

Nouvelles données sur le genre *Bragasellus* (Crustacea: Isopoda: Asellidae)*

Odette Afonso¹, Jean-Paul Henry² & Guy Magniez²

¹Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre", Fac. Ciên., 4000, Porto, Portugal; ²Université de Bourgogne, Dépt. Biologie Animale, 6, Bd. Gabriel, 21000, Dijon, France

Keywords: *Bragasellus*, stygobionts, active expansion, recent alluvial deposits, taxonomy, new species, zoogeography, Iberian Peninsula

Abstract

From now on, the genus *Bragasellus* Henry & Magniez, 1968 includes 2 oculated and 17 stygobiotic species. As a natural and monophyletic taxonomic unit, we consider it a good genus.

Its original area corresponds to the north-west quarter of the Iberian Peninsula. Secondarily, this area has extended eastward, using mainly the alluvial channels of hydrographic systems (Ríos Douro + Ebro and tributaries), finally reaching the underground waters of several Mediterranean rivers.

This active expansion is exclusively due to the migration of two stygobiotic sibling species: *B. lagari* Henry & Magniez, 1973 towards the high basin of the Río Tajo, then downstream to the basins of the Ríos Júcar and Turia (Prov. Valencia); and *B. lagarioides* n. sp., downstream the Río Ebro basin, towards the Río Gaya basin (Prov. Tarragona).

Résumé

Le genre *Bragasellus* Henry & Magniez, 1968 compte désormais 2 espèces oculées et 17 stygobies. Nous devons le considérer comme une unité taxinomique monophylétique naturelle: un bon genre.

L'aire originelle correspond au quart Nord-Ouest de la péninsule ibérique. Cette aire s'est secondairement accrue, principalement par l'intermédiaire des chenaux alluviaux des réseaux hydrographiques (surtout Douro et Ebre, plus leurs affluents), pour atteindre finalement les eaux souterraines de plusieurs fleuves méditerranéens.

Cette expansion active est uniquement le fait de deux espèces jumelles stygobies: *B. lagari* Henry & Magniez, 1973, ayant migré vers les bassins des Ríos Júcar et Turia (prov. Valence), par l'intermédiaire du haut bassin du Tage; et *B. lagarioides* n. sp., ayant migré vers l'aval dans le bassin de l'Ebre pour atteindre le bassin du Río Gaya (prov. Tarragone).

1. Généralités

Dans un travail précédent (Henry & Magniez, 1988), nous avons étudié, essentiellement grâce aux nombreux échantillons récoltés en Espagne, durant les années 1983 à 1986 par nos collègues J. Notenboom et I. Meijers (cf. Notenboom & Meijers, 1985a, 1985b et Notenboom, 1986), la systématique et la biogéographie des Asellidae du genre *Bragasellus*, caractéristique des eaux douces de la péninsule ibérique. Un certain nombre de prélèvements, les uns datant des mêmes années (stations de millésimes notés "83", "84" et "85"), mais qui se trouvaient mêlés à des échantillons de *Proasellus* stygobies ou de *Stenasellus*, les autres résultant de prospections plus récentes (1990) de J. Notenboom (stations de millésime "90"), d'autres enfin provenant de prospections effectuées par nos collègues N. Gourbault, F. Lescher-Moutoué et R. Rouch, en septembre-octobre 1976 et septembre 1978 (stations de millésimes notés "76", "77" ou "78"), nous permettent d'améliorer la connaissance de ce genre. La découverte d'une seconde espèce pigmentée et oculée dans les eaux superficielles du bassin inférieur du Douro (prov. de Trás-os-Montes): *Bragasellus cortesi* Afonso, 1989 ajoute encore à l'intérêt de ce genre endémique de la péninsule ibérique et comprenant à la fois deux espèces épigées et d'autres, plus nombreuses, stygobies.

*Groundwater Crustaceans of Spain, 18.

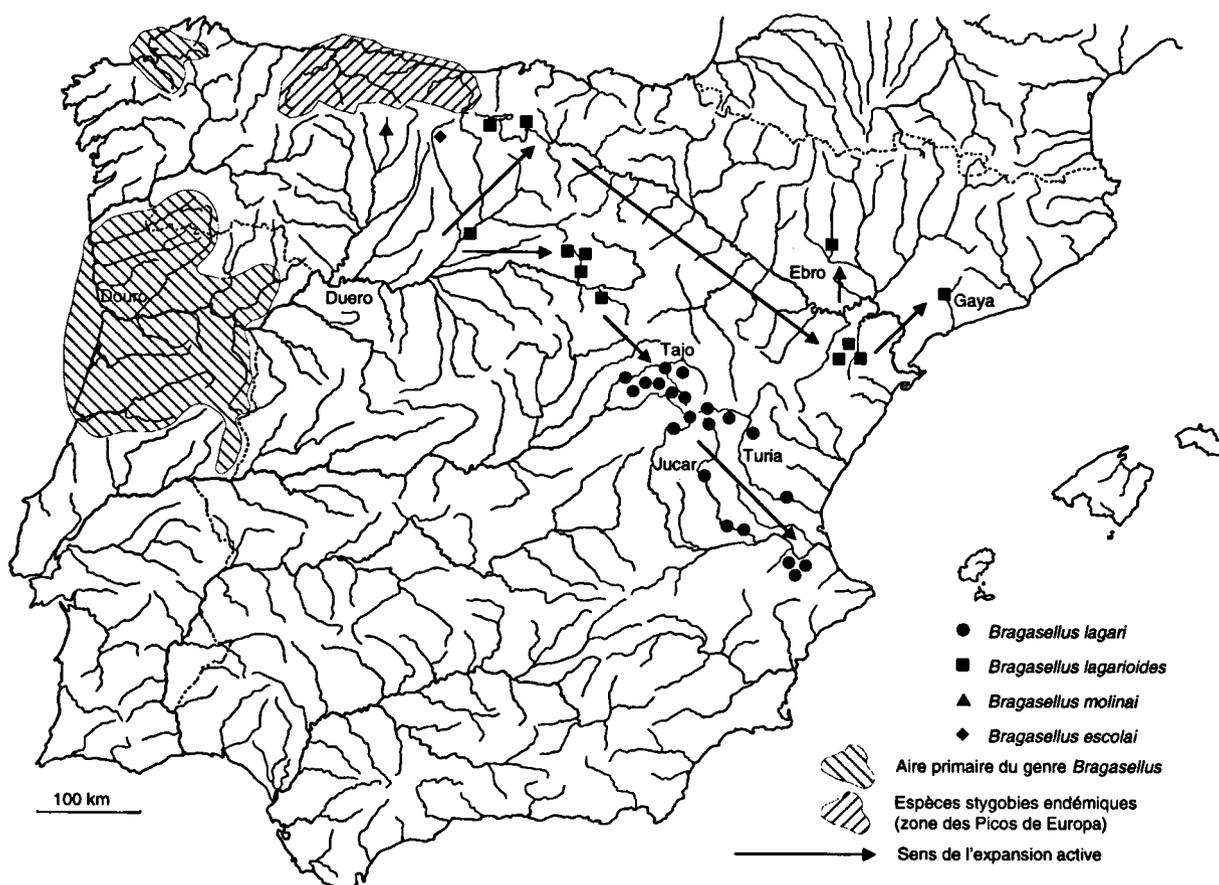


Fig. 1. Carte hydrographique de la péninsule ibérique montrant la répartition du genre *Bragasellus*. Les localités de deux espèces karstiques à répartition restreinte (*B. escolai* et *B. molinai*), ainsi que celles des deux espèces stygobies expansives *B. lagari* et *B. lagarioides* n. sp., ont été indiquées par des figurés individuels.

2. Espèces étudiées

2.1. *Bragasellus lagari* Henry & Magniez, 1973

Réf.: Henry & Magniez, 1973: 273.

Nouvelles stations et nouveau matériel. – Sta. 84-3/25 (06/03/1984). Petite source près du pont, 0,3 km S. de la centrale hydroélectrique, Río Turia, Gestalgar, Valencia, alt. 315 m, temp. 16,3°C: quelques jeunes *Bragasellus lagari* ne dépassant pas 2,5 mm, accompagnant une vingtaine de *Proasellus* sp. stygobies de 2 à 2,4 mm.

Sta. 84-4/42 (29/04/1984). SBR (= sondage Bou-Rouch) Río Tajo, 1 km en amont de Trillo, Guadalajara, alt. 750 m, temp. 14,7°C: 25 adultes et jeunes; le plus grand mâle atteint 5,1 mm; la plus grande femelle 5,0 mm.

Sta. 84-5/43 (10/05/1984). Puits à l'ouest de Las Cuevas

Labradas, Prov. Teruel, alt. 965 m, temp. 13,4°C: une femelle adulte à oostégites de repos génital de 7,0 mm.

Numéro de collection pour tout ce matériel: ZMA Is. 105 419.

Remarques écologiques et biogéographiques sur l'espèce. – *B. lagari* était connu d'environ 18 stations. Les trois nouvelles se trouvent dans la même aire géographique, correspondant aux haut bassins du Tago du Río Júcar-Cabriel et du Río Turia (Fig. 1) à la limite des provinces Guadalajara, Cuenca et Valencia. L'espèce se révèle extrêmement eurytope, peuplant aussi bien les eaux karstiques que les eaux interstitielles (grottes, sources, puits, sous-écoulement des cours d'eau épigés). Les altitudes des stations vont de 240 à 1500 m. Il semble évident que l'aire actuelle de *B. lagari* résulte d'une

expansion active dans les eaux souterraines, lui ayant permis de passer, à partir du haut bassin du Douro, du versant atlantique (haut bassin du Tage) vers le versant méditerranéen (Ríos Jucar-Cabriel et Turia).

2.2. *Bragasellus lagarioides* Henry & Magniez, n. sp. (Figs. 2–5)

Syn.: *Bragasellus* aff. *lagari* Henry & Magniez, 1988: 355.

Dans un travail précédent (Henry & Magniez, 1988), nous avons signalé l'existence, dans plusieurs stations interstitielles du haut bassin du Douro et de certains de ses affluents, du haut bassin de l'Ebre, mais aussi dans une station curieusement isolée très à l'Est dans le Río Cinca à Barbastro, Huesca, de *Bragasellus* semblables à *B. lagari* pour la plupart de leurs caractères somatiques, mais en différant nettement par l'aspect de leurs pléopodes sexuels, en particulier par la structure de l'endopodite copulateur du pléopode II (cf. Henry & Magniez, 1988, figs. 9 F à 9 J). Ces spécimens présentant par ailleurs une répartition géographique différente de celle de *B. lagari* avaient été dénommés "*Bragasellus* aff. *lagari*", dans l'attente d'une meilleure définition de leur statut taxinomique. Il convient maintenant de leur attribuer le rang d'une espèce à part entière: *B. lagarioides* n. sp., le terme spécifique rappelant l'étroite parenté avec *B. lagari*. Tout porte à croire que *B. lagari* et *B. lagarioides* sont deux espèces très voisines, nées d'une espèce ancestrale commune des eaux souterraines du bassin du Douro supérieur, et qui se sont répandues dans deux aires géographiques contiguës, mais différentes. Nous complétons ainsi la définition de l'espèce:

Localité-type et types de l'espèce *B. lagarioides* n. sp. – Sous-écoulement du Río Tastavins au pont de La Fresneda, Valderrobres, Teruel (station 84-5/11, prélèvement le 05/05/1984 par J. Notenboom & I. Meijers). Holotype: un mâle adulte de 4,3 mm environ, portant encore son uropode gauche; allotype femelle: une femelle adulte à marsupium vide de 4,6 mm environ, portant encore ses deux uropodes (ZMA Is. 105 422).

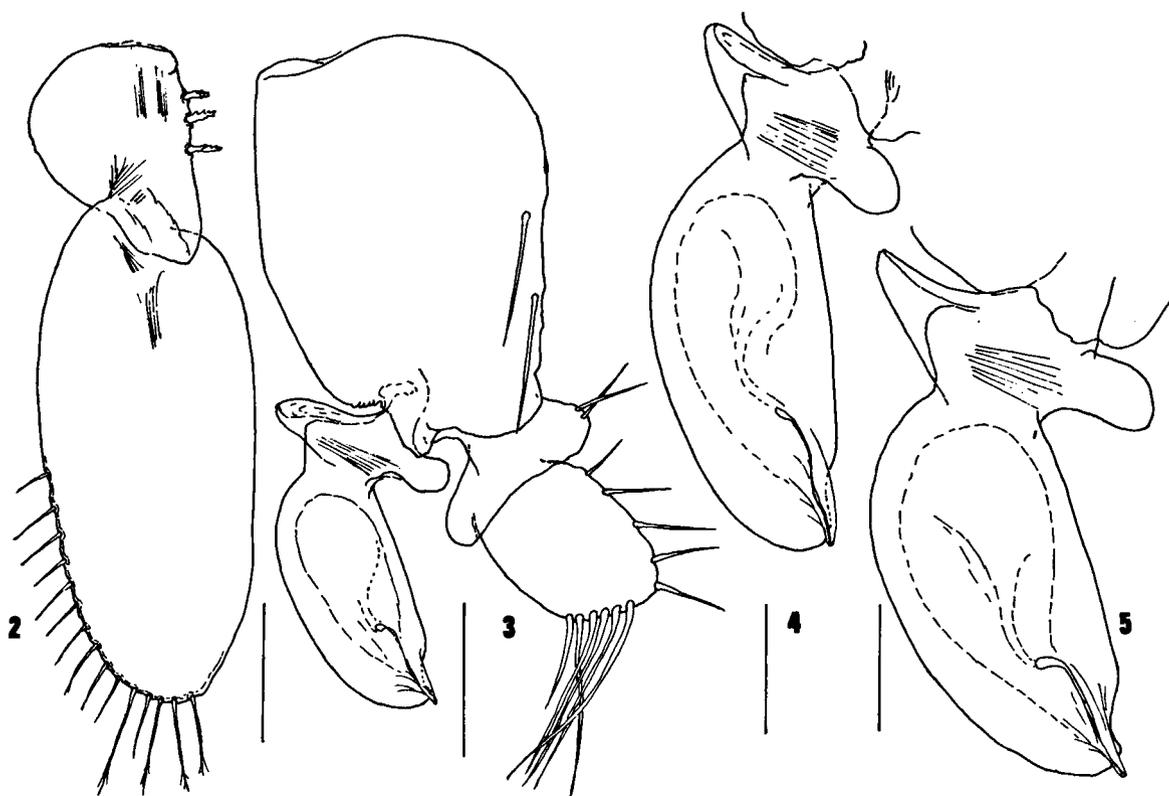
Définition et compléments de description. – *Bragasellus* anophtalme et dépigmenté, caractères

somatiques généraux très semblables à ceux de *B. lagari* Henry & Magniez, 1973. Les pléopodes mâles I et II montrent au contraire une architecture nettement différente de celle de *B. lagari* et très uniforme pour toutes les stations, même les plus éloignées, ce qui est la preuve de l'existence d'une entité spécifique génétiquement indépendante de *B. lagari*, quoique de même origine phylétique. Pléopodes I mâles avec un protopodite pouvant comporter 3 crochets rétinaculaires; exopodite très régulièrement ovalaire et extrêmement allongé (Fig. 2), avec une rangée de soies distales (légèrement plumeuses) et distales-externes (lisses) toutes à implantation équidistante.

Pléopode II mâle avec protopodite très allongé (Fig. 3), exopodite plus court que l'endopodite, avec article distal quadrangulaire, muni d'un fort pinceau de longues soies dirigées vers la partie distale de l'endopodite. Endopodite à apophyse proximale externe extrêmement développée (Figs. 3, 4 et 5), partie vésiculeuse de l'endopodite très régulièrement ovoïde et canule insérée près de la marge externe-distale du corps de l'organe, celui-ci présentant une légère dépression tergale par rapport à la canule. Cette particularité morphologique est très constante pour les mâles de toutes les stations du haut bassin du Douro et de ses affluents, de l'Ebre et de ses affluents et du Río Gaya (comparer les figs. 9 F, G, H, I, J de Henry & Magniez, 1988 et les Figs. 3, 4 et 5 du présent travail). Par comparaison, l'organe copulateur de *B. lagari* présente une canule à insertion très nettement médio-sternale (figs. 2 L, M de Henry & Magniez, 1973 et figs. 9 A, B, C, D, E de Henry & Magniez, 1988). *B. lagari* et *B. lagarioides* n. sp. se présentant désormais comme deux entités morphologiquement et biogéographiquement indépendantes, nous sommes conduits à attribuer à *B. lagarioides* le rang d'espèce jumelle de *B. lagari*.

Stations et répartition géographique. – Les stations précédemment citées pour *B. lagarioides* sont les suivantes:

Bassin du Douro: Prov. Burgos: SBR, Molino del Diablo (84-3/35, 31/03/1984) et SBR, Río Lucio (84-3/36, 31/03/1984), La Riba de Valdelucio; Prov. Palencia: SBR, Río Pisuerga (85-7/38, 29/07/1985), Reinoso de Cerrato; Prov. Soria: SBR, source du Río Lobos, El Burgo de Osma (76-9/12, 13/09/1976), SBR, Río Avion, El Burgo de Osma (76-9/14, 13/09/1976), SBR, Río Uccero, Barcebalejo (76-9/9, 13/09/1976) et puits près gare de Berlanga de Duero (85-7/37, 28/07/1985).



Figs. 2–5. *Bragasellus lagarioides* n. sp.: 2, un pléopode I, face sternale, d'un mâle de 3,2 mm du Río Gaya, montrant l'allongement considérable de l'exopodite, échelle = 100 μ m; 3, un pléopode II, face sternale, d'un mâle de 3,5 mm env. du Río Cinca, ϵ = 100 μ m; 4, endopodite (organe copulateur), face sternale, d'un pléopode II du mâle de 3,2 mm du Río Gaya, ϵ = 50 μ m; 5, endopodite d'un pléopode II d'un mâle de 4,2 mm du Río Tastavins; l'orientation différente laisse voir la dépression distale de la marge externe de l'organe, dépression masquée par la canule dans les Figs. 3 et 4, ϵ = 50 μ m.

Bassin de l'Ebre: Prov. Burgos: SBR, Río Cerneja (83-10/52, 26/10/1983), El Ribero, Merindad de Montija, SBR, Río Rudrón (84-3/38, 31/03/1984), Hoyos del Tozo, Basconillos del Tozo et exsurgence Sagrero (84-4/3, 06/04/1984), Cereceda, Merindad de Valdevielso; Prov. Huesca: SBR, Río Cinca (84-6/2, 07/06/1984), Barbastro, Monzón.

Les nouvelles stations ci-dessous vont préciser la répartition de *B. lagarioides* n. sp.:

Sta. 78-09/18 (16/09/1978). SBR dans le Río Gaya à Santes Creus, Prov. Tarragona (R. Rouch leg.): une centaine d'individus juvéniles et adultes de 1,2 à 3,8 mm; les plus grands étant des femelles adultes, les mâles ne dépassant pas 3,2 mm. Cohabitation avec *Stenasellus virei virei* Magniez, 1968.

Sta. 84-5/9 (12/05/1984). SBR, Río Matarraña au pont vers Torre del Compte, La Fresneda, Prov. Teruel, alt. 420 m, temp. 16,6°C: dans un énorme lot d'environ 110 *Proasellus lescherae* Henry & Magniez, 1978a, juvéniles et adultes, se trouvaient 3 adultes de *Bragasellus lagarioides* n. sp. (2 mâles de 4,4 et 4,3 mm, 1 femelle à marsupium vide de 4,5 mm).

Sta. 84-5/11 (05/05/1984). SBR, Río Tastavins au pont de La

Fresneda, Valderrobres, Prov. Teruel, alt. 450 m, temp. 14,6°C: 24 adultes et jeunes (dont plusieurs femelles adultes à marsupium vide); le plus grand mâle mesure 4,3 mm et la plus grande femelle 7,2 mm.

Sta. 84-5/13 (05/05/1984). SBR, Río Algas au pont vers Valderrobres, Arnés, Tarragona, alt. 470 m, temp. 13,4°C: lot comportant 10 *Proasellus lescherae* juvéniles et adultes, plus un fragment de *Stenasellus virei* aff. *nobrei* Braga, 1942 et 4 femelles adultes de *Bragasellus lagarioides* n. sp. de 4 à 6,5 mm.

Numéro de collection pour tout ce matériel ancien et nouveau: ZMA Is. 105 422.

Remarques biogéographiques, écologiques et biologiques sur l'espèce. – La mise en évidence de trois stations dans le sous-écoulement des affluents de rive droite de l'Ebre, au niveau du bassin inférieur du fleuve, réduit l'isolement de la station du Río Cinca et montre que *B. lagarioides* n. sp. est une forme extrêmement expansive qui a colonisé

ou colonise encore activement la quasi totalité du bassin de l'Ebre, à partir du haut bassin du Douro et/ou de son grand affluent, le Río Pisuerga. Sa découverte dans le Río Gaya, petit fleuve méditerranéen proche de Tarragone, accroît encore ce caractère expansif et pose le problème des voies souterraines utilisées pour cette expansion: phénomènes de captures d'affluents, aquifères karstiques ou nappes phréatiques éluviales mettant (ou ayant mis) en communication les deux bassins au niveau de leurs interfluves, relations des chenaux d'alluvions établies en aval des côtes actuelles, lors de la dernière régression marine?

Au plan systématique, *B. lagarioides* n. sp. présente maintenant toutes les caractéristiques d'une espèce jumelle de *B. lagari*, de même origine que cette dernière, mais qui s'est répandue dans une aire indépendante: à partir du haut bassin du Douro, *B. lagarioides* n. sp. s'étendait vers l'Est, en direction du bassin de l'Ebre, puis de la Catalogne, tandis que *B. lagari* s'étendait vers le Sud-Est, en direction des Montes Universales, c'est-à-dire du très haut bassin de Tage, puis des fleuves méditerranéens Jucar et Turia.

La taille maximale connue pour l'espèce semble atteindre 7,5 mm pour les femelles (soit un peu moins que *B. lagari* qui peut dépasser 8 mm). Par contre, les tailles à partir desquelles les individus sont aptes à se reproduire paraissent exceptionnellement basses (environ 3 mm pour les mâles, un peu moins de 4 mm pour les femelles), ce qui permet à l'espèce de proliférer dans des interstitiels à méats de faible dimension, sans que les individus atteignent leur taille maximale de référence. Ceci est un facteur adaptatif favorable à la dispersion dans les nappes phréatiques.

2.3. *Bragasellus molinai* Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 359.

Nouveau matériel de la localité-type. – Sta. 90-7/1 (16/07/1990). Cueva de Valporquero, Felmin, León; capture dans des gours d'une galerie dénoyée de la grotte touristique: 2 mâles de 7 et 5,8 mm, 3 femelles adultes à oostégites réduits de 6, 6 et 4,8 mm (coll. J. Notenboom).

Numéro de collection pour ce matériel: ZMA Is. 201 689.

Remarques écologiques et biogéographiques sur l'espèce. – Contrairement à *B. lagari* et *B. lagarioides* n. sp., *B. molinai* est à l'évidence une grande espèce beaucoup plus sténotope, inféodée uniquement aux eaux libres karstiques, donc vraisemblablement confinée dans le massif calcaire où s'est creusée la grotte de Valporquero.

2.4. *Bragasellus* sp. indet.

Les prélèvements ci-dessous proviennent de la région cantabrique et des Picos de Europa. Ne comportant que de jeunes spécimens, parfois des femelles ou des individus détériorés, ils appartiennent vraisemblablement à l'une ou l'autre des 7 espèces stygobies mises en évidence dans cette région (Henry & Magniez, 1988).

Localités et matériel. – Sta. 83-10/3 (07/10/1983). SBR sur Río Deva, Buelles, Peñamerella Baja, Oviedo, alt. 15 m, temp. 16,1°C: 3 jeunes de 1,2 mm env., dépigmentés et anophtalmes, de forme grêle.

Sta. 83-11/14 (08/11/1983). SKC (= sondage Karaman-Chapuis) sur un affluent du Río Yuso, Portillo de la Reina, León, 96 km S.O. Santander, alt. 1200 m, temp. 7,8°C: un jeune de 1,5 mm env., dépigmenté et anophtalme.

Sta. 84-3/32 = 84-4/38 (30/03/1984 et 28/04/1984, 2 tubes). SBR source au N. de San Martin de Ubierna, Merinda de Río Ubierna, prov. Burgos, alt. 900 m, temp. 12°C: 1 femelle de 6,8 mm à oostégites réduits, plus une femelle juvénile de 2,5 mm.

Sta. 84-4/37 (28/04/1984). Source captée, 0,2 km S. de Tubilla del Agua, prov. Burgos, alt. 750 m, temp. 10,7°C: 2 jeunes de 1,2 et 1,5 mm.

Sta. 84-7/9 (08/07/1984). Exsurgence temporaire, Cueva de la Foz, Palomar, Las Caldas, Oviedo, alt. 200 m, temp. 11,7°C: un jeune de 1,2 mm dépigmenté et anophtalme.

Sta. 85-7/1 (17/07/1985). Puits à Junco la Isal, Ribadesella, Oviedo, temp. 15°C: 1 juvénile de 1,2 mm.

Sta. 85-7/3 (13/07/1985). SBR, Río Sella, 200 m en amont de Fries, Cangas de Onis, Oviedo, temp. 21°C: 2 juvéniles de 1,1 et 1,9 mm.

Numéro de collection pour tout ce matériel: ZMA Is. 201 690.

3. Remarques et réflexions sur le genre *Bragasellus*

Ce genre a été défini initialement alors que 5 espèces seulement, uniquement nord-lusitaniennes, étaient connues (une épigée, pigmentée et oculée,

quatre stygobies; Henry & Magniez, 1968). La découverte d'une seconde espèce épigée dans un affluent du bassin inférieur du Douro, *B. cortesi* du Río Corgo (Afonso, 1989) et de toute une série d'espèces purement stygobies au N.O. de l'Espagne a permis de tirer plusieurs conclusions concernant l'évolution, l'écologie et la biogéographie de ces Asellides.

3.1. Un groupe évolutif indépendant

Toutes les espèces de *Bragasellus* connues actuellement, tant épigées qu'hypogées, constituent un groupe naturel monophylétique d'espèces davantage apparentées entre elles qu'elles ne le sont avec toutes les autres espèces de la famille des Asellidae. Cette définition est celle d'un genre à part entière.

3.2. Evolution originale de l'organe copulateur

Dans la famille des Asellidae, les différentes entités évolutives (les bons genres) sont caractérisées par une architecture originale des appendices copulateurs du mâle (pléopodes II et accessoirement pléopodes I). Cette architecture générale est conservée dans les diverses espèces du genre, mais des modifications morphologiques spécifiques s'y ajoutent. Dans une publication précédente (Henry & Magniez, 1988, fig. 10), nous avons montré que cette diversification à partir d'un schéma commun est bien nette dans le genre *Bragasellus*.

La découverte plus récente de l'espèce oculée *B. cortesi* Afonso, 1989 vient conforter cette idée. L'organe copulateur (endopodite du pléopode II mâle) de *B. cortesi* (Pl. I, A à F), montre la morphologie la plus simple, la plus généralisée de tous les *Bragasellus* (apophyse basale-externe pratique-

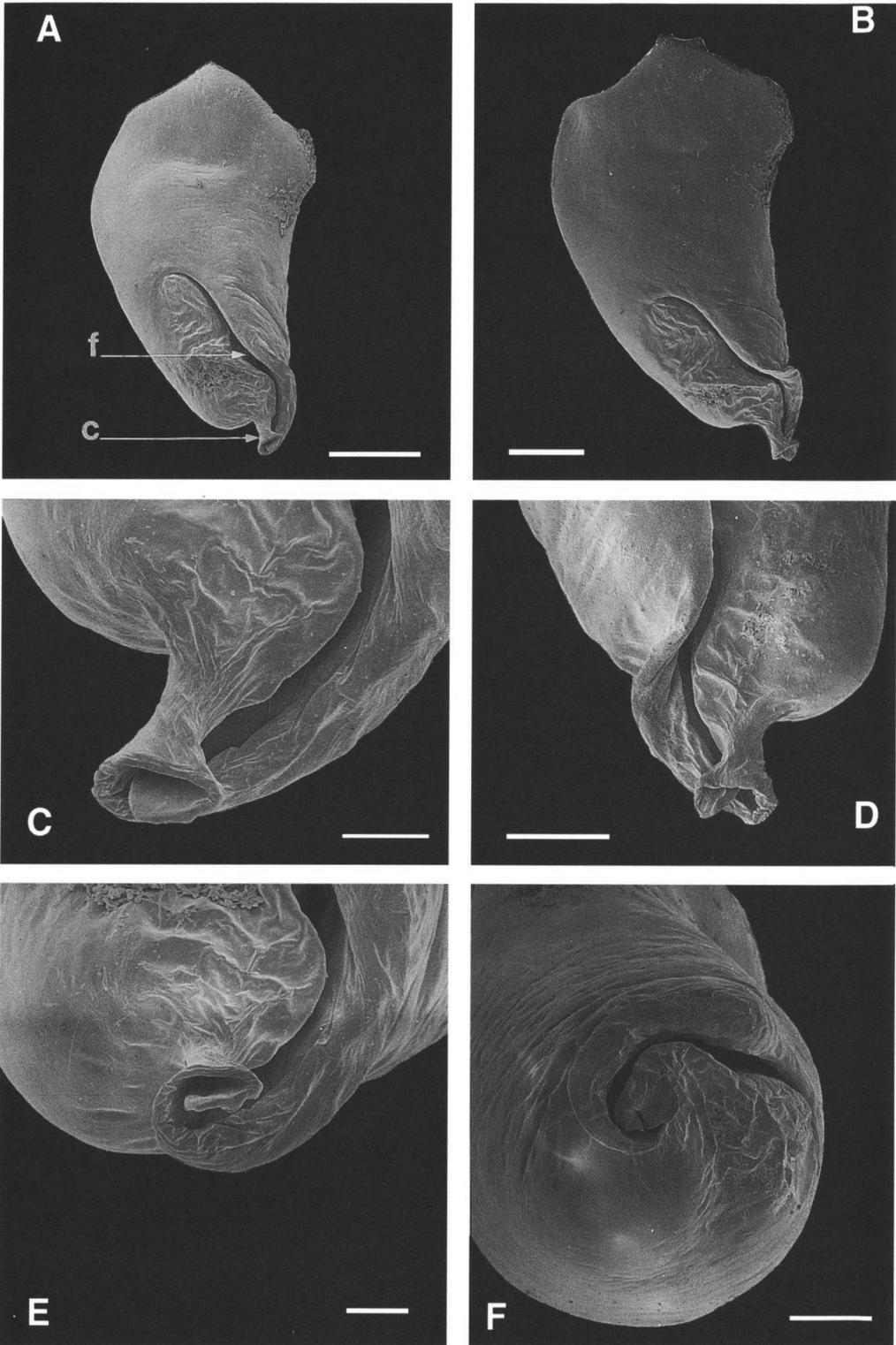
ment nulle, canule constituée par un simple enroulement de la partie distale de l'endopodite), alors que les structures les plus spécialisées vont se trouver chez certaines espèces stygobies dérivées (*B. rouchi* ou *B. comasi*, par exemple, cf. Henry & Magniez, 1988, figs. 10 D et E). Les caractères des appendices copulateurs sont donc, par essence, hautement apomorphes, propres à chaque lignée évolutive qui s'est installée en eau douce à partir d'un ancêtre marin et donc beaucoup plus importants pour la taxinomie de détail que la plupart des caractères somatiques, propres à toute la famille.

3.3. Un genre de limnostygobies typique dans son évolution

Les grands genres multispécifiques d'Asellidae comprennent à la fois des espèces épigées vivant dans les eaux douces de surface, parfois des espèces microphthalmes et plus ou moins dépigmentées souvent réduites à des populations retirées dans les écotones obscurs et enfin des espèces anophtalmes et dépigmentées, cantonnées dans les eaux souterraines et issues des précédentes. Dans certains genres (*Asellus*, *Proasellus*, *Caecidotea*), le nombre d'espèces oculées est encore important et leur répartition très vaste. Dans d'autres genres (*Synasellus*, *Nipponasellus*), il n'existe pas (ou plus) d'espèces oculées (cf. Henry & Magniez, 1995); enfin, les genres monospécifiques (*Gallasellus*, *Salmasellus*) ne sont plus représentés que par une espèce stygobie, anophtalme et dépigmentée. *Bragasellus* se trouve dans un état évolutif intermédiaire: son stock oculé, bien que très réduit et de répartition géographique très limitée, est toujours présent, tandis que le stock d'espèces souterraines reste bien pourvu et que certaines de ces espèces sont écologiquement florissantes: cas de *B. lagari* et *B. lagarioides* n. sp.

→

Planche I. Clichés SEM de l'endopodite du pléopode II gauche d'un mâle adulte de *Bragasellus cortesi* Afonso, 1989. A, Face sternale de l'endopodite complet montrant la fente sternale (f = orifice afférent de la vésicule interne) et la canule (c), échelle = 50 µm. B, Le même, ayant subi une légère rotation. On voit que l'endopodite ne porte aucune apophyse distale tergale, comme c'est le cas dans le genre *Proasellus*, é = 40 µm. C, Détail de la canule du cliché A, montrant son ouverture distale et l'enroulement de sa paroi, côté interne, é = 10 µm. D, Canule de l'appendice droit, fissure vue de face, é = 20 µm. E, Même canule que le cliché C, vue par son extrémité, é = 10 µm. F, Endopodite droit vu par son extrémité: on note la simplicité architecturale de la canule, simple expansion des lèvres de la fissure d'invagination de la vésicule interne, é = 20 µm.



3.4. Mécanismes de spéciation

Ces mécanismes sont difficiles à appréhender. On peut simplement relever que la spéciation est nécessairement intervenue de trois manières différentes dans un tel genre: (1) Spéciation des espèces oculées (une espèce oculée préexistante donnant deux ou plusieurs espèces-filles également oculées), ce qui a assuré une diversification du stock oculé dans les eaux douces de surface. (2) Spéciation donnant une espèce anophtalme à partir d'une population d'une espèce oculée ou microophtalme préexistante (la stygogenèse, qui peut intervenir au niveau des écotones obscurs). (3) Spéciation au sein même des eaux souterraines, une espèce anophtalme préexistante donnant deux ou plusieurs espèces-filles anophtalmes.

3.5. Espèces expansives et espèces confinées

Une carte hydrographique de la péninsule ibérique (Fig. 1) montre que l'aire du genre *Bragasellus* est un dispositif complexe. A l'évidence, il existe une aire primaire: le quart Nord-Ouest de la péninsule, portion de la Meseta ibérique incluant le bassin inférieur du Río Douro et celui du Río Minho. C'est là que sont confinées, à la fois les espèces épigées du genre (aire hachurée du bassin inférieur du Douro) et les espèces stygobies à distribution restreinte (les trois aires hachurées correspondant au bassin inférieur du Douro, à la Galice et aux Picos de Europa). Tout le reste de l'aire assignée au genre est un vaste territoire d'expansion secondaire.

Cette expansion secondaire est réalisée par deux espèces seulement. D'une part, *B. lagarioides* n. sp. qui, partie du haut bassin du Río Douro et de son affluent le Río Pisuerga a manifestement envahi le haut bassin de l'Ebre, puis la totalité de ce bassin, puisqu'on la retrouve dans des affluents des deux rives du fleuve: les Ríos Algas, Matarraña et Tastavins au Sud et le Río Cinca au Nord. Débordant même vers l'Est le bassin de l'Ebre, *B. lagarioides* est ensuite parvenue jusqu'au Río Gaya, petit fleuve côtier de Catalogne (Prov. Tarragone).

Plus au Sud, *B. lagari*, espèce-jumelle de *B. lagarioides*, profitant à la fois du domaine kar-

stique et du domaine interstitiel, s'est étendue dans les affluents du haut bassin du Tage, les hauts karsts des Montes Universales, puis est passée sur le versant méditerranéen, dans l'hyporhéique des bassins des Ríos Turia et Jucar.

Ainsi, dans un même genre, nous pouvons trouver des espèces stygobies aux comportements très différents. La Fig. 1 nous montre les cas extrêmes: celui de *B. molinai*, d'une part, espèce uniquement karstique, étroitement inféodée au karst local où se creuse la Cueva de Valporquero, et d'autre part celui de *B. lagarioides*, étendant son aire sur des centaines de kilomètres par diffusion de ses populations dans l'interstitiel alluvial.

3.6. La colonisation active du milieu souterrain aquatique

La série des espèces stygobies de *Bragasellus* montre que certaines se comportent comme des sténoèces. Leurs peuplements sont étroitement confinés dans des aires restreintes. C'est le cas des espèces présentes uniquement en milieu karstique et qui semblent ne pouvoir vivre qu'en eau libre. D'autres sont de type euryèce et particulièrement eurytopes, supportant aussi bien l'eau libre du karst que l'eau interstitielle (nappes éluviales, alluviales, sous-écoulement du réseau hydrographique de surface). C'est le cas de *B. lagari* et *B. lagarioides*. Les populations peuvent alors être rencontrées dans des grottes, rivières souterraines, exurgences, puits, sondages Bou-Rouch (SBR), sondages Karaman-Chappuis (SKC), etc... Ces espèces sont des colonisateurs actifs, aptes à essaimer dans les milieux souterrains et étendre leur aire de distribution. L'aire de *B. lagari*, par exemple, s'étend sur quelques 250 km du N.O. au S.E., à des altitudes comprises entre 240 et 1500 mètres, dans les bassins de trois fleuves différents, et il serait impensable que chacun de ces peuplements provienne d'une spéciation indépendante. La dispersion de l'espèce provient bien de ses déplacements actifs au sein des systèmes d'eaux souterraines continentales, tant de l'aval vers l'amont que de l'amont vers l'aval.

Les mêmes remarques ont déjà été faites pour d'autres genres d'Asellidae (*Proasellus*, par exemple), qui montrent aussi bien des espèces sty-

gobies à distribution très restreinte: *P. spelaeus* (Racovitza, 1922) par exemple, cantonné au massif karstique des Arbailles), que des stygobies à très fort pouvoir colonisateur: cas de *P. cavaticus* (Leydig, 1871, sensu Henry, 1971), qui se rencontre du Pays de Galles et du bassin de Londres jusqu'à la Durance et au Languedoc.

3.7. Le rôle des chenaux d'alluvions des systèmes hydrographiques dans la dissémination des stygobies

Les espèces expansives citées plus haut ne peuvent étendre leur aire que si elles disposent d'aquifères souterrains présentant une continuité physique sur de longues distances. Ce sont les chenaux d'alluvions quaternaires des grands systèmes hydrographiques de surface. Lors de certaines périodes favorables (phases immédiatement postglaciaires, alors que le niveau marin était encore très bas, assurant aux cours d'eau une capacité de transport importante), d'énormes épandages d'alluvions grossières (galets, graviers, sables) aux interstices ouverts se sont mis en place, permettant une circulation interstitielle très active. Nous pensons que les Asellidae stygobies expansifs ont mis à profit ces périodes favorables pour essayer rapidement au loin (la période qui a immédiatement suivi la glaciation würmienne, temporellement la plus proche de nous, semble avoir joué un rôle particulièrement efficace dans ce domaine).

Les conditions climatiques actuelles, marquées par la stabilité, favorisant un alluvionnement fin et le colmatage des interstitiels alluviaux sont évidemment beaucoup moins favorables et devraient plutôt contribuer à restreindre progressivement ces peuplements interstitiels.

4. Liste des espèces du genre *Bragasellus* Henry & Magniez, 1968

Réf.: Henry & Magniez, 1968: 88; Henry & Magniez, 1970: 349.

4.1. Espèces épigées, oculées et pigmentées

B. peltatus (Braga, 1944)

Réf.: Braga, 1944: 1

(Ruisseau à Casais Novos, près Penafiel, N. Portugal)

B. cortesi Afonso, 1989

Réf.: Afonso, 1989: 4

(Rios Tâmega, Corgo et Tua, N. Portugal)

4.2. Espèces stygobies, anophtalmes et dépigmentées

B. seabrai (Braga, 1943)

Réf.: Braga, 1943: 2

(Puits à 500 m du rivage marin, Leça da Palmeira et Matozinhos, Portugal)

B. conimbricensis (Braga, 1946)

Réf.: Braga, 1946: 18

(Rég. Coimbra ? origine et espèce douteuses)

B. pauloae (Braga, 1958)

Réf.: Braga, 1958: 4

(Puits à Idanha-a-Nova, Beira-Baixa, Portugal)

B. frontellum (Braga, 1964)

Réf.: Braga, 1964: 10

(Puits à Ponte da Barca, Minho, N. Portugal)

B. lagari Henry & Magniez, 1973

Réf.: Henry & Magniez, 1973: 273

(Eaux souterraines, Cuenca, Guadalajara, Valencia, Espagne)

B. comasi Henry & Magniez, 1976

Réf.: Henry & Magniez, 1976: 359

(Ríos Sella, Nalon, Aller, Cares, Deva, N. Espagne)

B. escolai Henry & Magniez, 1978b

Réf.: Henry & Magniez, 1978b: 381

(Ríos Torio, Curueño, Esla, Yuso, N. Espagne)

B. aireyi Henry & Magniez, 1980

Réf.: Henry & Magniez, 1980: 23

(Cueva del Agua, Tresviso La Hermida, Santander, N. Espagne)

B. incurvatus Afonso, 1984

Réf.: Afonso, 1984: 1

(Puits à Reigada, Beira Alta, Portugal)

B. rouchi Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 333

(Hyporhéique des Ríos Buyon et Deva, N. Espagne)

B. meijersae Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 338

(Hyporhéique du Rio Deva, N. Espagne)

B. afonsoae Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 341

(Aquifères karstiques de Llanes, N. Espagne)

B. bragai Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 344

(Aquifère karstique de Las Ventas, Oviedo, Espagne)

B. notenboomi Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 347

(Puits près Camariña, La Coruña, Espagne)

B. stocki Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 349

(Hyporhéique, Concha de Artedo, Oviedo, Espagne)

B. molinai Henry & Magniez, 1988

Réf.: Henry & Magniez, 1988: 359

(Cueva de Valporquero, Vegacervera, León, Espagne)

B. lagarioides Henry & Magniez, n. sp.

Réf.: Vide supra; cf. Henry & Magniez, 1988: 355 (sub. *B. aff. lagari*)

(Haut bassin du Río Duero, bassin du Río Ebro, Río Gaya, Espagne)

4.3. Eviction de *Bragasellus boui* Henry & Magniez, 1974

Réf.: Henry & Magniez, 1974: 217.

De la liste ci-dessus, nous avons volontairement exclu l'espèce *Bragasellus boui*, stygobie du Río Fardes, bassin du Guadalquivir, Andalousie. En effet, après un nouvel examen, il s'est avéré que cette forme n'appartient pas au genre *Bragasellus*. Il s'agit en réalité d'un *Proasellus*: *P. bouianus* nom. nov. (le binôme *Proasellus boui* Henry & Magniez, 1969 étant déjà utilisé pour désigner une espèce stygobie du Languedoc), dont les pléopodes ont une conformation très inhabituelle et dont l'aspect mime celui d'un *Bragasellus*. Son cas sera étudié dans une publication ultérieure consacrée aux *Proasellus* anophtalmes de la péninsule ibérique (Groundwater Crustaceans of Spain, 17). Dans l'état actuel de nos connaissances, le genre *Bragasellus* paraît donc totalement absent de la région Sud Ouest de la péninsule ibérique.

Bibliographie

- Afonso, O., 1984. *Bragasellus incurvatus* sp. n. (Crustacea, Isopoda, Asellidae) nouvelle espèce hypogée du bassin du Douro. Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 187: 1-9.
- Afonso, O., 1989. Un nouvel Asellide épigé du nord du Portugal, *Bragasellus cortesi* sp. n. (Crustacea, Isopoda, Asellidae). Données écologiques et systématiques. Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 212: 1-16.
- Braga, J.M., 1943. Description de l'Asellus seabrai, isopode aveugle nouveau des eaux souterraines du Portugal. Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 14: 1-12.
- Braga, J.M., 1944. Sur un Asellus nouveau des eaux superficielles du Portugal. Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 16: 1-11.
- Braga, J.M., 1946. Quelques Asellides nouveaux du Portugal. Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 29: 1-25.
- Braga, J. M., 1958. Un Asellus remarquable des eaux souterraines du Portugal (*Asellus pauloae* n. sp.). Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 61: 1-15.
- Braga, J. M., 1964. Contribution à la faune d'Asellides du Portugal – *Asellus frontellum* sp. n. Publicações Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre, 91: 1-20.
- Henry, J.-P., 1971. Contribution à l'étude du genre *Proasellus* (Crustacea Isopoda Asellidae): le groupe cavaticus. Vie Milieu, 22(1): 33-77.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1968. Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 267: 87-89.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1969. Un nouvel Aselle interstitiel de France: *Proasellus boui* n. sp. (Crustacea, Isopoda, Asellota). Anns. Spéléol., 24(2): 413-420.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1970. Contribution à la systématique des Asellides (Crustacea Isopoda). Anns. Spéléol., 25(2): 335-367.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1973. Un nouvel Asellide cavernicole d'Espagne centrale: *Bragasellus lagari* n. sp. (Crustacea Isopoda Asellota). Int. J. Speleol., 5(3-4): 273-282.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1974. Un nouvel Asellide interstitiel d'Espagne méridionale. *Bragasellus boui* n. sp. (Crustacea Isopoda Asellota) et considérations sur les genres européens d'Asellides. Int. J. Speleol., 6(3): 217-230.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1976. *Bragasellus comasi* n. sp., Crustacea Isopoda Asellota cavernicole d'Espagne occidentale. Int. J. Speleol., 8(4): 359-364.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1978a. Un Asellide interstitiel du bassin de l'Ebre (Espagne): *Proasellus lescherae* n. sp. (Crustacea, Isopoda, Asellota). Int. J. Speleol., 9(3-4): 273-280.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1978b. *Bragasellus escolai* n. sp., Crustacea Isopoda Asellota cavernicole d'Espagne. Int. J. Speleol., 10(3-4): 381-386.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1980. *Bragasellus aireyi* n. sp. (Crustacea Isopoda Asellota), nouvel Asellide cavernicole d'Espagne septentrionale. Bull. scient. Bourgoigne, 33: 23-28.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1988. Isopodes Aselloïdes stygobies d'Espagne récoltés par J. Notenboom et I. Meijers. II – Le genre *Bragasellus* et description de sept nouvelles espèces. Stygologia, 4(4): 332-362.
- Henry, J.-P. & G. Magniez, 1995. Présence de *Synasellus* (Crustacea, Isopoda, Asellidae, stygobies) dans la province de Huelva (Espagne). Beaufortia, 45(4): 51-60.
- Magniez, G., 1968. L'espèce polytypique *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 (Crustacé Isopode hypogé). Anns. Spéléol., 23(2): 363-407.
- Notenboom, J. & I. Meijers, 1985a. Investigaciones sobre la fauna de las aguas subterraneeas de España: lista de estaciones y primeros resultados. Versl. techn. geg. Univ. Amsterdam, 42: 1-93.
- Notenboom, J. & I. Meijers, 1985b. Groundwater stations sampled in Spain during summer 1985. Unpublished report: 1-3.
- Notenboom, J., 1986. Research on the groundwater fauna of Spain: List of stations visited in 1986. Institute of Taxonomic Zoology, Univ. Amsterdam, unpublished report: 1-6.
- Racovitza, E.G., 1922. Description de trois Asellus cavernicoles nouveaux. Buletinul Soc. Sti. Cluj, 1: 401-410.