 SUPER-FAMILLES D'ASELLOTA ET LES 2 FAMILLES DES ASELLOIDEA	23-24
VI - LES GENRES DE STENASELLIDAE ET LEURS ESPECES (Taxonomie et écologie)	24-59
Liste des genres de <i>Stenasellidae</i>	24
Clé dichotomique des genres de <i>Stenasellidae</i>	24
A. Genre <i>Stenasellus</i> Dollfus, 1897 (= <i>Protelsonia</i> Méhely, 1924)	25
1. <i>Stenasellus virei</i> Dollfus, 1897	26
2. <i>Stenasellus nobrei</i> Braga, 1942	36
3. <i>Stenasellus racovitzaei</i> Razzauti, 1925	37
4. <i>Stenasellus buili</i> Remy, 1949	38
5. <i>Stenasellus asiaticus</i> Birstein et Starostin, 1949	40
6. <i>Stenasellus pardii</i> Lanza, 1966	40
7. <i>Stenasellus costai</i> Lanza, Chelazzi et Messina, 1970	41
8. <i>Stenasellidae</i> gen.? sp.? Boutin, 1971	42
9. <i>Stenasellus breuili</i> Racovitza, 1924	42
10. <i>Stenasellus galhanoae</i> Braga, 1962	43
11. <i>Stenasellus hungaricus</i> (Méhely, 1924)	43
12. <i>Stenasellus gorgjevici</i> Racovitza, 1924	44
13. <i>Stenasellus bureschi</i> Racovitza, 1950	45
14. <i>Stenasellus lakatnicensis</i> Buresch et Guéorguiev, 1962	45
15. <i>Stenasellus miragicus</i> Argano, 1968	46
16. <i>Stenasellus assorgiai</i> Argano, 1968	46
17. <i>Stenasellus skopljensis</i> Karaman, 1936	46
18. <i>Stenasellus rumelicus</i> Cvetkov, 1967	47
B. Genre <i>Johannella</i> Monod, 1924	48
1. <i>J. purpurea</i> Monod, 1924	48
C. Genre <i>Metastenasellus</i> Magniez, 1966	49
1. <i>Metastenasellus leleupi</i> (Chappuis, 1951)	50
2. <i>Metastenasellus congolensis</i> (Chappuis, 1951)	50
3. <i>Metastenasellus dartevellei</i> (Chappuis, 1952)	52
4. <i>Metastenasellus wikkiensis</i> Lincoln, 1972	52

D. Genre <i>Parstenasellus</i> Magniez, 1966	52
1. <i>P. chappuisi</i> (Remy, 1938)	52
E. Genre <i>Magniezia</i> Lanza, 1966	53
1. <i>Magniezia africana</i> (Monod, 1945)	54
2. <i>Magniezia guineensis</i> (Braga, 1950)	54
3. <i>Magniezia studiosorum</i> Sket, 1969	56
4. <i>Magniezia laticarpa</i> (Birstein, 1972)	56
F. Genre <i>Mexistenasellus</i> Cole et Minckley, 1972	56
1. <i>Mexistenasellus coahuila</i> Cole et Minckley, 1972	57
2. <i>Mexistenasellus parzefalli</i> Magniez, 1972	57
3. <i>Mexistenasellus wilkensi</i> Magniez, 1972	59
4. <i>Mexistenasellus magniezi</i> Argano, 1973	59

DEUXIÈME CHAPITRE: ETHOLOGIE ET HISTOIRE DES STENASELLIDAE

I ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT FOUISSEUR DES STENASELLES	59-67
A. Cas de <i>Stenasellus virei</i>	59
B. Cas des autres <i>Stenasellidae</i>	64
C. Cas fondamental des <i>Stenasellidae</i> des nappes d'arènes tropicales	64
II PROBLÈMES DE L'ORIGINE DE CETTE FAUNE	67-77
A. Historique	67
B. Les faits	69
1. Place des <i>Stenasellidae</i> parmi les Asellotes	69
2. La question de la souche épigée	69
3. Ancienneté de l'habitat et âge des karsts	71
C. Le problème de la souche des Sténaselles	73
1. Une ou plusieurs souches marines pour le groupe?	73
2. Un groupe d'Asellotes anophtalmes marins, littoraux et fouisseurs	74
3. La connaissance biogéographique des formes africaines...	75
4. Le cas des groupes balkaniques du genre <i>Stenasellus</i> ...	75
5. Pour les espèces du groupe <i>virei</i> ...	75
6. Le cas du groupe de <i>St. breutili</i> ...	77
7. La subspéciation...	77
CONCLUSIONS	77
Résumé	79

PREMIER CHAPITRE DONNEES FAUNISTIQUES ET BIOGEOGRAPHIQUES

I. GENERALITES

A la fin du XIX^{ème} siècle, seules quelques espèces d'Asellides d'eau douce étaient connues. Elles se répartissaient sur plusieurs continents (Amérique du Nord, Asie mineure et extrême-orientale, Europe). Toutes étaient alors rapportées au genre *Asellus* Geoffroy, 1764 (Henry et Magniez 1970). En 1896, lors d'une exploration du Gouffre de Padirac (Lot, France), Viré et Raymond capturèrent dans les eaux souterraines, à quelques 150 m de profondeur, deux individus d'un Asellote apigmenté et anophtalme encore inconnu. Lors de la laborieuse remontée du puits vertical, un tube contenant l'un d'eux fut perdu. Néanmoins, Viré signala immédiatement sa découverte, tout en s'étonnant de certains caractères du Crustacé. On lui doit en particulier les remarques suivantes (1897a): "... M. le Professeur Bouvier a bien voulu attirer mon attention sur un caractère *archaïque* beaucoup plus accentué que paraît présenter notre "*Asellus*" de Padirac. Il est excessivement allongé et, lorsque je le vis accroché à ma nasse, je le pris tout d'abord pour un ver. Ce n'est qu'en le tenant en main que je reconnus sa vraie nature. Or, ceci provient en partie de ce que les anneaux de l'abdomen ne sont pas soudés, ce qui le rapproche des Asellides des faunes géologiques ... On est en droit de se demander, en considérant ces deux espèces (*Stenasellus viréi* et *Sphaeromides raymondii*, tous deux capturés en 1896), si nous ne sommes pas en présence de restes de faunes tertiaires marines ou saumâtres, qui auraient survécu dans les eaux progressivement dessalées"...

C'est seulement à l'aide de cet exemplaire ♀ de 7 mm subsistant, que Dollfus décrivit très sommairement l'espèce au début de 1897. L'auteur jugea bon, à juste titre, de créer le genre nouveau *Stenasellus*, afin de séparer cette forme originale des *Asellus* épigés et hypogés connus alors. La description fut complétée et illustrée peu après (Dollfus 1898). L'unique exemplaire du Crustacé était malheureusement en mauvais état et Dollfus crût discerner 3 segments pléonaux libres en avant du pléotelson. Si cette observation avait été exacte, il n'aurait sans doute pas été possible de ranger *St. viréi* parmi les Asellotes et il aurait fallu créer pour lui un nouveau sous-ordre d'Isopodes. Dans son travail de thèse, Viré réunit en 1899 les premières observations éthologiques sur l'espèce et une figuration plus fidèle du Crustacé (qu'il dénomme occasionnellement *Stenasellus vacuus*!) qui nous permettent d'identifier aisément le *Stenasellus viréi viréi*, forme que j'ai retrouvée en 1963 dans le Gouffre de Padirac et que j'ai pu mettre en évidence dans la nappe alluviale de la Dordogne (voir plus loin).

Hansen, qui avait reçu 3 Sténaselles capturés par Viré à Padirac, en août 1904, put examiner cette forme, notant qu'elle possédait seulement 2 pléonites libres en avant du pléotelson et qu'il s'agissait donc d'un véritable Asellote. Par contre, il constata que le genre *Stenasellus* montrait des structures très particulières (ankylose partielle de la tête et du premier péréonite libre, développement considérable des

deux pléonites libres, etc....) qui le différenciaient profondément des Asellides véritables. L'exactitude de cette observation et ce discernement des caractères anatomiques fondamentaux sont dus à la connaissance précise qu'avait Hansen de l'ensemble des Asellotes et en particulier des formes marines, alors que la

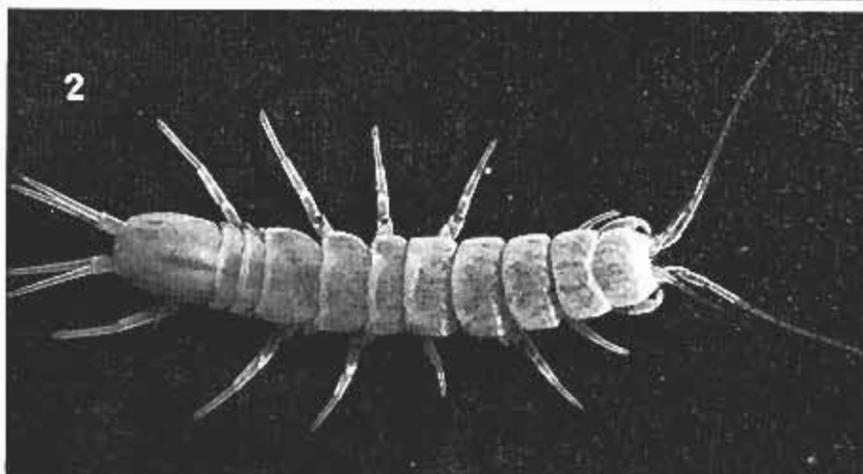
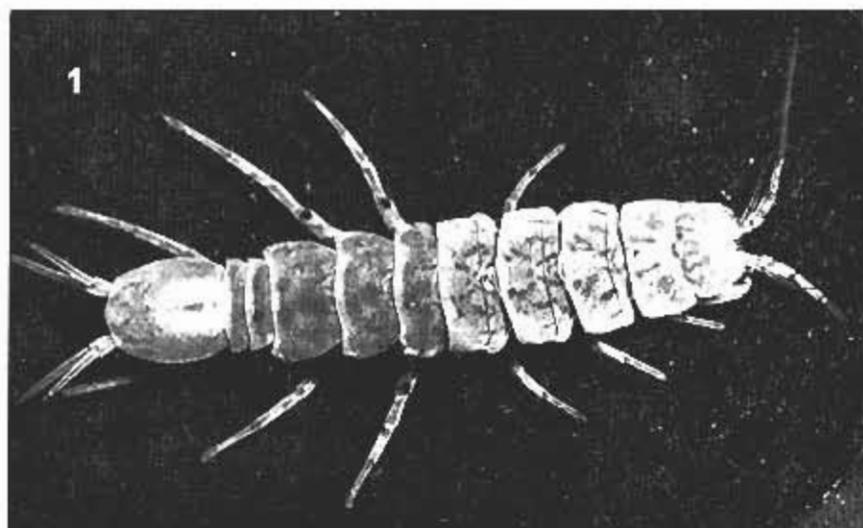


Planche I

1. *Stenasellex virei* Dollfus, 1897, subsp. *huxtoni* Magniez, 1968: grande femelle adulte de 10 millimètres, provenant de la grotte du Coueil-di-Her (Haute-Garonne, France).

2. *Stenasellex huili* Remy, 1949: grande femelle adulte de 14 millimètres, provenant de la grotte de la Guiraudasso (Soulatgé, Aude, France). On remarque l'important développement des pointes pleurales des pléonites I et II chez cette espèce.

comparaison entre-elles des seules formes dulçaquicoles mène à une impasse. Selon Hansen (1905), on pouvait alors découper le sous-ordre des Asellotes en 3 familles:

* Les *Asellidae* Sars: groupe d'eau douce dont le nombre d'espèces paraissait très limité à l'époque. Le genre *Stenasellus* devait constituer à lui seul une sous-famille particulière.

* Les *Parasellidae* Hansen: groupes très riches en formes surtout marines.

* Les *Stenetriidae* Hansen: groupe créé pour le genre *Stenetrium* Haswell qui comprenait alors une dizaine d'espèces des mers chaudes.

Or, dans une optique différente, Sars avait déjà, dès 1899, réparti en 4 familles indépendantes (*Janiridae*, *Munnidae*, *Desmosomidae* et *Munnopsidae*) les genres regroupés par Hansen en 1905 dans la nouvelle famille des *Parasellidae*.

Les auteurs suivants, selon qu'ils étaient enclins à être plus sensibles, soit aux arguments de Sars, soit à ceux de Hansen, furent amenés, soit à créer de nouvelles familles au sein des Asellotes, soit à ramener celles-ci au rang de subdivisions des 3 familles de Hansen (1905). Ainsi, Dudich estima que les espèces de *Stenasellus* connues en 1924 présentaient de telles différences structurales avec les *Asellidae* proprement dits que ce genre devait être isolé des autres Asellotes et constituer une famille distincte. Cette remarquable intuition fut suivie et développée par Arcangeli (1938) qui, au terme d'une analyse critique très détaillée, donna une diagnose précise de la famille des *Stenasellidae* Dudich, diagnose qui reprenait pour l'essentiel les critères retenus pour le genre *Stenasellus* lui-même par Racovitza (1924).

Entre les systèmes soutenus respectivement par Sars et Hansen, des auteurs modernes (Gruner en 1965, par exemple) ont adopté une solution de compromis (Bocquet et Lévi 1955; Amar 1957). Celle-ci consiste à élever au rang de super-familles, voire de tribus, les trois familles fondamentales reconnues par Hansen et à conserver le rang de familles aux groupes définis comme tels par Sars et ceux qui le suivirent.

Or, des prospections récentes ont révélé, tant en mer qu'en eaux souterraines, l'existence d'Asellotes qu'il est difficile de classer dans l'une ou l'autre des trois familles de Hansen. Citons les genres: *Protojanira* Barnard, 1927, avec 4 espèces troglobies, apigmentées et anophtalmes d'Afrique du Sud (selon Birstein, 1965, et à juste titre, le genre monospécifique *Anneckella* Chappuis et Delamare, 1957 est synonyme de *Protojanira*); *Gnathostenetroides* Amar, 1957, forme littorale de Méditerranée orientale; *Caecostenetroides* Fresi et Schiecke, 1968, forme psammique littorale de la baie de Naples.

Amar (1957), après avoir décrit *Gnathostenetroides laodicense* en discuta la position parmi les Asellotes et conclut à la nécessité de créer au sein du sous-ordre, à côté des trois familles de Hansen, un quatrième groupe équivalent à celles-ci: la famille des *Parastenetriidae* pour le genre cité plus haut. Cette famille devient dans la nomenclature actuelle la super-famille des *Parastenetroidea*. Fresi et Schiecke y mettent *Caecostenetroides ischitanum* et, après avoir examiné les descriptions des Asellotes souterrains d'Afrique du Sud, je pense qu'il faut également y placer *Protojanira prenticei* Barnard, *P. perbrincki* Barnard, *P. ficksi* (Chappuis et Delamare, 1957) et *P. leleupi* Grindley.

Le sous-ordre des *Asellota* Latreille, 1806 comprend donc désormais les 4 super-familles suivantes:

A. **Paraselloidea**: Important ensemble de formes marines que les travaux successifs de Sars (1899), Stebbing (1913), Hansen (1916), Nordenstam (1933), Karaman (1934), Menzies (1956, 1962) subdivisent en 22 familles dont 5 sont considérées comme invalides par Wolff (1962) dans sa magistrale étude sur les Asellotes bathyaux et abyssaux. Parmi eux, j'aurai seulement l'occasion de citer certaines espèces de *Microparasellidae* appartenant au genre *Microcharon* Karaman, qui cohabitent parfois en eau douce souterraine avec des *Stenasellidae*. La biologie de ces *Paraselloidea* interstitiels a fait récemment l'objet d'une étude très détaillée (Coineau 1971).

B. **Stenetroides**: Une seule famille, les *Stenetriidae* Hansen, 1905, avec le seul genre *Stenetrium* Haswell, dans lequel Wolff (1962) recense 31 espèces, toutes marines, la plupart eulittorales et thermophiles (15-30°), réparties dans toutes les mers tropicales.

C. **Parastenetroides**: Une seule famille, les *Parastenetriidae* Amar, 1957, avec les trois genres *Caecostenetroides*, *Gnathostenetroides* et *Protojanira*. Notons que les deux premiers, marins et méditerranéens sont eulittoraux et thermophiles (17-27°), tandis que le troisième a colonisé les eaux douces de l'Afrique australe.

D. **Aselloidea**: 2 familles:

1. *Asellidae* Sars, 1899: Groupant de nombreuses espèces des eaux douces de l'hémisphère boréal (plus de 150 espèces connues en 1970, mais des formes souterraines restent à découvrir et à décrire), ils sont typiquement oculés, mais représentés par une majorité d'espèces anophtalmes confinées dans les eaux souterraines. Une récente étude biogéographique (Henry et Magniez 1970a) y distingue une dizaine de genres. J'aurai simplement l'occasion de citer les genres *Proasellus* (Europe méridionale), *Brugasellus* et *Synasellus* (Péninsule ibérique), car ils comportent des espèces hypogées pouvant occuper des biotopes aquatiques souterrains identiques à ceux des *Stenasellidae* de ces régions.

2. *Stenasellidae* Dudich, 1924: Certains d'entre eux sont plus particulièrement étudiés dans ce travail. On y reconnaît maintenant 6 genres: *Stenasellus* Dollfus, 1897, *car. emend.* Racovitza, 1924; *Johannella* Monod, 1924; *Metastenasellus* Magniez, 1966; *Parastenasellus* Magniez, 1966; *Magniezia* Lanza, 1966 et *Mexistenasellus* Cole et Minckley, 1972.

II. LA FAMILLE DES STENASELLIDAE DUDICH, 1924

A. **Historique**: Les premières définitions du groupe sont la diagnose du genre *Stenasellus* donnée par Dollfus (1897), reprise l'année suivante (Dollfus 1898) et considérablement améliorée par Racovitza en 1924, puis la diagnose de la famille ébauchée par Dudich en 1924 et longuement développée par Arcangeli en 1938. Toutes datent d'une époque à la fin de laquelle on ne connaissait encore qu'un nombre très limité d'espèces. Pour tenir compte des nombreuses découvertes plus

récentes, j'ai donné une diagnose plus générale en 1966. Elle a dû subir quelques retouches de détail (Magniez, 1970a), afin de s'appliquer aux espèces extra-européennes recensées depuis cette date. Pourtant, les *Stenasellidae* constituent un groupe d'Asellotes encore incomplètement connu. On peut encore s'attendre à des découvertes de nouvelles espèces, voire de nouveaux genres dans l'avenir. C'est pourquoi il faut éviter d'en fournir prématurément une diagnose trop rigide et trop complexe, comme Arcangeli l'avait fait. Cette définition doit faire intervenir des caractères généraux qui rapprochent mutuellement les différents genres des *Stenasellidae*, mais qui les séparent nettement des *Asellidae* au sein de la superfamille des *Aselloidea*.

B. Définition de la famille: Groupe archaïque d'Aselloïdes phréatiques et karstiques. Toutes les formes actuellement connues (6 genres et plus de 30 espèces, dont certaines hautement polytypiques) sont anophtalmes. La taille est relativement importante: 5 à 26 mm, selon les espèces. Les ♀ sont très généralement plus grandes que les ♂. La pigmentation tégumentaire est nulle, mais la plupart des formes qui ont pu être observées sur le vivant possèdent des pigments roses ou rouges en solution dans le sang.

Toutes les espèces que j'ai pu observer ne possèdent que 2 caecums entériques, alors que les *Asellidae* en ont 4.

L'intestin postérieur, très longuement développé dans le péricéon et le pléon, montre un bourrelet ventral important bien développé, dont j'ai noté la présence chez *St. virei* et chez *St. buili*. Selon Chaudonneret (*in litt.*) cette structure peut être homologuée à une papille rectale. Elle ne semble pas exister chez les *Asellidae*. L'intestin est soutenu par un méso dorsal bien visible, ce qui serait un caractère archaïque pour un Arthropode. L'intima est bien développée et visible sur coupe. Elle fait partie de l'exuvie lors de la demi-mue postérieure de l'animal.

Stenasellus virei présente un nombre chromosomique haploïde de 27, établi en premier lieu par Vandel (1938, 1947). J-P Henry et moi-même avons pu observer à nouveau ces éléments punctiformes très petits dans des plaques équatoriales de méiose de la lignée germinale mâle. Les chromosomes, comme la plaque équatoriale elle-même, sont extrêmement petits et d'observation difficile. Ils ne rappellent en rien ce que l'on voit chez les Asellides. Le nombre chromosomique des Sténaselles serait d'ailleurs plus proche de celui des Péracarides primitifs ($n = 28$ à 31). Le cas des Aselles est extrêmement différent, ce qui offre un argument supplémentaire pour appuyer la thèse de la parenté très lâche entre les deux familles. En effet, on trouve des nombres haploïdes de 8 dans le genre asiatique *Asellus*, tandis que ce nombre varie dans l'ancien genre méditerranéen *Prousellus*: 5 chez *P. meridianus*, 6 chez *P. coxalis* et 12 chez *P. cavaticus* (Henry 1967). La rareté des individus de la plupart des espèces, la difficulté de se procurer vivantes ces formes souterraines disséminées dans les lieux géographiques lointains et isolés font que les données caryologiques sur les *Stenasellidae* restent encore plus fragmentaires que celles relatives aux *Asellidae*, ces derniers étant représentés, à côté des formes souterraines, par des espèces oculées plus répandues et généralement plus accessibles.

Les *Stenasellidae* connus actuellement vivent dans les eaux continentales

souterraines, fraîches ou thermales (5° à plus de 30°), douces ou minéralisées, entre le 45ème parallèle Nord et l'équateur qu'ils dépassent à peine vers le Sud (fig. 1).

Typiquement, ce sont des organismes thermophiles, inféodés aux grandes nappes phréatiques des régions nord-tropicales. Toutefois, les formes vivant dans les eaux karstiques de l'Europe méridionale ont été mises en évidence les premières, car ce type de milieu souterrain a été prospecté plus précocement.

Les *Stenasellidae* sont des organismes fouisseurs très actifs.

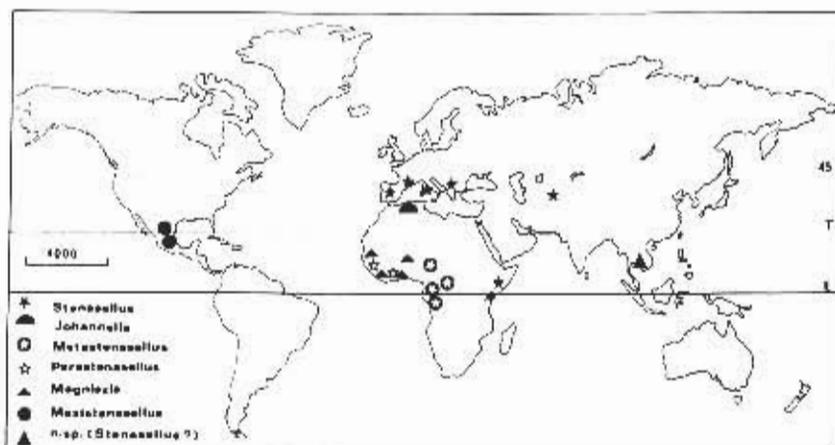


FIGURE 1

Planisphère très schématique montrant la répartition des *Stenasellidae* actuellement connus. Remarquer que les formes les plus récemment capturées sont nettement tropicales: espèces des genres *Metastenasellus*, *Parastenasellus*, *Magniezia*, *Mexistenasellus*, espèce cambodgienne, espèces somaliennes du genre *Stenasellus* car. emend., alors que le groupe a d'abord été représenté par des espèces tempérées des régions méditerranéennes de l'Europe. On peut donc attendre, dans les années à venir, des découvertes d'espèces nouvelles, principalement au niveau des terres émergées comprises entre l'équateur et le tropique du Cancer et peut-être dans les régions du Proche-Orient et indo-iraniennes. Cette répartition est très nettement indépendante de celle des *Asellides* proprement dits, dont les centres de dispersion sont davantage boréaux.

III. DIAGNOSE RENOVÉE DE LA FAMILLE

A. Corps:

1. Le céphalon, très globuleux, est formé par l'union intime de la tête et du premier segment périal. Ce segment maxillipédien est totalement incorporé et ses limites sont devenues invisibles. La région génale est bien développée, comme chez les *Isopodes* primitifs (*Cirolanides*, par exemple) et jamais remplacée par une vaste excavation dans laquelle se loge le corps mandibulaire, comme on le constate chez les *Asellotes* modernes et les *Asellidae* en particulier.

2. Le péronite libre I possède une forte concavité rostrale et l'articulation céphalo-péroniale est plus ou moins ankylosée médiotergalement.

3. Les pléonites I et II sont libres et bien développés, tant en longueur qu'en largeur, comme chez les *Isopodes* primitifs à pléonites non coalescents (*Cirolanides* par exemple), (fig. 3). Leurs régions néopleurales bien marquées, forment des pointes à direction caudale.

4. Le pléotelson, plus long que large, est formé par la coalescence parfaite des pléonites III à VI et du telson.

B. APPENDICES:

1. Antennule uniramée, moins réduite que chez les *Asellidae*; dernier article du fouet petit et plus ou moins fusionné avec le précédent.

2. Antenne: 3ème article de la hampe portant typiquement un exopodite rudimentaire, sous la forme d'un mamelon sétifère, plus réduit que celui des *Stenetroides* et *Parastenetroides*. Cette rame exopodiale n'existe plus chez les *Asellidae*.

3. Mandibule: axe longitudinal du corps mandibulaire formant un angle presque droit avec l'axe longitudinal de l'apophyse dentaire apicale. La mandibule est insérée normalement entre antenne et maxillule, sur la face sternale du céphalon. Son corps est très court et ne vient pas se loger dans une dépression de la région génale. Cette organisation rappelle celle des Isopodes primitifs, mais éloigne les *Stenasellidae* des *Asellidae* dont les insertions mandibulaires reculent considérablement, refoulant profondément les portions génales du céphalon.

4. Maxillule bilobée avec lobe interne portant typiquement 5 tiges distales.

5. Maxille avec lobe interne aussi large que les deux autres, ne portant qu'une rangée de tiges tergales uniformes.

6. Maxillipède sans épipodite, portant un oostégite membraneux normal chez la ♀ ovigère et non un lobe sétifère réduit (Wasserstrudelapparat) comme chez les *Asellidae*.

7. Péréiopodes I courts et très robustes, à rôle préhensile très marqué.

8. Péréiopodes II à VII avec un ongle distal et 1-2 épines dactyliennes, sans dimorphisme sexuel notable en général.

9. Pléopodes I ♀ absents, comme chez les autres Asellotes.

10. Pléopodes I ♂ sans rétinacle ou avec crochet rétinaculaire unique.

11. Pléopodes II ♀ triangulaires et petits, libres ou à peine soudés proximale-ment.

12. Pléopodes II ♂ avec endopodite typiquement biarticulé. Article proximal formant manubrium et article distal conformé en organe copulateur: muni d'une gouttière ou d'un canal plus ou moins partiel selon les genres, mais toujours ouvert à la fois proximale-ment et distale-ment (fig. 5 et 11).

Cette structure rapproche davantage les *Stenasellidae* des *Stenetriidae* et surtout des *Parastenetriidae* que des *Asellidae*.

FIGURE 2

A et B: Comparaison du maxillipède des *Asellidae* et des *Stenasellidae*:

A. Un maxillipède de *Proasellus valdenstis* (Chappuis) ♀: Un épipodite induré permanent (E) existe. Chez la ♀ à marsupium, le coxopodite (C) porte un lobe sétifère (W = Wasserstrudelapparat), homologue d'un oostégite. L'endite du basipodite (B) porte un rétinacle (R) à crochets nombreux, assurant une liaison avec l'appendice symétrique.

B. Un maxillipède d'une ♀ à marsupium de *Stenasellus virei* *hussoni*: L'épipodite n'existe pas. L'oostégite est normalement développé et glabre. Il ressemble aux oostégites des péréiopodes.

C. Schéma de la face ventrale de la tête et du péréonite I d'un *Stenasellidae*: *Mexistenasellus wilkensi* Magniez. Pour la clarté du dessin, certains appendices ont été totalement ou partiellement omis. 1 = Portions génales de la capsule céphalique, entières et très indurées. 2 = Mandibule à corps très court et insertion très antérieure. 3 = Paragnathe. 4 = Insertion de la maxillule. 5 = Insertion de la maxille. 6 = Insertion du maxillipède. 7 = Maxillipède, démuné d'épipodite, mais pourvu d'un oostégite (ici stade de repos génital de la ♀). 8 = Palpe mandibulaire triarticulé. 9 = Antennule (hampe de 4 articles). 10 = Antenne (hampe de 6 articles, le troisième portant un exopodite rudimentaire = *squama*). 11 = Portion latéro-antérieure du premier péréonite libre, délimitée par un sillon chez les ♀ adultes de *Stenasellidae* et ayant valeur, selon Racovitz, de précoxopodite (cf. Magniez 1968a, p.374 et les planches photographiques du présent travail). 12 = Oostégite du péréiopode I, porté par le coxopodite (stade de repos génital). 13 = Sternite du péréonite II.

13. Pléopodes III, IV et V avec endopodites charnus et respiratoires.

Exopodite III conformé en opercule protégeant les appendices suivants. Exopodites IV et V indurés, parfois styliformes, portant souvent des soies ou des écailles, mais jamais d'aire respiratoire comme celles des *Asellidae* (fig. 7).

14. Uropodes dirigés caudalement, avec insertion distale. Les deux rames bien développées.

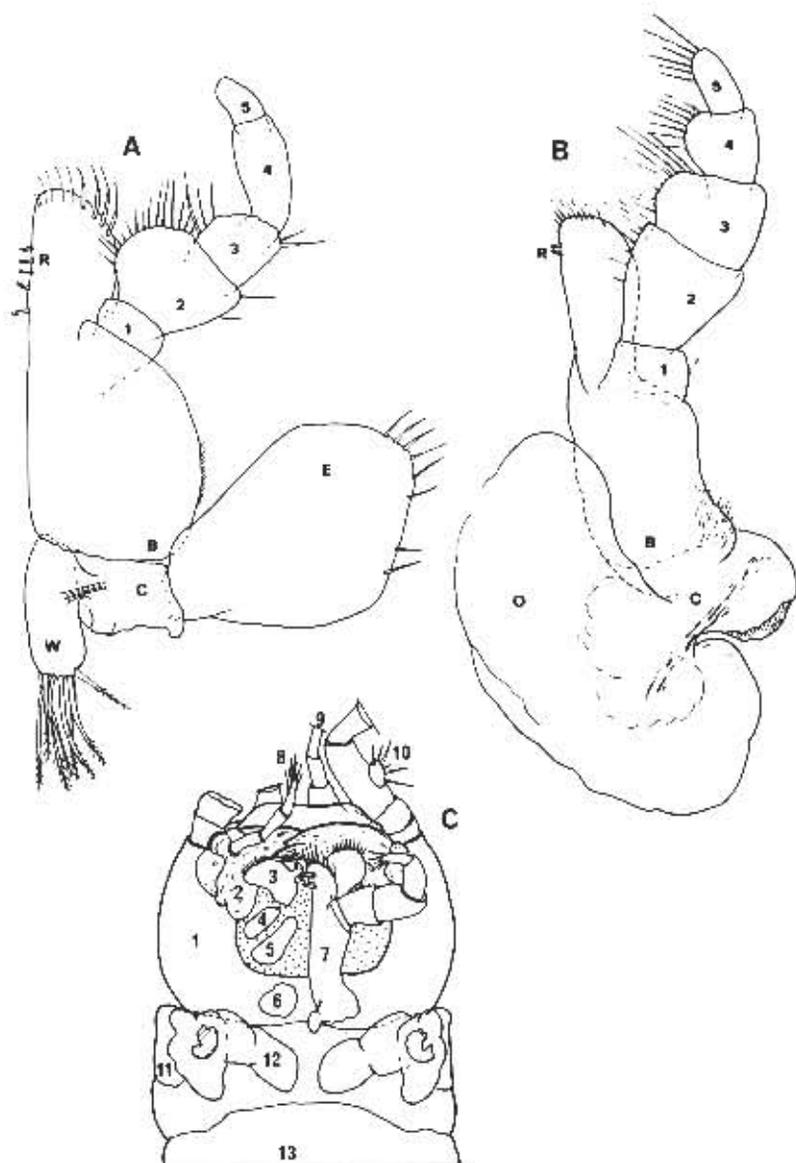


FIGURE 3

Aspect comparé du pléon des Asellotes et d'autres Isopodes:

A. Un *Stenasellidae* typique: *Stenasellus virei virei* d'Albi (♂ de 7,5 mm). Les pléonites I et II sont libres et bien développés, tant en longueur qu'en largeur.

b. Un *Asellidae* typique: *Proasellus albigensis* (Magniez) (♂ de 4,2 mm). Les pléonites I et II sont réduits, tant en longueur qu'en largeur. Ils restent assez visibles chez les espèces interstitielles au corps grêle et allongé, comme celle-ci, mais deviennent presque indiscernables sur les espèces épigées au corps trapu.

C. Un *Parastenetriidae*: *Caecostenetrondes ischiatanum* Frest et Schuеcke (d'après les auteurs, modifié). Les pléonites I et II présentent un aspect sténasellidien très net.

7 = péréonite libre n°7 (VIII en réalité); 1 = pléonite I; 2 = pléonite II; PL = pléotelson.

D. Un *Paraselloidea Microparasellidae*: *Microcharon marinus* (d'après Coineau, 1971, schématisé). Seul le pléonite I est libre.

E. Un *Microcerberidae*: *Microcerberus pauliani* Chappuis et Delamare-Dehoutteville, 1956, d'après les auteurs. Les pléonites I et II sont libres et leur développement en longueur est considérable, davantage encore que pour les *Stenasellidae*.

F. Un Isopode Valvifère: *Idotea chelipes* (Pallas, 1766), d'après Gruner, 1965. Les limites du pléonite III sont encore partiellement visibles et son incorporation au pléotelson reste incomplète.

G. Cas d'un Isopode très primitif *Cyrolana borealis* Lilljeborg, 1851, d'après Gruner, 1965. Tous les pléonites sont libres et de développement équivalent. Le sixième étant soudé au telson. Sur tous les schémas, il a été noté que le dernier péréonite libre (7) est morphologiquement le huitième, le segment des maxillipèdes étant céphalisé.

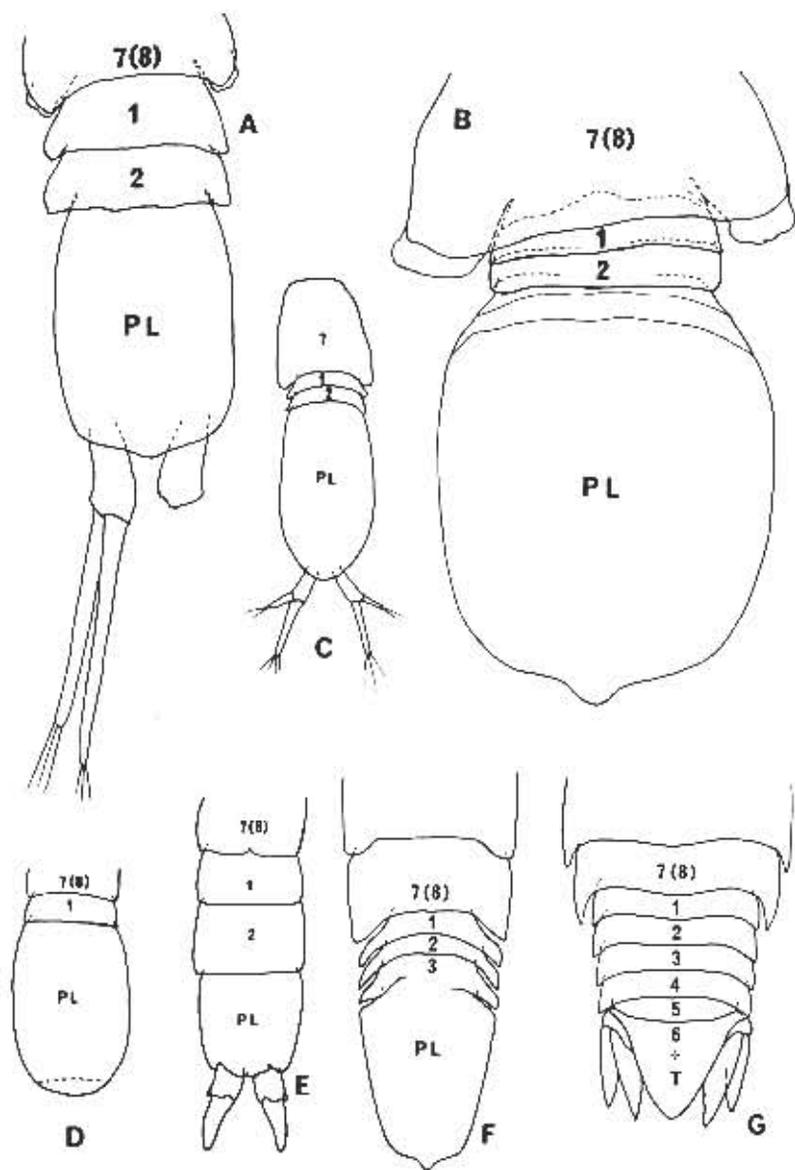


FIGURE 4

Comparaison des pléopodes I des *Stenasellidae* et des autres Asellotes:

A. Un des deux pléopodes I d'un *Stenasellidae* (*St. virei bouij*): la musculature protopodiale est très développée. Un muscle protopodio-exopodial interne (M) existe. Le rétinacle protopodial est formé d'un seul crochet très basal. Il est nul dans certains genres dont les protopodites droit et gauche sont unis proximalemt. L'exopodite porte une série de longues tiges marginales médiales (T.m.) qui constituent un véritable rétinacle exopodial.

B. Le même d'un *Asellidae* (*Proasellus vandeli* Magniez et Henry). La musculature est plus faible, le muscle protopodio-exopodial interne est atrophié. Le rétinacle protopodial est bien développé, souvent formé de crochets nombreux. La marge médiale de l'exopodite est glabre.

C. Pléopodes I de *Stenetrium siamense*, d'après Hansen, 1905, modifié: les protopodites sont complètement soudés. Les appendices sont petits, comme ceux des *Aselloidea* et sans rôle operculaire marqué.

D. Pléopodes I de *Protojanira leleupi*, d'après Grindley, 1963, modifié: les appendices sont grands et jouent le rôle d'opercules. Les protopodites sont soudés.

E. Pléopodes I soudés d'un *Paraselloidea*, d'après Sars, 1899: les appendices sont grands et jouent le rôle operculaire.

P = protopodite; R = rétinacle; Ex = exopodite.

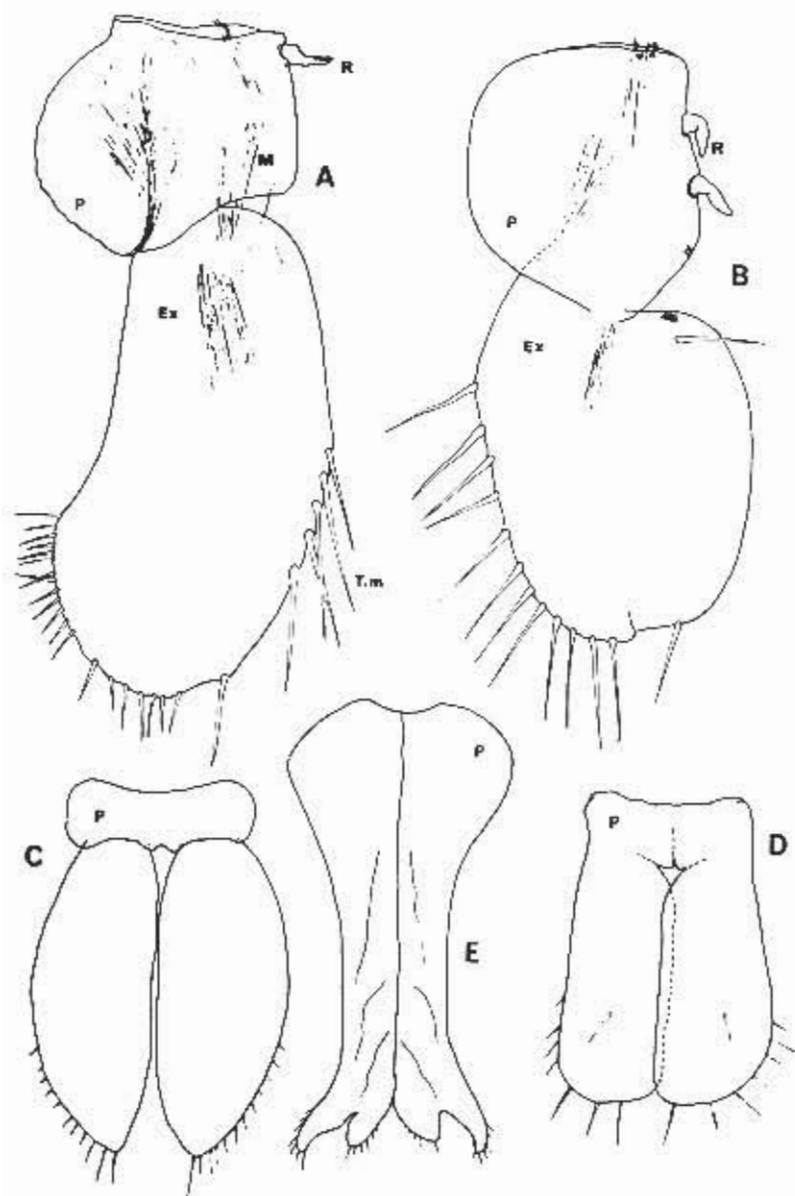


FIGURE 5

Comparaison entre le pléopode II ♂ des *Stenasellidae* et des autres Asellotes:

A. Pléopode II gauche, face tergale, d'un ♂ de 6,5 mm de *Stenasellus virci hussoni*.

B. Le même d'un ♂ adulte de *Proasellus vandeli*.

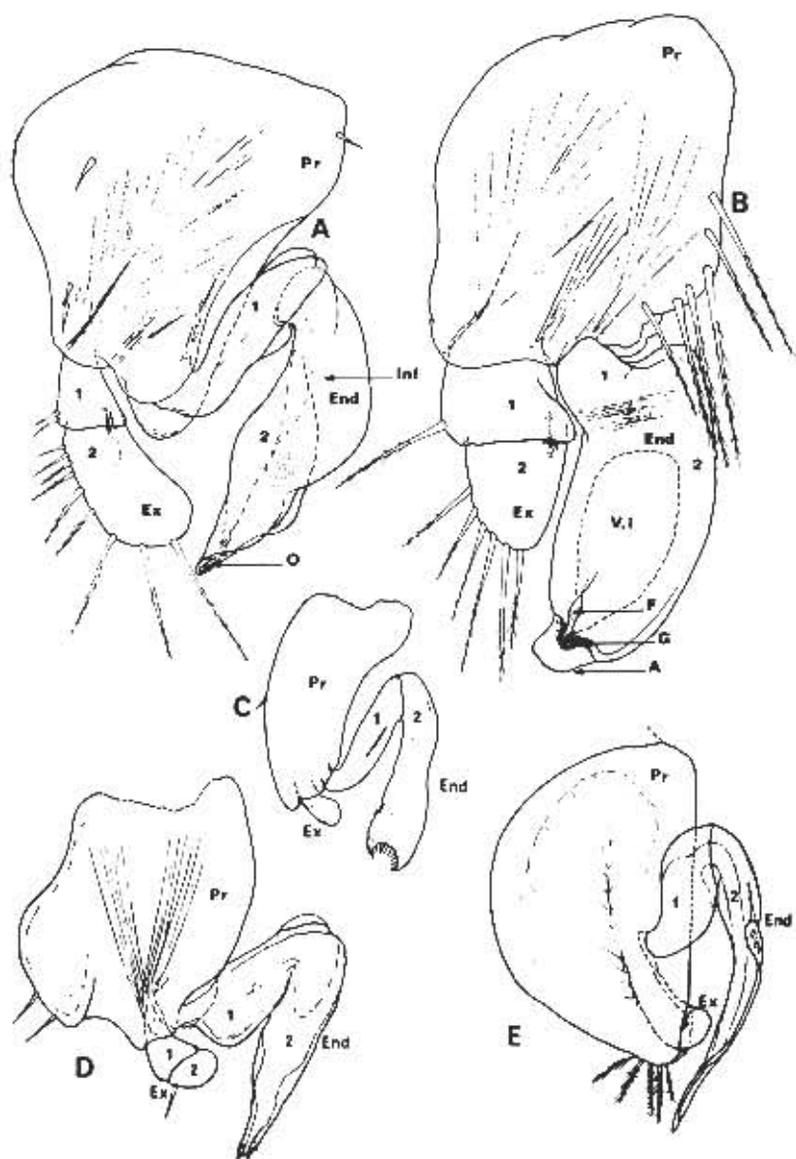
A = apophyse tergale; End = endopodite; Ex = exopodite; F = fente sternale d'invagination de la vésicule interne (V.i); G = goulot; Inf = infundibulum: vaste ouverture proximale de l'organe copulateur des *Stenasellidae*; O = orifice subterminal tergal, entouré de fins denticules chitineux; Pr = protopodite, le muscle sterno-protopodial n'est pas figuré, les muscles protopodio-exopodiaux, protopodio-endopodial ainsi que le muscle exopodial et le muscle endopodial sont schématisés. Les deux articles de l'endopodite des *Asellidae* sont totalement fusionnés en un organe massif. Chez les *Stenasellidae*, au contraire, le premier article endopodial forme en général un manubrium très mobile pour le second qui n'est jamais vésiculeux, mais infundibuliforme.

C. Pléopode II ♂ d'un *Stenetroides*: *Stenetrium abyssale* Wolff, 1962, d'après l'auteur, schématisé.

D. Le même, d'un *Parastenetroidea*: *Caecostenetroides ischiatanum* Fresi et Schiecke, d'après les auteurs, schématisé.

E. Le même, d'un *Paraselloidea*: *Munneurycope nodifrons* (Hansen, 1916), d'après Wolff (1962), schématisé.

On note donc une nette parenté de structure, de ce point de vue, entre les *Stenasellidae*, d'une part, et les *Stenetriidae* + *Parastenetriidae*, d'autre part.



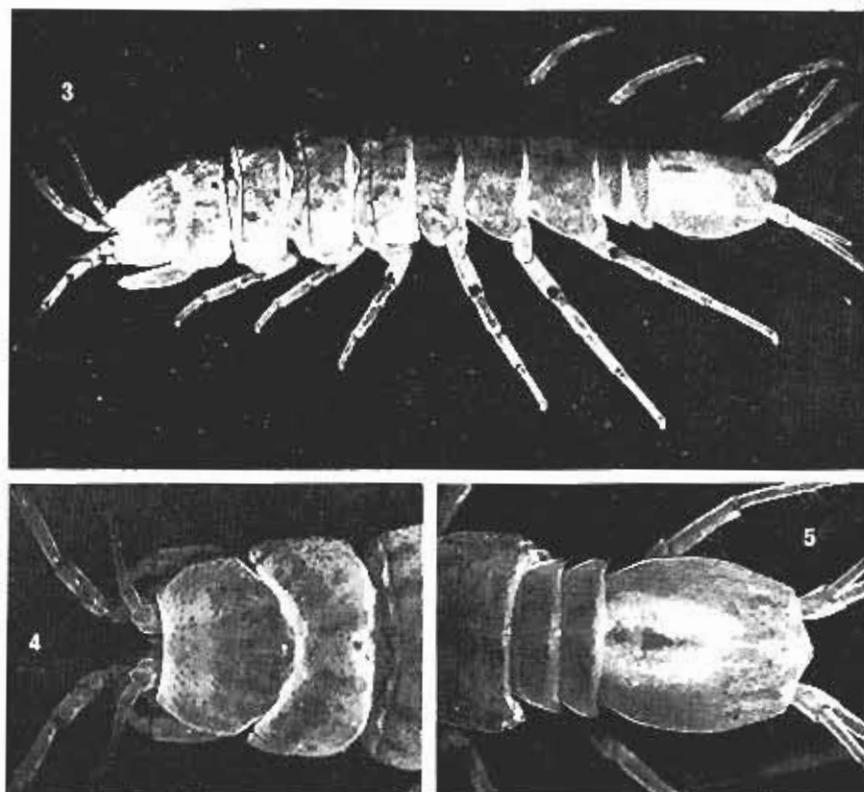


Planche II

3. Le même individu que la photographie n^o 1, mais vu de profil. On remarque l'ankylose de la tête et du premier péréionite (segment thoracique n^o 2), le port très particulier du péréiopode I qui, très puissant (voir la photographie n^o 9), joue un rôle préhensile et le faible développement des régions pleurales des péréionites II-VII, qui laisse voir le coxopodite des péréiopodes.

4. Détail de la partie antérieure du précédent: Aucune suture n'est visible sur la capsule céphalique, à la limite du segment maxillipédien. Les angles antérieurs du péréionite I sont nettement séparés du tergite par un sillon. Racovitza a attribué à ces pièces triangulaires, visibles seulement sur les femelles adultes, une valeur de précoxopodites.

5. Détail de la partie postérieure du précédent. On remarque le grand développement et l'indépendance des pléonites I et II, caractéristiques des *Stenoseiellidae*.

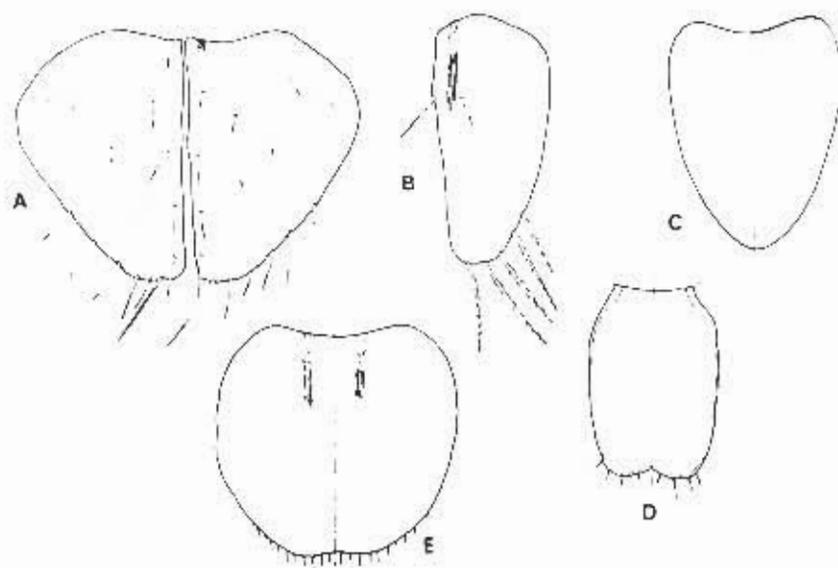


FIGURE 6
Comparaison entre les pléopodes II des femelles des *Aselloidea*:

A. Pléopodes II d'une ♀ adulte de *Stenasellus virei huxsoni*: les deux appendices forment deux lames subtriangulaires libres. Leur taille est faible et ils ne peuvent jouer aucun rôle operculaire.

B. Un des pléopodes II d'une ♀ adulte de *Prousellus spelaeus aquae-caldiae* (Racovitza): comme pour les Sténasellides, les deux appendices sont très petits et libres.

C. Pléopodes II d'une ♀ adulte de *Stenetrium* sp.: les deux appendices sont parfaitement soudés médialement en une pièce impaire dont la taille est trop faible pour qu'elle joue un rôle operculaire. Comme chez les *Aselloidea*, ce sont donc les exopodites des pléopodes III qui constituent ici les opercules protégeant les rames respiratoires.

D. Pléopodes II ♀ de *Caecostenetroides ischiatanum*, d'après les auteurs.

E. Pléopodes II ♀ d'un *Paraselloidea* (*Janira maculosa*, d'après Sars 1899, modifié).

En D et E, les pléopodes II sont parfaitement soudés ensemble, formant une pièce impaire, vaste opercule couvrant toute la face sternale du pléotelson et protégeant les pléopodes III, IV et V, à rôle respiratoire.

FIGURE 7

Comparaison entre les pléopodes III, IV et V des *Asellota*:

A, B, C.: Pléopodes III de *Stenasellidae*, *Asellidae* et *Stenetriidae* (dans l'ordre). L'exopodite forme un opercule recouvrant son endopodite et les pléopodes IV et V du même côté.

D, E.: Pléopodes III de *Parastenetriidae* et *Parasellidae*: l'exopodite n'a pas de rôle operculaire (celui-ci étant joué par les pléopodes II).

F: Pléopode IV de *Stenasellidae*: l'exopodite est une lame chitineuse biarticulée, large ou étroite selon les genres et les espèces, souvent munie de longues tiges plumées distales et dépourvue d'aire charnue.

G: Pléopode IV d'un *Asellidae*: l'exopodite est porteur d'une aile charnue respiratoire (*area*), plus ou moins développée selon les genres et les espèces, située sur l'article distal. Celui-ci est glabre.

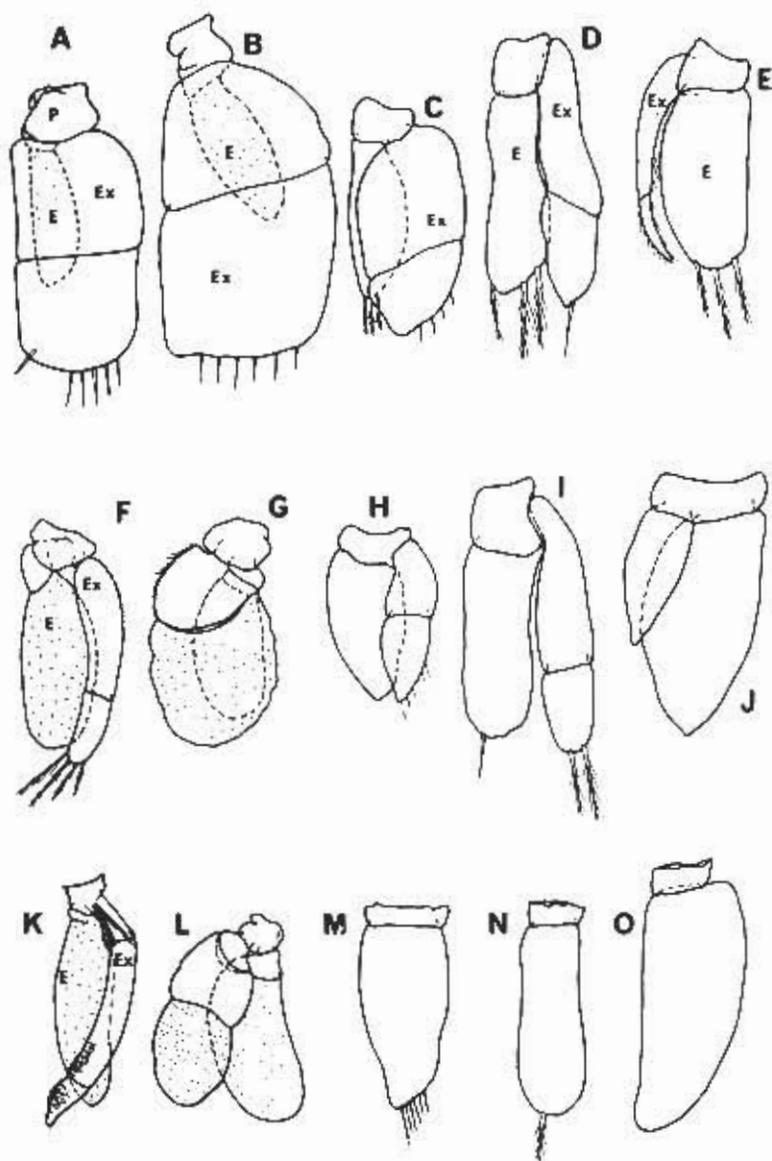
H, I, J.: Pléopodes IV biramés de *Stenetriidae*, *Parastenetriidae* et *Parasellidae*.

K: Pléopode V d'un *Stenasellidae*: l'exopodite est une lame chitinisée, large chez les formes tropicales, mais devenant styliforme chez certains *Stenasellus* européens. Il est dépourvu d'aire charnue, mais peut porter des écailles auticulées à marge pectinée.

L: Pléopode V d'un *Asellidae*: l'exopodite est constitué en partie par une aire charnue respiratoire.

M, N, O.: Pléopodes V uniramés des *Stenetriidae*, *Parastenetriidae* et *Parasellidae*.

E = endopodite; Ex = exopodite; P = protopodite. Les aires assurant les échanges respiratoires et ioniques ont été indiquées en pointillé pour les appendices des *Aselloidea*.



IV. JUSTIFICATION MORPHOLOGIQUE DE L'INDEPENDANCE DU GROUPE

Dans un travail récent et remarquablement documenté, Gruner (1965) donne une diagnose très détaillée du sous-ordre des *Asellota* Latreille. Un des caractères les plus importants mis en avant dans cette définition est la coalescence des pléonites et du telson pour former un bouclier massif ou pléotelson, portant les pléopodes sur sa face sternale, la dernière paire ou uropodes étant insérée sur la marge distale et confirmée en furca dirigée vers l'arrière. Il est précisé que seuls le premier ou le premier plus le second pléonites sont encore indépendants.

Classiquement, il est admis que les *Paraselloidea* ne possèdent qu'un seul pléonite libre (le premier du point de vue morphologique), le second étant incorporé au pléotelson. C'était l'avis de Birstein (1961) et, avec quelques réserves, de Wolff (1962, pp. 17 et 30). Dans le cas de ce groupe, le pléonite I, d'ailleurs très réduit en longueur et étroit, forme un court pédoncule entre le septième péréionite et le pléotelson massif. Il est donc peu visible sur les *Parasellidae*. Remarquons que certaines espèces de cette famille, ou de familles voisines, avaient été décrites ou représentées avec deux pléonites libres en avant du pléotelson. C'est le cas de *Pseudasellus nicholli* (Chappuis 1951, p. 8) ou de *Muckinia japonica* (Matsumoto 1956, fig. 1D). Mais, il s'agit sans doute de simples imprécisions dans la description ou dans le dessin, car, par la suite, les représentations d'espèces du genre *Muckinia* (*M. continentalis* Birstein, 1965, par exemple), ne montrent qu'un seul pléonite libre en avant du pléotelson.

Par ailleurs, les *Microparasellidae* constituent un matériel de choix parmi les *Paraselloidea* pour l'étude de ce caractère. Ce sont en effet des formes interstitielles longilignes dont le premier pléonite, étiré dans le sens antéro-postérieur, semble immédiatement suivi du pléotelson. Ce fait est clairement exprimé dans la diagnose de la famille (Karaman 1934, Coineau 1968).

Au contraire, les *Aselloidea*, comme les *Parastenetroides*, sont caractérisés par la présence des pléonites I et II libres en avant du pléotelson. Ces deux segments sont en général de largeur plus faible que les péréionites et le pléotelson, si bien que, lorsque l'animal est distendu, ils figurent nettement un pédoncule reliant le péréion au pléotelson massif. Peu visibles sur les *Asellidae* épigés chez lesquels ils sont télescopés et cachés par la marge caudale du péréionite VII, ils le sont bien davantage sur les Aselles des eaux souterraines dont le corps est souvent plus grêle et allongé: *Proasellus albigensis* (Magniez) ou *P. walteri* (Chappuis), par exemple. Il est d'ailleurs possible d'isoler par la dissection ces deux segments du corps. Chez le mâle, leurs sternites emportent respectivement la première et la seconde paires de pléopodes (ces derniers, de petite taille jouent le rôle d'organes copulateurs). Chez la femelle, le sternite du premier pléonite est dépourvu d'appendices (sauf en cas de pseudohermaphrodisme masculin externe), tandis que le second porte une paire de petites pièces unarticulées qui ont morphologiquement valeur de pléopode II, comme l'a montré Racovitza dès 1920. Les *Stenetroides* et surtout les *Parastenetroides* montrent ces deux pléonites antérieurs indépendants du pléotelson et bien développés, en particulier dans le genre *Caecostenetroides* Fresi et Schiecke.

Chez les *Stenasellidae*, les pléonites I et II sont toujours libres et bien visibles en vue dorsale. Ils sont incomparablement plus développés en longueur et en largeur

que ceux des *Asellidae*. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner les photographies incluses dans ce travail et relative à des espèces du genre *Stenasellus*: les arcs tergaux des pléonites I et II sont également développés. Chacun possède des pointes néopleurales bien marquées à direction caudale. Leur largeur est presque égale à celle du pléotelson et leur développement global en longueur, qui est égal à celui du péréonite VII, vaut la moitié de la longueur du pléotelson. Ce développement, déjà considérable dans le genre *Stenasellus*, est encore plus marqué dans les genres africains *Metastenasellus* et *Magniezia* (Magniez 1966a, fig.2B,C).

De ce point de vue, les *Stenasellidae* présentent la structure du pléon de loin la plus primitive et se distinguent ainsi de tous les autres Asellotes actuels, mis à part certains *Parastenetroidea* (genre *Caccostenetroidea*). C'était déjà l'avis de Hansen (1905), tout comme celui de Dudich, qui écrivait dès 1924: "... Die Gattung *Stenasellus* steht mit dem primitiven Bau ihres Hinterleibes und ihrer Pleopoden in der Ordnung *Asellota* (*Aselloidea*) so einzig allein da, dass sie in keinen der bekannten Familien eingereiht werden kann und darf"... Les travaux ultérieurs ne firent que confirmer cette opinion (Racovitza 1924, 1950; Arcangeli 1938; Vandel 1964; Lanza 1966; Magniez 1966a, 1970a; Sker 1969, etc...).

Les deux premiers segments du pléon ont conservé chez les Sténaselles la taille, la structure et l'indépendance qu'on leur connaît dans d'autres sous-ordres d'Isopodes, les Valvifères, par exemple, ou comme chez les Cirolanides dont les pléonites restent libres, ou encore comme chez les *Microcerberidae*.

En conclusion, il semblerait qu'on puisse voir dans le groupe des Asellotes actuels deux grandes séries de formes:

- la première, qui correspond aux *Paraselloidea*, montrerait typiquement un seul pléonite libre en avant du pléotelson,
- la seconde, moins riche en espèces, mais plus diversifiée et hétérogène, montrerait toujours les pléonites I et II libres en avant du pléotelson. Elle semble correspondre à l'ensemble des trois superfamilles: *Stenetroides* + *Parastenetroidea* + *Aselloidea*.

Les *Stenasellidae* étudiés ici doivent donc être considérés actuellement comme une famille indépendante au sein du groupe des *Aselloidea*. Leurs pléonites I et II n'ont subi ni réduction ni incorporation, contrairement à ce qui s'est passé chez les Asellotes modernes. Avec les auteurs cités plus haut, j'incline donc à les tenir pour un rameau archaïque sans parenté directe avec les Aselles d'eau douce, mais montrant des affinités, à la fois avec les *Stenetroides* et les *Parastenetroidea* et avec les *Microcerberidae*, minuscules Isopodes marins et dulçaquicoles psammiques, que l'on ne classe pas habituellement dans les Asellotes.

V. CLE DICHOTOMIQUE PERMETTANT DE DISTINGUER LES 4 SUPER-FAMILLES D'ASELLOTA ET LES 2 FAMILLES DES ASELOIDEA

- 1 - Typiquement un seul pléonite libre en avant du pléotelson, pléopode II♂ grand et non entièrement spécialisé en appendice copulateur PARASELLOIDEA
- 1' Pléonites I et II libres en avant du pléotelson, pléopodes II♂ petits et entièrement spécialisés en appendices copulateurs 2
- 2 - Pléopodes I♂ et II♀ grands et formant opercule PARASTENETROIDEA

- 2' - Pléopodes I et II♂ et II♀ petits, sans rôle operculaire; opercules formés par les exopodites des pléopodes III 3
- 3 - Protopodites des pléopodes I♂ et pléopodes II♀ totalement soudés en une pièce impaire STENETROIDEA
- 3' - Protopodites des pléopodes I♂ seulement soudés proximalement ou couplés par un rétinacle ou indépendants, pléopodes II♀ indépendants ou seulement unis proximalement ASELLOIDEA (4)
- 4 - Pléonites I et II réduits, endopodite du pléopode II♂ vésiculeux et secondairement uniaarticulé, maxillipèdes munis d'un épipodite; typiquement 4 cavités entériques . . . *Asellidae*
- 4' - Pléonites I et II n'ayant subi aucune réduction, endopodite des pléopodes II♂ typiquement biarticulé avec article distal infundibuliforme, maxillipèdes sans épipodite, 2 cavités entériques *Stenasellidae*

VI. LES GENRES DE STENASELLIDAE ET LEURS ESPECES

(Taxonomie et écologie)

Remarque préliminaire: Jusqu'en 1938, on avait pu croire que les *Stenasellidae* Dudich ne représenteraient jamais qu'un petit groupe monogénérique homogène de quelques espèces archaïques, cantonnées dans les eaux karstiques ou phréatiques de l'Europe méridionale. Aujourd'hui, le groupe s'est enrichi, entre autres, de 14 espèces tropicales ou même subéquatoriales, vivant dans les eaux souterraines chaudes (20 à 30° ou plus), tandis que les représentants de la famille, non encore décrits, sont signalés dans les eaux souterraines de contrées de plus en plus éloignées de l'aire classiquement assignée au groupe: Sténaselles du Cambodge et surtout de l'Amérique centrale. Au début de 1973, il faut donc admettre que la connaissance faunistique des *Stenasellidae* reste incomplète. Elle est toutefois en plein essor, par suite de l'activité de prospection des eaux souterraines, qui se développe dans les régions tropicales et, depuis 1960, peu d'années se passent sans amener la découverte de quelque forme nouvelle.

L'énumération qui suit ne peut prétendre être définitive. C'est une simple mise à jour de l'état de la faunistique de cette famille en 1973. Il faudra la compléter peu à peu, car il se peut que, non seulement des espèces, mais peut-être des genres nouveaux viennent s'y adjoindre, dans les décennies à venir.

Liste des genres de *Stenasellidae*:

- A. Genre *Stenasellus* Dollfus, 1897, *car. emend.* Racovitza, 1924 (= *Protelsonia* Ménély, 1924): au moins 18 espèces, avec une répartition que l'on peut qualifier de mésogéenne, les formes d'Europe méridionale étant encore les plus nombreuses et les mieux connues.
- B. Genre *Johannella* Monod, 1924: une seule espèce endémique d'eaux thermales d'Algérie centrale.
- C. Genre *Metostenasellus* Magniez, 1966: trois espèces du bassin du Congo et une espèce interstitielle de Nigeria orientale.
- D. Genre *Parastenasellus* Magniez, 1966: une espèce à vaste répartition en Afrique occidentale.
- E. Genre *Magniezia* Lanza, 1966: quatre espèces et très vaste répartition du genre en Afrique occidentale.
- F. Genre *Mexistenasellus* Cole et Minkley, 1972: quatre espèces des eaux souterraines thermales, interstitielles ou karstiques du Mexique.

Clé dichotomique des genres de *Stenasellidae*

- 1 - Corps trapu (coefficient d'allongement de 2,5 environ). Uropodes très courts (moins de 1/5 du pléotelson) *Johannella*
- 1' - Corps plus grêle que ci-dessus. Uropodes dépassant 1/3 du pléotelson 2

- 2 - Endopodite du pléopode II ♂ formé de deux articles ankylosés, le proximal très petit, le distal parfaitement canaliculé *Metastenasellus*
- 2' - Endopodite du pléopode II ♂ formé de deux articles mobiles, le proximal bien développé, le distal jamais suturé sur sa marge interne 3
- 3 - Pléopodes I ♂ avec protopodite subtriangulaire, très petit; marge de l'exopodite réfléchié *Parasenasellus*
- 3' - Pléopodes I ♂ avec protopodite subquadrangulaire bien développé; exopodite plan 4
- 4 - Article distal de l'endopodite du pléopode II ♂ large et foliacé, muni d'une pièce accessoire lamellaire *Magniezia*
- 4' - Article distal de l'endopodite du pléopode II ♂ conformé en cornet creux, par replatement longitudinal sur lui-même 5
- 5 - Article proximal de l'endopodite du pléopode II ♂ épais et bien plus court que l'article distal; celui-ci presque isodiamétrique, peu ou pas vrillé sur lui-même, formes d'Amérique centrale *Mexistenasellus*
- 5' - Article proximal de l'endopodite du pléopode II ♂ normalement grêle et long; article distal fusoidé, vrillé sur lui-même, formes périmésogénnes *Stenasellus*

Cette clé dichotomique est donnée avec toutes les réserves d'usage, les mâles de plusieurs espèces n'étant pas encore connus.

A. Genre *Stenasellus* Dollfus, 1897 (= *Protelsonia* Méhely, 1924) (*C. R. Acad. Sc. Fr.*, 125, p. 130 et *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*; 1, p. 36, 1898):

La diagnose originale du genre par Dollfus (1897/98) était, comme le remarque Racovitza (1924, p. 81) très sommaire et même erronée quant à certains points. C'est pourquoi cet auteur redonna (*Bull. Soc. Sc. Cluj*, II/2, 84-85, 1924) une diagnose très détaillée du genre *Stenasellus*, qu'il basait cette fois sur l'étude des trois espèces qu'il avait en sa possession (*St. virei*, *St. brevilli* et *St. gorgjevici*) et non plus d'après le seul exemplaire de *St. virei* dont Viré puis Dollfus pouvaient faire état. Beaucoup plus tard, j'ai dû, moi-même, à la faveur d'une révision générale du groupe des *Stenasellidae* (considéré alors comme une simple sous-famille des *Asellidae*: les *Stenasellinae*), rénover la diagnose du genre *Stenasellus*, en fonction de l'existence d'au moins 13 espèces indubitables dans cette entité systématique (Magniez; *Int. J. Speleol.*, 2, p. 177-179, 1966). Cette manière de voir fut confirmée quelques mois plus tard par Lanza (1966) qui isola génériquement sous le nom de *Magniezia* les deux "*Stenasellus*" de l'Afrique occidentale (*M. africana* et *M. guineensis*). En 1966, j'avais déjà insisté sur le fait qu'il est intéressant d'essayer de réunir les espèces du genre *Stenasellus car. emend.* en groupes naturels, en se fondant sur les différences dans la structure de détail du pléopode copulateur du ♂. Cette manière de voir a été retenue également par Cvetkov (1967):

* Article proximal de l'endopodite long et grêle:

** Article distal fusoidé à terminaison aiguë (groupe *virei*):

*** Formes tyrrhéniennes: 1. *St. virei* Dollfus; 2. *St. racovitzae* Razzauti; 3. *St. nobrei* Braga; 4. *St. hulji* Remy.

*** Formes éthiopo-himalayennes: 5. *St. asiaticus* Birstein et Starostin; 6. *St. paridi* Lanza; 7. *St. costae* Lanza, Chelazzi & Messina; 8. *Stenasellidae* gen.? sp.? Bontin.

** Article distal isodiamétrique, à région distale large et armée de dents (groupe *brevilli*): 9. *St. brevilli* Racovitza; 10. *St. gathanoae* Braga.

* Article proximal de l'endopodite assez court et épais:

** Article distal presque isodiamétrique, à extrémité obtuse, avec un vaste orifice terminal (groupe *hungaricus*): 11. *St. hungaricus* (Méhely); 12. *St. gorgjevici* Racovitza; 13. *St. bureschi* Racovitza; 14. *St. lakatsucensis* Buresch et Guéorguev; 15. *St. muragius* Argano; 16. *St. assorgiai* Argano.

** Article distal fuséide volumineux et contourné, terminé en pointe (groupe *skopfiensis*)
17. *St. skopfiensis* Karaman; 18. *St. rimoleus* Cvetkov.

Clé dichotomique pour la reconnaissance des espèces du groupe *virei*:

- 1 Endopodites charnus des pléopodes III, IV et V des deux sexes non entiers 2
- 1' Endopodites charnus des pléopodes III, IV et V des deux sexes ovulaires à contours entiers 3
- 2 Endopodites des pléopodes III, IV et V bifides sur leur quart distal
..... *St. sp. nov.* du Cambodge
- 2' Endopodites des pléopodes III, IV et V profondément bilobés *St. paridi*
- 3 Pléopodes I δ à exopodite 2 fois plus large distalement que proximale; protopodites des pléopodes II δ très allongés (environ 2 fois plus longs que larges) *St. asiaticus*
- 3' Pléopodes I δ à exopodite de largeur constante; protopodites des pléopodes II δ toujours environ aussi longs que larges 4
- 4 Pléopodes II δ avec article distal de l'exopodite circulaire, portant 20-30 soies marginales; article distal de l'endopodite très grêle (de 5 à plus de 6 fois plus long que large) et falciforme *St. costai*
- 4' Pléopodes II δ avec article distal de l'exopodite nettement allongé et incurvé en direction médiale, portant au plus une quinzaine de soies marginales; article distal de l'endopodite moins grêle que précédemment (2,5 à 4 fois plus long que large) et subrectiligne "groupe *virei* tyrrhénien" 5
- 5 - Exopodite du pléopode I δ environ 3 fois plus long que le protopodite; organe copulateur grêle (environ 4 fois plus long que large) *St. racovitzae*
- 5' - Exopodite du pléopode I δ 2 fois ou moins de 2 fois plus long que le protopodite; organe copulateur plus trapu (environ, 2,5 à 3 fois plus long que large) 6
- 6 - Exopodite du pléopode IV 2 fois plus long que large, très élargi distalement, avec 20-30 soies distales; pointes pleurales des pléonites I et II très accusées *St. hali*
- 6' - Exopodite du pléopode IV en forme de croissant, 3,5 à 5 fois plus long que large, non élargi distalement, avec 2-11 soies distales; pointes pleurales des pléonites I et II effacées 7
- 7 - Exopodite du pléopode V en forme de massue, 3 fois plus long que large, aussi large que l'endopodite *St. nobrev*
- 7' - Exopodite du pléopode V styliforme, 5-6 fois plus long que large, toujours beaucoup plus étroit que son endopodite *St. virei*

1. *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 (*C.R. Acad. Sc. Fr.*, 125, 130-131):

C'est cette espèce française qui a fait l'objet, pour l'essentiel, de ce travail. La description très sommaire et même parfois erronée de Dollfus portait sur un individu ♀ de 7 mm du Gouffre de Padirac (Lot). Elle fut reprise par Racovitza (*Bull. Soc. Sc. Chiq.*, 2/2, 85-86), à la suite des explorations souterraines menées par Jeannel et lui-même. Ces recherches avaient amené la découverte de plusieurs stations cavernicoles pyrénéennes de l'Asellote, dont deux, les grottes de Mont-de-Chac et de l'Estelas étaient très peuplées. La diagnose de 1924 fut complétée par une description extrêmement fouillée qui fut publiée à titre posthume (Racovitza 1950: *Arch. Zool. exper. gén. Fr.*, 87, 1, 7-61). Elle était basée sur l'étude du matériel fourni par les grottes de L'Ariège et de la Haute-Garonne citées plus haut et non plus sur celui de la station-type de Padirac. Il en résulta une regrettable confusion que j'ai tenté de rectifier (Magniez 1968a). A la suite des actives prospections des eaux souterraines karstiques et phréatiques menées récemment, tant dans le Sud-Ouest de la France que dans le Nord de l'Espagne (Magniez 1967/68, 1971a), le nombre des stations de l'espèce dépassait la centaine dans le courant de 1970. L'étude comparée de très nombreux lots d'individus désormais disponibles m'a incité à montrer la variabilité morphologique considérable de l'espèce *St. virei*.

(Magniez 1968a). Cette variabilité m'avait antérieurement permis de considérer l'espèce *Stenasellus buchneri* Stammer, 1936 (*Zool. Anz.*, 114, 137-141) comme l'un des variants géographiques de l'espèce polytypique *St. virei* (Magniez 1966a). Elle a ensuite donné la possibilité de définir cinq ensembles de populations, chacun caractérisé par les mêmes variations morphologiques et par une aire géographique particulière, ou un ensemble de biotopes identiques. Il a été accordé valeur de sous-espèces à chacune de ces entités et leurs diagnoses comparatives ont été données (Magniez 1968a), accompagnées d'une diagnose de l'espèce renouvelant celle de Racovitza (*Ann. Spéléol., Fr.*, 23, 2, 397-398). Les sous-espèces reconnues dans l'espèce polytypique *Stenasellus virei* sont, pour le moment, les suivantes :

- 1a. *Stenasellus virei virei* Dollfus, 1897, *n. def.* (*Ann. Spéléol., Fr.*, 23, 2, 399-398, 1968).
- 1b. *Stenasellus virei buchneri* Stammer, 1936, *n. comb.* (*Ann. Spéléol., Fr.*, 23, 2, 400-401, 1968).
- 1c. *Stenasellus virei angelieri*, Magniez, 1968. (*Ann. Spéléol., Fr.*, 23, 2, 401-402).
- 1d. *Stenasellus virei boui*, Magniez, 1968 (*Ann. Spéléol., Fr.*, 23, 2, 402).
- 1e. *Stenasellus virei hissoni*, Magniez, 1968 (*Ann. Spéléol., Fr.*, 23, 2, 399-400).

Les différences morphologiques qui affectent les diverses espèces ayant été étudiées en détail antérieurement (Magniez 1968a), il n'est pas indispensable d'y revenir. Je donnerai simplement ci-dessous une interprétation évolutive d'un caractère différentiel particulier, portant sur le nombre des épines dactyliennes et les premières indications apportées par les essais de croisement entre les sous-espèces disponibles. Une clé de détermination des sous-espèces précèdera ce développement.

Clé de détermination des sous-espèces de *Stenasellus virei*:

- 1 - Une seule épine dactylienne sternale aux péréopodes II-VII de l'adulte 2
- 1' - Deux épines dactyliennes 3
- 2 - Exopodites des pléopodes IV grêles et allongés (coefficient d'allongement = 5 fois). Article distal moitié moins long que le proximal *St. virei hissoni*
- 2' - Exopodites des pléopodes IV relativement larges (allongement = 3,5). Articles proximal et distal subégaux *St. virei angelieri*
- 3 - Exopodites des pléopodes IV très grêles et atténués distalement, avec seulement 2 soies plumeuses distales. Coloration blanchâtre *St. virei boui*
- 3' - Non 4
- 4 - Coefficient d'allongement du pléotelson de 1,20 à 1,25, exopodites des pléopodes IV en croissant assez large, portant distalement 6-9 tiges plumeuses (♂) ou 8-11 tiges (♀), teinte rose normale *St. virei buchneri*
- 4' - Coefficient d'allongement du pléotelson de 1,40 à 1,45, exopodites des pléopodes IV étroits avec seulement 2-4 tiges plumeuses distales. Teinte rose très vive, parfois presque rouge *St. virei virei*

Exemple de caractère différentiel entre les sous-espèces de St. virei:

le nombre des épines dactyliennes des péréopodes II à VII:

Ayant été tout d'abord chargé d'étudier les particularités de la biologie de *St. virei*, j'avais réalisé tous mes élevages expérimentaux à partir des quelques stations cavernicoles populeuses de l'Ariège et de la Haute-Garonne situées à proximité du

Laboratoire souterrain de Moulis. Je n'avais alors attaché que peu d'importance aux très légères différences d'aspect entre les individus provenant de grottes différentes, me fiant à l'affirmation de Racovitza selon laquelle la variabilité de cette espèce était infime (la chose s'est révélée exacte par la suite, puisque tous ces individus en élevage, d'origine cavernicole nord-pyrénéenne étaient des *St. virei hussoni* !). J'avais parfois été surpris par le fait que les dessins de Viré (1899 et 1902), représentant des *St. virei* de Padirac, les montraient beaucoup plus grêles et allongés que les individus pyrénéens que j'avais coutume d'utiliser. J'ai pu, en 1963, me rendre au Gouffre de Padirac et y capturer plusieurs dizaines de Sténaselles qui furent rapportés vivants au Laboratoire. Placés côte à côte avec des exemplaires pyrénéens, ils s'en distinguaient facilement par une teinte rose généralement plus intense, un corps plus longiligne et un port différent des uropodes. Des préparations microscopiques des pléopodes montrèrent des variations notables par comparaison avec les exemplaires pyrénéens: pléopodes II ♀ tronqués distalement (caractère déjà observé par Racovitza, 1950), exopodites des pléopodes IV et V différant notablement de ce qui était décrit. En examinant par hasard des préparations de péréiopodes, j'eus la surprise de constater que les dactylopodites des péréiopodes II à VII portaient deux épines sternales bien développées. La présence de ces deux épines était constante chez tous les adultes et certaines ♀ immatures de taille déjà importante les portaient aussi. Par contre, les péréiopodes II à VII provenant d'individus pyrénéens préparés pour les comparer aux précédents ne portaient jamais qu'une seule épine dactylienne sternale, conformément à la diagnose détaillée de l'espèce donnée par Racovitza en 1924.

Planche III

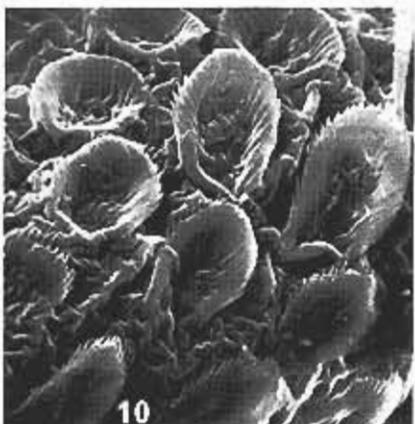
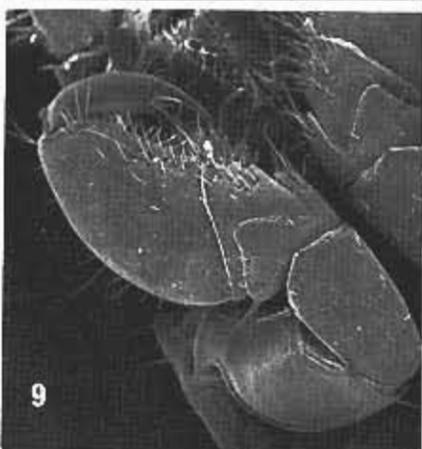
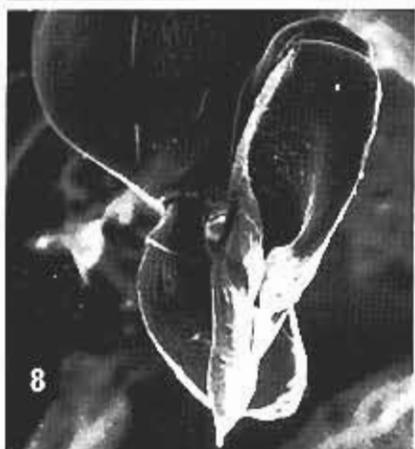
6. Endopodite d'un pléopode II d'un mâle adulte de *Stenasetellus virei hussoni*. Longueur de l'article distal = 400 microns.

7. Le même, de *Stenasetellus breudii*. Longueur de l'article proximal = 337 microns

8. Le même, de *Stenasetellus hudi*. Longueur de l'article distal = 545 microns. Dans tous les cas, l'article proximal, grêle et massif, forme un manubrium au distal, qui constitue la pièce copulatrice. Cette dernière est conformée en cornet comque chez *St. virei* et *St. hudi* (davantage refermé sur lui-même chez *St. hudi*). Sa forme est plus allongée et isodiamétrique chez *St. breudii*. Dans les trois cas, il existe un vaste orifice proximal afférent oblique et un petit orifice efférent distal, orné de longues soies chez *St. breudii*.

9. Un péréiopode I préhensile, d'un mâle adulte de *St. hudi*. On remarque l'aspect massif des articles et la richesse de l'armature marginale sternale du carpopodite et du propodite. Longueur de l'ischiodite = 517 microns.

10 et 11. Aspect respectif des aires glandulaires de l'exopodite des pléopodes V, des espèces *St. virei* (longueur des écailles = 14-15 microns) et *St. hudi* (longueur des écailles = 16-17 microns). Les écailles épicuticulaires auriculées, pectinées marginalement, qui constituent ces aires, ont un aspect spécifique. Chêchés P. Bert, microscope électronique à balayage Strensseau de l'Université de Dijon.



En 1964, j'eus l'occasion d'examiner des *Stenasellus virei* provenant d'une station isolée dans la haute vallée du Salat (Département de l'Ariège) (la galerie de Couflens de Betmajou, n. 41, cf. Magniez 1967/1968). Outre une pigmentation sanguine extrêmement faible et des pléopodes II ♀, IV et V très particuliers, ces Sténaselles, du moins tous les adultes, montrèrent toujours deux épines sternales aux dactylopodites des péréiopodes II à VII. Nous étions donc en présence d'une seconde population d'individus présentant cette anomalie. Le critère de l'unique épine dactylienne semblait donc devoir être rejeté de la diagnose de *St. virei* par suite de son instabilité.

En 1966, il me fut donc possible, pour un ensemble de raisons exposées antérieurement (Magniez 1966a), de ranger dans l'espèce *St. virei* les Sténaselles provenant de plusieurs grottes cantabres, montrant ainsi que l'espèce *St. buchneri* n'était qu'un variant géographique de la précédente. Pourtant, tous les adultes de *St. virei buchneri* présentaient deux épines sternales aux dactylopodites II à VII. En considérant l'espèce *St. virei* dans son ensemble, relativement à ce caractère, on peut donc faire la remarque suivante:

Les adultes des populations des Causses, ceux du sous-écoulement du Bassin aquitain (Dordogne, Garonne et ses affluents, Haut-Salat et ses propres affluents) et ceux de la lignée cantabre possèdent constamment deux épines dactyliennes aux péréiopodes II à VII. L'épine distale apparaît très tôt chez le jeune. L'épine proximale peut apparaître précocement, avant la maturité sexuelle, mais progressivement aux différentes paires de péréiopodes. Des Sténaselles peuvent posséder, dès la taille de 3-4 mm, les deux épines aux péréiopodes II. L'épine proximale se formerait d'abord sur les péréiopodes II et V, puis III et VI et enfin IV et VII.

Par contre, les adultes des populations cavernicoles des Pyrénées centrales (*St. virei huxsoni*) et ceux du sous-écoulement des rivières des Pyrénées-Orientales (*St. virei angelieri*), ne semblaient porter qu'une seule épine dactylienne (la distale) aux péréiopodes II à VII. L'observation de Racovitza restait donc valable pour eux, mais non pour l'ensemble de l'espèce. Comme plusieurs de ces stations avaient fourni des lots très importants d'adultes, j'ai décidé de monter systématiquement en préparations microscopiques leurs séries de péréiopodes. J'ai ainsi fait les constatations suivantes:

A la grotte de Bas-Nistos (no 18), par exemple, les adultes découverts dans les laisses du ruisseau souterrain mesurent couramment 7 à 8 mm. Ils ne portent jamais qu'une seule épine dactylienne sternale, mais, une grande ♀ de taille exceptionnelle (12,2 mm), par ailleurs rigoureusement identique aux autres exemplaires de la population, portait les 2 épines dactyliennes sternales à tous les péréiopodes II à VII, tant à droite qu'à gauche.

Au gouffre du Sauvajou (no 54), qui abrite une population de taille moyenne élevée, une ♀ de 10 mm portait 2 épines dactyliennes aux péréiopodes II, III, V et VI, alors que les péréiopodes IV et VII ne portaient que l'épine distale. Par ailleurs, cette grotte, ainsi que les cavités voisines des massifs de Moulis, de l'Estelas et de l'Arize ont encore fourni plusieurs ♀ de grande taille et âgées, avec les seuls péréiopodes II munis de 2 épines dactyliennes. Parfois même, l'épine proximale n'apparaît plus qu'unilatéralement.

La grotte de l'Estelas qui abrite la plus belle population cavernicole accessible de

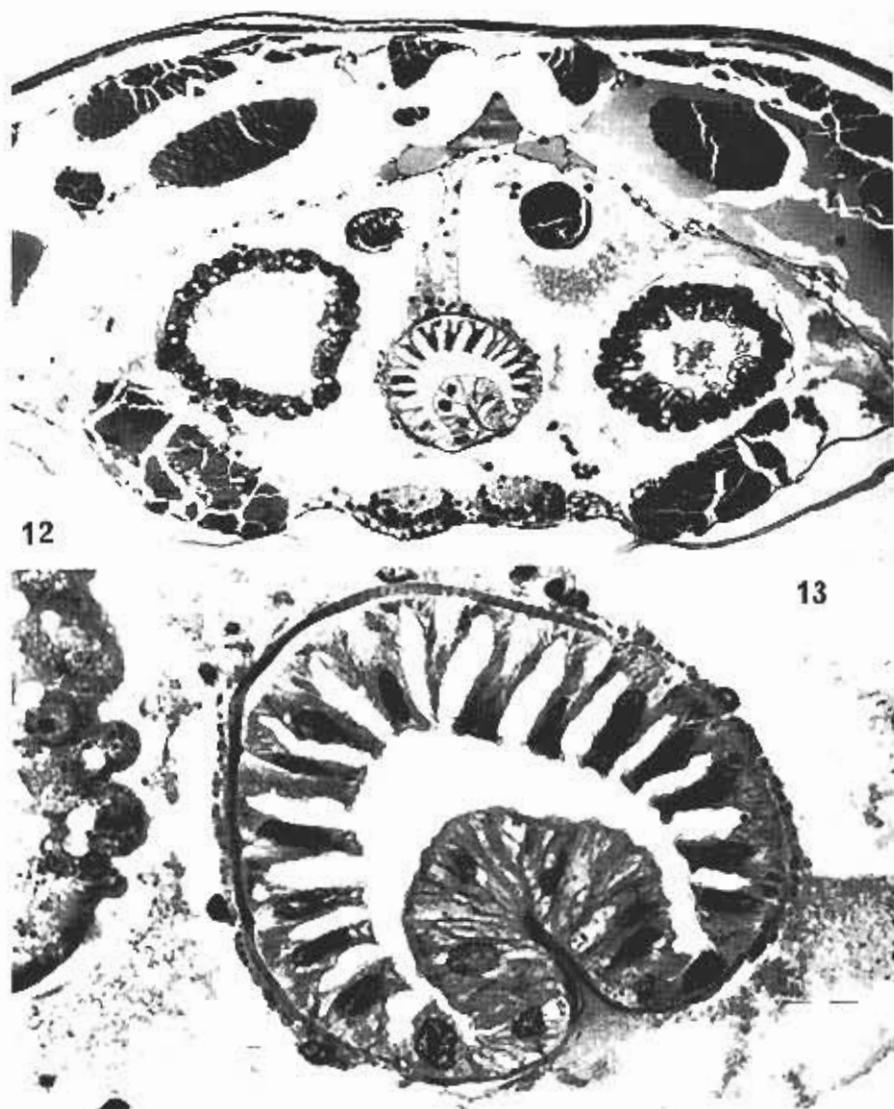


Planche IV

12. Coupe transversale au niveau de la partie antérieure du péricéonite VII (8), d'un mâle adulte de *Stenasellus buili*. On observe, dans la cavité générale, l'intestin postérieur, soutenu par un méso dorsal, les deux caecums entériques et leur tunique mésentérique, les deux canaux déférents et leur contenu. Ventralement, les deux ganglions nerveux segmentaires sont visibles. Médio-dorsalement, se trouve la section du cœur.

13. Coupe de l'intestin au même niveau. On note l'existence d'une papille ventrale, faisant saillie dans la lumière intestinale. L'intima et la tunique musculaire de l'intestin postérieur sont bien visibles. À gauche apparaît la paroi du caecum entérique.

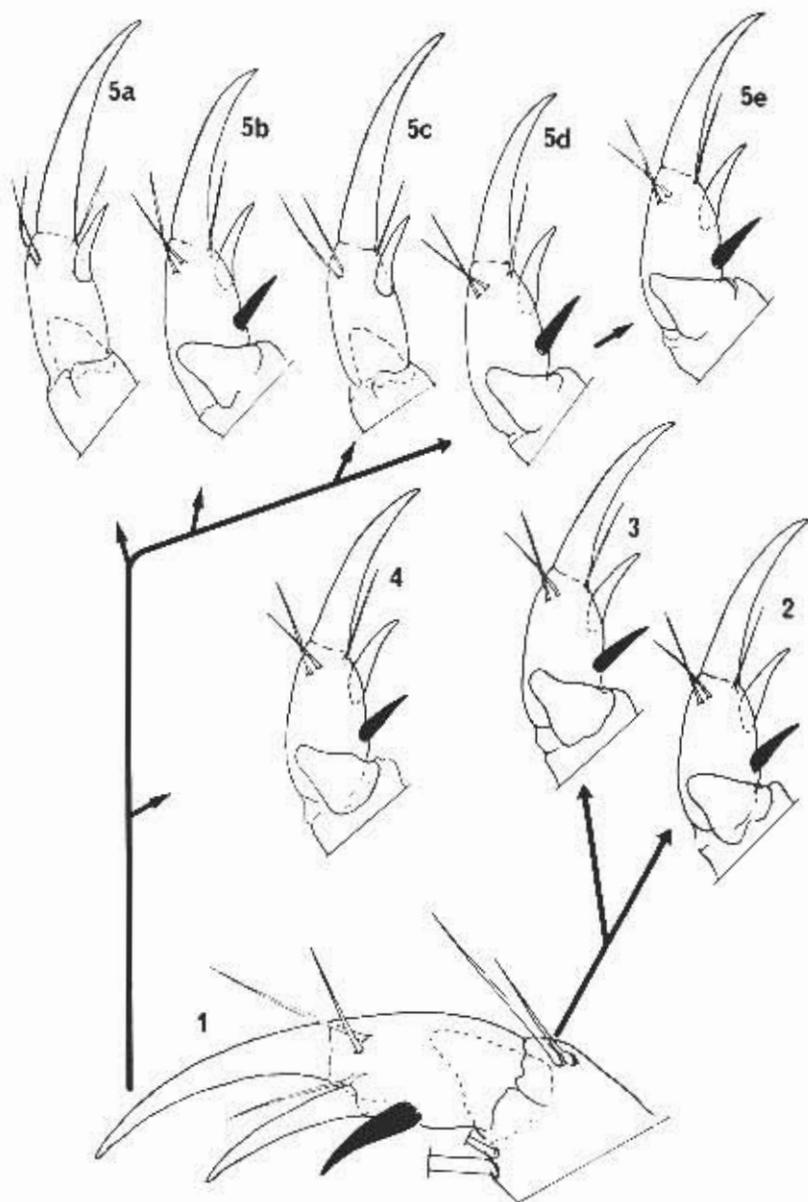
St. virei hussoni, ayant donné lieu à de nombreux prélèvements, j'ai pu constater que sur 240 ♀ adultes capturées, les 40 plus grandes mesuraient de 8 à 9 mm. Seules 4 de ces dernières portaient encore une seconde épine dactylienne aux péréiopodes II, tandis que les autres péréiopodes ne montraient jamais que l'épine distale. Aucun des 40 plus grands ♂ (sur les 500 capturés) n'était pourvu de seconde épine dactylienne. Enfin, cette épine proximale n'a été observée sur aucune des ♀ immatures de 5 à 7 mm qui font partie des lots.

Dans toutes les stations de *St. virei hussoni* (plus de 55 connues actuellement), on retrouve, à des degrés divers, ce caractère aléatoire et tardif de l'apparition de l'épine proximale sternale aux dactylopodites des péréiopodes II à VII sur un faible pourcentage des individus qui sont en principe de grands adultes. Comparée aux autres *Stenaselus* (espèces voisines du groupe "*virei*" ou forme-type de l'espèce elle-même), la lignée cavernicole *St. virei hussoni* nous fournit l'exemple d'un caractère anatomique dont l'apparition se trouve retardée au cours de l'ontogénèse. Cessant de se manifester avec constance sur tous les individus, au cours des phases de croissance juvénile, comme chez *St. virei virei*, le caractère n'apparaît plus que très partiellement et épisodiquement, sur certains individus seulement et à partir d'un âge avancé qui représente la phase de sénilité de l'organisme. Chez la plupart des individus de *St. virei hussoni*, la seconde épine dactylienne n'apparaît jamais, même s'ils atteignent leur âge naturel maximal. On peut donc la considérer comme statistiquement absente dans cette sous-espèce, mais cette absence n'est pas absolue comme le pensait Racovitza. Cette idée peut être exprimée d'une autre manière rendant mieux compte de l'évolution qui s'est opérée dans l'espèce *St. virei*. Tout se passe comme si, chez les *St. virei hussoni* normaux, l'apparition de la seconde épine dactylienne s'était trouvée à tel point retardée au cours du déroulement de l'ontogénèse qu'elle ne puisse plus se produire qu'au delà de l'âge sénile des individus. Elle est donc devenue une virtualité. De nombreux *Asellides* souterrains, cavernicoles ou phréatiques, comparés aux formes épigées parentes se montrent également atteints par ce processus de juvénilisation qui peut même arrêter le développement voire empêcher l'apparition des caractères sexuels secondaires du ♂ adulte (cas du crochet nuptial formé par le péréiopode IV du ♂ qui, toujours bien constitué chez les *Proasellus* épigés, s'ébauche à peine chez *Proasellus spelaeus* et n'apparaît même plus chez l'interstitiel *P. albigenis*, par exemple).

De telles observations, ainsi que celles d'autres caractères morphologiques, comme ceux portant sur les exopodites des pléopodes IV (fig. 9) par exemple, ont

FIGURE 8

Schémas montrant les évolutions de l'armature sternale du dactylopodite des péréiopodes II à VII chez les *Stenaselus* du groupe *virei*: 1 = Aspect typique du dactylopodite dans la lignée. Les 2 épines sternales sont présentes. La proximale apparaît d'abord, la distale (en noir), un peu plus tard. 2 = *St. racovitzae* adulte. 3 = *St. hulli* adulte. 4 = *St. nobrei* adulte. 5 = *St. virei* adultes: 5a = *St. virei angelieri*. L'épine proximale a disparu. 5c = *St. virei hussoni*: typiquement, l'épine proximale n'apparaît plus (sauf chez certains individus ♀ de très grande taille. Dans ce cas, elle ne se forme, en général, que sur les péréiopodes II, beaucoup plus rarement sur les suivants). On peut considérer que la formation de cette épine est tellement retardée dans l'ontogénèse qu'elle est devenue virtuelle. 5b = *St. virei buchueri*. 5d = *St. virei virei*. 5e = *St. virei houi*: chez ces trois dernières formes, l'épine proximale apparaît constamment et précocement.



l'avantage de montrer que les espèces de *Stenasellus* sont loin d'être des entités figées et indépendantes, mais qu'elles s'ordonnent en groupes évolutifs multispécifiques de formes qui ont davantage d'affinités entre elles qu'avec les autres espèces de ce genre. Ce sont les unités paléobiogéographiques de ce genre, dont le groupe tyrrhénien de *St. virei* est un bon exemple.

Compte tenu des observations précédentes, il pouvait sembler intéressant de tenter d'hybrider les différentes sous-espèces de *St. virei*. Dans la pratique, il s'agit d'une opération fort longue, par suite de l'allongement du cycle de vie de l'espèce (voir la troisième partie de ce travail). Les croisements suivants ont été préparés:

- * *St. virei virei* x *St. virei boui*
- * *St. virei virei* x *St. virei hussoni*
- * *St. virei hussoni* x *St. virei boui*
- * *St. virei hussoni* x *St. virei buchneri*

Les deux premiers au moins ont déjà abouti à la naissance de jeunes, à deux reprises différentes. Il sera nécessaire d'attendre de longues années pour connaître l'aspect adulte de cette progéniture, comme pour savoir si les croisements 3 et 4 peuvent aboutir. Il se peut que la découverte de nouvelles stations de *St. virei angelieri* permette de capturer prochainement des représentants vivants de cette sous-espèce. On pourrait alors envisager d'étudier les rapports génétiques réciproques des cinq formes géographiques de l'espèce. Pour l'instant, cela ne peut être qu'un projet d'avenir.

Dans l'optique de cette étude d'une lignée évolutive naturelle (groupe *virei* tyrrhénien), le mécanisme de la spéciation apparaît comme remarquablement net. D'une part, nous avons affaire à un groupe animal dépendant étroitement d'un type de milieu naturel très particulier: les eaux souterraines continentales. Au cours d'un

FIGURE 9

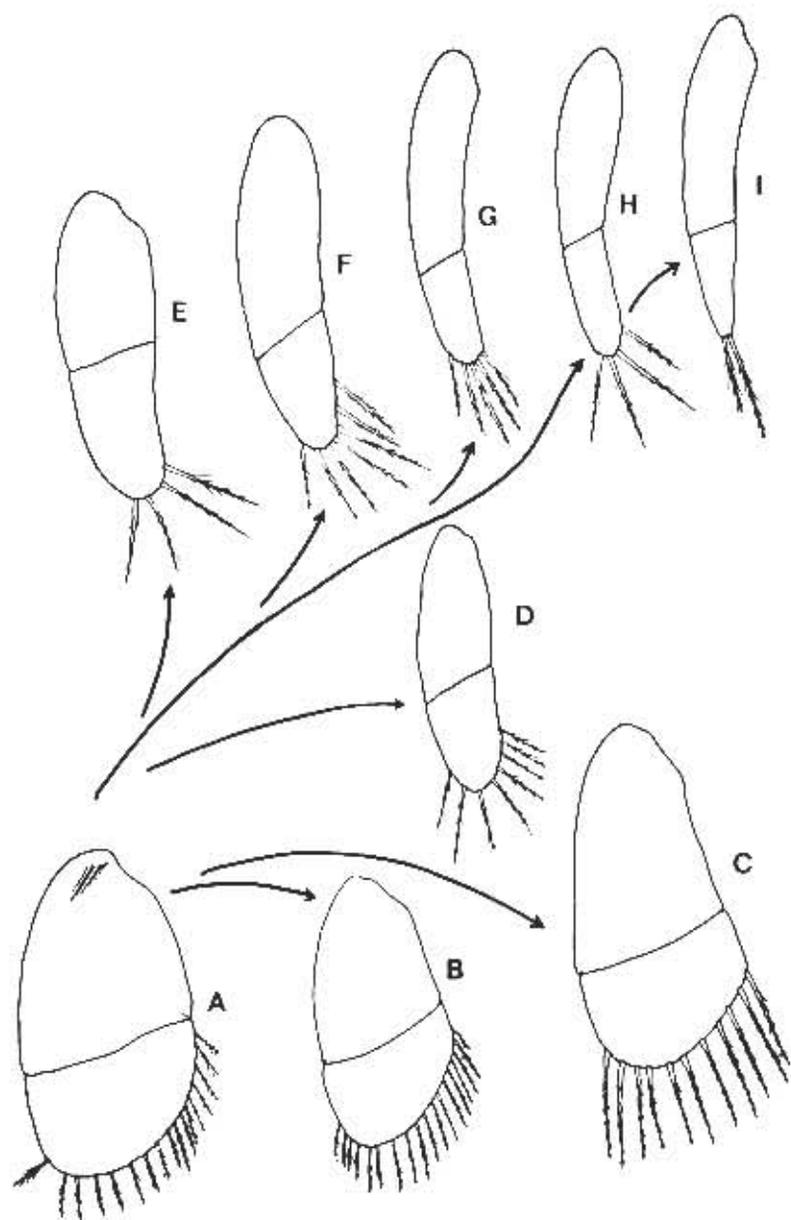
Evolution régressive de l'exopodite du pléopode IV chez les *Stenasellus* du groupe *virei* tyrrhénien:

Dans la famille des *Stenasellidae*, l'aspect typique de l'exopodite du pléopode IV est celui d'une lame chitinisée de forme ovalaire, plus large et plus longue que l'endopodite charnu et qui recouvre entièrement ce dernier.

Cet aspect primitif se rencontre dans les genres tropicaux *Metastenasellus*, *Parastenasellus*, *Magniezia* et *Mexistenasellus*. Dans le genre *Stenasellus* proprement dit, on le trouve encore chez les espèces afro-asiatiques et quelques espèces sud-européennes de forte taille.

A = *Stenasellus cf. racovitzai* du Rio di Quirra (Sardaigne). B = *St. racovitzai* de la grotte de Sabara (Corse). C = *St. bulli* de la grotte de Soulatgé (Aude). D = *St. nobrei* de Foz do Douro (Portugal), d'après Braga. E = *St. virei angelieri* des Pyrénées-Orientales, F = *St. virei buchneri* de la province de Santander. G = *St. virei hussoni* de l'Ariège. H = *St. virei virei* du Tarn. I = *St. virei boui* du Nert; l'exopodite est réduit à un stylet chitineux décroissant distalement, dont l'extrémité ne porte plus que deux soies plumées. Beaucoup moins large que l'endopodite, il devient incapable de la protéger.

Cette évolution régressive a, d'une manière indépendante, également atteint les autres lignées européennes du genre. Peu marquée dans le groupe *brevalti*, elle a été poussée au maximum dans les groupes *hungaricus* et *skopljensis*. Toutefois, dans ces derniers cas, les formes primitives à exopodite large sont inconnues.



grand cycle géologique d'érosion, ce milieu est soumis à une évolution irréversible: la fragmentation en une série de bassins indépendants. Les espèces inféodées à ce milieu sont donc automatiquement victimes, à partir d'un certain stade d'évolution, du cloisonnement géographique de leur aire initiale, donc vouées à la fragmentation en groupes de peuplements indépendants les uns des autres. D'autre part, il est à noter, que celle lignée a montré une dérive morphologique progressive de certains caractères (comme la structure des pléopodes IV et V ou le nombre d'épines dactyliennes, par exemple) dont différents niveaux évolutifs ont pu se trouver isolés par suite des conditions paléobiogéographiques évoquées plus haut.

2. *Stenasellus nobrei* Braga, 1942 (*Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra*, 132,1):

Cette forme de grande taille (♂ de 11 mm et ♀ de 13 mm), colorée en rose, fut d'abord capturée dans un puits obscur de la localité littorale de Foz-do-Douro, à l'embouchure du fleuve. *St. nobrei* est morphologiquement très proche de l'espèce polytypique *St. virei*, comme l'avaient déjà noté Braga (1942, 1962), ainsi que Remy (1948, 1949) et moi-même (1966d, 1968a) et les deux espèces ont certainement une origine commune relativement récente (voir plus loin). La découverte de Braga présentait un grand intérêt écologique: Le Portugal septentrional est un bloc cristallin dépourvu de massifs karstiques et *St. nobrei* ne peut y trouver aucun biotope cavernicole. Les eaux souterraines de cette région sont donc des eaux interstitielles, incluses dans les arènes granitiques et les alluvions des vallées des cours d'eau. Au même titre que les espèces des genres *Synasellus*, *Bragasellus* et *Psammasselus*, *St. nobrei* est donc inféodé aux nappes phréatiques de la région de Porto. A ce propos, je rappelle que c'est seulement en 1949, que *St. virei* fut découvert en milieu interstitiel.

Plus tard (Braga 1962), une seconde station de l'espèce a été signalée: un puits de Freixo-de-Numao (district de Guarda). Or, il faut remonter le cours du Douro sur quelques 250 km pour parvenir à cette localité. Cette observation appelle plusieurs remarques.

— Comme le présentait déjà Braga (1962), il semble que la découverte de stations éloignées, pour une même espèce, soit un indice de l'existence d'un peuplement généralisé des nappes phréatiques de la zone intermédiaire (basse vallée du Douro). Toutefois, la rareté ou la profondeur excessive des puits constituant le seul accès à la nappe phréatique rend malaisée l'étude de cette faune.

— Le réseau hydrographique de la péninsule ibérique est tel que seul le bas cours des fleuves atlantiques (Rio Guadiana, Tage, Douro) est au Portugal. La plus grande partie de leur bassin hydrographique se trouve en Espagne occidentale et le fait que les Asellotes hypogés signalés dans les nappes phréatiques en territoire lusitanien ne le soient pas en Espagne ne semble dû qu'au défaut des prospections dans cette région (Braga 1960).

— Dans ces conditions, il n'est pas impossible que les peuplements phréatiques de *St. nobrei* se développent loin vers l'amont, dans les nappes alluviales du moyen et du haut bassin hydrographique du Douro. Or, les sources de certains affluents de rive droite du Douro se trouvent sur le versant Sud de la Cordillère cantabrique, non loin des sources de l'Ebre et à proximité immédiate des massifs calcaires abritant *St. virei buchneri*. Le hiatus hydrographique entre les aires actuelles de *St. virei* et de

St. nobrei est donc très réduit.

— *Stenasellus virei* a d'abord été découvert dans le haut et le moyen bassin hydrographique de la Garonne, car ces régions possèdent des terrains karstiques et la faune cavernicole y a fait l'objet de prospections très sérieuses. Dans le cas du bassin du Douro, il se trouve par contre, que ce sont les eaux souterraines de la basse vallée qui ont été prospectées les premières et qui ont révélé une faune de Sténaselles. Tout porte donc à croire que, par analogie, les nappes phréatiques de la moyenne et de la basse Garonne sont également, ou ont été, colonisées par *St. virei*. C'est d'ailleurs une nécessité biogéographique pour cette espèce, comme j'aurai l'occasion de le montrer dans la seconde partie de ce travail.

3. *Stenasellus racovitzai* Razzauti, 1925 (*Mem. R. Accad. Petrarca Sc. Lett. Arti*, 5, N.S., 27):

En avril 1923, Razzauti découvrit 3 ♂ et 4 ♀ d'un nouveau Sténasellide à la Grotta del Danese, près de Roselle, province de Grosseto, Toscane. La grotte se trouve dans des calcaires triasiques rougeâtres à quelques dizaines de mètres d'altitude seulement. Les adultes qui atteignent 11 mm sont rose vif. Grâce aux renseignements aimablement fournis par le Professeur B. Lanza de Florence, j'ai pu visiter, en compagnie de J. Durand, cette cavité le 17 juin 1967. Une succession de salles humides de dimensions modestes se termine sur un plan d'eau qui se perd dans d'étroites fissures descendantes noyées. La température est élevée (air à 19° et eau à 17°5). Dans celle-ci sont visibles de grands Cyclopidés oculés, des Gastéropodes, des Tubificidés. Un seul *Stenasellus racovitzai* (♀ adulte de 10,2 mm) fut capturé. La portion aquatique de la grotte est trop réduite pour constituer le biotope véritable de l'espèce. C'est seulement un regard sur le réseau de fissures noyées inaccessibles à l'Homme, vraisemblablement en équilibre avec les nappes phréatiques des terrains perméables voisins qui doivent être le véritable milieu de vie de l'espèce.

Au cours de l'été de 1950, Angelier retrouva l'espèce en Corse dans les nappes alluviales des rivières Casaluna et Tartagine. En 1963 et 1964, N. Coineau vérifia sa présence dans les nappes phréatiques des rivières Casaluna et Longo (bassin hydrographique du Golo) et captura *Stenasellus* cf. *racovitzai* (1 ♀ de 10 mm, det. G. Magniez), dans la nappe du Rio di Quirra (S-E de la Sardaigne). Enfin, en novembre 1967, Beron découvrit 4♀ de l'espèce (7,3 à 9,8 mm, det. G. Magniez) dans la grotte de Sabara à Castiglione (15 km au N-N W de Corte), en compagnie de l'*Asellidae* apigmenté et anophtalme *Proasellus beroni* Henry et Magniez, montrant ainsi qu'en Corse, l'espèce fréquente aussi bien le milieu interstitiel alluvial que les eaux karstiques.

Ni les *St. racovitzai* de Corse, ni celui de Sardaigne ne sont rigoureusement identiques à ceux de la station-type de Toscane. Les individus des lots étudiés diffèrent entre eux tout autant que les *St. virei* provenant de stations éloignées les unes des autres ou appartenant aux diverses sous-espèces que j'ai définies par ailleurs (Magniez 1968a). *St. racovitzai* désigne vraisemblablement, tout comme *St. virei*, une espèce polytypique comprenant plusieurs lignées isolées géographiquement depuis longtemps. Le nombre d'individus capturés et le nombre de stations connues sont encore insuffisants pour y opérer une division en sous-espèces calquée sur celle qui a été possible pour *St. virei*. Les prospections récentes montrent que

St. racovitzai est surtout une forme interstitielle, exceptionnellement cavernicole. Elles sont encore très insuffisantes pour préciser l'aire de répartition, en particulier l'aire insulaire, puisque deux autres espèces de *Stenasellus* vivent dans le S-W de la Sardaigne. Du point de vue biogéographique, la présence d'une espèce dans les eaux hypogées continentales toscanes et insulaires, corses et sardes, pose le problème de l'origine et de l'âge de la colonisation. Je suis d'accord avec Chappuis (1950), Bonnet (1953) et Chappuis et Delamare-Deboutteville (1954) pour lui attribuer une ancienneté considérable (au moins pontienne). Les différents peuplements se seraient trouvés séparés par les effondrements post-pontiens. Pour vérifier cette thèse, il serait intéressant de retrouver l'espèce sur un autre fragment de la terre tyrrhénienne, par exemple dans les nappes phréatiques des massifs cristallins de Provence, comme cela a pu être fait pour l'Oniscoïde *Helleria brevicornis* (Vandel 1960).

4. *Stenasellus buili* Remy, 1949 (*Bull. Soc. linn. Lyon*, 18, 153):

Cette magnifique espèce rose-vif, dont le ♂ approche de 14 mm et dont la ♀ peut dépasser 16 mm a été découverte par H. Fourés et A. Vandel dans le ruisseau de la grotte de la Guiraudasso, qui s'ouvre dans le jardin du presbytère du village de Soulatgé (Aude), (*Biospeologica* 171, 3ème série, p. 126). J'ai visité à de multiples reprises cette cavité depuis 1961. Comme les auteurs l'avaient fait en 1948, j'ai pu constater qu'il est rare de pouvoir observer les Crustacés sur le fond de sable fin et propre de la partie visible du ruisseau souterrain. Il faut disposer des appâts carnés quelques jours auparavant, pour attirer ces Isopodes à l'endroit accessible. Il ne vient d'ailleurs que de grands adultes et je n'y ai pas capturé de jeunes, ni en eau libre, ni au moyen de sondages Karaman-Chappuis dans le sable du lit. Il paraît vraisemblable que le véritable biotope des Sténaselles se trouve situé en aval, dans le système aquifère noyé. Il en est sans doute de même pour *Faucheria faucheri* qui colabite ici avec eux. Mis en élevage, les Sténaselles de Soulatgé n'ont permis d'observer que leur mue (qui dure plus de 10 jours, voir plus loin), mais non encore leur reproduction. Leur longévité doit être encore plus importante que celle de *St. virei*. Selon Chodorowski (1963) *St. buili* ne semble pas creuser de terriers, mais simplement aménager des abris sous les pierres où il reste immobile. L'activité des exemplaires mis en élevage à Dijon s'est toutefois révélée non négligeable. Cette grande espèce semble plus difficile à maintenir en vie au Laboratoire, demandant des aquariums plus spacieux, des volumes d'eau plus importants et vraisemblablement des températures plus élevées.

La grotte du presbytère de Soulatgé est restée pendant longtemps la seule station connue de *St. buili*. On aurait pu en déduire que l'espèce était étroitement confinée dans les réseaux noyés de cette portion centrale des Corbières. Cependant, des recherches récentes sur la faune rejetée par les émergences karstiques (Juberthie et Rouch 1968), ont permis de l'intercepter, par filtrage continu de certaines venues d'eau dans les gorges de l'Hérault: les exurgences des Cent-Fons (commune de Causse de la Selle) et les exurgences des Fontanilles (commune de Puéchabon). Les auteurs ont bien voulu me confier les Sténaselles capturés dans ces stations, ce dont je les remercie très vivement. Le lot comprend 17 immatures de 2-3 mm et 2 jeunes ♂ adultes de 7 et 8,1 mm. Ces derniers sont déterminables spécifiquement et

appartiennent à l'espèce *St. buili*, bien que certains détails structuraux ne soient pas rigoureusement conformes à la description de Remy. Cette variation ne doit pas surprendre, car elle est courante pour les espèces à aire de répartition étendue et aux biotopes hypogés variés et dissociés. De plus, il s'agit d'individus qui, quoique sexuellement matures, sont loin d'avoir atteint leur taille maximale et dont les armatures de phanères sont incomplètes.

L'aspect des jeunes révèle une taille très supérieure à celle des jeunes *St. virei*, pour des stades homologues. 11 d'entre eux sont au premier stade après la sortie du marsupium (péréionite VII rétréci, absence de péréiopodes VII) et leur taille varie de 2 à 2,2 mm, au lieu de 1,5-1,6 pour *St. virei*. 5 d'entre eux possèdent des péréiopodes rudimentaires (second stade) et leur taille est de 2,5-2,7 mm. Le dernier individu possède des péréiopodes VII complètement développés, mais de longueur encore inférieure aux péréiopodes VI (3ème stade): il mesure 3 mm. La relative imprécision des mesures est due au fait que la plupart des exemplaires ont séjourné durant plusieurs heures dans un filet sous pression d'eau et ont été déformés.

La découverte de *St. buili* dans le Nord du département de l'Hérault posait le problème de la répartition de cette espèce. On pouvait penser auparavant qu'elle se cantonnait dans les eaux karstiques des Corbières et plus spécialement du bassin de l'Agly (plus au Sud, les eaux souterraines des Pyrénées-Orientales hébergent *St. virei angelieri* et aucun point de contact entre les deux formes n'est connu). Les nouvelles stations nord-montpelliéraines se trouvent à 130 km au Nord-Est de la station-type, dans le bassin d'un autre fleuve côtier et les eaux des grottes dénoyées intermédiaires, pas plus que celles des cavités classiques des gorges de l'Hérault n'avaient, à ma connaissance, livré de Sténaselles. On pouvait donc se demander s'il s'agissait de stations dissociées ou de deux aires résiduelles d'extension de l'espèce, ou si la présence de celles-ci traduisait l'existence de peuplements intermédiaires au sein des karsts noyés et peut-être des nappes phréatiques profondes du Languedoc méditerranéen. A la suite de prospections minutieuses, effectuées depuis 1970 par M. J. Y. Bertrand, quatre nouvelles stations de *St. buili* ont été découvertes par cet auteur, ce qui apporte des arguments en faveur de la seconde proposition. Ces stations sont les suivantes:

a. Trois stations karstiques situées dans les Corbières orientales, ce qui prouve que le peuplement découvert à Soulatgé est beaucoup plus étendu géographiquement que prévu:

a1. Barranc de la Cairotte (= Barran de la Mousque d'Ase), commune de Paziols, Aude (Biospeologica no 453, 5ème série, p. 426). Il s'agit d'une courte grotte descendante aboutissant à un réseau noyé permanent. Des pêches en eau profonde au moyen de balances ont permis de capturer des lots importants de grands adultes dont une ♀ ovigère de 14 mm.

a2. Sources du château d'Opoul (dites respectivement source de Caune Nègre, de l'Eolienne et Font du Castell, commune d'Opoul, Pyrénées-Orientales). Ces exurgences ont été aménagées et des galeries artificielles drainent maintenant l'aquifère mésokarstique permanent situé à la base d'un petit plateau calcaire. Elles sont colonisées par *St. buili* et la faune de ce massif a été étudiée en détail par Bertrand (1974).

a3. Source du Couvent de Ste Cécile (commune de Vingrau, Pyrénées-Orientales): Elle a fourni, par filtrage, 1 jeune *St. buili*.

b. Une station située à environ 20 km au Nord-Est de Carcassonne dans les calcaires dévoniens des contreforts méridionaux de la Montagne Noire (source de N-D du Cros, commune de Caunes-Minervois, Aude), a fourni à J-Y. Bertrand une grande ♀ adulte de *St. buili*, montrant ainsi l'existence d'un peuplement intermédiaire entre Corbières et gorges de l'Hérault.

Il se confirme donc que les peuplements souterrains de *St. buili* sont plus importants qu'on pouvait le penser. Toutefois, il semble que cette grande espèce soit plus thermophile que *St. virei* et se cantonne dans les eaux à température au moins égale ou supérieure à 13° (Bertrand 1974), ce qui limite son aire de répartition dans les karsts du Languedoc. Les nouvelles captures ont permis d'observer quelques ♀ reproductrices et apportent des données biologiques intéressantes sur cette espèce: la taille des oeufs est bien plus forte et le nombre des jeunes par portée relativement plus faible, que chez *St. virei*. Les pulli aux différents stades larvaires intramarsupiaux, de même que les jeunes stades larvaires post-marsupiaux, sont beaucoup plus grands que les stades homologues chez *St. virei*. Enfin, comme chez ce dernier, la durée de l'incubation est certainement très longue. Ces observations seront reprises plus loin, dans la partie biologique de ce travail. Il apparaît dès maintenant que *St. buili* est une espèce à aire plus restreinte que *St. virei*, ses tolérances écologiques étant sans doute plus réduites, avec un préférendum thermique intermédiaire entre celui des espèces tempérées et celui des espèces tropicales. Dans un laps de temps relativement très restreint, nos connaissances sur *Stenasellus buili* ont progressé considérablement, de même que la connaissance de la faune souterraine des Corbières en général. Ces progrès sont dûs à l'activité inlassable de M. J.-Y Bertrand et il faut l'en remercier très chaleureusement.

5. *Stenasellus asiaticus* Birstein et Starostin, 1949 (*Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 69,691):

Espèce de taille moyenne (11,5 mm pour les deux sexes), colorée en rose-vif sur le vivant. Elle a été capturée dans le cours souterrain (creusé dans des calcaires jurassiques) de la source thermique (20-22°) très minéralisée, de Khodzha-Kainar, située au pied de la montagne de Kara-Dzulumak-Tau, dans le massif du Kugitang-Tau (contreforts occidentaux de la chaîne des Hissar, au Turkménistan oriental, URSS). Les coordonnées approximatives sont 38° lat. N et 64° long. E de Paris. Cette situation sur les marges occidentales de l'Himalaya, ainsi que les caractères morphologiques de l'espèce, qui la rapprochent des formes de l'Afrique orientale et peut-être de la forme cambodgienne, montrent qu'il existe un groupe éthiopo-himalayen d'espèces, dans le genre *Stenasellus* *car. emend.*, groupe actuellement bien isolé des lignées européennes. Sa localisation indique nettement qu'on peut espérer découvrir de nouvelles formes du genre dans les eaux souterraines des régions intermédiaires (péninsule arabe, Iran, Afghanistan et contreforts méridionaux de la chaîne himalayenne).

6. *Stenasellus pardii* Lanza, 1966 (*Monit. zool. ital.*, 74,221):

Cette espèce a été capturée dans un puits à Ischia-Baidoa (Somalie méridionale);

3°07' N x 43°38' E; altitude 436 m). Les eaux pourraient provenir d'un plateau calcaire dominant la localité au Nord. Selon Lanza, la température de l'eau, notée également par Stefanini en 1913, se maintient constamment à 29°. Ce Sténaselle vit en compagnie du Poisson Siluriforme *Uegitglanis zammaranoi* Gianferrari, auquel vraisemblablement il sert de nourriture. Le ♂ de *St. pardii* atteint 4,3 mm et la ♀ 5,5 mm. Les individus vivants sont rose-vif. Si l'on se réfère au mode de capture (filet appâté avec de la viande), le Crustacé serait, comme les autres *Stenasellus* dont le régime est connu, volontiers carnassier.

7. *Stenasellus costai* Lanza, Chelazzi et Messina, 1970 (*Monit. zool. ital., N.S. Suppl.* 3,5,133):

Cette espèce a été capturée par les membres de la Mission Biologique de l'Université de Florence, dans une série de puits de la localité d'El Gambole et des environs immédiats (3°4'20" lat. N x 45°11" long.E), en Somalie méridionale. Les 136 exemplaires pêchés ont permis aux auteurs de donner une description qui constitue un modèle de précision, les variations liées à la croissance des adultes étant signalées, tant pour les ♂ que pour les ♀.

St. costai est désormais le plus grand *Stenasellidae* connu, puisque le ♂ atteint 26 mm et la ♀ 25,5 mm. Comme pour tous les Sténaselles, la longueur est mesurée entre la limite rostrale médiale du céphalon et la pointe caudale du pléotelson. Elle n'inclut donc, ni les antennes, ni les uropodes. Chez les *Asellidae*, Creuser (1931) indique une longueur de 78 mm pour le type de l'espèce cavernicole américaine *Conasellus anticolus*. Cette mesure inclut la longueur des antennes et des uropodes, qui sont démesurément allongés, les premières comme les seconds. Le corps de cet Aselle ne dépasse pas 18 mm. Au contraire, les appendices du Sténaselle géant que Lanza et ses collaborateurs ont découvert et décrit ne montrent aucune hypertrophie et les proportions générales de ce *Stenasellus* sont les mêmes que celles des espèces plus petites.

Stenasellus costai est coloré en rose avec des variations individuelles d'intensité de la pigmentation. Il vit dans des eaux d'origine kurstique à température élevée (29°5 à 31°). Le pH est de 7,5 et le milieu riche en sels dissous (3,50 à 4,40 g/l), surtout des chlorures. Dans certains puits, l'eau est pauvre en oxygène (2mg/l seulement) et la teneur en hydrogène sulfuré est notable. Les auteurs ont également noté que les animaux étaient peu mobiles sur le fond et vivaient en compagnie d'autres Crustacés: Isopodes et Amphipodes *Bogidiella somala* Ruffo.

Du point de vue morphologique, il faut noter, après Lanza, les traits communs que l'on rencontre entre les deux espèces somaliennes *St. pardii* et *St. costai*, singulièrement en ce qui concerne les pléopodes copulateurs. Ce sont indubitablement des espèces proches parentes, ce qui va de pair avec leur voisinage dans une même aire géographique, de la même façon que le sont des espèces européennes, comme *St. virei* et *St. buili*. Toutefois, ces deux espèces diffèrent par d'autres caractères bien nets: les endopodites des pléopodes III, IV et V, par exemple, sont bilobés chez *St. pardii* et entiers chez *St. costai*, qui, de plus, est 5 fois plus grand que le premier. En ce qui concerne la bilobation des endopodites III, IV et V, je tiens à remarquer avec Lanza qu'il s'agit d'un caractère évolutif qui semble être apparu indépendamment, lors de la spéciation, dans les différents genres de

Stenasellidae. Mais, je ne pense pas qu'il soit possible d'établir un lien de parenté entre les espèces qui la manifestent (*Stenasellus skophjensis*, *St. pardii*, *Parastenasellus chappuisi* ou *Magniezia studiosorum* par exemple). Cette bilobation semble atteindre surtout des espèces de taille modeste et sa signification est sans doute plus physiologique que phylogénétique, car elle porte sur des organes mous et charnus, dont le rôle respiratoire et d'échanges ioniques est bien connu.

8. *Stenasellidae* gen.? sp.? Boutin, 1971 (*Ann. Fac. Sc. Phnom-Penh*, 4, p. 178):

Lors des prospections des grottes du Cambodge, mon collègue Cl. Boutin a découvert dans des cavités du Phnom Kompong Trach (province de Kampot), ainsi que dans la région de Battambang, un Sténasellide de taille importante (environ 15 mm), qui est en cours de description. Selon l'auteur, il se pourrait que l'habitat de cette forme ne soit pas cavernicole, mais plutôt phréatobie, les cavités considérées s'ennoyant à la saison des pluies, par suite de la montée du niveau de la nappe phréatique.

L'auteur ayant offert un lot de deux individus pour les collections du Laboratoire de Moulis, j'ai pu observer ceux-ci. Il s'agit de deux ♀ adultes de 13,5 et 14,5 mm, qui n'appartiennent à aucune des espèces déjà connues de la famille. Elles sont caractérisées par le grand développement latéro-ventral des régions gēnales de la capsule céphalique, par le grand développement des pléonites I et II, par le fait que les endopodites charnus des pléopodes III, IV et V sont bifides sur leur quart distal et par l'absence de longues soies à l'exopodite du pléopode IV. Il s'agit donc d'une espèce nouvelle, qui appartiendrait très vraisemblablement au genre *Stenasellus sensu stricto* (lignée éthiopio-himalayenne du groupe *virei* ?). L'examen du ♂ étant indispensable pour situer exactement cette forme nouvelle. Le grand intérêt de la découverte de Boutin est d'ordre biogéographique, puisqu'il s'agit de la première espèce extrême-orientale du groupe et d'un nouveau représentant tropical thermophile de celui-ci.

Clé dichotomique pour la reconnaissance des espèces du groupe *breuillei*:

- 1 - péréiopodes II à VII avec une seule épine dactylienne sternale, pléopodes II♀ subpentagonaux plus larges que longs, pléopodes II♂ avec protopodite plus large que long et avec deuxième article de l'endopodite presque aussi grêle que le proximal *St. galhanoae*
- 1' - Péréiopodes II à VII avec 2 épines dactyliennes sternales, pléopodes II♀ subtriangulaires plus longs que larges, pléopodes II♂ avec protopodite plus long que large et avec deuxième article de l'endopodite plus de 2 fois plus large que le proximal *St. breuillei*

9. *Stenasellus breuillei* Racovitza, 1924 (*Bull. Soc. Stiinte Cluj*, 2, 86):

Forme connue à l'origine par 2 individus seulement: 1 ♂ adulte de 8 mm de la Cueva Akelar (Larraun, Pamplona, Navarre, Biospeologica no 953) et 1 ♀ de 8 mm de la Cueva de Aitzquirri (Onate, Vergara, Guipuzcoa, Biospeologica no 959), capturés en 1919 par Bolivar, Breuil et Jeannel. Stammer pût retrouver l'espèce à la première de ces grottes en 1936 (1 ♀ adulte). En 1966, R. Rouch et moi-même avons visité la Cueva Akelar. Les Sténaselles se tenaient dans des flaques permanentes, avec de petits *Niphargus* sp., sur un fond d'argile très fine et les orifices de leurs terriers étaient visibles. 7 adultes (5 ♂ dont le plus grand de 9 mm et 2 ♀ dont

la plus grande de 9.5 mm) furent capturés, puis rapportés et conservés en élevage durant plusieurs mois au Laboratoire de Moulis (Magniez 1971b). La température du milieu était de 9-11° à la Cueva-Akelar, de 12° à la Cueva de Aitzquirri. *St. breuili* est de teinte rouge-vif. La mue en deux temps de l'espèce se fait selon les mêmes modalités que pour *St. virei* et la longévité des individus doit être considérable (voir plus loin).

10. *Stenasellus galhanoae* Braga, 1962 (*Ann. Fac. Cien. Porto*, 44,11):

Cette robuste espèce (♂ de 10 mm et ♀ de 13 mm), colorée en rouge pourpre serait, selon Braga, largement répandue dans les eaux souterraines de la province de l'Algarve (Portugal méridional). De nombreux exemplaires jeunes et adultes furent capturés en 1961, dans des puits obscurs de Tavira, de S. Bras de Aportel et de Lagos. Quoique appartenant au même groupe que *St. breuili*, cette espèce en est indiscutablement indépendante, comme l'a montré Braga. De par sa localisation très méridionale et dans les eaux souterraines de basse altitude, *St. galhanoae* est déjà une espèce thermophile.

Le groupe *breuili* va s'enrichir prochainement de formes nouvelles provenant de biotopes interstitiels, M. Cl. Bou ayant capturé récemment, au cours de prospections de la faune hyporhéique des cours d'eau de l'Espagne méridionale, deux espèces de petite taille, non encore décrites.

Clé dichotomique pour la reconnaissance des espèces du groupe *hungaricus-gjorgjevici*

1. Portions pleurales des péréionites II-VII très élargies débordant des coxopodites qui sont réduits; exopodites des pléopodes IV styliformes portant 1-2 soies distales, groupe balkanique 2
- 1' - Portions pleurales des péréionites II-VII étroites et laissant voir des coxopodites normaux; exopodites des pléopodes IV de largeur uniforme avec plus de 2 soies distales, groupe sarde 5
- 2 - Exopodites des pléopodes I♂ à pédoncule rétréci, environ 2 fois plus longs que larges et élargis distalement, endopodite des pléopodes III absent *St. hungaricus*
- 2' - Exopodites des pléopodes I♂ étroits et de largeur uniforme, endopodite III présent 3
- 3 - Protopodites des pléopodes I♂ sans rétinacle *St. lakatnicensis*
- 3' - Protopodites des pléopodes I♂ portant un crochet rétinaculaire 4
- 4 - Exopodites des pléopodes I♂ environ 3 fois plus longs que larges *St. gjorgjevici*
- 4' - Exopodites des pléopodes I♂ environ 2 fois plus longs que larges *St. bureschi*
- 5 - Dactylopodite des péréiopodes II-VII avec 1 épine sternale; pléopodes II♀ subtriangulaires *St. miragicus*
- 5' - Dactylopodite des péréiopodes II-VII avec 2 épines sternales; pléopodes II♀ subtrapézoïdaux *St. assorgiai*

11. *Stenasellus hungaricus* (Méhely, 1924 (= *Protelsonia hungarica* Méhely) (*Zool. Anz.*, 58,353; sub *Protelsonia*).

11a. *Stenasellus hungaricus hungaricus* (Méhely, 1924):

En octobre 1923, Méhely découvrit sous des pierres du ruisseau souterrain de la grotte d'Abaliget, près de Pecs (Hongrie méridionale), (température: 10°), plusieurs exemplaires d'un Asellote blanchâtre et anophtalme atteignant 7,5 mm au maximum. Ne possédant comme documentation que la très insuffisante description de *St. virei* (Dollfus, 1897), Méhely pensa que la nouvelle forme en était très

différente et créa pour elle le genre *Protelsonia* en janvier 1924. Quelques mois plus tard, Dudich (*Zool. Anz.*, 60,151, 1924) rattacha le genre *Protelsonia* à *Stenasellus* Dollfus, tout en créant la famille des *Stenasellidae*. Mais c'est seulement à Remy (*Notes Biospéol.*, 3,39, 1948) que nous devons des détails descriptifs précis et des schémas des pléopodes du ♂ de l'espèce.

Méhely (1924) fut néanmoins le premier auteur, après Viré (1899), à réaliser des observations biologiques sur un *Stenasellide*. Il nota que *St. hungaricus* est un Isopode marcheur, incapable de nager. Les ♀ ovigères portaient 8-14 oeufs dans leur poche incubatrice. Il trouva le diamètre (0,4 mm) des oeufs considérable par rapport à la taille de l'animal et leur nombre très modeste, liant ce fait à la faiblesse de la concurrence vitale dans les eaux souterraines, l'espèce pouvant se contenter d'une prolificité réduite dans de telles conditions de vie cavernicole.

11b. *Stenasellus hungaricus robustus* (Méhely, 1927) (*Neue Würmer und Krebse aus Ungarn*, 1927,10; sub *Protelsonia*):

En 1927, Méhely décrivit sous le nom de *Protelsonia hungarica robusta*, une forme plus robuste que le type provenant de la grotte Mänfaer, près de Pecs (Hongrie méridionale). Les grottes d'Abaliget et de Mänfaer étant proches l'une de l'autre, dans un petit massif karstique isolé entre les vallées du Danube et de la Drave, Chappuis (1950) pensait que *Stenasellus hungaricus robustus* n'était qu'un variant local, fort peu différent de la forme-type. Par contre, Birstein (1951) le rapproche plutôt de *St. gjorgjevici* dont l'aire est pourtant nettement plus méridionale.

11c. *Stenasellus hungaricus thermalis* Meštrov, 1960 (*Biol. Glasnik*, 13,345):

Cette forme qui se distingue de la forme-type par quelques différences morphologiques est dépourvue, comme celle-ci, d'endopodite aux pléopodes III. 78 exemplaires (♂, ♀ et jeunes, ne dépassant pas 5 mm) furent capturés dans les sources thermales de Podsused, près de Zagreb (Yougoslavie), (température de l'eau: 18-24°). Elle a été retrouvée depuis, au moyen de sondages Karaman-Chappuis, dans la source thermale voisine de Sutinska Vrela (température de l'eau interstitielle: 19-22°⁰⁸, de la source elle-même: 18°2-23°⁰⁵). Les préférences thermiques de cette forme ont fait récemment l'objet d'une étude détaillée (Lattinger-Penko 1970a). L'auteur a montré expérimentalement que la température optimale de vie de la sous-espèce est de 18-23° et les limites d'activité normale de 14°-26°. Elle meurt après 24 h passées dans l'eau à 10° ou à 32°. Dans le milieu naturel, elle est étroitement confinée dans les eaux des deux sources citées plus haut, ne fréquente pas les zones dont la température tombe en dessous de 18° et elle est incapable de coloniser les eaux phréatiques ou karstiques de la région, contrairement aux autres formes de l'espèce *St. hungaricus*.

12. *Stenasellus gjorgjevici* Racovitza, 1924 (*Bull. Soc. Sc. Cluj*, 2,90):

D'abord découvert à la grotte de Ravanicka (Biospéologica no 948), en Serbie orientale, par Chappuis, Jeannel, Winckler et Magdelaine (1 ♂ de 9 mm), l'espèce fut retrouvée à la grotte d'Ivanicka (N-W de la Serbie), par Radovanovic (Karaman 1954), puis à la grotte de Bogovina (Serbie orientale) par Sket (Pretner 1953). Cette belle espèce serait blanchâtre sur le vivant. Le ♂ atteint 10 mm et la ♀ dépasse 11

mm. Température de l'eau à la station-type: 10°. *St. gjorgjevici*, comme toutes les espèces du groupe de *St. hungaricus* présente un aspect externe assez différent des autres *Stenasellus*. Les régions pleurales des péréionites forment des expansions lamellaires à bord entier. Au niveau de chaque segment, ces expansions débordent très largement le coxopodite du péréiopode correspondant. Ce coxopodite, d'ailleurs réduit à un mince anneau chitineux, est totalement invisible en vue dorsale (Racovitza 1924, p. 89, fig. 9). Le corps des *Stenasellus* du groupe *hungaricus* paraît donc relativement large au niveau du péréion. Au contraire, les *Stenasellus* du groupe *virei* possèdent des régions pleurales des péréionites étroites (Racovitza 1924, p. 85, fig. 3). Leur corps paraît donc plus grêle à longueur égale. Le coxopodite est plus développé et sa portion distale plus étalée a tendance à former un petit épimère restant visible en vue dorsale. Arguant de ces différences, Racovitza (1950) voyait déjà dans le groupe *hungaricus* une lignée distincte de celle de *St. virei* et ayant subi une évolution à la fois indépendante et différente. La tendance à l'involution des coxopodites et à l'élargissement des pleurons des péréiopodes se retrouve d'ailleurs aussi bien dans la famille des *Stenasellidae* (genres *Johannella* ou *Parastenasellus*, par exemple), que dans celle des *Asellidae* (genre *Lirceus*, par exemple). Toutefois, c'est une tendance évolutive qui peut ne se manifester qu'au niveau spécifique: dans le cas de deux espèces de *Stenasellus*, par ailleurs très voisines (*St. pardii* et *St. costai* de Somalie, par exemple), seule la première montre l'expansion de la région pleurale amenant la régression de coxopodite.

13. *Stenasellus bureschi* Racovitza, 1950 (*Arch. Zool. exper. gen. Fr.*, 87,83): (*In*

Buresch, *Xème Congrès Intern. Zool. Budapest*, 2,1434, 1927, *nomen nudum*)
 Bien que connue depuis longtemps dans le ruisseau de la grotte Temna Dupka, (capture de 3 ♀ par I. Buresch et N. Radew, le 18 septembre 1924), près du village de Kalotina, canton de Dragoman, Bulgarie occidentale, l'espèce ne fut décrite, sur une ♀ qu'en 1950 et le ♂ seulement en 1962 par Buresch et Guéorguiev (*Izv. Zool. Inst. Mus. Sofia*, 11,195). Elle serait blanchâtre sur le vivant. Le ♂ atteint 7,7 mm et la ♀ 8 mm.

14. *Stenasellus lakatnicensis* Buresch et Guéorguiev, 1962 (*Izv. Zool. Inst. Mus. Sofia*, 11,190):

Cette espèce a été trouvée par I. Buresch dans le petit ruisseau de la grotte Temna Dupka, près de la gare de Lakatnik (Bulgarie occidentale), dès l'année 1924 (Buresch, *Xème Congrès Intern. Zool. Budapest*, 2,1433, 1927, sub *Stenasellus gjorgjevici lakatnicensis, nomen nudum*). Elle serait blanchâtre sur le vivant. Le ♂ atteint 8,1 mm et la ♀ 10,2 mm.

Les espèces du groupe *hungaricus* restent fort mal connues à l'heure actuelle, malgré la relative ancienneté de leur découverte. La plupart ne sont citées que d'une seule station et *St. gjorgjevici* de trois seulement. Il est peu probable que ces espèces se cantonnent dans les eaux de quelques grottes. Elles doivent exister dans les systèmes amphibies et noyés des massifs calcaires de Serbie et de Bulgarie occidentale. Peut-être faudrait-il aussi les rechercher dans les eaux interstitielles de ces régions? Ce travail serait d'un grand intérêt, tant écologique que faunistique,

car il permettrait de mieux connaître la variabilité interne des diverses formes et de préciser si elles sont réellement indépendantes. En effet, les figurations des pléopodes I et II δ qui ont été données pour chaque espèce des confins serbo-hulgares diffèrent fort peu les unes des autres, à tel point que Cvetkov (1967) a pu écrire que "*Stenasellus bureschi* et *St. lakatnicensis* ne diffèrent pas essentiellement l'un de l'autre...". Il se pourrait donc que l'ensemble *St. gjorgjevici* + *St. bureschi* + *St. lakatnicensis* corresponde à une grande espèce polytypique comme *Stenasellus virei*. On voit donc ici l'intérêt qu'il y a à grouper ensemble dans cette énumération les espèces de Sténaselles possédant les mêmes caractères morphologiques. Le groupe *hungaricus* mériterait d'être soumis à une révision générale.

Des prospections récentes (1967-68) ont permis la capture de deux nouvelles espèces de *Stenasellus* dans les eaux souterraines d'un massif karstique du S-W de la Sardaigne. Je les range provisoirement au voisinage du groupe de *St. hungaricus*, avec toutes les réserves d'usage. En effet, si l'article distal de l'endopodite du pléopode II δ semble construit comme celui de *St. gjorgjevici*, il n'est pas certain que ce soit l'indice d'une proche parenté avec ce dernier et les formes voisines. Néanmoins, les *St. nuragicus* et *St. assorgiai*, bien que vivant dans le bassin occidental de la Méditerranée, semblent assez éloignés des formes habituelles de cette région (groupe tyrrhénien de *St. virei*).

15. *Stenasellus nuragicus* Argano, 1968 (*Fragm. entomol. Roma*, 6:1.1):

Capturé à la grotte San Pietro, près de Fluminimaggiore (température de l'eau 11 $^{\circ}$) et à la grotte Sa Crovassa de Pranu Pirastru, près de Domusnovas (Sud-Ouest de la Sardaigne). Le δ atteint 6,5 mm et la φ 7,4 mm.

16. *Stenasellus assorgiai* Argano, 1968 (*Fragm. entomol. Roma*, 6:1.14):

Espèce très voisine de la précédente. Le δ atteint 6,4 mm et la φ 8 mm. Elle fut capturée en 1967 à la grotte Pitzu e Crobizi, Marganaì, Corongiu di Mari, près d'Iglesias (Sud-Ouest de la Sardaigne). Rappelons que dans le Sud-Est de la Sardaigne, la nappe alluviale du Rio di Quirru abrite *Stenasellus* cf. *racovitzaì*, forme bien distincte des deux espèces décrites par Argano et qui peuple aussi les eaux souterraines de Corse et de Toscane.

Clé dichotomique pour la reconnaissance des espèces du groupe *skopljensis*:

- 1 - Orifice terminal de l'organe copulateur armé d'un pinceau de fines soies lisses. Dactylopodites des péréopodes II-VII portant normalement 2-3 épines sternales *St. ranelicus*,
 1' - Orifice terminal de l'organe copulateur nu. Dactylopodites des péréopodes II-VII portant normalement 1 seule épine sternale *St. skopljensis*.

17. *Stenasellus skopljensis* Karaman, 1936.

17a. *Stenasellus skopljensis skopljensis* Karaman, 1936 (*Bull. Soc. Sc. Skoplje*, 17,137):

En 1935, Karaman captura trois φ d'un Sténasellide au moyen d'une pompe s'alimentant dans la nappe alluviale du Vardar à Skoplje. Ces individus furent d'abord rapportés à l'espèce *St. gjorgjevici* (Karaman: *Vehr. Intern. Ver.*

Limnologie, VII, Beograd, 1935). Dès l'année suivante Karaman y vit une sous-espèce particulière de *St. gjorgjevici*. Toutefois, c'est seulement en 1948 (Karaman: *Privod. istraz. Jug. Akad. Zagreb*, 24,45), après la capture des ♂ que cette forme fut considérée comme une espèce à part entière. Elle serait blanchâtre à l'état vivant. Les ♂ atteignent 7,3 mm et les ♀ 8 mm. Considérée comme typiquement phréatique, elle a été depuis capturée dans la nappe alluviale de la rivière Bosna à Zenica (Bosnie), en compagnie d'une faune souterraine variée (*Monodella fincki*, *Microcharon* sp. et *Niphargus* sp.), dans une eau à 8° (Mestrov et Lattinger-Penko 1969).

17b. *Stenasellus skopljensis f. meridionalis* Karaman, 1954 (*Fragmenta balcanica*, 1,8):

Cette forme a été capturée sous de grosses pierres dans les sources froides Derebas près du lac de Dojran et Barkani à Radovis (S. E. de la Macédoine yougoslave, près de la frontière grecque). Le ♂ ne dépasse pas 5 mm pour tous les exemplaires. Elle aurait été reprise par Sket (R. Lattinger-Penko, *in litt.*) dans une source près de Uleinj, localité côtière du Monténégro.

17c. *Stenasellus skopljensis croaticus* Karaman, 1954 (*Fragmenta balcanica*, 1,10):
Forme décrite d'après un ♂ de 5 mm ramené de la nappe phréatique par une pompe au village de Cernomerec, à l'Ouest de Zagreb. Cette station se trouve à quelques 700 km au N-W de celles de la forme-type et de la forme *meridionalis*. *St. skopljensis* est donc certainement une espèce polytypique à vaste aire de répartition, tout comme *St. virei*. Elle devrait donc être découverte dans le milieu phréatique en de nombreux points, dans les portions occidentales et méridionales de la péninsule balkanique.

17d. *Stenasellus skopljensis thermalis* Mestrov et Lattinger-Penko, 1971 (*Int. J. Speleol.*, 3,305):

Elle a été découverte dans la source chaude Sugavac, située sur la rive droite de la rivière Vrbas, à Banja Luka (Bosnie), (captures d'une ♀ le 14 septembre 1961, de 5 ♂ + 10 ♀ le 13 février 1966, de 8 ♂ et 14 ♀ le 19 mars 1967). Les animaux sont d'une "blancheur de porcelaine". Le ♂ atteint 5,5 mm et la ♀ 6 mm. On les trouve dans la vase et sous des feuilles mortes. Température de l'eau: 24°.

R. Lattinger-Penko ayant apporté 3 individus vivants en France, nous avons pu les maintenir en vie plus de 7 mois dans une enceinte isotherme à 16°. Au bout de ce temps, un ♂ de 4,7 mm a mué. Nous avons observé d'abord la perte de la demi-exuvie postérieure. Le départ de la demi-exuvie antérieure est survenu 5 jours 1/2 après (132 h), ce qui montre que le mécanisme et la durée de la mue de cette espèce sont très comparables à ce qui a été observé pour *St. virei*.

18. *Stenasellus rumelicus* Cvetkov, 1967 (*Bull. Inst. Zool. Mus. Sofia*, 23, 139):

Cette forme est manifestement apparentée à *St. skopljensis* de Yougoslavie. La taille est plus forte: ♂ de 9,3 mm et ♀ de 10,5 mm. Elle vivrait en milieu interstitiel, dans la région d'Asenovgrad (au Sud de Plovdiv, Bulgarie centrale). Le groupe de *St. skopljensis* paraît donc essentiellement lié aux biotopes phréatiques. D'après les traits dominants du réseau hydrographique de la portion méridionale de la

péninsule balkanique, on peut prévoir que, tant *St. skopljensis* que *St. rumelicus*, ou des espèces nouvelles du groupe, pourront être découverts en Grèce dans les systèmes alluviaux.

B. Genre *Johannella* Monod, 1924 (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 15, 327); espèce unique: *J. purpurea* Monod, 1924:

Cette espèce est connue par un unique exemplaire (♀ de 5,2 mm), capturé dans les eaux de la source thermale (29⁰) sulfureuse d'El Hamman, près de M'Sila (Département d'Alger, Algérie), par Madame H. Gauthier. Ses caractères morphologiques sont tels que c'est à juste titre que Monod (1924) y vit un genre nouveau d'Aselloïde. En 1966, j'ai essayé de discuter de sa position et montré qu'il convenait de ranger cette forme parmi les *Stenasellidae*. Malgré l'absence de δ , nombre de caractères cités par Monod sont suffisamment probants pour cela; présence d'un pigment rouge diffus dans tous les tissus, aspect général du céphalon.

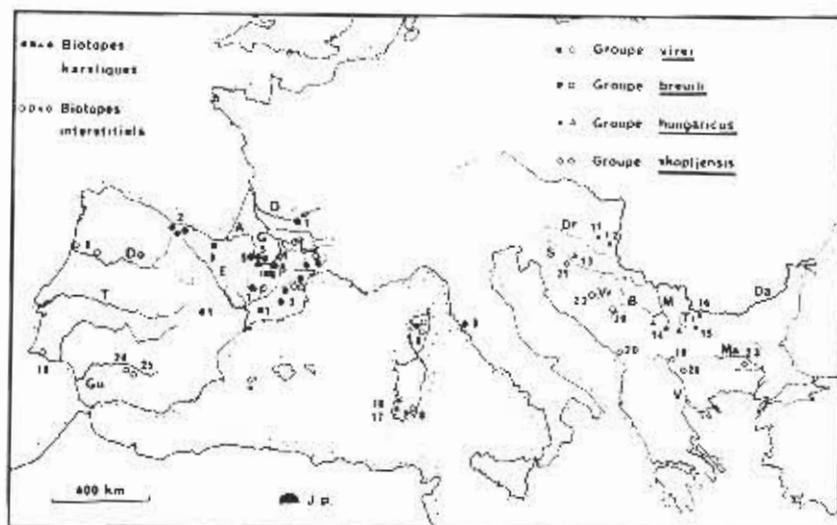


FIGURE 10
Répartition des *Stenasellidae* d'Europe:

Ils appartiennent tous au genre *Stenasellus* car. emend.. Le genre monospécifique *Johannella* (J. p.) d'Afrique du Nord a été indiqué, pour mémoire.

A = Adour; B = Bosna; D = Dordogne; Da = Danube; Do = Douro; Dr = Drave; E = Ebre; G = Garonne; Gu = Guadalquivir; M = Morava; Ma = Maritza (Marica); S = Save; T = Tage; Vr = Timok; V = Vardar; Vr = Virbas. Les quatre lignées du genre *Stenasellus* sont représentées par des figurés différents. 1 = *Stenasellus virei virei*; 2 = *St. virei buchneri*; 3 = *St. virei angelieri*; 4 = *St. virei boui*; 5 = *St. virei hussoui*; 6 = *St. nobrei*; 7 = *St. buili*; 8 = *St. racovitzai*; 9 = *St. brevili*; 10 = *St. galhanoae*; 11 = *St. hungaricus hungaricus*; 12 = *St. hungaricus robustus*; 13 = *St. hungaricus thermalis*; 14 = *St. gjorgjevici*; 15 = *St. burechi*; 16 = *St. lakaticensis*; 17 = *St. nuragicus*; 18 = *St. assorgiai*; 19 = *St. skopljensis skopljensis*; 20 = *St. skopljensis f. meridionalis*; 21 = *St. skopljensis croaticus*; 22 = *St. skopljensis thermalis*; 23 = *St. rumelicus*; 24 = *St. sp. nov. n^o1*; 25 = *St. sp. nov. n^o2*.

grand développement des pléonites I et II libres, courbure prononcée des mandibules, armature réduite des maxilles, constitution générale du périopode I préhensile et des pléopodes II.

Ayant visité cette région en avril 1971, afin de tenter de capturer de nouveaux représentants de l'espèce, M. le Professeur Th. Monod a pu constater que la topographie des lieux avait été profondément modifiée et que l'unique station de *J. purpurea* pouvait être considérée comme détruite (Monod 1972a).

C. Genre *Metastenasellus* Magniez, 1966 (*Int. J. Speleol.*, 2, 173):
espèce-type: *M. leleupi* (Chappuis, 1951); (*Rev. Zool. Bot. Afr.*, XLIV, 4, 432;
sub Stenasellus leleupi);

En 1949, J. Heuts et N. Leleup découvrirent, dans plusieurs grottes du Territoire des Cataractes, au Zaïre, (Leleup 1956) des Asellutes que Chappuis décrit en 1951 sous les noms de *Stenasellus leleupi* et de *St. congolensis*. Peu après, E. Dartevelle captura dans une source, près de Coquilhatville, 3 individus d'une autre espèce que Chappuis décrit en 1952 sous le nom de *St. dartavellei*.

En 1966, j'ai pu, grâce à l'obligeance du Dr P.L.G. Benoit du Musée Royal de Tervuren, réexaminer ce matériel. Il s'agit effectivement de 3 espèces distinctes, qui possèdent en commun un ensemble de caractères morphologiques importants qui les rapprochent entre-elles, mais qui les isolent bien nettement des autres *Stenasellidae* (Magniez 1966a), à tel point que j'ai jugé utile de former pour elles le genre *Metastenasellus*. C'est un ensemble homogène de 3 espèces possédant une aire de répartition propre (eaux souterraines phréatiques et karstiques du bouclier congolais: bassin hydrographique du Congo). Tout récemment, une quatrième forme, *M. wikkensis* Lincoln, 1972 vient d'être capturée dans la source chaude Wikki (Yankari Game Reserve, Province de Bauchi, Nigeria), très loin au nord des précédentes.

La diagnose du genre a été donnée en 1966, je n'en citerai que les points essentiels car il est inutile de reprendre les caractères de *Stenasellidae*. Les protopodites des pléopodes I ♂, subcarrés, portent une rame subrectangulaire de même largeur. Les pléopodes II ♀ sont plus ou moins soudés sur leur 1/4 proximal. Les caractères essentiels sont le développement exceptionnel en longueur des pléonites libres I et II, longueur qui atteint les 2/3 de celle du périonite VII. Elle est donc plus importante encore que chez les autres genres de *Stenasellidae* (*Stenasellus* et *Magniezia* en particulier). Le pléopode II ♂ a subi une évolution très curieuse. Au repos, il n'est pas protégé par le pléopode I car il le dépasse largement en direction caudale. Il repose alors sous la face sternale de l'exopodite du pléopode III (opercule). En effet, l'articulation entre les deux articles de l'endopodite copulateur est ankylosée et même peu visible chez *M. leleupi*. De plus, l'articulation entre protopodite et endopodite de ce pléopode II est fort peu mobile. L'endopodite ne peut donc pas se replier au repos par le fonctionnement de l'articulation genouillée entre premier et second article qui existe chez les autres *Stenasellidae*. La portion correspondant à l'article distal est parcourue par un canal hélicoïdal (décrivant environ 3 tours) ouvert proximale (pour s'aboucher avec la papille génitale correspondante) et ouvert distale (pour s'aboucher avec

l'orifice génital de la ♀ lors de la copulation). Ce pléopode II♂ des *Metastenasellus* a été décrit en détail par ailleurs (Chappuis 1951, 1952; Magniez 1966a). Fonctionnellement, cette pièce copulatrice est bien plus parfaite que celle des autres genres, bien que son plan d'ensemble et sa structure soient conformes à ce qui caractérise les *Stenasellidae*. Sa perfection fonctionnelle rappelle celle du pléopode II♂ des *Asellidae*, mais il s'agit d'une simple analogie et aucun lien phylétique particulier n'est à envisager entre les *Metastenasellus* du Congo et les *Asellidae*.

1. *Metastenasellus leleupi* (Chappuis, 1951)

L'espèce-type a été capturée dans 5 grottes, proches de Thysville, par 5⁰ de latitude Sud. Les ♂ atteignent 7 mm, les ♀ 8-10 mm. Dans la station-type (grotte de Thysville), les individus ont été observés sur le fond de mares argileuses ou de gouris. Ils sont rose-carminé, mais certains très pâles. Normalement guanophages, ils sont attirés par la viande. La température de l'eau des grottes occupées par l'espèce varie entre 21⁰ et 23⁰ (Leleup 1956). Dans deux des stations (grottes Kiasi et Ngowo), il n'a été capturé que des femelles, qui diffèrent quelque peu de celles de la station-type (Chappuis 1951).

2. *Metastenasellus congolensis* (Chappuis, 1951); (*Rev. Zool. Bot. Afr.* XLIV, 4, 348; *sub Stenasellus congolensis*);

Capturé par Leleup dans le lac de la grotte Raymond Lambrechts, au sud de Kimpese, près de la frontière angolaise (6⁰ latitude Sud), les mâles atteignent 14

FIGURE 11

Comparaison du pléopode II♂ dans les quatre genres tropicaux de *Stenasellidae*:

A. Genre *Magniezia* Lanza: Le second article de l'endopodite est une lamelle généralement plane, portant un diverticule foliacé. Ces deux pièces forment un dièdre dont les faces internes sont garnies de rangées de sétules à direction distale. On peut considérer qu'il s'agit du type possédant l'organe copulateur le plus primitif de la famille.

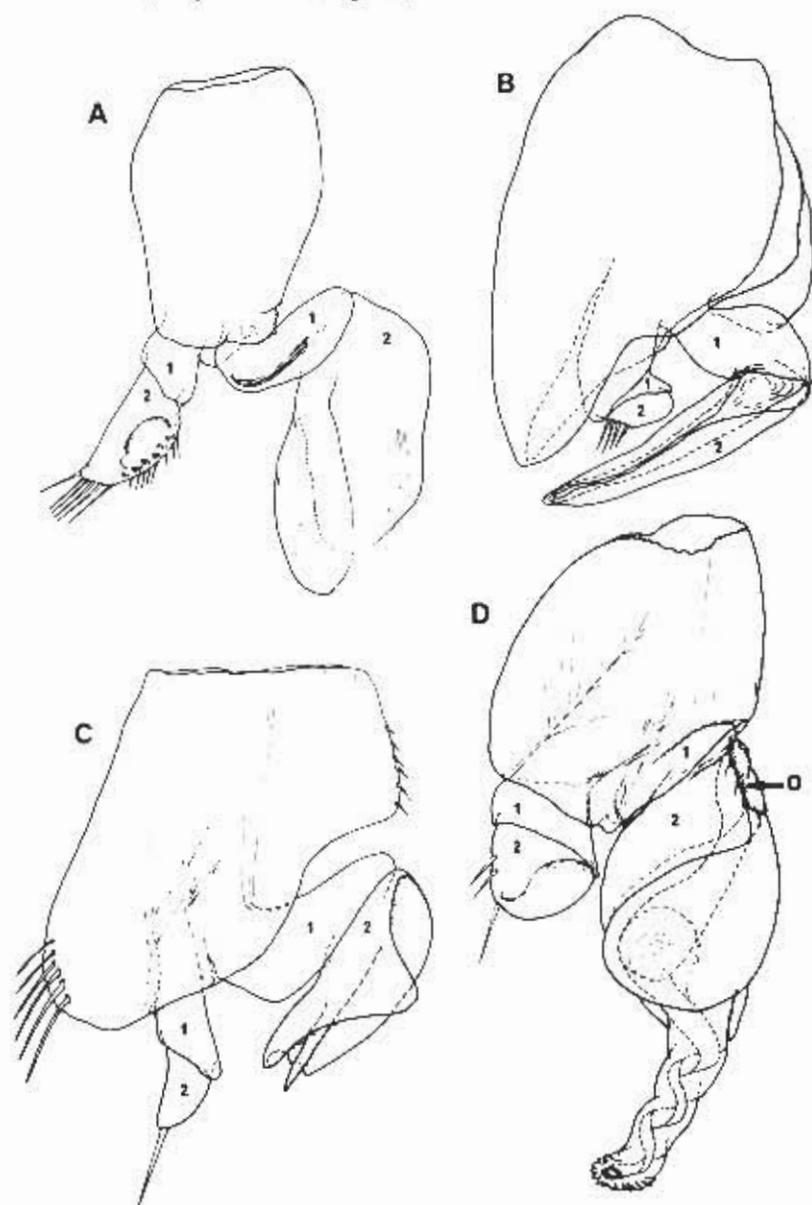
B. Genre *Parastenasellus* Magniez: Le protopodite porte un processus distal interne. L'exopodite est très réduit et se loge dans une gouttière du protopodite. L'article distal de l'endopodite, long et falciforme, porte une gouttière longitudinale élargie proximatement, mais à bords non soudés.

C. Genre *Mexistenasellus* Cole et Minekley: Le protopodite peut porter un processus distal. L'article distal de l'endopodite, peu ou pas villé sur lui-même est ouvert tout le long de sa marge interne. Il porte un processus aciculaire (*M. coahuilla*) ou un pinceau de soies (*M. parzefalli*) à direction distale.

D. Genre *Metastenasellus* Magniez: L'article proximal de l'endopodite est très réduit et ankylosé, en partie caché par une gouttière du protopodite. L'article distal est hypertrophié et n'est plus protégé par le pléopode I au repos. Il a subi un enroulement hélicoïdal et est parcouru par un canal partant dont l'orifice afférent (0) et l'orifice distal efférent sont parfaitement délimités.

Le pléopode II♂ du genre *Stenasellus* a été figuré. Celui du genre *Johannella* est inconnu. On voit que la faune des *Stenasellidae* d'Afrique comprend à la fois les formes à l'organe copulateur le plus primitif (genre *Magniezia*), et le plus évolué (genre *Metastenasellus*).

mm et les femelles dépassent cette longueur. Selon Leleup (1956), les individus sont rose-vif sur le vivant. Très nombreux dans le lac, ils coexistent avec *Carilina levoensis* Roth-Woltereck et se nourrissent d'excréments de Porcs-Épics qui fréquentent la grotte. Ils sont attirés par la viande. Température de l'eau du biotope: 22°. La puberté doit être tardive dans cette espèce, car j'ai pu examiner un mâle de 7,8 mm, dont la morphogénèse de l'endopodite du pléopode II n'était pas encore achevée (Magniez 1966a, fig 1 C).



3. *Metastenasellus dartavellei* (Chappuis, 1952) (*Rev. Zool. Bot. Afr.* XLV, 3/4, 353; *sub Stenasellus dartavellei*):

Capturé par L. Ghenne, dans une source proche de La Nouvelle Anvers, près du fleuve Congo, par 2^o de latitude Nord. La mâle atteindrait 8,5 mm. La teinte n'a pas été observée sur le vivant, mais on peut supposer, avec Leleup (1956), qu'il possède un pigment sanguin rose, comme les deux espèces précédentes. La présence d'une espèce de *Metastenasellus* dans les nappes phréatiques de la région de Coquilhatville montre que le genre ne serait pas cantonné dans les eaux de quelques massifs karstiques restreints, mais pourrait coloniser largement les nappes alluviales du Congo, c'est-à-dire une importante fraction de l'Afrique équatoriale.

4. *Metastenasellus wikkiensis* Lincoln, 1972 (*Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* 24,3, 213):

Cette espèce a été découverte très récemment, parmi les cheveux de racines d'arbres, immergés dans le bassin de la source chaude (33^o) Wikkie (Réserve de Yankari, province de Bauchi, Nigeria du Nord-Est). Les Crustacés ont un corps relativement grêle et allongé, semblant indiquer une adaptation à la vie interstitielle. Le mâle atteint 8 millimètres et la femelle 7,5 mm, au maximum, dans le lot de 49 individus pêchés. Les animaux montrent une vive couleur rose, qui disparaît après fixation. Elle serait due, pour les autres *Stenasellidae*, à un pigment sanguin. Le collecteur de cette nouvelle forme a observé que les Crustacés manifestaient une nette photophobie, ce qui compliquait leur capture.

Par nombre de caractères morphologiques importants (développement des pléonites I et II, structure des pléopodes I et II du mâle, des pléopodes II de la femelle, etc...), la nouvelle espèce montre, sans ambiguïté qu'elle appartient au genre *Metastenasellus*, ce qui confirme, *a posteriori*, le bien-fondé de la création de cette entité taxonomique indépendante. Les affinités sont particulièrement évidentes avec *M. congolensis*.

La découverte de *Metastenasellus wikkiensis* est importante sur le plan biogéographique. La station se trouve à quelques 1500 km au Nord des localités où vivent les *Metastenasellus* congolais. De plus elle est dans le bassin hydrographique de la Bénoué, grand affluent de rive gauche du Niger. On peut donc attribuer au genre *Metastenasellus* une aire de répartition très importante, qui vient sans doute s'imbriquer avec celle des genres *Magniezia* et *Parastenasellus* au niveau du bassin du Niger. Il faudra peut-être envisager, pour les genres africains de *Stenasellidae*, l'existence d'un peuplement d'ensemble des nappes phréatiques de l'Afrique occidentale et équatoriale.

D. Genre *Parastenasellus* Magniez, 1966 (*Int. J. Speleol.*, 2, 173): Espèce unique: *P. chappuisi* (Remy, 1938); (*Arch. Zool. exper. gen. Fr.*, 79, N.R.... 2, 69; *sub Stenasellus chappuisi*):

Le Crustacé a d'abord été découvert par Chappuis en 1931 dans le puits du poste de Man et primitivement décrit sous le nom de *Stenasellus chappuisi*. Il fut retrouvé en 1947 et 1948 dans le puits de l'Administration à Gabu (Guinée portugaise) et identifié par Braga (1950). Il s'agit vraisemblablement d'une forme à vaste répartition géographique puisque les deux localités se trouvent à 1000 km à vol d'oiseau l'une

de l'autre. Elle paraît peupler les nappes phréatiques qui se développent largement entre les épaisses formations d'altération superficielle de type latéritique et les roches-mères du socle cristallin de l'Afrique occidentale. Les ♂ atteignent 5,5 mm et les ♀ 6,5 mm.

Parastenasellus chappuisi possède des caractères morphologiques qui le distinguent très nettement de tous les autres *Stenasellidae*, c'est pourquoi je n'ai pas hésité (Magniez 1966a) à y voir un genre indépendant dont j'ai donné une diagnose détaillée. Cette diagnose demandera certainement à être simplifiée au cas où d'autres espèces seraient découvertes, qui se révéleraient appartenir au genre *Parastenasellus*. On peut néanmoins faire ressortir les points principaux:

La relative réduction en longueur des pléonites libres I et II, dont les plaques tergales prennent une forme en croissant à concavité caudale qui se retrouve chez *Johannella*. Médialement, les tergites de ces pléonites sont largement inclus sous celui du péréonite VII.

Les pléopodes I et II ♂ présentent un aspect assez inhabituel pour des *Stenasellidae*. Les pléopodes I possèdent un protopodite triangulaire atrophié et sans rétinacle et une rame parcheminée à marges médiales et distales réfléchies vers la face tergale, qui enveloppe et protège totalement le pléopode II au repos. Les pléopodes II évoquent ceux des Parasellides (*Janira* sp., par exemple). Leur protopodite triangulaire se termine par une apophyse axiale obtuse et son bord médial possède une profonde cavité où s'insèrent les 2 rames, alors que normalement, chez les *Stenasellidae*, l'endo-et l'exopodite s'insèrent sur la marge distale. L'endopodite copulateur géniculé comporte un article proximal court et un article distal de forme fusiforme aigüe, muni d'une gouttière longitudinale à ouverture subterminale. Cet appendice évoque par sa structure le pléopode II ♂ des *Parastenetrioidea* et singulièrement des formes d'eau douce d'Afrique du Sud qu'on peut leur rapporter (genre *Protojanira* Barnard, 1927 = *Anneckella* Chappuis et Delamare, 1957). Du point de vue biologique les captures du puits de Man comptaient une cinquantaine de ♀ pour seulement 10 ♂. J'ai souligné en 1966 que ces ♂ portaient un endite charnu à la base du maxillipède, équivalent de l'oostégite de repos génital de la ♀ et que 2 d'entre eux présentaient un aspect externe intersexué: présence d'oostégites avec une répartition asymétrique sur certains des péréiopodes I à IV, allant de pair avec un développement normal des caractères externes ♂ (papilles génitales, pléopodes I et II) et avec présence de faisceaux de spermatozoïdes dans les canaux déférents. Il serait intéressant de vérifier s'il ne se manifeste pas une tendance à la thélygénie dans les populations connues de cette espèce.

E. Genre *Magniezia* Lanza, 1966 (*Monit. zool. ital.*, 74, 238-239):

espèce-type: *M. africana* (Monod, 1945), (*Bull. I.F.A.N.*, 7, 101; sub *Stenasellus africanus*);

En 1966, lors de la révision du genre *Stenasellus* Dollfus 1897, *car.emend.* Racovitza 1924, j'ai eu l'occasion de montrer que *Stenasellus africanus* Monod présentait des caractères morphologiques qui empêchaient de le classer parmi l'un des 4 groupes d'espèces définis pour le genre *Stenasellus* s. str. épuré (Magniez 1966). Faute d'avoir pu examiner le matériel africain (*St. africanus* et *St.*

guineensis), j'avais simplement signalé sa profonde originalité, sans le rapporter à une entité générique nouvelle. Quelques mois plus tard, ce travail fut réalisé par Lanza à l'occasion de la description d'un nouveau *Stenasellidae* est-africain. L'auteur réunit les 2 espèces *Stenasellus africanus* Monod et *St. guineensis* Braga dans le genre nouveau *Magniezia* dont il donna une diagnose très précise, d'après les caractères des deux espèces alors connues. Cette diagnose reprend des critères généraux de la famille (anophthalmie et dépigmentation, structure de la maxillule, du maxillipède, etc...). Comme deux espèces nouvelles ont été découvertes depuis (*M. studiosorum* et *M. laticarpa*), cette diagnose demande à être amendée et simplifiée ainsi:

- Corps allongé, un peu élargi au niveau des péricronites médians,
- Tergites des pléonites I et II bien développés (longueur de 1/2 à 3/4 du péricronite VII), pointes pleurales marquées, largeur un peu inférieure à celle du péricronite VII,
- Daelytopodites des péricropodes II à VII avec 1-2 épines sternales,
- Protopodites des pléopodes I ♂ généralement sans rétinacle,
- Endopodites des pléopodes II ♂ typiquement biarticulés. Article proximal formant manubrium. Article distal en lame ovale, généralement plane, pourvu sur sa marge externe d'une lamelle mobile similaire, plus petite, pouvant se rabattre sur sa face sternale. C'est certainement l'organe copulateur le plus primitif pour les *Stenasellidae* (fig. 11A),
- Pléopodes II ♀ triangulaires, indépendants,
- Endopodites des pléopodes III, IV et V charnus et respiratoires, ovalaires, entiers ou bifides, plus petits que leur exopodite respectif,
- Exopodite IV ovalaire grand, avec suture très oblique et soies marginales...
- Exopodite V ovalaire grand, avec suture très oblique, souvent glabre,
- Uropodes presque aussi longs que le pléotelson.

A la suite de l'attribution au genre *Magniezia* des quatre espèces ci-dessous, on peut penser que l'aire de répartition de ce genre s'étend sur un vaste territoire de l'Afrique occidentale, comprenant les bassins hydrographiques des fleuves côtiers compris entre le Sénégal et le Niger, mais aussi le bassin du Niger lui-même. L'aire s'étendrait sur quelques 1200 km en latitude (entre 5° et 17° Nord environ) et sur quelques 1500 km en longitude (entre 8° Est et 17° Ouest).

1. *Magniezia africana* (Monod, 1945):

Cette espèce fut découverte en 1938 par P.J. Vandenhoute et décrite par le Professeur Th. Monod sous le nom de *Stenasellus africanus*. La capture fut effectuée dans le même puits de la localité de Man (Côte d'Ivoire) où en 1933 furent pêchés des individus de *Parastenasellus chappuisi*. Les nappes phréatiques des arènes de cette région de l'Afrique occidentale abritent donc une association des deux espèces de *Stenasellidae*. Il est vrai qu'il s'agit d'espèces appartenant à deux genres bien différents et nous ne connaissons pas encore de biotope commun à deux espèces du même genre. 6 ♂ et 1 ♀ adultes permirent de connaître cette robuste forme (♂ atteignant 11 mm, ♀ de 12 mm). La coloration de l'animal vivant n'a pas été observée. Il semble ne posséder que 2 cuccums entériques comme les autres *Stenasellidae* étudiés.

2. *Magniezia* (?) *guineensis* (Braga, 1950)

(*Ann. Fac. Cien. Porto* 35, 50; *sub Stenasellus guineensis*):

C'était le plus robuste des *Stenasellidae* connus jusqu'à la description du *St. costai*

de Somalie en 1970. Il n'est malheureusement connu que par 8 femelles dont la taille atteint 18,5 mm et la largeur 3,2 mm. Selon Braga, les individus vivant sont roses. L'espèce a été capturée dans le puits de l'Administration de Gabu (Guinée portugaise) par Pimenta et Gata en 1947 et 1948. Le faible nombre des captures, malgré la répétition des prospections montre qu'il s'agit d'une forme inféodée aux eaux des nappes phréatiques de cette région de l'Afrique occidentale. Seuls quelques individus doivent parvenir incidemment jusqu'aux puits exploités. La description de l'espèce, bien qu'elle ne porte que sur la ♀, est assez précise pour que

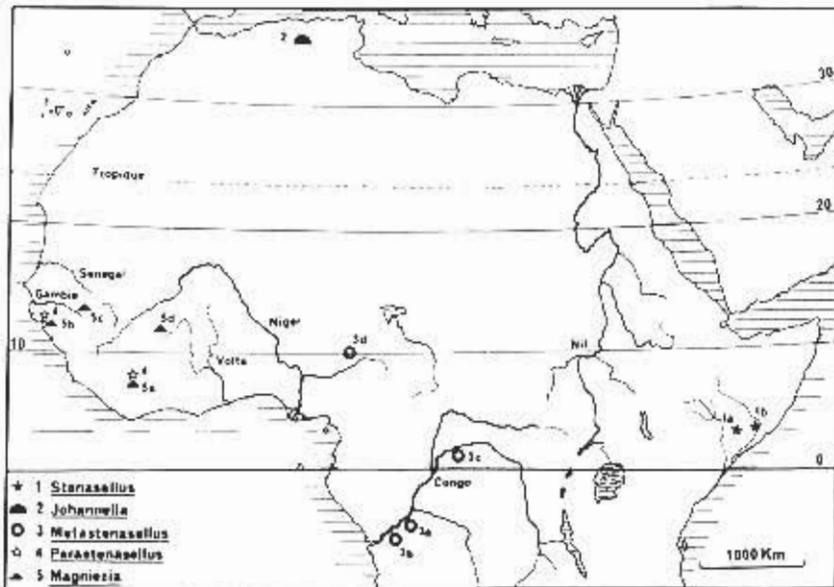


FIGURE 12
Répartition des *Stenaseillidae* d'Afrique:

Carte schématique de l'Afrique nord-tropicale et équatoriale, avec les stations ou groupes de stations des Sténaseillidés. On voit que les genres *Parastenasellus* (4) et *Magniezia* (5), sont localisés au niveau du bouclier nigérien, tandis que *Metastenasellus* (3) colonise les eaux souterraines du bouclier congolais.

- 1a = *Stenasellus pardii* Lanza (puits à Iscia-Baidoa, Somalie)
 1b = *Stenasellus costai* Lanza, Chelazzi & Messana (puits à El Gambole, Somalie).
 2 = *Johannella purpurea* Monod (source thermale sulfureuse à El Hamman, Algérie).
 3a = *Metastenasellus teleupi* (Chappuis) (grottes près de Thysville, Zaïre).
 3b = *Metastenasellus congolensis* (Chappuis) (grotte près de Kimpese, Zaïre).
 3c = *Metastenasellus dartevellei* (Chappuis) (source à La Nouvelle Anvers, Zaïre).
 3d = *Metastenasellus wikkiensis* Lincoln (sources thermales en Nigéria orientale).
 4 = *Parastenasellus chappuisi* (Remy) (puits à Man, Côte d'Ivoire et puits à Gabu, Guinée portugaise).
 5a = *Magniezia africana* (Monod) (puits à Man, Côte d'Ivoire).
 5b = *Magniezia guineensis* (Braga) (puits à Gabu, Guinée portugaise).
 5c = *Magniezia studiosorum* Sket (source à Kedougou, Sénégal).
 5d = *Magniezia laticarpa* (Birstein) (puits à Sicascau, Mali).

Lanza ait pu la placer dans le genre *Magniezia*. Les pléopodes IV et V, avec leur exopodite lamelleux induré muni d'une suture oblique, plus larges et plus longs que l'endopodite charnu correspondant, sont tout à fait caractéristiques. Rappelons que dans cette station, *M. guineensis* vit en compagnie de *Parastenasellus* aff. *chappuisi*.

3. *Magniezia studiosorum* Sket, 1969

(*Bull. Sci. Biol. Inst. Ljubljana A*, 14, 11/12, 386):

Cette petite espèce (mâle de 3,7 mm et ♀ de 5 mm) a été capturée dans des sources à Kedougou, au Sénégal (hassin de la Gambie). C'est donc une forme peuplant les nappes phréatiques des arènes de cette région. Cette découverte montre que les eaux souterraines de l'Afrique occidentale sont colonisées par une série d'espèces de *Stenasellidae* possédant en commun des caractères morphologiques qui les différencient bien des *Stenasellus* européens, ainsi que des *Parastenasellus* et *Metastenasellus* africains. Elle confirme *a posteriori* le bien-fondé de la création du genre *Magniezia*, par Lanza.

4. *Magniezia laticarpa* (Birstein, 1972)

(*Int. J. Speleol.*, 4,9; sub *Stenasellus laticarpus*):

Cette forme d'Afrique occidentale a été capturée dans un puits à Sicasau (ou Sikasso), République du Niger, par V.N. Andronov, en février 1966. C'est un représentant robuste (♂ de 10,1 et ♀ de 10,5 mm) de la faune phréatique locale. Il a été décrit par Birstein sous le nom de *Stenasellus laticarpus*, mais l'examen des figures représentant les appendices pléonaux permet d'affirmer que cette espèce, certainement apparentée à *Magniezia africana*, *M. guineensis* et *M. studiosorum* et, de surcroît, vivant dans la même province faunistique, doit être incorporée au genre *Magniezia* défini par Lanza et admis par Sket (1969).

F. Genre *Mexistenasellus* Cole et Minckley, 1972.

(*Proc. Biol. Soc. Washington*, 84, 39 p. 314),

espèce-type: *M. coahuila* Cole et Minckley, 1972 (*Ibid.*, p. 135):

Les représentants de la famille des *Stenasellidae* étaient seulement connus dans les eaux souterraines de L'Ancien Monde (Europe méridionale, Afrique et Asie occidentale). Or, le 16 août 1967, trois chercheurs américains, MM. G.A. Cole, W.L. et R.L. Minckley, capturèrent plusieurs exemplaires d'un Asellote nouveau dans des sources thermales de la province de Coahuila (Mexique septentrional), (Cole and Minckley 1970). Les auteurs montrèrent qu'il s'agissait d'un *Stenasellidae* et que cette famille était donc représentée dans les eaux souterraines du Nouveau Monde.

Diagnose du genre *Mexistenasellus*:

- Forme anophtalme, rouge-vif sur le vivant.
- Pléonites I et II bien développés.
- Exopodite de l'antenne absent (ou représenté peut-être par une soie courte).
Lame interne de la maxillule avec 4 soies.
- Dactylopodites des périopodes II-IV avec 1 épine sternale, ceux des périopodes V-VII avec 2 épines.
- Protopodite du pléopode I ♂ sans rétinae

- Protopodite du pléopode II ♂ avec l'angle distal externe saillant et garni de soies; exopodite étroit et subcylindrique, portant une unique soie sur l'article distal; endopodite biarticulé, l'article distal incluant une apophyse interne aiguë qui fait saillie distalement.
- Pléopodes III-V avec endopodites respiratoires entiers; exopodites entiers, non respiratoires. Soies plumeuses absentes de tous les pléopodes.
- Uropodes un peu plus courts que le pléotelson.

1. *Mexistenasellus coahuila* Cole et Minckley, 1972:

Dix exemplaires de cette espèce ont été capturés dans des sources thermales du bassin de Cuatro Ciénegas de Carranza, au centre de la province de Coahuila. Le ♂ atteint 8,2 mm et la ♀ 7,4 mm, mais il semble prématuré d'affirmer qu'il s'agit de tailles maximales pour cette forme. Le milieu de vie est constitué par des eaux thermales à 30-34^oC, de pH compris entre 7,2 et 7,5 avec 200 mg/l de CO³ Ca et une teneur en oxygène de 2 à 3,5 mg/l. Ces eaux déposent des tufs calcaires très poreux dans lesquels les Asellotes vivaient, en compagnie de Cirolanides thermophiles troglodytes. Du point de vue des températures du milieu, on peut penser que *M. coahuila* se trouve dans des conditions très comparables à celles que supportent les espèces somaliennes *Stenasellus pardii* et *St. costai*. La découverte de Cole et Minckley présente donc un intérêt écologique et biogéographique considérable. Les deux auteurs ont d'ailleurs relevé que de nombreuses formes animales des régions tropicales et subtropicales de l'Amérique du Nord présentent des affinités indiscutables avec les formes des mêmes groupes (Cirolanides en particulier) installées dans les régions paléarctiques correspondant aux rives de l'ancienne Mésogée. Ils rejoignent ainsi une thèse maintes fois exprimée, en ce qui concerne plus spécialement les Oniscoides, par Vandel (1965, 1971, en particulier) *Mexistenasellus coahuila* présente de nombreux traits morphologiques communs avec les formes de l'Ancien Monde. Les auteurs ont noté que certains rappellent les genres africains, *Parastenasellus* en particulier. Pourtant, les caractères distinctifs sont suffisants pour y voir un genre indépendant (la structure originale du pléopode II ♂ est un argument sérieux en ce sens). Néanmoins, la diagnose générique ne peut être instituée que provisoirement et demandera à être amendée progressivement, au fur et à mesure de la découverte et de la description de nouvelles espèces de *Stenasellidae* américains.

2. *Mexistenasellus parzefalli* Magniez, 1972

(*Int. J. Speleol.*; 4, 1, 19, 1972):

Cette espèce fut d'abord connue par deux femelles de 13,4 et 12 mm, capturées en 1970, par les Dr. Parzefall et Wilkens de l'Université de Hambourg, dans une flaque argileuse d'une grotte du Mexique central (Cueva del Huizache, située à 5 km au N-W de la localité de Micos, à 27 km au N-W de Ciudad Valles, état de San-Luis Potosi, latitude 22^o Nord environ, température de l'eau: 24^oC). Contrairement à l'espèce-type du genre *Mexistenasellus*, c'est une forme à coxopodites très petits, largement recouverts par les régions pleurales des péréonites. On peut donc remarquer que, comme le genre *Stenasellus* de L'Ancien Monde, le genre *Mexistenasellus* doit regrouper à la fois des espèces à pleurons étroits et d'autres à pleurons très larges (citons *Stenasellus virei* et *St. gorgjevicii*, d'une part, puis *Mexistenasellus coahuila* et *M. parzefalli*, d'autre part).

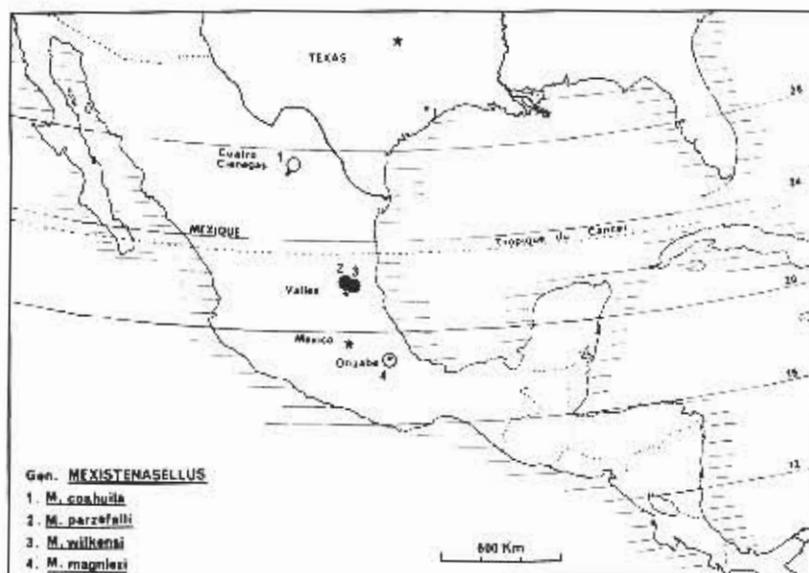


FIGURE 13
Répartition des *Stenasellidae* d'Amérique:

Quatre espèces sont actuellement décrites ou en cours de description, tandis qu'une cinquième vient d'être signalée au Mexique méridional (Argano, *in litt.*). Elles occupent les mêmes types de biotopes que les espèces de l'Ancien Monde: respectivement, eaux des massifs karstiques, eaux des nappes phréatiques, eaux thermales.

La capture ultérieure, dans la même station, d'un lot plus important contenant plusieurs mâles a permis de décrire celui-ci (Magniez 1973b): *Int. J. Speleol.*, 5, 2, 163-170). Le corps de *M. parzefalli* ♂ est très semblable à celui de la ♀ mais les pléopodes I et II sont très typiques et permettent de caractériser facilement l'espèce. Le protopodite des pléopodes I est démuné de rétinacle. L'endopodite des pléopodes II possède un article proximal relativement court, mais un article distal très long et arqué. Cet article est prolongé par un pinceau de très longues soies insérées sur la paroi interne de la gouttière de l'article. De telles formations sont connues chez d'autres *Stenasellidae*, par exemple dans l'espèce karstique ibérique *Stenasellus breuili* Racovitza mais nulle part avec un tel développement. Ainsi, à lui seul, ce caractère suffirait à définir l'espèce. *Mexistenasellus parzefalli* nous a montré un autre caractère intéressant: les femelles à poche incubatrice portent sur leurs maxillipèdes, non pas une, mais deux lamelles à aspect d'oostégite, situées de part et d'autre du coxopodite. Ces formations temporaires régressent lors des intervalles de repos génital. Ce caractère sexuel temporaire ♀ rappelle davantage ce qui s'observe sur certains Cirolanides ou sur des Sphéromiens cavernicoles comme *Caccosphueroma burgundum* Dollfus (Husson et Daum, 1954), que ce qui existe habituellement chez les Asellotes.

3. *Mexistenasellus wilkensi* Magniez, 1972 (*Int. J. Speleol.*, 4, 1, 25-29):

Cette espèce est connue par une seule femelle de 18 mm, capturée en même temps que les deux exemplaires de *M. parzefalli*, avec laquelle elle semblait cohabiter. C'est une forme très robuste, à carapace très indurée, à tête remarquablement globuleuse. L'exopodite de l'antenne est bien développé, contrairement aux deux espèces précédentes de *Mexistenasellus*, ce qui obligera à amender la diagnose générique sur ce point. Les mandibules et les péréiopodes I sont très puissants, ce qui indique qu'il s'agit d'une forme prédatrice active, capable sans doute de capturer *M. parzefalli*, lequel est nettement plus faible. J'ai d'ailleurs signalé ce fait précédemment (Magniez, 1972a): dans les rares cas où deux espèces de Sténasellides cohabitent dans le même biotope, elles sont très dissemblables et on peut penser qu'il n'y a pas compétition entre elles.

4. *Mexistenasellus magniezi* Argano, 1973 (*Accad. Naz. Lincei, Roma.* 171, 97):

Ayant effectué plusieurs expéditions biospéléologiques au Mexique, mon collègue R. Argano de Rome a capturé dans un puits de la région d'Orizaba (province de Vera-Cruz, Mexique méridional), un *Stenasellide* nouveau qu'il a bien voulu me dédier, ce dont je le remercie très vivement.

Bien que les captures ne portent jusqu'à ce jour que sur des femelles, il apparaît que les caractères externes de celles-ci sont suffisants pour avoir l'assurance qu'il s'agit d'une espèce nouvelle, indépendante des trois précédentes. Bien que la découverte des *Stenasellidae* dans le Nouveau Monde soit encore très récente, tout porte à croire que d'autres représentants de la famille seront encore trouvés dans les eaux souterraines de l'Amérique tropicale et subtropicale.

La diagnose générique de *Mexistenasellus*, définie d'après l'espèce-type, devra donc être révisée dans le futur, et d'abord lorsque les ♂ de *M. magniezi* et *M. wilkensi* seront connus. Certains caractères, comme celui portant sur l'état de développement de la squama de l'antenne, devront être abandonnés. En effet, chez le type *M. coahuila*, l'exopodite de cet appendice est réduit à un minuscule bombement unisétière. Il en est de même chez *M. parzefalli* (Magniez 1972a, fig. 1 B); par contre, chez la forme géante *M. wilkensi*, la squama est très développée et porte une demi-douzaine de soies. La réduction de cet organe serait donc ici un caractère spécifique et non générique.

DEUXIEME CHAPITRE

ETHOLOGIE ET HISTOIRE DES STENASELLIDAE

I - ECOLOGIE ET COMPORTEMENT FOUISSEUR DES STENASELLES

A. Cas de *Stenasellus virei*:

Dans toutes les grottes où *St. virei* a pu être observé sur des fonds limoneux de collections d'eau, quels que soient le calme et l'épaisseur de la couche liquide,

même en l'absence totale de formes prédatrices ennemies, des orifices de terriers se remarquent. Il est facile de repérer les Isopodes entrant et sortant par ces orifices. Dès 1912, Jeannel et Racovitza, qui avaient noté la présence de ces perforations sur le fond des flaques et lacs à *Stenasellus*, s'étaient demandé si les Sténaselles s'enfouissaient en creusant eux-mêmes le limon du fond ou si, le plus souvent, ils se dissimulaient tout simplement dans les trous des Oligochètes aquatiques qui vivent fréquemment dans ces mêmes biotopes limoneux (Oligochètes étudiés en 1958 et décrits par S. Hrabě comme *Pelodrilus leruthi*, *Phreoryctidae*). Auparavant, Viré (1900) avait conservé vivant un *St. virei virei* de Padirac et observé qu'il s'enfouissait dans la vase placée au fond du récipient. Pourtant cet auteur n'avait pas attaché d'importance particulière au phénomène. Racovitza est revenu sur la question des terriers en 1950, dans sa monographie de *Stenasellus*. Il devient malheureusement beaucoup plus catégorique dans son affirmation: "J'ai pu me convaincre que ces trous que *Stenasellus* utilise volontiers pour s'y réfugier étaient faits par les Oligochètes. Je ne crois pas qu'ils soient le résultat de l'activité de l'Isopode"... Il notait de plus que les appendices de *Stenasellus* ne montrent aucune spécialisation pour fouir le limon. Husson (1957) fut le premier à prouver qu'au laboratoire, élevé dans des récipients garnis de limon argileux, *Stenasellus virei* creuse effectivement des terriers courts et obliques dont les deux orifices semi-circulaires sont indentiques à ceux que l'on observe sur le fond des flaques naturelles peuplées. C'est donc un Asellote fouisseur, ce qui le différencie des *Asellidae* chez lesquels cette faculté est toujours peu marquée (Chodorowski 1962). Toutes les observations réalisées depuis ont confirmé ce fait. A partir de 1963, j'ai pu visiter des stations cavernicoles où *St. virei* ne vit pas en compagnie de *P. leruthi*. Dans tous les cas, pour peu que le fond des collections d'eau s'y prête, les orifices caractéristiques des terriers de l'Isopode sont observables. Les trois sous-espèces de *St. virei* présentes en milieu karstique (*virei virei* à Padirac, *virei buchmeri* et *virei hussoni*) construisent le même type de terrier. Les galeries de *St. brevili* possèdent des orifices presque circulaires et la pente du vestibule est beaucoup plus forte. Dans la vasque du Mont-de-Chac (station n° 3), le placage limoneux du fond ne dépasse pas quelques cm et il est facile de vérifier que les galeries arrivent jusqu'au contact de la concrétion sous-jacente. A Lespugne de Saleich (n° 11), j'ai pu établir qu'elles atteignaient 10 cm de profondeur dans une argile très compacte. A la Cueva de Cullalvera, les mares à niveau variable où vit *St. virei buchmeri* se trouvent sur un dépôt argileux très épais et les Crustacés doivent y creuser leurs galeries jusqu'à plusieurs dizaines de cm. Dans certaines stations, des collections d'eau s'asséchant en fin d'été montrent néanmoins des orifices de terriers. Les individus réfugiés dans leur souterrain peuvent survivre et j'ai ainsi pu trouver des *St. virei hussoni* dans des gours ou portions de gours temporairement asséchés, le fond des galeries de l'Isopode conservant une faible quantité d'eau libre (grotte de Lespugne de Saleich, par exemple).

Dans les récipients d'élevage, il est possible de vérifier l'ampleur de l'aptitude au fouissement de *St. virei*. L'animal est non seulement capable de creuser des limons ou argiles meubles très hydratés prélevés sur le fond même de son milieu cavernicole, mais aussi de forer des galeries dans de l'argile plastique très cohérente prélevée dans des zones exondées de grottes (l'argile de la grotte de Darcey en Côte

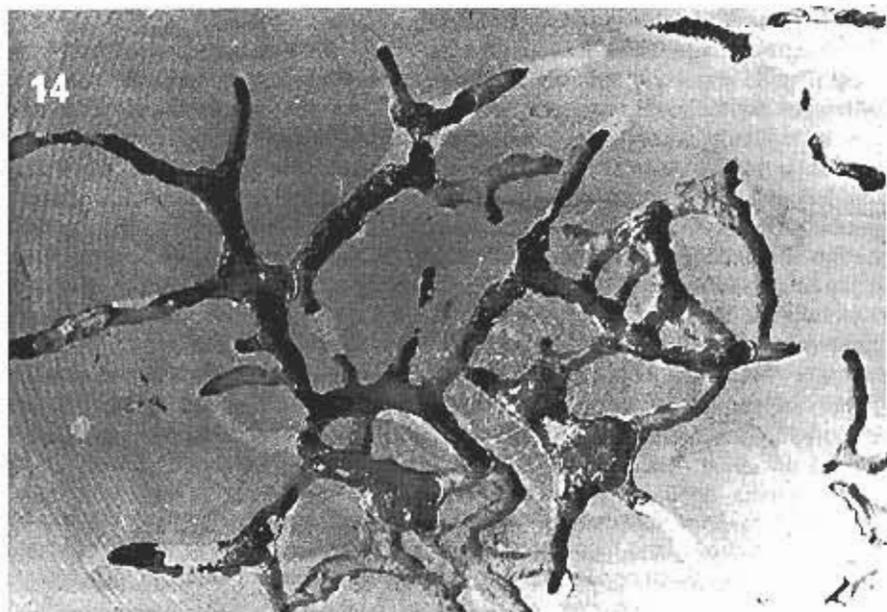


Planche V

14. Réseau de galeries creusées par un groupe de *Stenasellus virei hussoni* dans l'argile du fond d'un aquarium, au contact de la paroi inférieure. Pour rendre visible le tracé des galeries, la boue liquide opaque qui les remplit a été chassée par lavage à l'eau claire. Le tracé des galeries qui se poursuivent au sein de la masse argileuse apparaît en teinte claire.

15. Femelle ovigère de *St. virei hussoni* (7 mm environ), installée dans une logette élargie, à l'extrémité d'une galerie creusée dans la masse argileuse d'un récipient d'élevage. La femelle peut rester durant des mois entiers dans cette logette, ne la quittant que de loin en loin. (cliché F. Graf).

d'Or et celle de la grotte d'Azé en Saône-et-Loire ont été utilisées). Ainsi, lorsqu'un groupe de *St. virei hussoni* est placé dans un bac en verre au fond garni de 2-3 cm d'argile compacte, au bout de 30 mn à 1 h, la plupart des individus ont déjà débarrassé des cavités qui les masquent entièrement. Au bout d'une huitaine de jours, toute la pellicule superficielle se trouve ameublie par les passages répétés des Isopodes, le travail de leurs appendices (ongles des péréiopodes II à VII, tiges des uropodes) et ultérieurement par le transit d'une partie de la substance minérale par leur tube digestif. Il semble que les péréiopodes I, plus courts et plus puissants que ceux des *Asellidae* jouent le rôle le plus important dans le creusement proprement dit, tandis que les carènes génales de la capsule céphalique et les pressions exercées par le bouclier tergal de l'ensemble tête + péréionite I sur les parois de la galerie permettent de modeler celle-ci à sa section définitive. Dans un récipient qui a abrité un groupe d'individus pendant plusieurs mois, on peut, par des lavages ménagés, éliminer en suspension toute l'argile ameublie par les Crustacés: de la couche compacte et continue mise à leur disposition au départ, il ne reste qu'une série de piliers et un réseau dense de galeries anastomosées développées au contact de la paroi inférieure de verre (fig. 14A). Une expérience simple montre que seule l'épaisseur d'argile disponible limite la profondeur du fouissement. On peut modeler un bloc grossièrement cubique (10 cm d'arête environ) d'argile cohérente de grotte (consistance de la pâte à modeler). Le bloc est déposé dans un couvercle de boîte de Pétri garni d'eau. La face supérieure du cube est légèrement creusée en

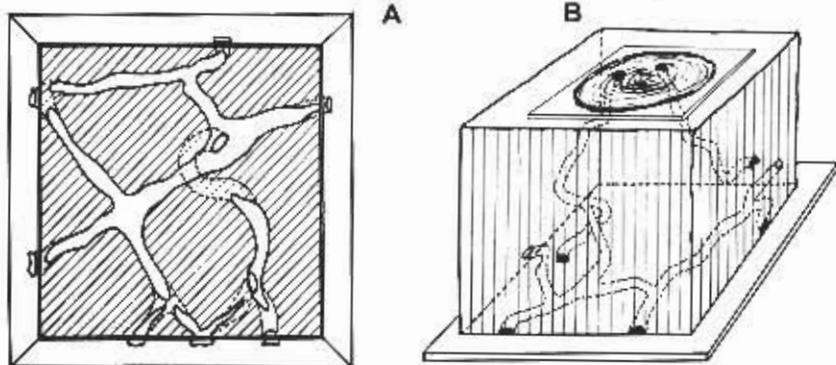


FIGURE 14
L'activité fouisseuse des Sténaselles.

A. Face inférieure d'un bloc d'argile (cube de 10 centimètres d'arête, environ, cf. fig. 14B), montrant le développement préférentiel des galeries anastomosées au contact de l'obstacle constitué par la lame de verre. Le travail des Sténaselles a été arrêté à un stade assez précoce. Une photographie annexée à cet article montre une transformation plus poussée du matériau argileux du fond d'un récipient d'élevage de *St. virei hussoni*.

B. Bloc d'argile plastique de 8 centimètres d'arête environ. Le bloc est posé sur une lame carrée de verre et placé dans un aquarium avec 2 cm d'eau. Dans la petite cuvette de la face supérieure, garnie d'eau, 2 *St. virei hussoni* adultes ont été installés. Au bout de 2 semaines, environ, ils ont creusé le réseau de galeries indiqué en pointillés sur la figure. La cuvette supérieure a été vidée de son eau, mais le liquide se maintient, par capillarité, dans les galeries où les Crustacés continuent de se réfugier et poursuivent leur activité.

cuvette où l'on dépose de l'eau et quelques *St. virei hussoni* adultes. L'ensemble est enfermé dans une grande boîte en matière plastique fermée pour maintenir une atmosphère saturée en vapeur d'eau et disposé en chambre froide à 9-11°. Au bout de quelques jours, les Isopodes ont disparu dans la masse argileuse et des orifices de terriers se remarquent sur le fond de la cuvette. Certaines des galeries viennent s'ouvrir sur les faces verticales. D'autres traversent d'abord subverticalement le bloc jusqu'au contact du verre, puis s'infléchissent horizontalement et débouchent en eau libre dans la boîte de Pétri. Très rapidement, l'eau de la cuvette supérieure est évacuée vers le bas par les galeries et on retrouve tous les individus sur le fond du récipient où ils continuent leur travail de creusement au niveau de l'eau (fig. 14B).

Une seconde expérience montre que les Sténaselles manifestent ce réflexe de fouissement dès leur plus jeune âge. Des jeunes presque arrivés à terme sont extraits artificiellement du marsupium par écartement des oostégites et on les place seuls sur l'argile d'un récipient d'élevage. Au bout de 24 à 48 h, tous les individus non contusionnés lors de l'opération ont disparu dans de petits terriers à leur taille. Le bloc d'argile fourni à ces immatures est rapidement perforé en tous sens par un système complexe de fines galeries (1 mm de diamètre).

La plupart des observations et expériences ont été réalisées sur *St. virei hussoni* et *St. v. buchneri*, accessoirement sur *St. v. virei*. *St. v. boui* semble moins actif, sans doute par suite de son écologie particulière. Le comportement fouisseur de *St. v. angelieri* n'a fait l'objet d'aucune observation, les rares individus de cette forme ayant été fixés dès leur capture.

Tous les documents écologiques réunis précédemment et les observations qui viennent d'être exposées suggèrent une conclusion commune: *St. virei* a d'abord été observé dans les eaux libres des massifs karstiques, dans leurs différentes zones, mais ce n'est certainement pas son type d'habitat primordial, car l'hyperdéveloppement de son comportement fouisseur ne correspond pas à une nécessité vitale absolue dans ce type de milieu. Meštrov (1962), reprenant les observations antérieures et les confrontant avec les siennes sur la présence de *St. virei hussoni* dans le milieu hypotelmiorhénique qu'il avait décrit, avait pressenti ce fait: dans les formations éluviales superficielles, formées de limon et d'argiles sableuses, riches en matières végétales, parcourues par les chevelus de racines, l'eau d'infiltration perfile lentement par un réseau de canalicules. "*Stenasellus virei* pourrait y exercer son activité fouisseuse avec bénéfice, afin de rechercher les emplacements qui lui sont le plus favorables"...

Le comportement fouisseur de l'espèce apparaît donc comme une nécessité dès lors qu'elle fréquente les nappes aquifères superficielles des formations éluviales et colluviales et non plus seulement les eaux libres des grottes ou les réseaux noyés des calcaires. Mais, ce qui est plus important dans le cas des biotopes actuels, il fournit à l'espèce des possibilités de vie insoupçonnées dans les nappes des vallées alluviales. En effet, on aurait pu craindre qu'elle ne puisse subsister que dans les niveaux de graviers absolument libres de toute phase fine. Le fait qu'il s'agit d'une espèce fouisseuse, très active dès son plus jeune âge, permet maintenant de penser qu'elle est capable de s'installer même dans des alluvions plus ou moins colmatées par des phases limoneuses et que les passées sableuses ne sont pas un obstacle aux migrations des stades jeunes. On peut imaginer ces Crustacés, débarrassés de leurs

galeries au sein du matériau meuble comblant les interstices entre les galets et graviers de la nappe alluviale, avec la même activité qu'en présence d'argile de grotte. Sa remarquable aptitude au fouissement donne à l'espèce une capacité d'aménagement de son milieu de vie interstitiel que l'on commence à peine à entrevoir. Elle doit lui ouvrir des possibilités de migration souterraine qui ont été sous-estimées jusqu'à présent. Toute proportion gardée, les *Stenaselles* (*St. virei* en particulier) exerceraient peut-être leur activité dans les milieux imbibés d'eau à la manière des *Lombries* dans les sols végétaux aérés.

B. Cas des autres *Stenasellidae*:

Lorsqu'on veut connaître les mœurs des autres espèces du groupe, on se heurte à la même difficulté qui se présentait lors de leur étude morphologique: leur rareté. La plupart des *Stenasellidae* ne sont connus que d'une ou quelques stations voisines et par fort peu d'individus qui, de plus, ont été fixés dès leur capture. Nous manquons donc de données éthologiques sur de nombreuses espèces de *Stenasellus* (formes des Balkans, de Sardaigne, du Turkménistan, de Somalie) ainsi que sur les espèces d'autres genres (*Johannella*, *Metastenasellus*, *Mexistenasellus*). Aussi doit-on ne pas se hâter de qualifier de cavernicole une espèce connue d'une seule station que se trouve être une grotte. Le cas de *St. virei* nous incite à la réflexion. Parmi les *Stenasellus* européens, *St. nobrei* qui habite les nappes alluviales du Douro doit être un fouisseur actif. Les quelques individus de *St. breuili* que R. Rouch et moi-même avons pu capturer se sont révélés aussi actifs que *St. virei* dans ce domaine, (les orifices des galeries de cette espèce sont presque circulaires). A la grotta del Danese, quelques terriers semblent indiquer que *St. racovitzai* est également fouisseur, ce que confirme sa découverte dans les nappes alluviales de Corse et de Sardaigne. En ce qui concerne *St. huili*, grande forme connue uniquement dans les karsts noyés, mes observations concordent avec celles de Chodorowski (1962): il ne semble pas construire de longues galeries aussi rapidement que les précédents, mais simplement aménager de courts abris sous les galets ou entre les graviers.

C. Cas fondamental des *Stenasellidae* des nappes d'arènes tropicales:

L'exemple des formes qui vivent dans les eaux souterraines de l'Afrique occidentale (*Parastenasellus chappuisi* et espèces du genre *Magniezia*) est beaucoup plus intéressant. Leurs biotopes sont, soit des puits creusés dans la latérite, soit des sources. L'eau, dont la température moyenne dépasse couramment 20°, provient des nappes pliréatiques qui circulent entre la roche cristalline et la latérite, produit de son altération (Chappuis 1950). Les travaux d'hydrogéologues récents (Tardy 1967, Biscaldi 1968, par exemple) permettent de mieux comprendre la nature de ce biotope surprenant. En effet, l'aire de vie de *St. virei* (ou des autres *Stenasellus* nord-méditerranéens) offre, sur une surface relativement faible, une mosaïque de formations géologiques, karstiques ou non, extrêmement variées. Cette diversité est propre à l'Europe, dans le domaine des plissements tertiaires et de la sédimentation épicontinentale. Au contraire, dans ce vaste quadrilatère de l'Afrique occidentale dont il est question ici, qui s'étend sur quelques 1500 km en latitude et 2500 km en longitude, les paysages géologiques semblent beaucoup plus monotones. Sur d'immenses étendues, le substratum est formé par des roches antécambriennes et

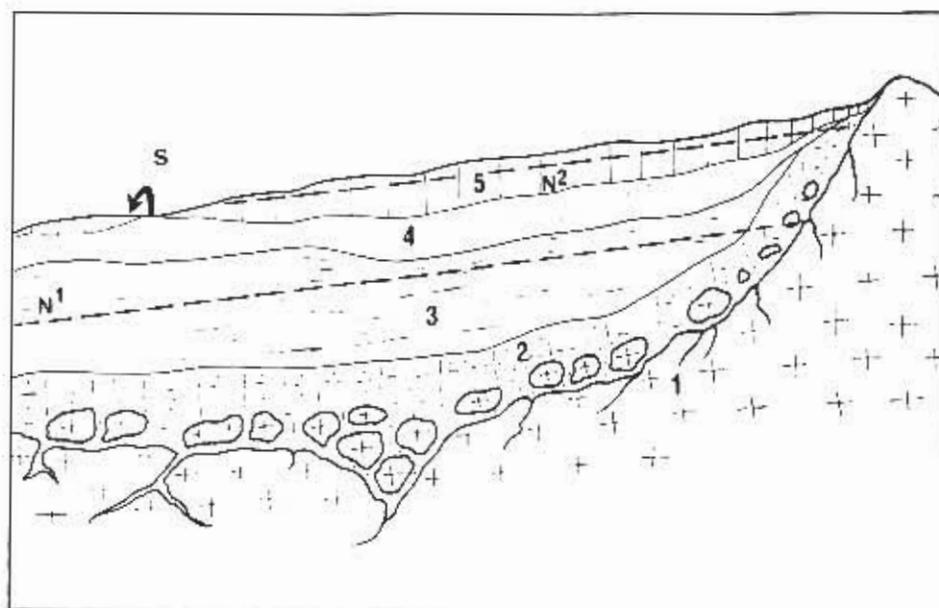


FIGURE 15

Le milieu de vie des *Stenasellidae* phréatiques tropicaux:

Coupe montrant le développement de la nappe phréatique dans les formations d'altération superficielle des roches cristallines en pays tropical. d'après un schéma de Biscaldi (1968), modifié.

Ce type de biotope concerne particulièrement des espèces interstitielles des genres *Stenasellus*, *Parastenasellus*, *Mejastenasellus* et *Magniczia*. 1 = roche-mère saine ou plus ou moins fracturée; 2 = niveau d'arène grenue ou sableuse; 3 = niveau d'arène argileuse; 4 = argile latéritique à canaux; 5 = cuirasse latéritique superficielle; N1 = niveau de la nappe phréatique en saison sèche; N2 = niveau de la nappe à la saison des pluies; S = source ou marigot.

paléozoïques, dont la plupart sont cristallines. Ce socle plus ou moins pénéplané est généralement empâté, sauf au niveau des reliefs où la roche-mère affleure, par une très forte épaisseur de formations d'altération de cette roche. Ces arènes, formées sur place sous couvert forestier (Erbart 1967), atteignent couramment plusieurs dizaines de mètres (Tardy 1967) et la structure sur une même verticale montre les zones suivantes de bas en haut, (fig. 15): 1) la roche-mère imperméable, dont la partie supérieure se fissure et se désagrège en blocs séparés; 2) les arènes grenues ou sableuses; 3) les arènes argileuses où l'altération chimique des minéraux silicatés est active; 4) les argiles latéritiques à canaux; 5) la cuirasse latéritique superficielle.

Cet ensemble est normalement imbibé d'eau. Il est plus juste même de dire que la nappe phréatique fait partie intégrante des couches d'altération et est responsable de leur évolution physico-chimique. Elle est permanente, mais son niveau est très variable. A la saison sèche, elle peut ne pas dépasser le niveau de l'arène argileuse et la concentration saline des eaux est alors la plus forte (Tardy 1967). Les analyses y mettent en évidence de nombreux cations (métaux alcalins, alcalinoterreux rares et

métaux lourds). A la saison humide, le niveau s'élève jusque dans la cuirasse latéritique, au voisinage de la surface et la minéralisation devient plus faible (cette particularité hydrologique est à rapprocher du caractère euryhalin des *Stenasellidae*). Les travaux théoriques des hydrogéologues, comme la multitude des puits et des forages effectués récemment pour des usages agricoles, montrent qu'il s'agit de systèmes d'eaux souterraines beaucoup plus vastes et continus que les festons de nappes éluviales locales pouvant abriter *St. virei* dans le domaine pyrénéen. Ces nappes d'arènes sont également en continuité avec les nappes alluviales, une partie de l'eau seulement devenant épiquée au niveau des marigots. Les *Stenasellidae* de ces régions (genres *Parastenasellus* et *Magnezia*) sont connus par

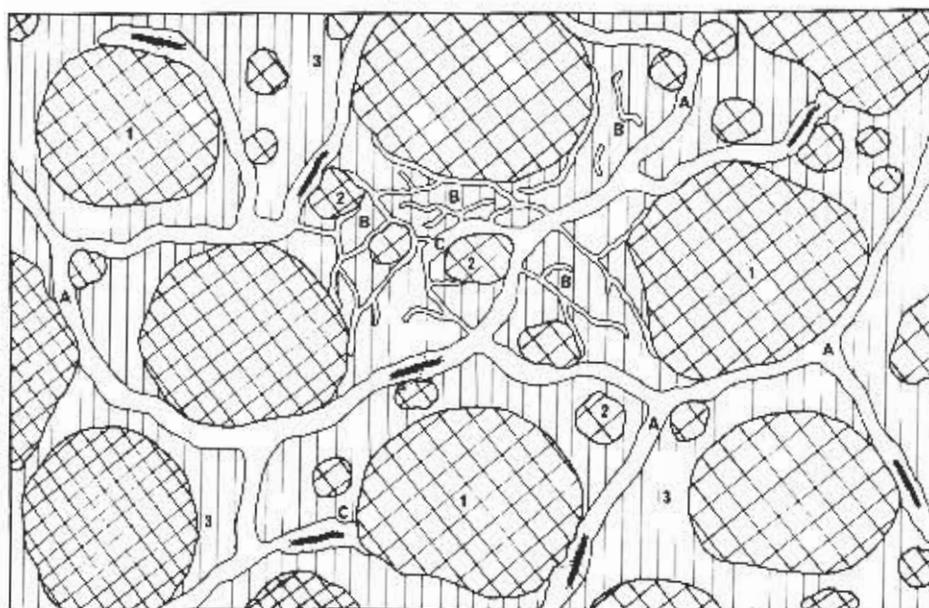


FIGURE 16

Schéma interprétatif, montrant le travail de fouissement des *Stenasellidae* dans une formation d'altération hétérogène, imbibée par l'eau phréatique: il pourrait correspondre à plusieurs cas:

- Cas des *Stenasellidae* vivant dans les nappes d'arène tropicales,
- Cas des *Stenasellidae* vivant dans certaines nappes alluviales,
- Cas des *Stenasellidae* vivant dans le dépôt alluvial de certaines rivières souterraines.

1 = fragment résiduel de la roche-mère ou galet alluvial,

2 = fragment plus petit ou gravier alluvial,

3 = argile de décomposition ou argile alluviale.

A = galerie creusée par des *Stenaselles* adultes,

B = galeries de jeunes libérés par une femelle gestante,

C = logette de repas d'une femelle ovigère.

Pour la clarté du schéma, les galeries ont été représentées dans le plan de la figure. En fait, il faut imaginer le travail de fouissement dans le volume de l'alluvion. Quelques silhouettes estompées de *Stenaselles* ont été disposées dans certaines galeries.

des espèces capturées dans des puits ou des sources, annexes ou exutoires des nappes d'arènes. L'éloignement respectif considérable des différentes stations et le comportement fouisseur, désormais considéré comme très général dans la famille, indiquent que ces espèces sont des habitants normaux de ces nappes phréatiques sur de très vastes surfaces, c'est-à-dire à l'échelle du bouclier nigérien. Le même raisonnement s'applique aux *Metastenasellus* du bassin du Congo. Il n'est pas nécessaire de faire appel à des facteurs externes pour expliquer la répartition extensive de ces formes d'Afrique occidentale et équatoriale. *Les eaux phréatiques des arènes constituent leur milieu normal de vie*: elles sont capables de s'y nourrir, de s'y reproduire et de s'y déplacer par leurs galeries, essaimant en tout point de la nappe à leur convenance. Les Sténaselles européens ont par contre colonisé des territoires géologiquement très morcelés et ont été soumis à de profonds bouleversements climatiques quaternaires dont leur écologie et leur répartition actuelles sont les témoins. A l'échelle de la famille entière, l'installation de certaines espèces dans les eaux des massifs karstiques est donc un événement postérieur à la colonisation des eaux souterraines continentales et à la différenciation des diverses lignées. C'est, toutes proportions gardées, un accident écologique de même nature que la localisation de certaines autres espèces au niveau d'une source thermale. Les *Stenasellidae* représentent typiquement un groupe d'Asellotes fouisseurs thermophiles, élément ancien et permanent de la faune des nappes phréatiques d'arènes dans les régions nord-tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde. C'est en fonction de ces critères que doivent être envisagés les problèmes évolutifs du groupe.

II - PROBLEMES DE L'ORIGINE DE CETTE FAUNE:

A. Historique:

La question de l'origine et de l'âge de l'installation de *Stenasellus* dans les eaux continentales souterraines a préoccupé de nombreux auteurs dont les premiers furent Dollfus (1898) et Viré (1899). Certains ont parfois pris des positions catégoriques en faveur de telle ou telle autre hypothèse. Il faut remarquer que les idées émises l'ont souvent été en fonction de l'habitat alors attribué aux espèces connues, c'est-à-dire d'un statut strictement cavernicole, puisqu'on ne les avait découvertes que dans une ou quelques grottes. Les raisonnements, appliqués aux espèces les plus anciennement décrites (sp. *virei*, *racovitzai*, *breuili*, *hungaricus* et *giorgievici*), s'établissaient sur des bases systématiques, écologiques et biogéographiques très incomplètes, donc nécessairement dépassées. Elles ne conservent donc qu'un intérêt historique.

1. Les bases systématiques étaient insuffisantes, puisqu'on assimilait un peu trop facilement les Sténaselles à des *Asellidae*, position qui ne fut combattue qu'à partir de 1924 par Dudich, malheureusement sans grand succès. J'ai montré (Magniez 1966a, 1968a, 1970a et ci-dessus) que la séparation radicale des Sténaselles des *Asellidae* impose de reprendre et de conserver la famille des *Stenasellidae* comme entité indépendante des *Asellidae*. La réunion des deux familles dans la tribu des *Aselloidae* peut être conservée, même si elle n'est que conventionnelle (Magniez et

Henry 1970), car nous ignorons les rapports phylétiques exacts entre les deux familles, qui doivent être néanmoins assez lâches.

2. Les bases écologiques étaient déficientes puisqu'on supposait que les populations de chaque espèce vivaient isolées dans les eaux de massifs calcaires bien délimités, alors qu'il est manifeste désormais que cette vie cavernicole n'est qu'un cas particulier de la colonisation générale des eaux souterraines continentales.

3. Les bases biogéographiques étaient trop incomplètes si l'on songe que l'étude de Stammer (1936) montrait une aire située entièrement au Nord de la Méditerranée, comprise entre Santander à l'Ouest et Sofia à l'Est. Les données d'Arcangeli (1938) ne furent pas meilleures. C'est à partir de 1938, avec la découverte de *Parastenasellus chappuisi* en Côte d'Ivoire, que l'aire des *Stenasellidae* atteint l'Afrique. Avant cette date, il était donc rigoureusement impossible de comprendre l'origine de cette faune souterraine. C'est seulement en 1949 qu'une forme est signalée en Asie occidentale (Turkménie). Il faut attendre 1951 pour découvrir les *Stenasellidae* en Afrique équatoriale (Congo ex-belge) et enfin 1966-1969 pour apprendre que la famille est aussi représentée en Afrique orientale presque sous l'équateur (Somalie méridionale), dans la péninsule indochinoise (Cambodge) et même en Amérique subtropicale (Mexique). Les documents biogéographiques indispensables à la compréhension du groupe sont donc actuels (certains non encore publiés en 1970) et susceptibles de s'enrichir lors des prospection faunistiques des eaux souterraines des terres tropicales et équatoriales de l'Ancien et du Nouveau Monde.

4. Résumé des conclusions des différents auteurs:

a. Les publications diverses de Dollfus et Viré (1897 à 1904) laissent entrevoir qu'ils considèrent *St. viréi* de Parirac une forme archaïque, reste d'une faune tertiaire marine acclimatée dans des eaux progressivement dessalées et qu'ils admettent que cette forme est en voie de disparition, les quelques individus capturés étant peut-être les derniers représentants de ces Asellotes! Nous savons aujourd'hui qu'il n'en est heureusement rien.

b. Hansen (1905) ayant reçu quelques *St. viréi* des auteurs précédents confirme qu'il s'agit d'un type d'Asellote à caractères anatomiques archaïques, différent de la plupart des formes connues à cette époque. Il ne se prononce pas sur la question des affinités des Sténaselles et sur le problème de leur origine, étant surtout préoccupé par des études de faunistique marine et de systématique des *Paraselloidea* et *Stenetroides*.

c. Stammer (1936), imité en cela par de nombreux auteurs ultérieurs, voit en *Stenasellus* un genre relique d'une faune d'eau douce tertiaire dont les espèces auraient subsisté en Europe méditerranéenne en migrant dans les eaux souterraines à la suite de l'établissement de conditions climatique défavorables. Cette hypothèse est ensuite largement développée par Chappuis in Racovitza (1950), qui la complète au moyen d'une hasardeuse supposition faisant intervenir d'hypothétiques migrations de faune épigée, migrations comparables à celles imaginées par Jeannel (1926, 1943) pour les Coléoptères *Carabidae* du genre *Duvulius*. Cette supposition devait expliquer l'existence de peuplements insulaires (cas de *St. racovitzai* de Corse) à partir de peuplements de la région dinarique, en utilisant les "ponts continentaux" reliant les terres aujourd'hui séparées. Certains points de ces

hypothèses sont appliqués par Birstein (1951) au cas de *St. usaticus*, évoqués par Brehm (1955) ou repris par Husson (1957) dans le cas général du genre *Stenasellus auct.*

d. Arcangeli, par contre, étudiant le cas de *St. racovitzai*, qu'il connaissait d'une seule grotte de Toscane, près de Grosseto, (voir ci-dessus) émet une série d'hypothèses bien différentes. Il considère que *Stenasellus*, cavernicole typique, possède des caractères anatomiques qui lui valent de représenter une famille distincte d'Asellotes, conformément aux vues de Dudich. Il admet que les Sténaselles peuvent parfaitement dériver de formes marines préadaptées et euryhalines. Ces formes auraient colonisé le domaine karstique continental en empruntant le réseau de fissures qui fait communiquer les eaux marines littorales et le milieu aquatique hypogé. Cette hypothèse aurait été plausible dans le cas de la forme italienne de la Grotta del Danese. Cette opinion fut très vivement combattue par Chappuis en 1950. Elle ne lui paraissait valable que dans un cas particulier. D'autres espèces sont en effet installées dans les massifs karstiques qui n'ont pas été atteints par des transgressions marines récentes. Il convient donc de reprendre les aspects positifs de ces diverses opinions, de les confronter avec les arguments systématiques et biogéographiques les plus récents afin de retenir l'hypothèse la plus plausible quant à l'origine de *St. virei*, du genre *Stenasellus car. emend.* et même de la famille entière.

B. Les faits:

1. Place des *Stenasellidae* parmi les *Asellotes*:

Le principe de la séparation radicale de *Stenasellus* des formes voisines des *Asellidae* vrais (*Asellus*, *Proasellus*, *Lirceus*...) est devenu une nécessité à mesure que de nouvelles espèces de Sténasellides étaient décrites et surtout depuis la découverte des genres tropicaux (Dudich 1924, Arcangeli 1938, Vündel 1964, Lanza 1966, 1970, Magniez 1966a, 1970a, Sket 1969). Il est basé sur des arguments anatomiques importants (exopodite de l'antenne présent, pléonites libres I et II très développés, 2 caecums entériques seulement, nombre chromosomique élevé, etc...). Actuellement on considère donc qu'il existe une famille importante d'*Asellota* d'eau douce, composée provisoirement (car les prospections des eaux souterraines tropicales ne sont pas achevées) des genres *Stenasellus*, *Johannella*, *Metastenasellus*, *Parastenasellus*, *Magniezia* et *Mexistenasellus*, qui ont colonisé des habitats hypogés de façon absolument indépendante des *Asellidae*. Les aires respectives des deux familles sont d'ailleurs bien distinctes quoiqu'elles possèdent une partie commune. Celle des *Asellidae* est nettement boréale, tant dans l'Ancien Monde que dans le Nouveau, alors que celle des *Stenasellidae*, à la suite des récentes découvertes de formes africaines, américaines et d'une forme extrême-orientale, est nettement nord-tropicale. Remarquons que cette zonation faunistique des Asellotes d'eau douce se poursuit dans les terres australes, puisqu'elles sont colonisées par des *Paraselloidea* et *Parastenetroides* (gen. *Protojanira*).

2. La question de la souche épigée:

Le fait que *Stenasellus* comprend au Nord de la Méditerranée une série d'espèces-relictées est indéniable. Pourtant, rien ne prouve qu'il s'agisse d'un reliquat d'une faune d'eau douce tertiaire épigée. Rien n'indique que *St. virei*, par exemple,

ait subi un passage du milieu épigé au milieu hypogé aussi récent, avec les conséquences anatomiques ou physiologiques qui en découleraient infailliblement. Un tel processus est, par contre, connu chez les Aselles, le genre *Proasellus* entre autres. Il pourrait comporter les phases suivantes, à partir de l'installation d'une forme épigée sur un vaste territoire périméditerranéen (cas de *Proasellus racovitzai* dans la région ibéro-aquitaine), dans les eaux douces et en période de conditions climatiques favorables à sa pullulation (tertiaire terminal, interglaciaires):

a. Apparition de variants, d'abord dépigmentés, parmi ces populations florissantes, variants capables de vivre en eaux hypogées car présentant des tendances plus obscuricoles.

b. Dissociation écologique, plus ou moins rapide et complète, des deux formes et installation des dérivés dépigmentés en milieu hypogé avec des migrations horizontales possibles vers les points les plus favorables de ce milieu.

c. Disparition locale ou généralisée de la forme oculée, par suite de conditions climatiques devenues défavorables (glaciations, assèchement périodique du climat).

d. Apparition de variants anophtalmes parmi les peuplements hypogés.

e. Maintien local jusqu'à nos jours des formes dérivées en milieu souterrain (eaux des réseaux karstiques pour *Proasellus lusitanicus*, *P. arthrodilus*, *P. cantabricus*, *P. chappuisi*; eaux des nappes phréatiques pour *P. vandeli* dans l'exemple choisi).

Les grands genres d'*Asellidae* sont des formes typiquement oculées (yeux à nombreux éléments pour *Conasellus* et *Lirceus* américains, à quelques ornatiades seulement pour les *Asellus* asiatiques et les *Proasellus* européens) et vivant en eau libre épigée. Chacun, au sein de son aire de répartition principale (Japon pour *Asellus*, Europe méridionale pour *Proasellus*, région atlantique de l'Amérique du Nord pour *Conasellus*) a donné des formes dérivées anophtalmes, soit cavernicoles, soit interstitielles. Pourtant, en aucun cas, les formes oculées n'ont totalement disparu par suite des climats quaternaires défavorables. Ainsi, les glaciations ont sans doute causé une raréfaction considérable des *Proasellus* épigés en Europe moyenne et les ont détruit sur de vastes étendues, mais ils ont subsisté près des côtes atlantiques, dans l'Europe méridionale, les îles méditerranéennes, partout où les excès du climat glaciaire étaient atténués. De même, les formes épigées ont résisté à l'assèchement des eaux de surface: *Proasellus coxalis*, qui peuplait les eaux de surface au Nord du Sahara lors des périodes pluviales, subsiste actuellement sous forme de populations oculées souterraines que l'on découvre dans les puits (Gardaïa, Sud-tunisien), (Monod 1924).

Dans les cas des *Stenasellus* européens, un tel schéma ne convient pas. Nous avons affaire à un ensemble spécialisé de formes anophtalmes, interstitielles et fouisseuses, parfois cavernicoles. Tout indique que cet état hypogé, la vie dans les nappes souterraines est un état extrêmement ancien, très antérieur à la spéciation et peut-être originel pour le groupe. Les lignées marines d'*Asellotes* qui sont à l'origine des genres de *Stenasellidae* ont dû conquérir les eaux souterraines continentales sans avoir passé par l'intermédiaire des eaux de surface. Cette conquête a pu se faire par la voie des graviers littoraux, puis du flux souterrain des grands cours d'eau pour mener jusqu'aux grandes nappes phréatiques continentales: le cas est particulièrement net pour *Metastenasellus*, *Parastenasellus* et *Magniezia*, car la colonisation des eaux souterraines du bouclier congolais et du bouclier nigérien ne peut

s'expliquer que par migration active des souches de ces genres, du littoral vers l'intérieur: aucune transgression marine, ni mésozoïque, ni cénozoïque, ne peut avoir apporté ces faunes au cœur de l'Afrique. Comme ces genres tropicaux et équatoriaux de *Stenasellidae* n'ont jamais eu à souffrir des glaciations et qu'il n'existe aucune forme épigée voisine systématiquement, dans laquelle on puisse voir la souche des anophtalmes, tout porte à croire que ces intermédiaires épigés, imaginés par Chappuis ou Stammer n'ont jamais existé. Les *Stenasellus* vivant au Nord de la Méditerranée actuelle sont les relictés d'une faune antéquatenaire déjà anophtalme et *interstitielle* qui colonisait les nappes phréatiques incluses dans les importantes formations superficielles tertiaires dont il reste des lambeaux dans le bassin aquitain (formations sidérolithiques, sables du Périgord, par exemple). Leurs ancêtres trouvaient là le même type de milieu que les *Stenasellidae* actuels trouvent dans les nappes d'arènes de l'Afrique tropicale ou équatoriale.

Ainsi, le passage de l'éventuelle souche de *St. virei* des eaux marines aux eaux libres des grottes n'a jamais nécessité l'existence de communications à grande section entre milieu littoral et réseau noyé de fissures dans le massif calcaire, comme le supposait Arcangeli. Il n'a jamais exigé de transgressions marines venant au contact des massifs karstiques peuplés aujourd'hui de Sténaselles, comme le pensait Chappuis. Le cas de ces Isopodes n'est donc pas comparable à celui des Cirolanides ou des Sphaeromiens cavernicoles tel que Racovitza (1907) a pu l'imaginer, puisque les *Stenasellidae* peuvent coloniser les parties profondes des nappes fluviales. Le passage des lignées ancestrales d'Asellotes du milieu marin aux eaux phréatiques a dû se faire par des voies continuellement interstitielles: galets et sables littoraux ou deltaïques, graviers du lit des fleuves, nappes alluviales de leurs affluents de divers ordres, pour atteindre les zones de sources (nappes éluviales des versants) ou les circulations karstiques et rayonner vers les zones supérieures des massifs calcaires. Les voies d'accès des *Stenasellidae* aux eaux hypogées continentales sont donc celles dont ont profité les Microparasellides ou les Microcerbérides (Delamare-Debouteville 1960, Coineau 1971), psammobies anophtalmes euryhalins, mais non celles empruntées par les *Asellidae* souterrains qui appartiennent à des lignées oculées d'eau douce épigée (fig. 17).

3. Ancienneté de l'habitat et âge des karsts:

La répartition des *Stenasellidae*, surtout depuis les récentes découvertes d'espèces extra-européennes, incite à penser que le groupe est installé sur le continent depuis des temps très reculés. Les estimations des auteurs qui reportent l'évènement au crétacé supérieur ou au début du tertiaire sont à retenir (Husson 1957). Les espèces ayant subsisté au Nord de la Méditerranée sont des relictés d'une faune interstitielle très largement antéquatenaire. Elles ont résisté aux rigueurs du climat glaciaire, soit dans les massifs karstiques de basse altitude, soit dans les nappes alluviales de basse vallée où la température restait supportable (formes ibériques, aquitaines, corses et sardes). D'autres ont pu le faire en profitant de microclimats souterrains plus favorables: le maintien de *St. asiaticus*, de *St. hungaricus thermalis* et de *St. skopljensis thermalis* serait une conséquence de la permanence des venues d'eau thermominérale dans laquelle ils sont confinés actuellement.

Avec nos connaissances écologiques actuelles, il n'est plus nécessaire de lier

l'installation de *St. virei* en eau douce à l'âge du karst qui l'abrite. L'habitat cavernicole est nécessairement secondaire, même pour cette espèce, car c'est un milieu de vie géographiquement fixe et historiquement transitoire: un magnifique exemple en est donné par Gêze (1949), dans l'aire même de notre forme aquitaine. Dans les Causses du Quercy, les calcaires ont formé le soubassement d'une pénélaine (au crétacé supérieur + paléocène) peu élevée au dessus du niveau marin

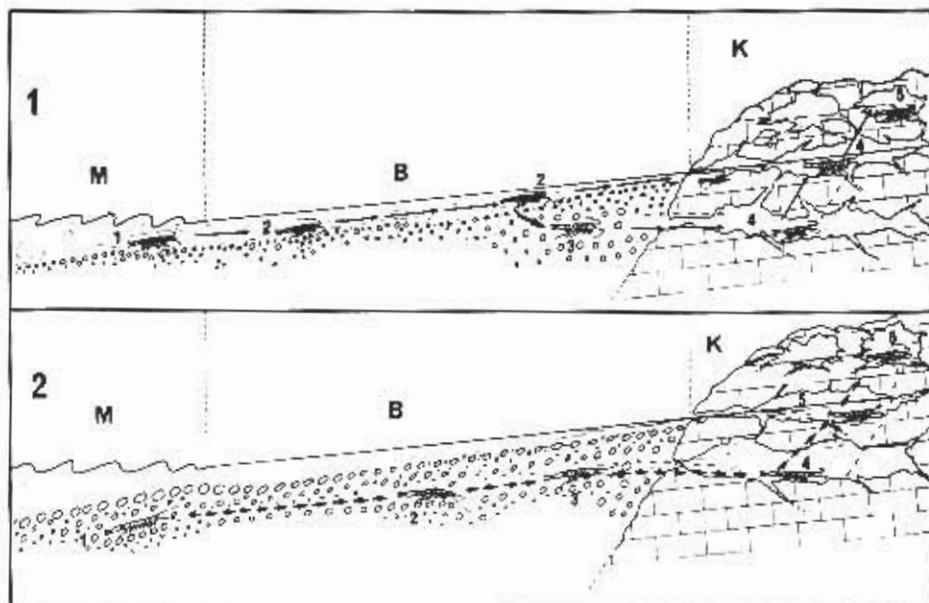


FIGURE 17

Schéma interprétatif de la colonisation des eaux continentales par les *Aselloidea*:

1. Cas des *Asellidae*: 1 = ancêtre marin littoral, pigmenté-oculé, vivant *en eau libre*, dans les mers boréales; 2 = forme deltaïque, puis fluviale euryhaline, vivant toujours *en eau libre*; 3 = forme dérivée dépigmentée et anophtalme, installée dans le sous-écoulement, puis les nappes alluviales latérales du réseau hydrographique (*interstitielle*); 4 = forme cavernicole dépigmentée et anophtalme, vivant dans la zone noyée et dans la zone amphibie des massifs karstiques, *en eau libre*. Les formes de ce type peuvent dériver directement d'une forme épigée d'*eau libre*, ou bien dériver d'une forme interstitielle déjà souterraine. 5 = installation éventuelle d'une espèce (4) dans la zone supérieure du massif karstique (zone d'infiltration et de ruissellement souterrain).

2. Cas des *Stenasselidae*: 1 = ancêtre marin, eulittoral et thermophile, déjà *interstitiel* (apigmenté et anophtalme) du domaine marin mésogéen; 2 = forme dérivée euryhaline s'installant dans le sous-écoulement et les nappes alluviales de la portion aval d'un réseau hydrographique (*toujours interstitielle*); 3 = Sténasselide *interstitiel* peuplant les eaux phréatiques jusque dans les portions amont du réseau hydrographique; 4 = espèce devenue cavernicole: elle peut s'installer *en eau libre*, dans la zone amphibie et éventuellement dans la zone d'infiltration et de ruissellement du massif karstique (5 et 6). Dans le cas des Sténasselides, les peuplements continentaux se sont installés et ont progressé par *des voies continuellement souterraines*. Ce schéma semble valable pour d'autres Isopodes aquatiques, comme les *Microparasellidae*, les *Microcerberidae*, etc...

d'alors, couverte d'épaisses formations d'altération superficielles et graviers fluviaux, sous un climat chaud et humide, période favorable au grand développement des eaux interstitielles (phase de biostase continentale selon Erhart). Un gauchissement de la pénélaine au lutétien supérieur a été suivi d'une phase de creusement et d'un *cycle de karstification* qui a duré jusqu'au stampien (quelques 20 millions d'années!). Il a déterminé la formation du *système des gouffres à phosphate*. Du stampien au pontien, la surface karstifiée a été empâtée par des dépôts surtout lacustres, donc fossilisée et protégée de l'érosion. Celle-ci ne s'est développée qu'au plio-quaternaire, avec constitution du réseau karstique actuel, plus ou moins indépendant du précédent. Ainsi, dans un même site, ont pu se réaliser par deux fois dans l'histoire, des conditions propres à la karstification, donc à la vie d'espèces cavernicoles (paléogène, puis quaternaire), le site ayant été rendu indisponible dans l'intervalle. L'habitat interstitiel est un cas beaucoup plus général, mais dont la réalité est difficile à saisir. A chaque époque, les eaux phréatiques sont tributaires de leur substratum minéral: les formations d'altération superficielle et alluvions *fonctionnelles à cette époque précise*. Or, ce milieu s'est perpétuellement renouvelé au cours des temps tertiaires et quaternaires, suivant l'évolution de la paléogéographie, les variations du réseau hydrographique, du niveau de base, de la pédogenèse, du couvert végétal, de l'érosion et de l'alluvionnement. Il fut particulièrement stable et continu lors des grandes périodes de biostase continentales (paléogène anté-lutétien supérieur, voir ci-dessus), mais remanié et cloisonné lors des phases de rhexistase (Erhart 1967). Ainsi, le fait que de nombreuses populations de *St. virei* vivent dans des alluvions récentes (a²) des cours d'eau actuels n'est pas un obstacle à l'ancienneté de l'espèce dans ce type de milieu. Aux interglaciaires les alluvions de haute terrasse ont été aussi des "alluvions vivantes": les rivières pliocènes ont eu également leurs propres alluvions. Il n'en subsiste que des lambeaux rubéfiés abandonnés sur les plateaux mais elles ont pu abriter l'espèce étant fonctionnelles. L'érosion nous a privé de celles qui les précédaient. Pas plus que les massifs karstiques, les formations perméables en petit n'apportent une limite chronologique à l'installation des Sténaselles dans une région donnée.

C. Le problème de la souche des Sténaselles:

1. Une ou plusieurs souches marines pour le groupe? :

Dans l'hypothèse soutenue par Chappuis (1950), selon laquelle les Sténaselles actuels dérivent d'épiges d'eau douce répandus sur le continent à l'ère tertiaire, le problème n'était pas évoqué car on se contentait d'une série de spéciations créant des dérivés anophtalmes qui se réfugiaient dans les eaux souterraines. Cette manière de voir étant rejetée pour conserver au groupe son état interstitiel originel, la dispersion actuelle dans les eaux douces souterraines peut s'expliquer de plusieurs façons:

a. Chaque espèce des Sténasellides dériverait de sa propre souche marine qui aurait conquis le domaine continental indépendamment des autres. Cette manière de voir doit *a priori* être rejetée. En effet, l'histoire des Sténaselles comporte obligatoirement une longue phase continentale au cours de laquelle se sont opérées l'individualisation des diverses espèces et la subséciation au sein de celles qui ont aujourd'

lui une vaste répartition géographique et une diversification écologique importante, comme c'est le cas pour *St. virei*.

b. Les *Stenasellidae* proviendraient d'une seule souche marine ayant conquis les eaux continentales et s'y étant diversifiée. Cette hypothèse qui paraît peu vraisemblable rejoint plus ou moins celle de Chappuis. L'extension de l'aire actuelle de la famille et le fait que les genres tropicaux possèdent des aires propres nettement indépendantes les unes des autres (région mésogéenne, bouclier congolais, bouclier nigérien, Mexique) interdit d'y souscrire. Dans la seule aire nigérienne, la coexistence des deux genres phréatiques *Parastenasellus* et *Magnieza*, morphologiquement si différents que l'on a peine à leur attribuer une origine commune, est un argument de plus en faveur de l'origine multiple de la famille, qui serait donc un ensemble composite, comme les *Asellidae* eux-mêmes (Henry et Magniez 1968a).

c. Chaque genre de Sténasellides proviendrait d'une souche marine propre. Cette supposition est parfaitement valable dans le cas des genres africains et du genre américain, composés de peu d'espèces qui se ressemblent beaucoup. Ce sont donc des entités morphologiquement et biogéographiquement très homogènes. Le cas du genre *Stenasellus car. emend.* tel qu'il subsiste est plus délicat. J'ai dit plus haut, et l'idée était confirmée par ailleurs (Magniez 1966a, Cvetkov 1967), qu'on pouvait y voir au moins 4 groupes d'espèces ayant respectivement beaucoup d'affinités entre elles:

- groupe de *St. virei* avec deux sous-groupes, le premier "occidental" comprenant les espèces *virei* + *racovitzai* + *nobrei* + *buili*, le second "oriental" (himalayo-somalien) comprenant les espèces *asiaticus* + *costai* + *pardii* + la forme cambodgienne (sous toutes réserves).

- groupe de *St. breuili*.

- groupe de *St. gjorgjevici*.

- groupe de *St. skopljensis*.

Ces groupes présentent à la fois une certaine unité morphologique et biogéographique. Etant donné la longue histoire continentale qu'il faut assigner aux Sténaselles, on est en droit d'attribuer à chacun une origine différente, c'est-à-dire une souche marine ayant pénétré dans l'interstitiel hypogé en un lieu et à une époque particuliers. Lors de l'étude de *St. rumelicus* et du groupe de *St. skopljensis* en général, Cvetkov (1967) arrive à une conclusion identique: la souche du groupe *skopljensis* aurait gagné les eaux continentales au cours de la période néogène selon cet auteur.

2. Dans cette dernière hypothèse, il faut supposer l'existence d'un groupe d'Asellotes anophtalmes marins, littoraux et fouisseurs, vivant dans les provinces marines chaudes mésogéennes et dont des formes euryhalines auraient migré vers les eaux hypogées des blocs continentaux encadrant la Méditerranée au Nord et au Sud entre le crétacé et le miocène. Il faut reconnaître que nous manquons totalement de documents paléontologiques sur les Asellotes. Les Sphéromiens et les Valvières sont bien signalés à l'oligocène, les Oniscoides sont déjà présents sur le continent à l'éocène supérieur (ambre de la Baltique) (Vandel 1960), avec des formes rapportées déjà à des genres toujours actuels et des Isopodes caractérisés ont été mis en évidence dans les terrains permien (Birstein 1962), ce qui permet de penser à la grande ancienneté de ces groupes.

Si l'immense majorité des Asellotes marins actuels sont des *Paraselloidea* (Wolff 1962), quelques rares formes de mer chaude, les *Parastenetroidea*, semblent conserver une parenté lointaine mais certaine avec les Sténasellides. C'est le cas en particulier du *Caecostenetroidea ischitanum* découvert par Fresi et Schiecke en 1968 dans la baie de Naples. L'espèce mesure 3 mm, est totalement anophtalme et apigmentée et vit dans l'interstitiel des sables marins grossiers très littoraux, à 0,50 m. de profondeur et au voisinage d'une arrivée d'eau thermale. Elle appartient sans équivoque au groupe des *Parastenetroidea* créé par Amar. Elle nous rend compte, tant par ses traits morphologiques que par son écologie, de ce qu'auraient dû être les ancêtres marins des *Stenasellidae*. Il n'est donc plus absurde de croire qu'au cours des périodes géologiques révolues, un groupe particulier d'Asellotes thermophiles, ayant conservé les pléonites I et II bien développés et indépendants du pléotelson devait s'épanouir dans les mers chaudes. Ses représentants actuels (les *Stenetroides* et *Parastenetroidea*) sont peu nombreux. Ce groupe devait se diversifier sous forme de lignées oculées d'eau libre, comme la plupart des *Stenetrium* actuels et aussi de lignées apigmentées, anophtalmes, interstitielles et littorales, thermophiles, qui sont évoquées par le *Caecostenetroidea* actuel. C'est dans ces dernières lignées, aujourd'hui disparues, qu'il faudrait placer les souches euryhalines qui sont à l'origine des *Stenasellidae*.

3. La connaissance biogéographique des formes africaines, américaines et asiatiques est encore trop fragmentaire pour tenter d'expliquer par le détail l'histoire de leurs peuplements. Néanmoins il est possible que les découvertes futures de nouvelles formes s'effectuent au niveau des terres émergées en permanence qui ont bordé les mers géosynclinales mésogéennes: Mexique, terre carabée et bouclier vénézuélien pour le Nouveau Monde; boucliers nigérien et congolais, Asie Mineure et terre arabo-éthiopienne, terres bordant les géosynclinaux himalayen, birman et indonésien pour l'Ancien Monde.

4. Le cas des groupes balkaniques du genre *Stenasellus* *car. emend.* (groupe *skopljensis* en particulier) a été évoqué par Cvetkov (1967). Il semble lié à la colonisation des terres émergées au cours du paléogène (Egéides). Toutefois le processus en fut certainement plus complexe que ne l'imagine l'auteur, puisque des espèces appartenant vraisemblablement au groupe balkanique de *St. gjorgjievici* se retrouvent actuellement en Sardaigne (*St. nuragicus* et *assorgiai*). Ici encore on a trop lié l'existence des peuplements dans leurs sites actuels à des transgressions marines du passé, alors qu'ils dépendent surtout de la phase continentale de l'histoire des Sténaselles.

5. Pour les espèces du groupe *virei* cantonnées actuellement en Europe occidentale et qui sont plus spécialement étudiées avec leur espèce-type, j'essaierai d'apporter les précisions suivantes sur leur probable histoire commune:

- a. *St. virei* possède actuellement une répartition centrée sur la chaîne pyrénéenne.
- b. *St. nobrei* est inféodé aux eaux interstitielles du bassin du Douro.
- c. *St. buili* se trouve dans les eaux karstiques du Languedoc.
- d. *St. racovitzai* enfin vit dans un petit massif calcaire près de Grosseto (Toscane) et surtout dans les eaux phréatiques de Corse et Sardaigne. La répartition de cette dernière espèce rappelle de près celle qui est connue pour des Isopodes terrestres implantés anciennement dans le bassin méditerranéen, tels qu'*Helleria brevicornis*,

dont le cas est cité par Vandel (1960, p.80-81, fig. 42). Il s'agit manifestement de faunes qui se sont différenciées à l'occasion du *premier morcellement du continent pyrénéo-ibéro-corso-sarde* existant au paléogène (Termier 1960).

On est alors en droit de penser que la souche du groupe *virei* a vécu jusqu'au milieu de l'éocène dans les nappes phréatiques des formations d'altération superficielle, largement développées en climat chaud et humide (période de biostase continentale) sur la masse continentale tyrrhénienne (on ne peut savoir, ni depuis quand durait cette vie dulçaquicole fougasseuse, ni en quel point du rivage s'est produite l'invasion du continent par l'ancêtre littoral). Cette forme devait coloniser les nappes d'arènes loin vers l'Ouest (plateforme ibérique, axe pyrénéen, Cévennes) et vers l'Est et le Nord (Provence, Corse, Sardaigne). Sa dispersion a pu ensuite s'effectuer d'une manière similaire à celle des Oniscoïdes du genre *Oritoniscus* (Vandel 1960). Dès le lutétien supérieur, des transgressions marines, qui

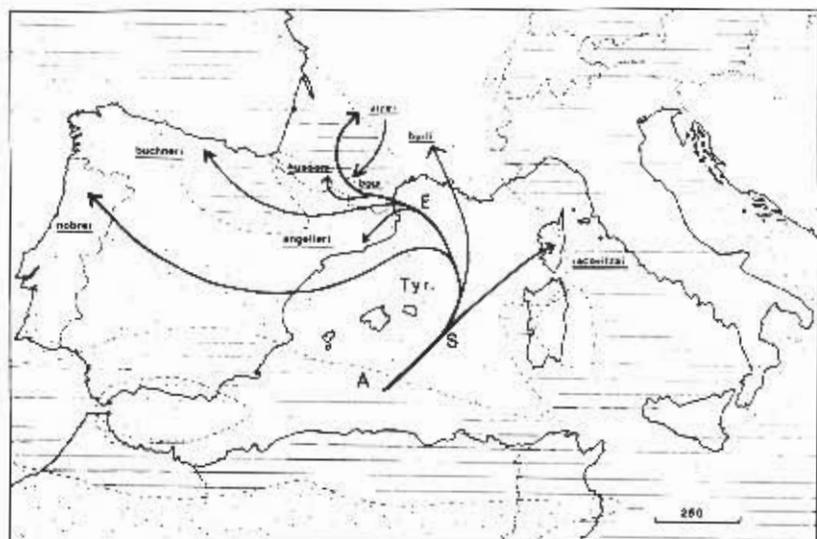


FIGURE 18

Schéma évolutif paléobiographique du groupe *virei* tyrrhémien du genre *Stenasselus*:

Les espèces *Stenasselus virei*, *St. nobrei*, *St. bulli* et *St. racovitzai* sont proches parentes. Si on leur suppose un ancêtre marin commun, il faut faire remonter son installation dans les eaux souterraines continentales, au moins à l'éocène moyen, pour tenir compte des cloisonnements paléogéographiques ultérieurs du bassin méditerranéen occidental.

La forme d'eau douce dérivée aurait pu alors se répandre et évoluer longuement dans les nappes d'arènes tyrrhéniennes à l'oligocène. La fragmentation du bloc continental aurait ensuite rompu la continuité des peuplements et chacun aurait évolué vers les espèces actuelles.

La subspéciation, au sein de l'espèce *virei* doit être considérée comme un événement beaucoup plus récent, qui s'est achevé aux temps post-glaciaires, avec la différenciation de *St. virei boui*. On peut penser que l'évolution de cette lignée s'est faite dans un cadre géographique et chronologique assez comparable à celui des Isopodes terrestres du genre *Oritoniscus* (Vandel 1960, p.79), c'est pourquoi les limites paléogéographiques du bassin de la Méditerranée occidentale au lutétien ont été figurées (cf. Jeannel 1942, p.409).

allèrent s'amplifiant, tendirent à séparer les portions occidentales de la Tyrrhénide (libéro-pyrénéo-cévenoles) des régions orientales (provenço-corso-sardes). Cette séparation fut totale au miocène et, dès lors, la lignée de *St. racovitzai* se trouva isolée du rameau *virei-buili-nobrei*. Ce dernier pût alors se différencier au cours des périodes néogènes sur les terres comprises entre le sillon molassique périalpin à l'Est et les golfes aturien et cantabrique à l'Ouest, donnant d'abord la souche du *St. buili* sur la province languedocienne et la souche du complexe *virei-nobrei* au Sud du golfe d'Aquitaine. La mise en place des "grandes espèces" est donc pour l'essentiel un événement antéquatenaire et même antépliocène pour les rameaux inférieurs de la lignée. La spéciation au sein du groupe *virei* se conçoit donc de la même manière que la subséciation chez *St. virei*; elle n'est pas différente dans son essence, mais date d'une époque plus reculée alors que la plasticité de la lignée était encore importante. Du point de vue morphologique, l'espèce qui se rapproche le plus de *St. virei* est *St. nobrei* (Magniez 1966d, 1968a). Cette proche parenté va de pair avec les liens géographiques encore étroits entre leurs aires. *St. buili* diverge davantage de l'ensemble *virei-nobrei* et enfin *St. racovitzai* est sans doute l'espèce qui s'est détachée le plus tôt du complexe *virei-nobrei-buili* (fig. 8, 9, 18).

Cette spéciation, c'est-à-dire cet isolement de plusieurs lignées descendant d'une même souche en des sites géographiques sans communication ultérieure, correspond bien aux cloisonnements paléogéographiques survenus en Méditerranée occidentale à partir du milieu de l'ère tertiaire, comme la localisation de *St. racovitzai* le prouve.

6. Le cas du groupe de *St. brevili* paraît plus simple. De même que les genres africains ont conquis les nappes d'arènes sur des boucliers continentaux émergés depuis longtemps, la souche des deux espèces s'est installée sur un bloc terrestre que les mers tertiaires n'ont fait qu'effleurer. La permanence de cette unité paléogéographique a peut-être eu comme corollaire l'unité et la stabilité du peuplement, c'est-à-dire la faiblesse de la spéciation dans cette aire.

7. La subséciation qui apparaît nettement dans l'espèce *St. virei* est pour l'essentiel un phénomène récent à l'échelle de ceux qui viennent d'être évoqués. Elle est due au morcellement géographique de l'aire de l'espèce: diversification des biotopes interstitiels, isolement de peuplements dans des massifs en voie de karstification, au cours des temps quaternaires. Ce fut une période de crise pour l'espèce, causée par les bouleversements climatiques et hydrographiques cycliques, à l'issue desquels le dynamisme de l'espèce pût à nouveau s'exprimer, puisque la différenciation d'une sous-espèce comme *Stenasellus virei boui* dans le sous-écoulement des rivières du Couserans fut sans doute une manifestation tardiglaciaire de la plasticité résiduelle de l'espèce.

CONCLUSIONS

Par leur morphologie, les *Stenasellidae* méritent de constituer un groupe indépendant d'Asellotes. Pour la commodité, on peut les maintenir dans la super-famille des *Aselloidea*, à côté des *Asellidae*. Il s'agit vraisemblablement du groupe le plus archaïque des *Asellota* actuels. Ce sont en effet les seuls Asellotes à conserver, en avant du pléotelson, des pléonites I et II qui n'ont subi aucune réduction de taille et

qui restent semblables à ceux des Isopodes primitifs.

Parmi les caractères originaux des *Stenasellidae*, les plus importants sont les suivants: tous sont anophtalmes, ils possèdent 2 caecums entériques seulement, la hampe de l'antenne porte un exopodite rudimentaire ou squama, les mandibules sont fortement recourbées et leur insertion est très antérieure, les maxillipèdes sont dépourvus d'épipodite, mais portent un oostégite véritable chez la femelle ovigère, les pércéiopodes I sont très puissants et jouent un rôle de gnathopodes.

Une définition précise du groupe et une diagnose de la famille qu'il constitue sont donnés.

Les affinités des *Stenasellidae* sont difficiles à établir. Il faut les rechercher, non pas avec les *Asellidae*, mais plutôt avec les *Parastenetroidea*, qui sont des Asellotes psammiques thermophiles méditerranéens de découverte récente, et peut-être surtout avec les *Microcerberidae*, Isopodes psammiques nains, à la fois marins et d'eau douce, bien que ces derniers soient actuellement, soit rangés parmi les *Anthuridea*, soit considérés comme un sous-ordre particulier (*Microcerberidea* Lang, 1961).

On connaît actuellement 6 genres et 32 espèces de *Stenasellidae*, mais l'inventaire faunistique du groupe n'est pas encore achevé. Il est tributaire des prospections des eaux souterraines des régions tropicales du globe. C'est en Afrique que la diversité morphologique est la plus importante: 5 genres et 12 espèces décrites.

Longtemps connus par les seules espèces des eaux karstiques d'Europe méridionale, les *Stenasellidae* sont, pour l'essentiel, un groupe d'Asellotes aquatiques à moeurs fouisseuses, donc inféodés au milieu phréatique. Ils doivent tirer leur origine de formes marines, eulittorales et thermophiles, elles-mêmes déjà anophtalmes, apigmentées et fouisseuses. Si les espèces les mieux connues des eaux souterraines européennes ont perdu le caractère de faune thermophile, les formes tropicales, de même que les formes d'eaux thermales, vivent dans des eaux souterraines à température élevée (20 à 30°, parfois plus).

Leur aptitude au fouissement, mise en évidence expérimentalement chez *Stenasellus virei*, et observée sur d'autres espèces, fait que les Sténasellides ont dû coloniser les eaux souterraines continentales d'une manière active, par migration dans les nappes fluviales, de leurs ancêtres euryhalins, à des époques géologiques reculées, mais difficiles à préciser (du crétacé terminal au miocène, selon les lignées?). Il semble désormais prouvé qu'il est inutile de faire intervenir des transgressions marines du passé pour expliquer la présence des peuplements dans leurs sites actuels. En réalité, la localisation des espèces et de leurs peuplements semble essentiellement conditionnée par des événements appartenant à l'histoire continentale du groupe: évolution des réseaux hydrographiques, karstification tertiaire, puis quaternaire.

Le milieu de vie typique des Sténasellides devait être représenté par les vastes nappes phréatiques, plus ou moins continues, qui se développaient dans l'épais manteau d'altération recouvrant les terres tertiaires, au climat chaud et humide, de l'aire mésogéenne, lors des grandes phases de biostasie continentale. Ces types de biotopes devaient abriter un nombre restreint de lignées, chacune possédant une vaste diffusion, avec des peuplements quasi-continus. Ces conditions de vie ne se

retrouvent maintenant, avec un minimum de modifications, que dans le cas des genres et espèces tropicaux actuels, vivant dans les nappes d'arènes des boucliers africains. Aussi, ce sont les lignées tropicales que l'on peut qualifier de typiques de la famille, tant sur le plan morphologique que sur le plan écologique ou même biologique, car ce sont les lignées conservatrices du groupe.

La genèse des espèces actuelles semble directement liée aux cloisonnements paléogéographiques qui ont affecté l'aire de vie des lignées du domaine mésogéen, au milieu et à la fin de l'ère tertiaire. C'est le cas des terres tyrrhéniennes, pour le groupe occidental de *Stenasellus virei*. La spéciation a manifestement été plus intense dans cette région du globe, particulièrement instable, que sur les grands boucliers tropicaux où se sont maintenues des conditions identiques, au cours de périodes géologiques très longues.

Par contre, la répartition actuelle des espèces vivant au Nord de la Méditerranée paraît être une conséquence directe des événements quaternaires dont cette aire a été le siège. La faune européenne est donc une faune résiduelle. Les bouleversements hydrographiques et climatiques quaternaires sont la cause de la diversification écologique qui règne au niveau des eaux souterraines. Ces cloisonnements et isolements sont à l'origine de l'éclosion des sous-espèces des formes polytypiques, comme *Stenasellus virei*, *St. hungaricus* ou *St. skopljensis*.

Une espèce comme *St. virei* est donc l'aboutissement actuel d'une lignée qui, thermophile à l'origine, a survécu à l'épreuve de l'adaptation dans les eaux souterraines fraîches, puis a réugi en se diversifiant et en recolonisant des biotopes nouvellement accessibles, grâce au climat tempéré de l'Europe actuelle.

RESUME

Des caractères morphologiques importants, discutés ici, montrent que les Sténasellides (*Crustacea Isopoda Asellota*) doivent constituer une famille à part entière (*Stenasellidae*), indépendante des *Asellidae*.

Une définition et une diagnose rénovée des *Stenasellidae* Dudich, sont données.

Leurs affinités sont à rechercher, en particulier, avec les *Parastenetroidea* marins et les *Microcerberidae* psammiques.

Jusqu'en 1938, le groupe était connu par les espèces des eaux souterraines d'Europe méridionale. A l'heure actuelle, plusieurs genres et de nombreuses espèces thermophiles ont été découverts dans les eaux souterraines de la zone nord-tropicale, en Afrique (5 gen., 12 sp.), Asie (1 gen., 2 sp.) et Amérique centrale (1 gen., 4 sp.).

Les Sténasellides sont des organismes fouisseurs très actifs. Ce comportement explique comment leurs lignées ont colonisé les eaux souterraines continentales, par migration vers l'amont, depuis les graviers littoraux jusqu'aux eaux des massifs karstiques, empruntant la voie du sous-écoulement des rivières et des nappes phréatiques alluviales.

Le milieu de vie typique du groupe est représenté par les nappes imbibant les arènes des anciens boucliers africains.

La spéciation, dans les lignées européennes, semble liée aux effondrements

tertiaires (continent tyrrhénien, pour la lignée de *Stenasellus virci*).

Les espèces européennes ayant survécu aux glaciations quaternaires se sont diversifiées en recolonisant des biotopes nouvellement accessibles à l'époque postglaciaire (naissance de certaines sous-espèces).

BIBLIOGRAPHIE

Cet article constitue la première partie d'un travail plus important qui sera présenté comme thèse d'Etat de Sciences Naturelles. Les références bibliographiques complètes seront annexées au mémoire principal.