

SUR L'EXISTENCE D'ONISCOÏDES TRÈS PRIMITIFS MENANT UNE VIE AQUATIQUE ET SUR LE POLYPHYLÉTISME DES ISOPODES TERRESTRES,

par A. VANDEL (Toulouse).

Analyse.

Description d'un Isopode Oniscoïde très primitif, *Cantabroniscus primitivus* n. g. n. sp., découvert dans une grotte de la province de Santander (Espagne). Cet Oniscoïde mène une vie exclusivement aquatique. Il est voisin de *Typhlotricholigioides aquaticus*, qui est propre à une grotte du Mexique central et qui est également aquatique.

Description of a very primitive Isopod Oniscoid, *Cantabroniscus primitivus* n. g. n. sp. This species was found in an spanish cave (province of Santander). This species is exclusively aquatic. It is near to *Typhlotricholigioides aquaticus* which lives in a cave of the central of Central Mexico, and which is also aquatical.

*
**

SOMMAIRE.

	Pages
Introduction	489
Description de <i>Cantabroniscus primitivus</i> n. g. n. sp.	491
Affinités de <i>Cantabroniscus primitivus</i>	495
Considérations paléogéographiques	504
L'origine des <i>Trichoniscidae</i>	507
La Vie aquatique de <i>Cantabroniscus</i> et de <i>Typhlotricholigioides</i> ..	511
Résumé	515
Bibliographie	516

Introduction.

La faune cavernicole de la chaîne cantabrique paraissait bien connue, car les grottes de cette région ont fait l'objet de la part des spéléologues, des biospéologues et des préhistoriens, d'explorations

répétées. C'est à Martinez de la Escalera (1889) que nous devons les premières connaissances sur les cavernicoles de cette région. Cependant ce que nous savons sur la faune souterraine du nord de l'Espagne repose principalement sur les investigations poursuivies, au cours des années 1908 à 1913, par l'Abbé Breuil. Quelques récoltes ont été encore effectuées par C. Bolivar et R. Jeannel, en 1919. Il convient cependant de remarquer que l'attention des prospecteurs fut surtout retenue par la recherche des Coléoptères. Par contre, la faune cavernicole aquatique de la région cantabrique demeurait très mal connue. P. Paris (1920) décrit sur l'examen d'une seule femelle récoltée par l'Abbé Breuil, dans une grotte de la province d'Oviedo, une nouvelle espèce d'Ostracode : *Candona breuili*.

Tous les autres cavernicoles aquatiques de la région cantabrique ont été recueillis par H. J. Stammer. Le zoologiste allemand qui avait pris part au XII^e Congrès International de Zoologie, qui s'est tenu à Lisbonne, en 1935, profita de cette occasion pour visiter, à son retour, quelques grottes de la province de Santander. Il découvrit dans la célèbre Grotte d'Altamira, et également dans la Cueva de la station de Santa Isabel, près de Torrelavega, une nouvelle espèce de *Stenasellus* : *St. buchneri* n. sp., proche de *St. virei* Dollfus et de *St. breuili* Racovitza (Stammer, 1936). Stammer recueillit également, des exemplaires d'un Amphipode souterrain, *Pseudoniphargus africanus* Chevreux (Schellenberg, 1937, 1939). Enfin, il récolta, dans ces deux grottes, ainsi que dans la Cueva del Castillo, près de Puente Viesgo, des Copépodes Harpacticides qui furent déterminés par P. A. Chappuis (1937). Ce sont *Bryocampus zschokkei balcanicus* Kiefer, *Moraria varica* (Graeter), *Parastenocaris cantabrica* Chappuis et *P. stammeri* Chappuis.

Depuis 1958, le Spéléo-Club de Dijon a organisé, sous la direction de B. de Lorient, des campagnes spéléologiques dans la région cantabrique, et plus précisément dans les environs d'Arredondo et de Ramales, bourgs situés dans le sud-est de la Province de Santander. Monsieur de Lorient a bien voulu me confier l'étude des Isopodes qui ont été recueillis au cours des explorations effectuées par les spéléologues dijonnais. Ces investigations leur ont permis de découvrir un nouvel Oniscoïde qui, à différents points de vue, présente un extrême intérêt.

1) Cette nouvelle forme correspond incontestablement au type le plus primitif que l'on connaisse dans la famille des *Trichoniscidae*.

2) La recherche des affinités de ce nouveau Trichoniscide conduit à le rapprocher d'un autre type cavernicole, recueilli dans une grotte du Mexique central. Ce rapprochement permet de formuler d'intéressantes considérations paléogéographiques.

3) Ce nouvel Isopode conduit à reconsidérer le problème de l'origine des *Trichoniscidae* et de poser la question du polyphylétisme des Isopodes terrestres.

4) Le mode de vie purement aquatique de cet Isopode « terrestre » soulève des problèmes que nous évoquerons à la fin de cet article.

Description de *Cantabroniscus primitivus* n.g.n.sp.

Matériel étudié. — Cette description se fonde sur l'examen de quatre individus, appartenant tous au sexe mâle. La femelle de cette espèce demeure inconnue.

Taille : 9 mm.

Coloration : parfaitement blanche ; pas de pigment.

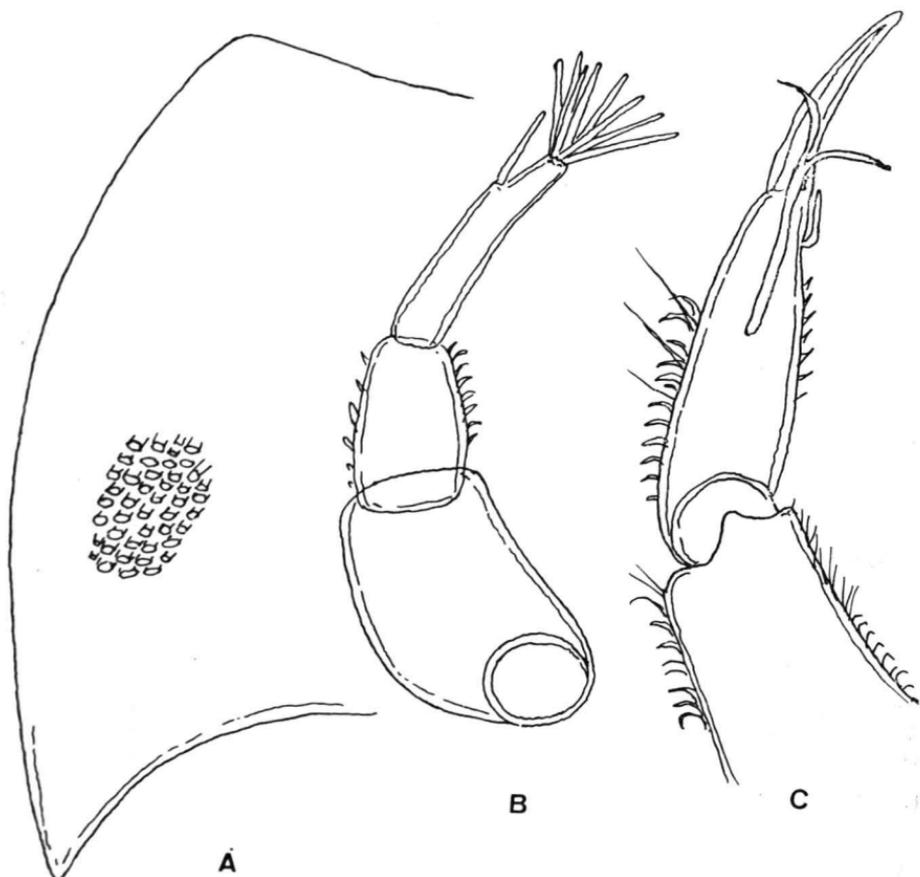


FIG. 1. — *Cantabroniscus primitivus*. A, tergite du 4^e pléonite. B, antennule. C, extrémité du septième périopode.

Appareil oculaire : absent.

Caractères tégumentaires. — a) Téguments parfaitement lisses. b) Les pléonites 1, 2 et 3, sont dépourvus de champs glandulaires. Les pléonites 4 et 5 portent, de chaque côté, un champ glandulaire comprenant une quarantaine de pores (Fig. 1 A).

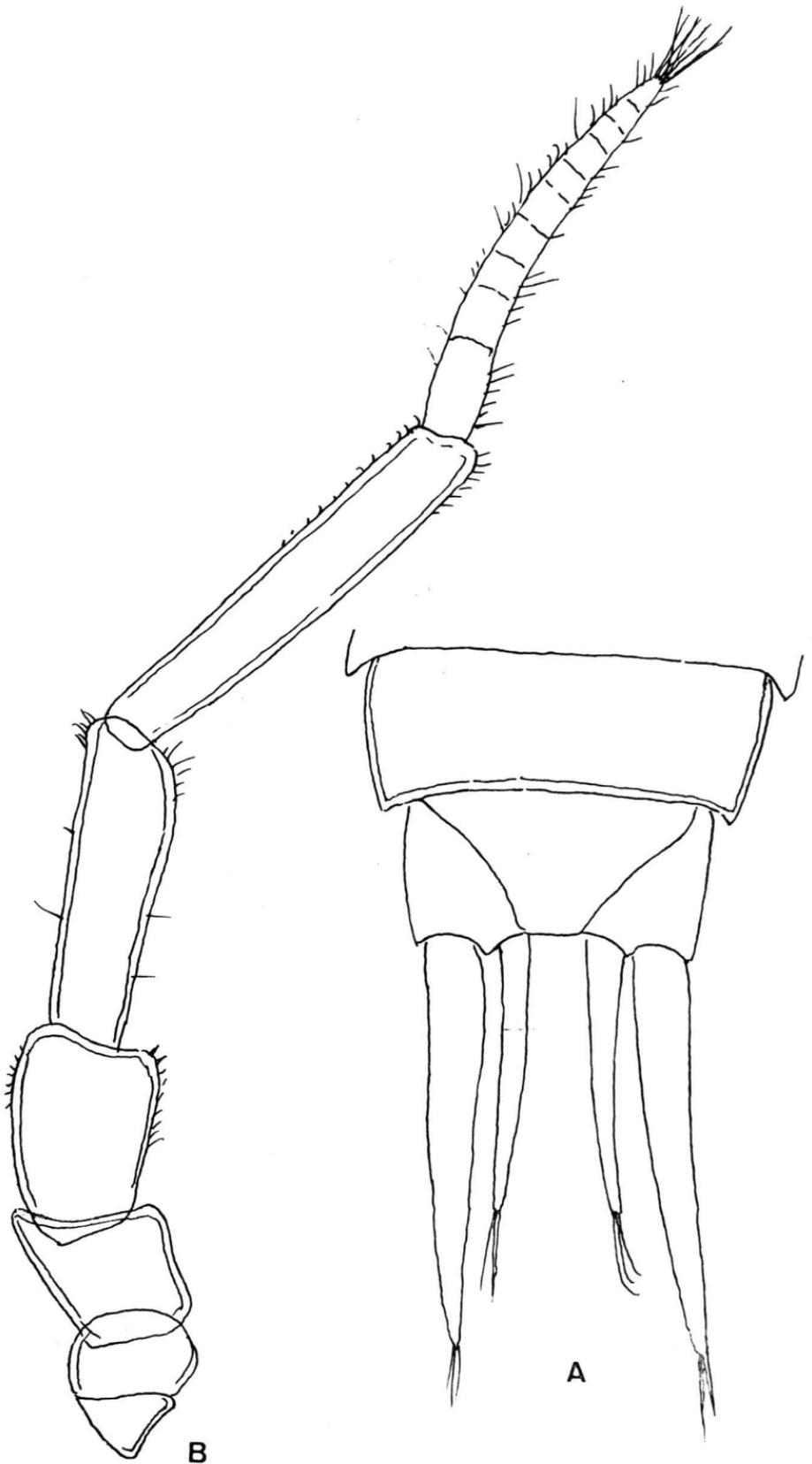


FIG. 2. — *Cantabroniscus primitivus*. A, extrémité du pléon, telson et uropodes.
B, antenne.

Céphalon. — La tête appartient au *type trichoniscien* (Vandel, 1960, p. 137).

Pléotelson (fig. 2 A). — Pléotelson à côtés incurvés, et à extrémité postérieure tronquée.

Appendices. — **Antennule** (Fig. 1 B) : constituée de trois segments. L'article distal qui est allongé et étroit porte huit aesthetascs à son extrémité, et un aesthetasc subterminal.

Antenne (Fig. 2 B) : antenne longue. Les articles de l'antenne sont garnis de très petites soies, et d'écaillés fort petites également ; ces formations ne sont visibles qu'à fort grossissement.

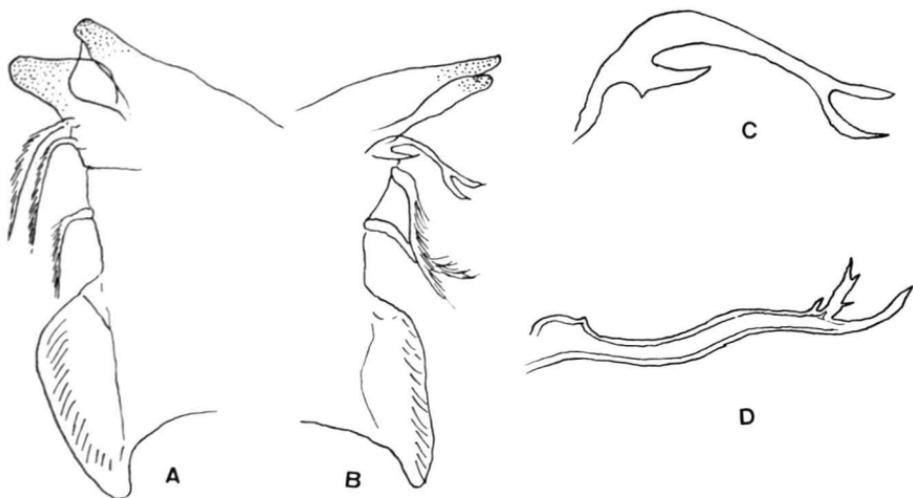


FIG. 3. — *Cantabroniscus primitivus*. — A, mandibule gauche. B, mandibule droite. C, *lacinia mobilis* de la mandibule droite. D, *lacinia mobilis* de la mandibule droite d'un individu en état de mue.

Mandibule droite (Fig. 3 B, C et D) : la mandibule droite porte deux pécicilles et une *lacinia mobilis* ; cette dernière est fort allongée ; elle présente la forme d'une branche fourchue ; elle est bifurquée à sa base et à son extrémité.

Mandibule gauche (Fig. 3 A) : portant trois pécicilles.

Maxillule. — L'endite externe (Fig. 4 A) porte, à son extrémité dix dents, une tige très mince, et une lame aplatie, recourbée à son extrémité, et garnie, sur chacun de ses côtés, d'une rangée de soies.

Maxille (Fig. 5 A) : cet appendice porte à son extrémité quinze brosses constituées de soies, recourbées à leur extrémité.

Maxillipède (Fig. 5 B) : le maxillipède est constitué par un long palpe qui rappelle celui du maxillipède des Isopodes aquatiques. Il est composé de trois articles ; l'article basilaire est bien individualisé, comme il est de règle chez les Oniscoïdes ; les deux autres articles sont séparés l'un de l'autre par une simple échancrure.

Péréiopodes (Fig. 1 C) : le dernier article du péréiopode porte un organe dactylien, bifurqué à son extrémité.

Pléopodes : les exopodites 3, 4 et 5 sont de très grande taille. Nous reviendrons sur ce caractère dans le dernier paragraphe de cette étude.

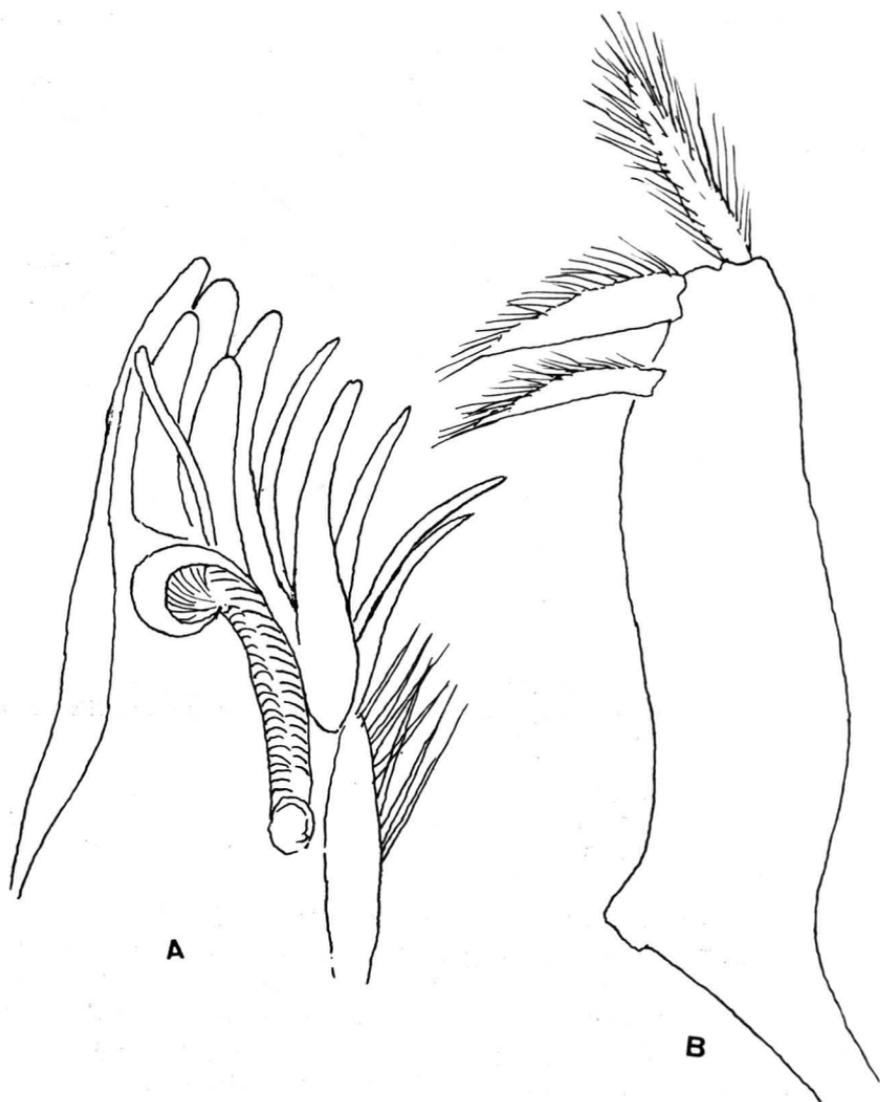


FIG. 4. — *Cantabroniscus primitivus*. — A, maxillule ; endite externe.
B, maxillule ; endite interne.

Uropode (Fig. 2 A) : les deux branches de l'uropode sont très allongées. La longueur de l'endopodite est égale aux $\frac{2}{3}$ de celle de l'exopodite.

Caractères sexuels mâles. — *Péréiopode I* : le bord interne du meros et du carpos porte de courtes écailles.

Péréiopode VII : pas de différenciation sexuelle, semble-t-il ; cependant, en l'absence de femelles, cette affirmation est affectée d'un certain coefficient d'incertitude.

Apophyse génitale : simple, dépourvue de différenciation particulière.

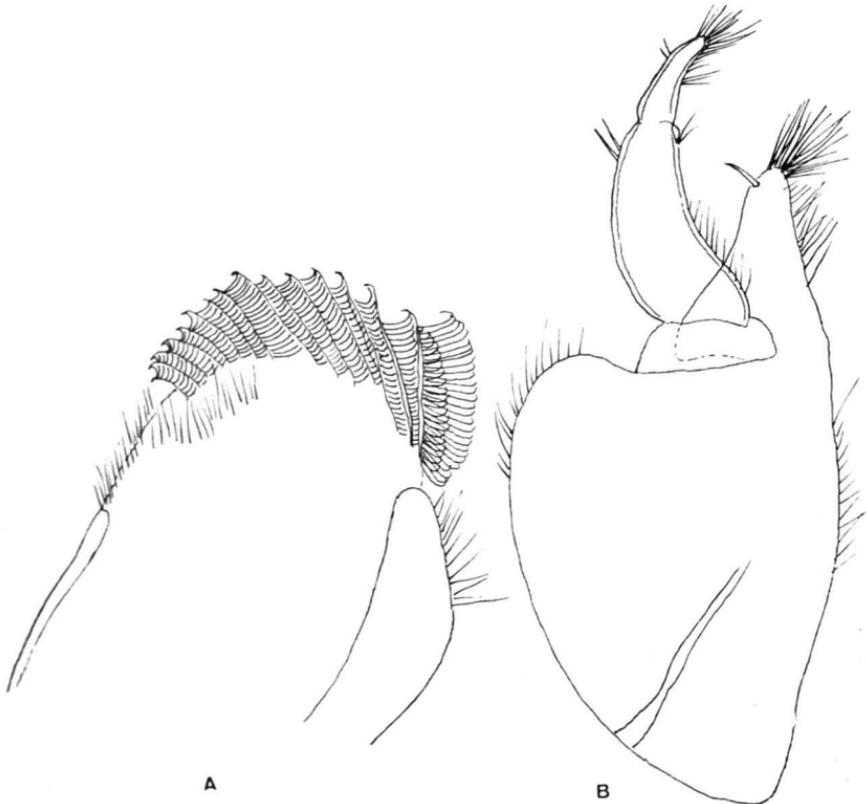


FIG. 5. — *Cantabroniscus primitivus*. — A, maxille. B, maxillipède.

Premier pléopode (Fig. 6 A) : endopodite petit, triangulaire. Exopodite grand, cordiforme.

Second pléopode (Fig. 6 B et C) : exopodite cordiforme, dépourvu de différenciation. Endopodite allongé, bi-articulé. L'article distal se termine par une pointe recourbée.

Les affinités de *Cantabroniscus primitivus*.

Place du genre Cantabroniscus dans la classification systématique. — La famille des *Trichoniscidae* se divise en deux sous-familles : celle des *Trichoniscinae* et celle des *Haplophthalminae*.

Les représentants de la sous-famille des *Trichoniscinae* ont été répartis en trois divisions (Vandel, 1953 a, p. 276 ; 1953 b, p. 368 ; 1960, p. 138). La première division renferme des genres très primitifs, caractérisés par la faible différenciation du premier pléopode mâle. On peut être certain que, chez ces Isopodes, le premier pléopode ne joue aucun rôle dans la copulation.

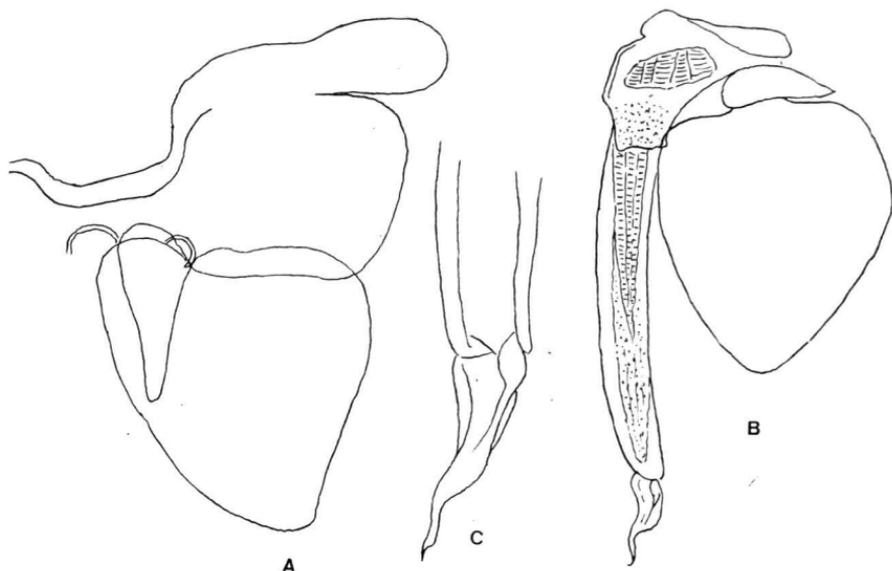


FIG. 6. — *Cantabroniscus primitivus*. — A, premier pléopode mâle. B, second pléopode mâle. C, extrémité de l'endopodite du second pléopode mâle.

Le genre *Cantabroniscus* doit incontestablement prendre place dans la première division des *Trichoniscinae*. Mais, il diffère de tous les autres genres inclus dans la première division, par le fait que *l'exopodite du premier pléopode mâle est dépourvu de toute différenciation sexuelle*. Le premier pléopode mâle doit être fort semblable à celui de la femelle. Malheureusement, en l'absence d'exemplaires de *Cantabroniscus* appartenant au sexe femelle, une comparaison des premiers pléopodes demeure, pour l'instant, impossible.

Quoiqu'il en soit, on peut tirer de l'examen du premier pléopode mâle de la nouvelle espèce les deux conclusions suivantes :

1) Le genre *Cantabroniscus* correspond incontestablement au type le plus primitif que l'on connaisse dans la famille des *Trichoniscidae*.

2) Sur le plan de la différenciation du premier pléopode mâle, il se situe au même niveau que les Oniscoïdes les plus primitifs, c'est-à-dire les représentants des deux familles des *Ligiidae* et des *Mesoniscidae*, encore que *Cantabroniscus* ne présente aucune affinité phylétique avec les représentants de ces deux familles — ainsi qu'il sera dit plus loin —.

Comparaison des genres Cantabroniscus, Typhlotricholigioides, Escualdoniscus et Protrichoniscus. — La place de *Cantabroniscus* dans la classification étant ainsi établie, il convient de rechercher quelles sont les affinités que l'on peut relever entre ce nouveau genre, et les représentants déjà connus de la première division des *Trichoniscinae*. La recherche des affinités de *Cantabroniscus* conduit à le rapprocher d'un genre mexicain, *Typhlotricholigioides* Rioja. Le genre *Cantabroniscus* présente d'autre part des affinités — mais, plus lointaines — avec un genre basque, *Escualdoniscus* Vandel, et un genre nord-américain, *Protrichoniscus* Arcangeli.

Le genre *Typhlotricholigioides* Rioja, ainsi que l'unique espèce qu'il renferme, *T. aquaticus* Rioja, ont été institués par Enrique Rioja (1953, p. 227). Cet Isopode n'est connu que d'une seule localité : la Cueva de Ojo de Agua Grande, située aux environs de Cordoba, dans l'Etat de Vera Cruz (Mexique) (Rioja, 1953 ; Mulaik, 1960). Grâce à l'obligeance du regretté Enrique Rioja, il m'a été possible d'examiner trois exemplaires (un mâle et deux femelles, dont l'une ovigère) de cette espèce qui correspond incontestablement à l'un des types d'Oniscoïdes les plus remarquables que l'on connaisse.

Examinons maintenant, de façon comparative, les caractères les plus importants de ces quatre genres.

Taille. — Elle est exactement la même chez *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*. La longueur maxima est égale, dans l'un et l'autre genres, à 9 mm.

Caractères tégumentaires. — a) Chez *Cantabroniscus* et chez *Typhlotricholigioides*, les téguments sont parfaitement lisses, et dépourvus d'écaillés.

b) Chez *Cantabroniscus*, on observe une paire de champs glandulaires sur les pléonites 4 et 5 (Fig. 1 A). Ce caractère se retrouve dans le genre *Escualdoniscus* dont on connaît deux espèces propres au pays basque (Vandel, 1948, 1953 b, 1960). Par contre, ces champs glandulaires font défaut chez *Typhlotricholigioides*.

Le pléotelson. — L'extrémité du pléotelson est arrondie chez *Typhlotricholigioides*, comme celle de *Protrichoniscus*. Par contre, l'extrémité du pléotelson est tronquée chez *Cantabroniscus*, comme elle l'est également chez *Escualdoniscus*.

Appendices. — *Antennule.* — L'antennule est très semblable dans les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*. Elle est constituée de trois articles dont le dernier est le plus long et le plus étroit ; il est plus ou moins arqué.

Chez *Typhlotricholigioides*, Rioja signale la présence de deux aesthetascs. Personnellement, j'en ai observé trois. Mais, il est probable que ces chiffres ne correspondent point à la réalité, et que les individus examinés ont perdu plusieurs aesthetascs.

Chez *Cantabroniscus*, l'antennule porte un bouquet de huit aesthetascs insérés à l'extrémité du dernier article, et un aesthetasc sub-terminal (Fig. 1 B). L'antennule d'*Escualdoniscus* est fort semblable à celle de *Cantabroniscus*.

L'antennule de ces trois genres est fort différente de celle des représentants de la famille des *Ligiidae* (*Ligia*, *Ligidium*). Cette ressemblance établit déjà que l'on ne saurait rapprocher les *Trichoniscidae* des *Ligiidae*. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Antenne. — Dans les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*, les antennes sont longues et grêles, totalement dépourvues d'écaillés, pauvres en soies sensorielles. Le flagelle est très allongé, surtout chez *Typhlotricholigioides*, où il est égal à l'ensemble des articles 3, 4 et 5. Il est plus court chez *Cantabroniscus*, où il atteint seulement le tiers de la longueur de l'antenne. Le flagelle comprend 8-12 segments chez *Typhlotricholigioides* ; 10, chez *Cantabroniscus* (Fig. 2 B).

L'antenne, et, en particulier, le flagelle, sont beaucoup plus courts chez *Protrichoniscus*. L'antenne est un peu plus allongée chez *Escualdoniscus*, en particulier chez *E. coiffaiti*. Chez cette dernière espèce, le flagelle est constitué de 5 segments. Le flagelle comprend 4 segments chez *E. triocellatus*.

Mandibule. — La mandibule droite de *Typhlotricholigioides* (1) et de *Cantabroniscus* est remarquable par la forme de la *lacinia mobilis* qui affecte la forme d'une corne de Cervidé, en raison de bifurcations successives. Cette formation est courte chez *Typhlotricholigioides* (Fig. 7 A), remarquablement allongée chez *Cantabroniscus* (Fig. 3 B, C et D).

Par contre, chez *Protrichoniscus* et *Escualdoniscus*, la *lacinia mobilis* de la mandibule droite appartient au type trichoniscien normal, c'est-à-dire qu'elle est constituée par un cône, terminé par une roue dentée.

Maxillule. — L'endite externe est caractérisé par la présence, chez *Cantabroniscus* (Fig. 4 A) et chez *Typhlocholigioides* (Fig. 7 B), d'une grande lame frangée des soies sur les deux côtés. Cette formation s'insère à un niveau nettement inférieur à celui de l'implantation des dents. Une semblable formation n'existe ni chez *Protrichoniscus*, ni chez *Escualdoniscus*.

L'endite interne porte trois pénicilles. Le pénicille inférieur est normal chez *Cantabroniscus* (Fig. 4 B) ; il est complexe chez *Typhlotricholigioides* (Fig. 7 C). A ce point de vue, le second genre apparaît plus spécialisé que le premier.

(1) La *lacinia mobilis* de la mandibule droite de *Typhlotricholigioides* a été représentée de façon inexacte dans la figure donnée par Rioja.

Maxillipède. — Le maxillipède de *Cantabroniscus* (Fig. 5 B) et de *Typhlotricholigioides* (Fig. 8) présente une structure originale qui ne se retrouve chez aucun autre Oniscoïde.

L'endite est conique chez *Cantabroniscus*, trapézoïdal chez *Typhlotricholigioides*.

Le palpe est remarquable par son allongement et son aspect étroit. Chez *Cantabroniscus* et chez *Typhlotricholigioides*, le palpe est constitué de trois articles. L'article basilaire est individualisé, dans l'un et l'autre genres.

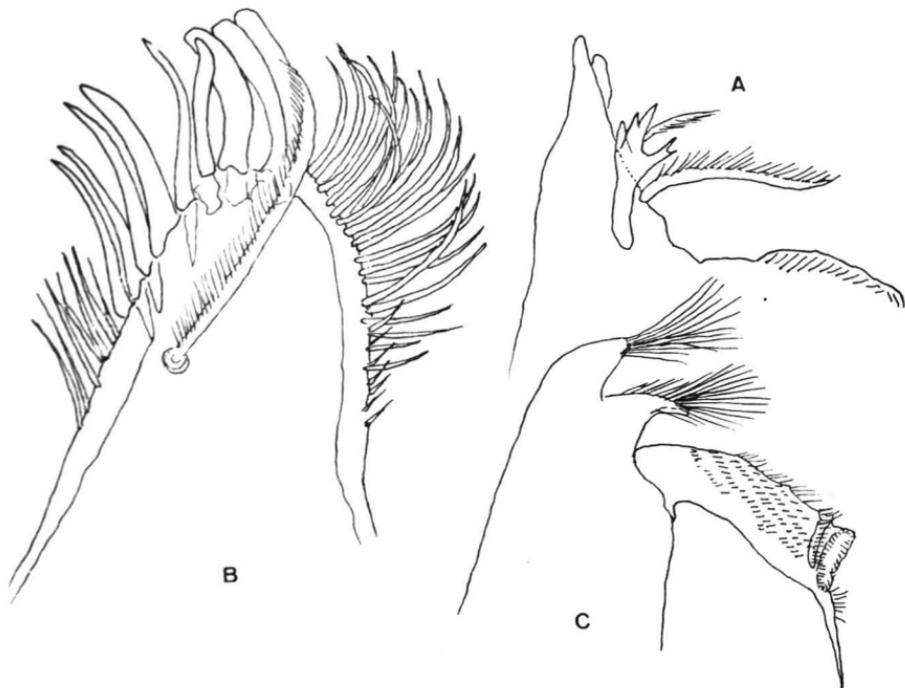


FIG. 7. — *Typhlotricholigioides aquaticus*. — A, mandibule droite. B, maxillule ; endite externe. C, maxillule ; endite interne.

Chez *Typhlotricholigioides*, l'article terminal du palpe est nettement individualisé. A la limite de l'article médian et de l'article terminal s'insère un processus conique, terminé par un faisceau de soies ; sa signification demeure inconnue (voir cependant ce qui en est dit au paragraphe suivant).

Chez *Cantabroniscus*, la séparation entre l'article moyen et l'article terminal est seulement indiquée par un faible sillon. Le processus conique n'existe pas.

Interprétation du maxillipède de *Cantabroniscus* et de *Typhlotricholigioides*. — Le maxillipède de ces deux genres apparaît tout à fait aberrant lorsqu'on le compare à l'appendice correspondant

des autres Oniscoïdes. Remarquons d'ailleurs, que le maxillipède des genres *Protrichoniscus* et *Escualdoniscus* présente une structure normale, de type trichoniscien.

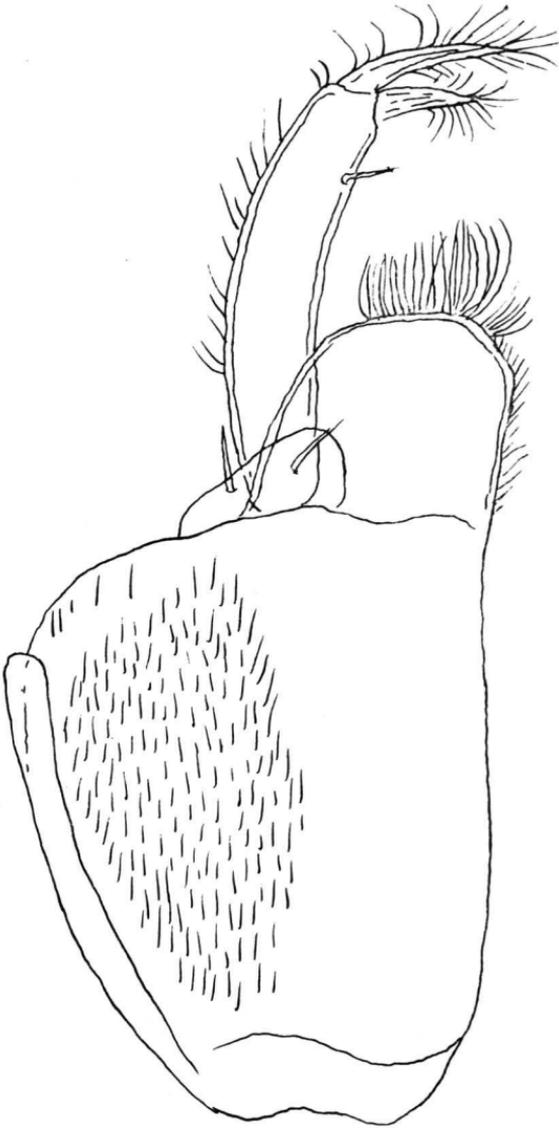


FIG. 8. — *Typhlotricholigioides aquaticus*. — Maxillipède.

Cependant, la structure du maxillipède de *Cantabroniscus* et de *Typhlotricholigioides* apparaît beaucoup plus normale si, au lieu de comparer leur maxillipède à l'appendice correspondant des Oniscoïdes, on le confronte avec celui des Isopodes marins. Comparons-

le, par exemple avec le maxillipède d'*Arcturella dilatata*, tel qu'il est figuré par G. O. Sars (1899, planche 38, *mp*). On constate que l'endite du maxillipède présente une forme très semblable chez *Arcturella* et chez *Typhlotricholigioides*. Le palpe tri-articulé (connu d'ailleurs chez d'autres Isopodes) du genre *Typhlotricholigioides* résulte de la fusion des trois articles médians, 2, 3 et 4. On peut même supposer que le « processus conique » signalé plus haut, chez *Typhlotricholigioides*, correspond au faisceau de tiges porté par le quatrième article du maxillipède d'*Arcturella*.

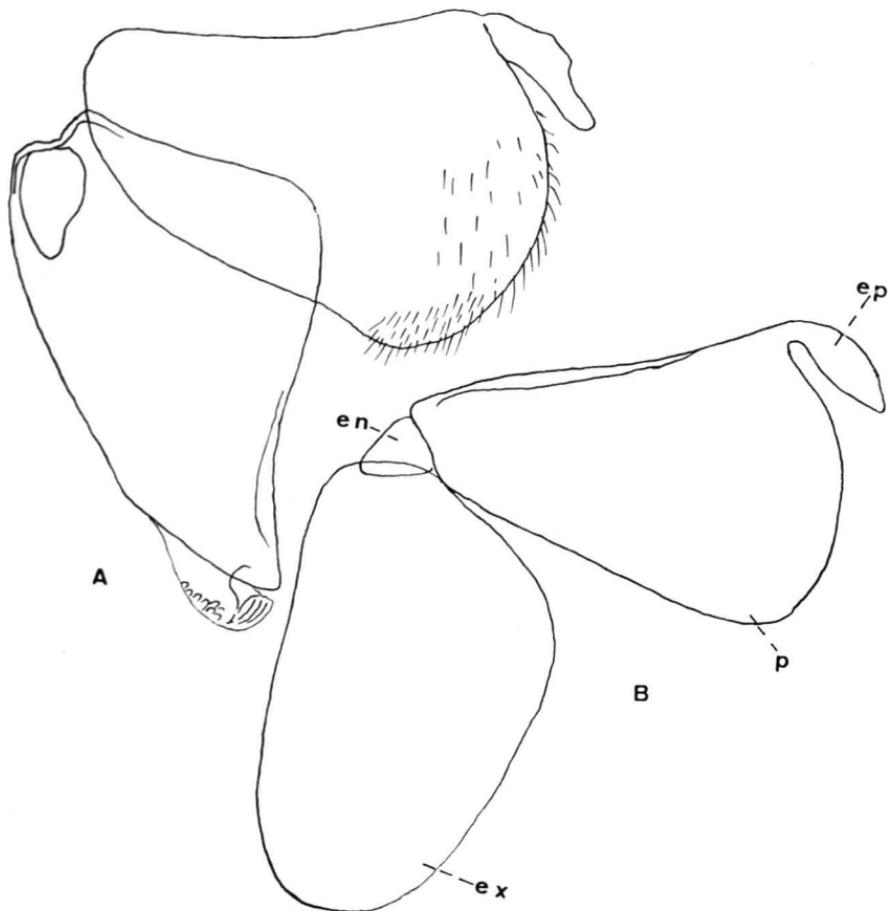


FIG. 9. — *Typhlotricholigioides aquaticus*. — A, premier pléopode mâle. B, premier pléopode femelle ; *en*, endopodite ; *ep*, épipodite ; *ex*, exopodite ; *p*, protopodite.

Le maxillipède de *Typhlotricholigioides*, et aussi celui de *Cantabronisus*, appartiennent donc à un type primitif qui est celui des Isopodes marins. Par contre, il apparaît nettement différent du maxillipède des *Ligiidae*. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Pléopodes. — Les exopodites des pléopodes 3, 4 et 5 sont particulièrement développés dans les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*. Ce caractère est probablement lié à leur mode de vie aquatique. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Uropodes. — L'endopodite et l'exopodite sont très allongés, plus encore chez *Cantabroniscus* (Fig. 2 A) que chez *Typhlotricholigioides*.

Le Dimorphisme sexuel. — Il est remarquablement faible chez *Cantabroniscus* et chez *Typhlotricholigioides*.

a) *Péréiopodes.* — Les péréiopodes sont dépourvus de différenciation sexuelle chez *Cantabroniscus* et chez *Typhlotricholigioides*.

b) *Premier pléopode.* — La ressemblance entre la forme du premier pléopode, chez le mâle et chez la femelle, est remarquable dans les quatre genres en question.

L'endopodite est réduit et de forme triangulaire (Fig. 6 A et 9 A).

L'exopodite présente des caractères différents suivant les genres. Celui de *Cantabroniscus* (Fig. 6 A) ne présente aucune différenciation sexuelle. A ce point de vue, il est au même stade que celui des *Ligiidae*.

Chez *Typhlotricholigioides*, l'exopodite (Fig. 9 A) est fendu à son extrémité. Il en est de même chez *Protrichoniscus villalobosi* et, également, chez les représentants du genre *Escualdoniscus*.

Par conséquent, sur le plan de la structure du premier pléopode, et de sa différenciation sexuelle, *Typhlotricholigioides* se présente comme une forme plus spécialisée et moins primitive que *Cantabroniscus*.

c) *Second pléopode.* — L'exopodite et le protopodite sont indépendants l'un de l'autre dans les genres *Cantabroniscus* (Fig. 6 B) et *Escualdoniscus*.

Chez *Typhlotricholigioides*, le second pléopode du mâle (Fig. 10 A) et celui de la femelle (Fig. 10 B) sont remarquablement semblables, à cette différence près que l'endopodite est formé d'un seul article, dépourvu de différenciation chez la femelle, alors qu'il est constitué par deux articles, dont le terminal est différencié, chez le mâle.

Par ailleurs, une remarquable différenciation, la fusion de l'exopodite et du protopodite, dans l'un et l'autre sexes, qui est commune aux deux genres *Typhlotricholigioides* et *Protrichoniscus*, établit, de façon irréfutable, les affinités de ceux deux genres.

Conclusions. — Les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides* représentent incontestablement les *Trichoniscidae* les plus primitifs que nous connaissions. Cependant, *Typhlotricholigioides* présente quelques différenciations et spécialisations qui font défaut chez *Cantabroniscus*.

Les représentants des deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides* sont strictement cavernicoles. Ils justifient, de façon éclatante, la qualificatif de « fossiles vivants des cavernes » attribué par R. Jeannel (1943) aux troglobies.

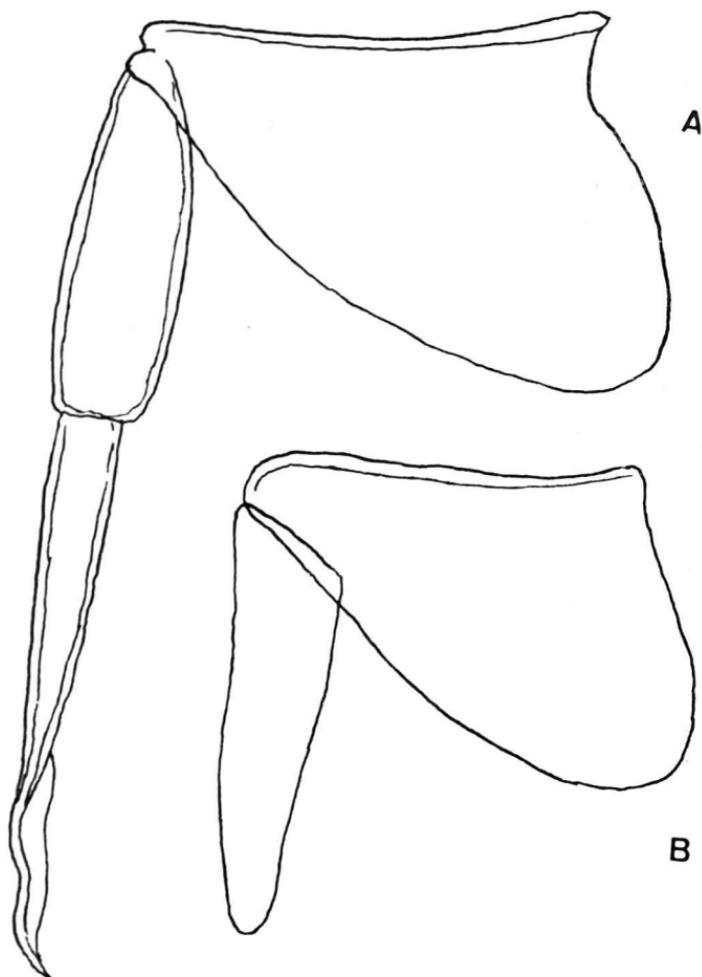


FIG. 10. — *Typhlotricholigioides aquaticus*. — A, second pléopode mâle, B, second pléopode femelle.

Par ailleurs, nous pouvons établir les rapprochements suivants :

1) *Cantabroniscus* est voisin de la souche qui a donné naissance au genre *Escualdoniscus* dont les deux espèces ont été décrites dans des publications précédentes (Vandel, 1948, 1953 *b*). Les deux genres possèdent un telson conformé de la même façon, des antennules de forme analogue, et des champs glandulaires sur les pléonites 4 et 5.

Cependant, le maxillipède d'*Escualdoniscus* appartient au type trichoniscien normal. D'autre part, le premier pléopode mâle présente déjà des différenciations sexuelles fort nettes.

2) Par ailleurs, *Typhlotricholigioides* s'apparente au genre nord-américain *Protrichoniscus*. La parenté de ces deux genres est prouvée, de façon irréfutable, par une disposition très particulière du second pléopode (mâle et femelle) : la soudure du protopodite et de l'exopodite en une pièce unique.

Typhlotricholigioides aquaticus se rapproche surtout de *Protrichoniscus villalobosi*, en particulier par la forme de l'exopodite du premier pléopode mâle. Il est remarquable de constater que les deux espèces se rencontrent dans la même grotte, la Cueva de Ojo de Agua Grande, dans le Mexique central.

Considérations paléogéographiques.

Ainsi la morphologie, et, tout spécialement la structure si primitive du maxillipède qui ne se rencontre chez aucun autre Oniscoïde, nous conduisent à rapprocher les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*.

Cependant, ces deux genres, dont le premier est cantonné dans une grotte du nord de l'Espagne, tandis que le second n'est connu que d'une caverne du Mexique central, sont actuellement séparés par toute la largeur de l'Océan atlantique.

Pour interpréter cette situation, il convient tout d'abord de rappeler que ces deux genres représentent des rélictés fort anciennes qui n'ont pu subsister que parcequ'elles se sont réfugiées dans le milieu conservateur constitué par le monde souterrain.

C'est pourquoi on ne saurait interpréter la distribution de ces deux genres en faisant appel à la configuration actuelle de la terre. Pour rendre compte de la répartition des rélictés, il convient de remonter dans le passé.

L'histoire de la terre a été reconstituée grâce aux efforts de puissants esprits qui alliaient à un sens intuitif exceptionnel, une immense érudition. Il convient, pour éclairer notre sujet, d'envisager l'histoire des liaisons qui ont autrefois uni l'Europe et l'Amérique, et les raisons de leur divorce.

C'est à un géologue français, Marcel Bertrand (1887) que l'on doit d'avoir apporté les premiers éléments susceptibles d'orienter les géologues vers la solution de ce problème. Il montra que les plissements armoricains se retrouvent, sur la rive opposée de l'Océan Atlantique, dans l'île de Terre-Neuve et en Nouvelle-Ecosse, et se poursuivent dans la chaîne des Appalaches. Il apparaissait ainsi que les gisements houillers de l'Europe et de l'Amérique du Nord sont contemporains et font partie d'un même ensemble.

Les idées de Marcel Bertrand furent reprises par Ed. Suess (1921, p. 617), dans son célèbre ouvrage, « Das Antlitz der Erde ». Généralisant les conceptions du géologue français, il réunit l'ensemble des plissements nord-atlantiques, sous le nom d'« Altaïdes transatlantiques ».

Les plissements armoricains ont tendance, en Europe, à s'infléchir vers le sud, pour disparaître sous l'Océan. On les retrouve, de l'autre côté du Golfe de Gascogne, dans le nord de l'Espagne. Suess a donné à cette branche des plissements armoricains le nom d'« arc des Asturies ».

Les interprétations mobilistes, soutenues tout d'abord par H. B. Baker, A. Wegener et A. L. du Toit, bien loin de s'opposer à la science classique, constituent bien plutôt le chapiteau qui couronne la grande œuvre des géologues, c'est-à-dire la reconstitution de l'histoire de notre globe. L'œuvre d'A. Wegener doit beaucoup aux géniales intuitions d'Ed. Suess. En bien des domaines, les interprétations wegeneriennes achèvent l'accomplissement des synthèses du grand géologue viennois.

Les interprétations mobilistes sont aujourd'hui largement confirmées par les recherches des géophysiciens, et tout particulièrement par les études relatives au paléomagnétisme (Creer, 1964, 1965), mais aussi par l'orientation des failles (Tuzo Wilson, 1965), ou la direction des vents (Opdyke et Runcorn, 1959).

Les idées de A. Wegener sur l'origine de l'Océan Atlantique sont trop connues pour qu'il soit nécessaire d'en reprendre l'exposé. Qu'il suffise de rappeler que, tirant la conséquence logique des études consacrées aux plissements nord-atlantiques, il voit dans les continents de l'hémisphère septentrional, le résultat de la fragmentation d'une immense portion de la croûte terrestre, comprenant l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie. On a donné à cet ensemble de terres le nom de *Laurasie* (R. Staub).

Wegener admet qu'au Carbonifère, une large fracture s'est produite dans cette masse continentale, séparant l'Amérique du Nord de l'Europe, et l'Amérique du Sud de l'Afrique. Cette fracture est à l'origine de l'Océan Atlantique. La séparation et l'éloignement des continents ont été plus rapides dans la partie méridionale du globe que dans les régions septentrionales. L'isolement du Groenland ne date que du quaternaire.

Cependant, quelques précisions doivent compléter la vaste perspective wegenerienne. Un point doit retenir tout particulièrement notre attention. C'est l'histoire de l'Espagne. La presque île hispanique ne fut point toujours ce promontoire isolé à l'extrémité de l'Europe. Les vicissitudes de la région hispanique ont été retracées par R. Staub, Van der Gracht, H. B. Baker et A. du Toit.

Il apparaît que le Golfe de Gascogne et la fosse de Biscaye représentent des configurations récentes (géologiquement parlant). Au paléozoïque, l'Espagne était accolée aux côtes de l'ouest de la France

et du sud de la Bretagne ; interprétation qui permet de rétablir la continuité des plissements armoricains qui affectent le sud de l'Angleterre et la région cantabrique (Fig. 11). Ajoutons que ces reconstitutions paléogéographiques ont été récemment confirmées par les résultats découlant des études relatives au paléomagnétisme (Irving, 1964 ; Girdler, 1965).

Par ailleurs, du temps où l'Atlantique n'était pas encore apparu, l'Espagne était contiguë à l'île de Terre-Neuve et aux côtes de l'Amérique du Nord (Fig. 11).

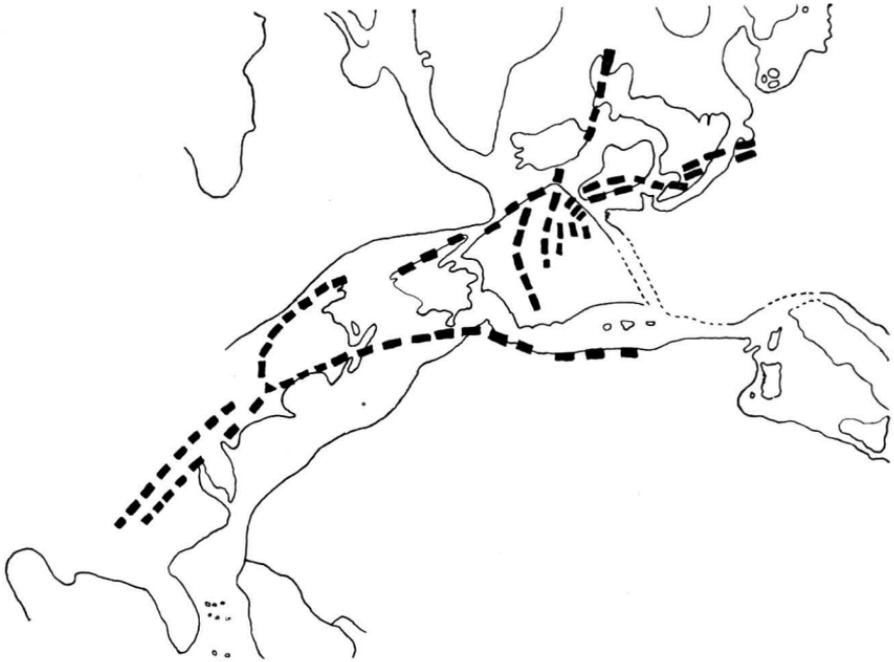


FIG. 11. — Reconstitution par H. B. BAKER de la région atlantique, avant la séparation de l'Amérique et de l'Europe. Les principaux systèmes orogéniques sont indiqués par des lignes de grosses ponctuations (d'après du Toit).

Ainsi, la paléogéographie permet de rendre compte de la parenté qui lie les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*. Ils ont pris naissance dans des pays qui se trouvaient en contiguïté, à la fin du paléozoïque.

Si cette interprétation est exacte, on doit en conclure que ces deux genres se sont différenciés au carbonifère, et ne se sont plus guère modifiés depuis lors.

Les documents paléontologiques ne nous sont, en ce domaine, d'aucun secours, car les restes fossiles d'Isopodes sont toujours d'une extrême rareté (Van Straelen, 1928, 1931). Les plus vieux Isopodes connus datent du Trias, et les plus anciens Oniscoïdes, de l'Eocène. Mais, comme l'on constate que, dès le début de l'ère secon-

dairee, les différents sous-ordres d'Isopodes sont déjà différenciés, nous pouvons tenir leur origine pour beaucoup plus ancienne et la situer au permo-carbonifère.

La colonisation du milieu aérien et terrestre par les Arthropodes a débuté au Dévonien. Dès cette époque, on connaît des Myriapodes (*Palaeoxoppleura*), des Collemboles (*Rhyniella*) et même des Ptérygotes (*Rhyniognathia*).

L'époque carbonifère, et en particulier le Westphalien, ont vu surgir de nombreux types de Myriapodes et d'Insectes. Certains d'entre eux, comme les Blattoïdes, ne se sont guère modifiés depuis lors. Il apparaît donc vraisemblable que c'est à la même époque que les Isopodes terrestres ont fait leur apparition. C'est, en tout cas, la seule interprétation qui soit susceptible de rendre compte des indé-niables affinités qui relie le genre espagnol *Cantabroniscus* et le genre mexicain *Typhlotricholigioides*.

L'origine des *Trichoniscidae*.

Introduction. — Il est bien connu que les classifications classiques du règne animal rassemblent dans une même unité systématique des groupements hétérogènes, appartenant à des lignées phylétiques distinctes. Pour une large part, nos classifications classiques sont fondées sur des caractères de convergence. Il n'est point question de jeter bas le système de classification du règne animal en usage aujourd'hui. Sa commodité est indéniable. Cependant, le systématicien a le droit — et le devoir — de procéder à une dissection plus fine du groupe qu'il a choisi comme sujet de ses études.

Dès 1943 (Vandel, 1943, p. 126), nous affirmions que le sous-ordre des Isopodes terrestres ou *Oniscoidea* était hétérogène. Il nous apparaissait constitué par deux lignées, la *série tylienne* et la *série ligienne*, qui tirent leur origine d'Isopodes marins appartenant à des sous-ordres différents. Les représentants de la série tylienne s'apparentent au sous-ordre des Valvifères ; tandis que les membres de la série ligienne tirent probablement leur origine des Flabellifères. Les ressemblances que l'on relève entre les représentants des séries tylienne et ligienne résultent de phénomènes de convergence.

La découverte du genre *Cantabroniscus*, et sa confrontation avec le genre *Typhlotricholigioides*, nous a conduits à reconsidérer l'origine des *Trichoniscidae*, puisque ces deux genres correspondent incontestablement aux représentants les plus primitifs de cette famille.

Nous avons déjà reconnu (Vandel, 1943, p. 123) que les *Trichoniscidae* sont, à maints égards, différents des autres Oniscoïdes. Nous les considérons, à l'époque, comme les représentants d'une « lignée phylétique latérale ».

Les caractères originaux des Trichoniscidae. — Qu'il nous suffise de rappeler brièvement la présence, chez les *Trichoniscidae*, de quelques caractères qui témoignent de leur originalité.

1) Le céphalon des *Trichoniscidae* est remarquable par le fait que la partie antérieure du vertex et la région frontale sont confondues par suite de l'absence de ligne frontale. Cet ensemble est rejeté vers le bas, en sorte que la ligne supra-antennaire vient buter contre le clypeus (Jackson, 1928, p. 573 ; Vandel, 1943, p. 44). Cette disposition a reçu le nom de *type trichoniscien*.

2) Le flagelle antennaire est constitué de segments mal individualisés, et difficile à distinguer les uns des autres.

3) Les *Trichoniscidae* possèdent, comme les *Euoniscoidea*, une apophyse génitale unique. Cependant, Verhoeff (1936) a, le premier, remarqué que la constitution de l'apophyse génitale est différente dans les deux groupes. Chez les *Euoniscoidea*, l'apophyse génitale renferme deux canaux déférents qui demeurent distincts dans toute sa longueur, et qui débouchent à l'extérieur par deux orifices latéraux. La dualité des canaux déférents représente l'héritage légèrement transformé de la double apophyse génitale des Isopodes marins et des *Ligiidae* (*Diplocheta*). Legrand (1946) a réuni les Isopodes dont l'apophyse est ainsi constituée sous le nom de *Crinocheta*.

Chez les *Trichoniscidae*, les canaux déférents se fusionnent dès la base de l'apophyse génitale. Celle-ci est traversée par un canal unique qui débouche à son extrémité par un seul orifice. Legrand désigne les Isopodes présentant une telle structure sous le nom de *Synocheta*.

Nous avons montré (Vandel, 1957, p. 2160) que les deux types d'apophyses génitales ne peuvent pas dériver l'une de l'autre. Leur évolution a suivi des voies distinctes. On ne saurait comprendre la genèse de l'apophyse génitale des *Trichoniscidae* que comme le résultat d'un double processus. Tout d'abord, la réduction des deux apophyses génitales primitives qui, finalement, ne sont plus représentées que par deux moignons venant buter l'un contre l'autre. En suite de cette disposition, les deux spermatophores, émis par les orifices génitaux viennent s'accoler l'un à l'autre, en donnant l'apparence d'un spermatophore unique. Cette disposition correspond à celle que l'on observe dans le genre *Mesoniscus*, type de la famille des *Mesoniscidae* qui s'apparente aux *Ligiidae* (Vandel, 1957). Un second processus achève la construction de l'apophyse génitale des *Synocheta*. C'est la différenciation d'une enveloppe tégumentaire, issue de la face ventrale du septième péréionite, et qui s'allonge pour envelopper la base du spermatophore. Cette interprétation nous conduit à considérer l'apophyse génitale des *Trichoniscidae* comme une *néoformation*, qui ne présente aucune parenté avec l'apophyse génitale des Oniscoïdes supérieurs (*Crinocheta*). On doit conclure de cette étude que la lignée des *Synocheta* s'est séparée très tôt de la tige principale des Oniscoïdes,

4) Les oostégites disparaissent entre les mues, chez les *Trichoniscidae*, alors qu'ils persistent aussi bien chez les *Ligiidae* que chez les *Crinocheta* (Dalens, 1965).

Sur la place que doivent occuper les Trichoniscidae parmi les Isopodes terrestres. — Les caractères primitifs des *Trichoniscidae* avaient conduit les premiers isopodologues à les classer parmi les *Ligiidae*. C'est G. O. Sars qui, en 1899, a institué pour eux une nouvelle famille, celle des *Trichoniscidae*.

L'essai d'interprétation de l'apophyse génitale des *Trichoniscidae* nous avait conduit (Vandel, 1957) à rechercher leur origine parmi les *Mesoniscidae*. Cependant, l'établissement des relations phylétiques ne doit pas reposer sur l'examen d'un seul organe ou d'un unique caractère, car une analogie structurelle peut résulter d'un phénomène de convergence.

Une étude comparative des trois familles des *Ligiidae*, des *Mesoniscidae* et des *Trichoniscidae* conduit aux conclusions suivantes.

Les caractères communs aux *Ligiidae* et aux *Mesoniscidae* sont nombreux (Vandel, 1957, p. 2161). La parenté de ces deux familles est indéniable.

Confrontons maintenant les *Diplocheta* (*Ligiidae* et *Mesoniscidae*) et les *Trichoniscidae*, et plus précisément les plus primitifs de la famille, c'est-à-dire les genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*.

1) *Antennule.* — L'antennule de *Ligia* et celle de *Mesoniscus* appartiennent au même type, caractérisé par la faible longueur et la grande largeur des deux premiers articles, et par l'extrême réduction du troisième article.

Les antennules de *Cantabroniscus* et de *Typhlotricholigioides* possèdent une structure entièrement différente. Leur aspect rappelle celui de l'antennule de certains Isopodes marins, en particulier celle du genre *Astacilla* (Valvifères) (Sars, 1899, pl. 36 et 37, a 1), à cette différence que l'antennule de ce dernier genre est constitué de quatre articles, alors que l'antennule des *Trichoniscidae* n'en comprend que trois.

Il convient encore de rappeler que la taille de l'antennule des Valvifères est très réduite par rapport à celle de l'antenne.

2) *Maxillipède.* — Le maxillipède de *Ligia* et de *Ligidium* est large ; il est constitué de cinq articles bien individualisés. Celui de *Mesoniscus* est également fort large. Cependant, il présente des signes évidents de réduction ; il ne comprend que quatre articles. Seul, l'article basilaire conserve son individualité ; les trois autres sont cependant reconnaissables grâce à la présence de protubérences sétigères.

Il convient de signaler qu'un maxillipède fort semblable à celui de *Mesoniscus* se retrouve dans le genre *Alloniscus*. La seule différence importante que l'on relève entre les maxillipèdes de l'un et l'autre genres réside dans la forme de l'endite, qui est très allongé chez *Mesoniscus*, beaucoup plus trapu chez *Alloniscus*.

Alloniscus est le représentant le plus typique de la sous-famille des *Scyphacidae* qui est la plus primitive de la famille des *Oniscoidea*. Ce n'est point le lieu de développer ici l'intérêt que présente l'étude des *Scyphacinae* pour l'établissement d'une classification rationnelle des Isopodes terrestres. Qu'il suffise de rappeler que les *Scyphacinae* constituent une véritable plaque tournante d'où sont issues les différentes lignées d'Oniscoïdes supérieurs.

Ainsi, la structure du maxillipède nous permet d'entrevoir l'existence d'une ligne d'évolution continue, partant des *Ligiidae*, et qui, par l'intermédiaire des *Scyphacinae*, se poursuit jusqu'aux Oniscoïdes supérieurs. Les *Mesoniscidae* doivent être tenus pour une lignée latérale, issue des *Ligiidae*, mais affectée de nombreux caractères de réduction.

Si nous revenons maintenant aux *Trichoniscidae*, nous constaterons que le type le plus primitif de maxillipède que nous connaissons dans cette famille, c'est-à-dire celui des genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*, ne présente aucune ressemblance avec l'appendice des types signalés précédemment. La forme grêle que présente cet appendice forme un contraste frappant avec l'aspect trapu que montre à l'ordinaire cet appendice, chez les Oniscoïdes. On ne peut retrouver, comme il a été dit plus haut, quelque analogie entre la forme du maxillipède de *Cantabroniscus* et de *Typhlotricholigioides* et l'appendice correspondant des autres Isopodes, qu'en le rapprochant de celui de certaines formes marines, telles qu'*Astacilla* ou *Arcturella* (Valvifères).

3) *Première paire de pléopodes mâles.* — *Cantabroniscus primitivus* est le seul Trichoniscide ; et, aussi, le seul Oniscoïde, à l'exception des *Diplocheta* (*Ligiidae* et *Mesoniscidae*) qui possède un premier pléopode dépourvu de toute différenciation sexuelle. L'exopodite du premier pléopode mâle de *Typhlotricholigioides aquaticus* présente déjà une forme et une structure différentes de celle de l'appendice femelle.

Nous tirerons de cette condition une conclusion importante : à savoir que, sur le plan de la différenciation sexuelle des pléopodes, le genre *Cantabroniscus* occupe un niveau comparable à celui des *Ligiidae*.

Conclusions. — La découverte du genre *Cantabroniscus* apporte un nouvel argument en faveur de la thèse soutenue par l'auteur depuis 1943 qui affirme que les *Trichoniscidae*, et d'une façon plus générale les *Synocheta*, occupent une position très isolée dans l'ensemble certainement hétérogène des « Isopodes terrestres ».

Nous avons déjà montré que les *Tylidae* se rattachent aux Valvifères, et constituent une lignée indépendante. Nous sommes conduits aujourd'hui à reconnaître que les *Trichoniscidae*, et l'ensemble des *Synocheta*, constituent une groupe particulier, sans lien de parenté avec les autres *Oniscoidea* ; c'est-à-dire les *Diplocheta* (*Ligiidae* et *Mesoniscidae*) et les *Crinocheta* (Oniscoïdes supérieurs).

Ainsi le sous-ordre des Oniscoïdes nous apparaît constitué de trois lignées indépendantes, issues de trois groupes distincts d'Isopodes aquatiques. Nous proposons de désigner ces trois lignées sous les noms de *Série tylienne*, *Série trichoniscienne* et *Série ligienne*.

La vie aquatique de *Cantabroniscus* et de *Typhlotricholigioides*.

La Cullalvera. — Ce qui a tout d'abord retenu notre attention, c'est le mode de vie du nouvel Oniscoïde qui a été décrit dans les pages précédentes.

La découverte de *Cantabroniscus* est due à B. de Lorient, l'animateur du groupe de spéléologues dijonnais, et à l'un de ses collaborateurs, J. Roger. Le 27 juillet 1959, ils récoltaient dans une grotte de la région cantabrique, « La Cullalvera », des Isopodes qu'ils m'ont adressés pour identification. Le tube de récolte renfermait plusieurs exemplaires de *Stenasellus buchneri* Stammer, et trois exemplaires d'un Trichoniscide qui s'est révélé appartenir à un type entièrement nouveau. C'est lui qui a été décrit dans le présent article sous le nom de *Cantabroniscus primitivus*.

Après avoir poursuivi l'examen morphologique de ce nouveau Trichoniscide, j'ai été conduit à rechercher ses affinités. Ainsi qu'il a été dit plus haut, la seule forme qui présente des affinités étroites avec *Cantabroniscus*, est le genre *Typhlotricholigioides*.

A la suite de la description morphologique de ce dernier genre, Rioja (1952, p. 228) donne quelques indications sur le mode de vie de ce Trichoniscide, en se référant aux observations du récolteur, le Professeur Alejandro Villalobos. Ces Isopodes ont été récoltés dans des laisses d'eau persistant après les crues (pequeñas pozas llenas de agua) ; et, c'est là son habitat normal. Voici ce qu'en dit Rioja : « El hábitat de este trichoniscido es extraño para una especie de la familia, y a que las formas conocidas de ella son terrestre aunque frecuenten los lugares muy húmedos ; no existe, sin embargo, la menor duda de que este crustáceo puede vivir en el agua y que su permanencia en este medio no es accidental ». C'est la raison pour laquelle Rioja a attribué à ce nouvel Isopode le nom spécifique d'*aquaticus*. Néanmoins, cet Isopode peut occasionnellement sortir de l'eau.

La lecture de ces lignes a retenu mon attention, car les exemplaires de *Cantabroniscus* récoltés par B. de Lorient se trouvaient mélangés à un Isopode strictement aquatique, *Stenasellus buchneri*. Il apparaissait donc probable que ce Trichoniscide avait été récolté dans les mêmes laisses d'eau que *Stenasellus* ; et, l'on pouvait penser que *Cantabroniscus*, tout comme *Typhlotricholigioides*, menait une vie aquatique.

Il convenait cependant de le vérifier, et d'observer sur place le comportement de *Cantabroniscus*.

Le Dr Garcia Guinea, Directeur du « Museo de Prehistoria y Arqueologia » de Santander a bien voulu me donner l'autorisation de visiter cette grotte qui renferme des peintures préhistoriques (Leroi-Gourhan, 1965, p. 314). Je tiens à lui exprimer mes sincères remerciements, ainsi qu'à Monsieur José Antonio San Miguel Ruiz, Attaché au même Musée, qui nous a servi de guide. Notre groupe comprenait deux excellents biospéologues tarbais, Monsieur et Madame M. Cabidoche, et également M. de Loriol, que nous avons retrouvé à Ramales.

La Cullalvera est située sur le partido de Ramales de la Victoria, dans le sud-est de la provincia de Santander. Cette cavité s'ouvre, à 700-800 mètres au sud-est du bourg de Ramales, au pied d'une falaise. Son entrée est représentée par un porche d'une trentaine de mètres de hauteur. Au delà du porche, la grotte se continue par une immense galerie que nous avons suivie sur environ 1.700-1.800 mètres. Au delà, la grotte se poursuit sur plusieurs kilomètres encore, mais elle est alors constituée par une galerie basse, remplie d'eau, et dont l'exploration présente de sérieuses difficultés.

Pendant le premier kilomètre, le plancher de la grotte est parfaitement horizontal. Il est constitué d'argile et de limon. Plus loin, la grotte est en grande partie occupée par un éboulis d'énormes rochers.

A l'époque où nous l'avons visitée (7 août 1965), la première partie de la grotte ne renfermait que quelques laisses d'eau peu profondes reposant sur l'argile. Plus loin, au niveau de l'éboulis de gros rochers, on rencontre des gours atteignant un mètre de profondeur et même plus.

Cette image est celle de la grotte en plein été. Mais, en hiver et au printemps, l'eau remplit une grande partie de la grotte, jusqu'à 500-600 mètres de l'entrée. Les laisses d'eau que nous avons prospectées sont les ultimes résidus des crues printannières.

La Faune aquatique de la Cullalvera. — La Cullalvera a été prospectée, du point de vue faunistique, par l'Abbé H. Breuil (Jeannel et Racovitza, 1910, p. 121 ; 1914, p. 340 ; Wolf, 1937, p. 436).

Nous nous bornerons à signaler dans la présente note, les représentants de la faune aquatique. L'époque de notre visite n'était pas favorable à la recherche des formes aquatiques, car les laisses d'eau étaient à leur niveau le plus bas. Le fond des laisses était tapissé de très nombreux orifices donnant accès à des tubes creusés dans le limon. En période de basses eaux, la faune aquatique s'y réfugie ; elle se trouve alors hors de la portée du biospéologue. Nous avons également observé que le fond des laisses présentait de nombreuses traces dues à un Oligochète. Nous n'avons pu capturer qu'un seul individu de ce Ver, malheureusement immature. Il appartient vraisemblablement au genre *Pelodrilus*.

Exception faite de cet Oligochète, nos récoltes ne renferment que des Crustacés. Les pêches planctoniques n'ont fourni qu'une espèce de Copépode, qui appartient au groupe des trogliphiles : *Diacyclops*

lanquidoides Lilljeborg (détermination de R. Rouch). Nos pêches ne renfermaient par contre aucune Harpacticide, condition fréquente dans les grottes balayées par de fortes crues.

Les Amphipodes sont représentés par *Pseudoniphargus africanus* Chevreux (détermination de R. Rouch). Cette espèce paraît commune à la Cullalvera. Cette espèce avait été déjà récoltée dans des grottes de la région de Santander par H. J. Stammer (Schellenberg, 1937).

Les Asellides étaient nombreux. Ils appartiennent pour la plupart à l'espèce : *Stenasellus buchneri* Stammer. Les types de l'espèce, découverts et décrits par H. J. Stammer (1936), proviennent de deux grottes des environs de Santander : la Cueva d'Altamira, près de Santillana del Mar, et la Cueva de la station de Santa Isabel, près de Torrelavega.

Nous avons, de plus, récolté deux exemplaires d'une Aselle appartenant au genre *Asellus*, qui n'ont pas encore été déterminés spécifiquement.

Le Mode de vie de Cantabroniscus. — Nous avons déjà dit que, à l'époque de notre visite, les conditions n'étaient pas favorables à la recherche des cavernicoles aquatiques.

Un seul exemplaire de *Cantabroniscus* a pu être observé dans son milieu naturel, puis capturé. La découverte de cet individu est due à Madame Cabidoche. Ce Trichoniscide a été recueilli dans une des parties les plus profondes de la grotte que nous ayons visitée. Cet Isopode se déplaçait, dans le fond d'une laisse d'eau, sur le limon argileux, en même temps que plusieurs exemplaires de *Stenasellus buchneri*. Ainsi, se trouvait confirmée la conclusion que l'on pouvait tirer de la première observation due à MM. de Loriol et Roger ; à savoir que *Cantabroniscus primitivus* se rencontre dans le même milieu que *Stenasellus buchneri*, et possède par conséquent un mode de vie aquatique.

Cette observation apporte la preuve que, non seulement *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides* sont morphologiquement voisins ; mais encore, qu'ils possèdent un mode de vie semblable, et tout à fait exceptionnel, puisqu'ils se rencontrent dans les eaux souterraines, en compagnie de véritables Isopodes aquatiques.

Le Mode de Vie aquatique dans le Sous-Ordre des Oniscoidea. — Le fait que deux Isopodes « terrestres », *Cantabroniscus primitivus* et *Typhlotricholigioides aquaticus*, possèdent un mode de vie aquatique mérite quelques commentaires.

Ce fait peut être interprété de deux façons : ou bien ce mode de vie représente une condition primitive ; ou bien, c'est une manifestation secondaire.

a) Envisageons tout d'abord la seconde interprétation. Le retour d'un groupe animal à son habitat primitif est un phénomène banal et bien connu. Les exemples de Gastéropodes pulmonés, d'Insectes,

de Reptiles, de Mammifères, ayant acquis à nouveau un mode de vie aquatique sont trop connus pour qu'il soit nécessaire de nous y arrêter.

On en connaît un bel exemple chez les Oniscoïdes. Il est relatif au genre *Haloniscus*, qui fait partie de la famille des *Oniscidae* et de la sous-famille des *Philosciinae*. Trois espèces d'*Haloniscus* ont été décrites : *searli* Chilton, *salina* Baker et *stephensi* Nicholls et Barnes. Mais, d'après H. M. Hale (1927, p. 320), *salina* Baker est synonyme de *searli* Chilton, Le genre *Haloniscus* n'est connu que d'Australie.

H. stephensi mène une vie terrestre. Par contre, *H. searli* est une forme purement aquatique. Elle vit dans les *eaux salées continentales*. Elle est connue de trois stations : le lac Corangamite, dans l'Etat de Victoria (Chilton, 1920, p. 723) ; le « Pool of Siloam », près de Beachpost, dans l'Etat de South Australia, (Baker, 1926, p. 145) ; et, dans une mare salée de Kangaroo Island, dans l'Etat de South Australia (Hale, 1927, p. 320).

Comme l'a reconnu clairement Chilton (1920, p. 734), *H. searli* représente certainement une forme terrestre, réadaptée à la vie aquatique. *H. stephensi*, qui est terrestre et qui vit sur le bord des eaux salées (Nicholls et Barnes, 1926, p. 87), peut être considéré comme le précurseur de *H. searli*.

Chilton (1920) et Baker (1926) ont constaté que les pléopodes de *H. searli* sont d'une très grande taille. Ce caractère peut être tenu comme la conséquence d'une réaction adaptative à la vie aquatique.

b) Le comportement des *Trichoniscidae* vis-à-vis du milieu aquatique se présente de façon toute différente. On sait, depuis longtemps, que, dans le monde souterrain, la distinction entre la vie en milieu liquide et l'habitat terrestre, est beaucoup plus floue qu'en surface, en raison du degré hygrométrique de l'atmosphère des grottes qui est toujours proche de la saturation. Un *Trichoniscide cavernicole* qui peuple les zones karstiques de la région adriatique, *Titanethes albus*, vit sur l'argile très humide des grottes, mais il se rencontre fréquemment dans l'eau, passant indifféremment d'un milieu à l'autre (Vandel, 1964, p. 332).

Il est certainement exact d'interpréter ce mode de vie amphibie comme une conséquence de la vie cavernicole. Cependant, cette conclusion ne s'oppose point à un autre point de vue aussi valable, à savoir que la double potentialité que possède *Titanethes* de vivre dans l'eau et dans l'air, représente une survivance de cet état transitoire au cours duquel les Isopodes ont abandonné le milieu aquatique pour coloniser les fentes de la terre humide.

c) Nous voici maintenant préparés à examiner le cas de *Cantabroniscus* et de *Typhlotricholigioides*. Il serait du plus haut intérêt de poursuivre des observations de longue durée sur le mode de vie des représentants de ces deux genres. Mais, les difficultés sont grandes, en raison de la rareté de ces formes primitives. Ce que l'on

sait de leur comportement conduit néanmoins à reconnaître qu'il ne s'agit point de formes terrestres pouvant demeurer plus ou moins longtemps dans l'eau ; mais de véritables aquatiques, encore qu'ils soient parfaitement capables de sortir occasionnellement de l'eau.

Cette conclusion se trouve confirmée par l'examen des exopodites des pléopodes 3, 4 et 5, qui constituent les organes respiratoires. La taille de ces appendices est considérable si on la compare à celle des appendices correspondants des formes terrestres. Ce caractère, que l'on observe aussi chez *Haloniscus*, ainsi qu'il a été dit plus haut, constitue une preuve irréfutable de l'existence, chez ces Isopodes, d'une respiration adaptée à la vie aquatique (c'est-à-dire à un milieu pauvre en oxygène) et non au milieu aérien.

Ainsi, la famille des *Trichoniscidae* présente le grand intérêt de renfermer quelques types qui ont conservé à peu près intégralement le mode de vie de leurs ancêtres aquatiques. Ce sont les seuls exemples que l'on connaisse chez les Oniscoïdes.

A trois reprises, les Isopodes ont abandonné le milieu liquide pour coloniser les terres. Ces trois essais ont donné naissance aux représentants des trois séries dont nous avons reconnu l'existence dans un paragraphe précédent : les séries tylienne, trichoniscienne et ligienne.

Conclusions : l'aventure terrestre. — L'essai tenté par les Isopodes pour coloniser le milieu terrestre et aérien ne constitue qu'une entreprise assez modeste. Elle n'est qu'un exemple d'une tendance qui s'est constamment répétée au cours de l'histoire animale.

Les Zoologistes ont trop souvent tendance à tenir la colonisation du milieu terrestre pour une aventure unique qui marque le point de départ d'une lignée phylétique. Cependant, plus nos connaissances en zoologie et en paléontologie acquièrent de la précision, plus cette vue simpliste nous paraît s'écarter de la réalité. En fait, la réalisation d'un nouveau type zoologique fut toujours le résultat de tentatives répétées, plus ou moins parallèles, mais témoignant de leur indépendance par une indéniable originalité. La présente étude nous en offre un nouvel exemple.

Résumé.

1) L'auteur décrit un nouveau genre et une nouvelle espèce (*Cantabroniscus primitivus* n.g.n.sp.) de Crustacé Isopode appartenant au Sous-ordre des *Oniscoidea* et à la famille des *Trichoniscidae*.

2) Par son premier pléopode mâle, dépourvu de toute différenciation sexuelle, cette nouvelle espèce représente le type le plus primitif que l'on connaisse dans la famille des *Trichoniscidae*, et l'une des formes les plus archaïques du Sous-ordre des *Oniscoidea*.

3) *Cantabroniscus primitivus* présente d'incontestables affinités avec *Typhlotricholigioides aquaticus* Rioja, récolté dans une grotte du Mexique central. Les deux genres, *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*, possèdent une maxillipède construit sur le même type. Il rappelle celui des Isopodes marins ; il est, par contre, très différent de celui de tous les autres Oniscoïdes.

4) Les ressemblances incontestables que l'on relève entre les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides*, nous conduisent à faire remonter leur origine à l'époque où l'Espagne était contiguë aux côtes de l'Amérique du Nord, c'est-à-dire au Carbonifère.

5) Le Sous-ordre des *Oniscoidea* est hétérogène. Les *Trichoniscidae*, et, d'une façon plus générale, les *Synocheta*, représentent une lignée indépendante. Les « Isopodes terrestres » ou *Oniscoidea* sont constitués de trois lignées distinctes : la série tylienne, la série trichoniscienne et la série ligienne, qui ont pris naissance à partir de groupes distincts d'Isopodes marins.

6) Les deux genres *Cantabroniscus* et *Typhlotricholigioides* présentent un mode de vie unique dans le groupe des « Isopodes terrestres ». Ils sont exclusivement aquatiques. La démonstration en est donnée, pour *Cantabroniscus*, dans le présent travail. Ce mode de vie représente une condition très ancienne, qui a persisté depuis l'époque à laquelle les représentants de la série trichoniscienne ont abandonné le milieu liquide pour coloniser la terre humide.

BIBLIOGRAPHIE.

- BAKER (W. H.) — 1926 — An aquatic Oniscid (Crustacea). *Rec. South Austral. Mus.*, Adelaide, III, 145-146.
- BERTRAND (Marcel) — 1887 — La Chaîne des Alpes et la formation du Continent européen. *Bull. Soc. Géol. France*, (3), XV, 423-447.
- CHAPPUIS (P. A.) — 1937 — Subterranean Harpacticoiden aus Nord-Spanien. *Bul. Soc. Sc. Cluj.*, VIII, 556-571.
- CHILTON (Ch.) — 1920 — On a new Isopodan Genus (Family *Oniscidae*) from Lake Corangamite, Victoria. *Proceed. Linn. Soc. New South Wales*. XLIV, 723-734.
- CREER (K. M.) — 1964 — A Reconstruction of the Continents for the upper palaeozoic from palaeomagnetic data. *Nature*. London, CCIII, 1115-1120.
- DALENS (H.) — 1965 — Existence chez les Isopodes *Trichoniscidae* d'un mode particulier d'incubation. *C. R. Ac. Sc. Paris*, CCLXI, 1123-1124.
- ESCALERA (Martinez de la) — 1899 — Examen del Grupo *Bathysciae* de España. *Annales Soc. esp. Hist. Nat.*, XXVIII, 365-412.
- GIRDLER (R. W.) — 1965 — Continental Drift and the rotation of Spain. *Nature*. London, CCVII, 396-398.
- HALE (H. M.) — 1927 — The Fauna of the Kangaroo Island, South Australia. *Trans. Proceed. R. Soc. South. Australia*. Adelaide, LI, 307-321.
- IRVING (E.) — 1964 — Palaeomagnetism and its Application to geological and geophysical Problems. New-York, Wiley.

- JACKSON (H. G.) — 1928 — The morphology of the Isopod head. Part II. The Terrestrial Isopods. *Proceed. Zool. Soc.*, 561-595.
- JEANNEL (R.) — 1943 — Les Fossiles vivants des cavernes. Paris, Gallimard.
- JEANNEL (R.) et RACOVITZA (E. G.) — 1910 — Enumération des Grottes visitées ; 1908-1909 (Troisième Série). *Biospeologica*, XVI. *Archiv. Zool. expér. gén.*, (5), V, 67-185.
- JEANNEL (R.) et RACOVITZA (E. G.) — 1914 — Enumération des Grottes visitées ; 1911-1913 (Cinquième Série). *Biospeologica*, XXXIII. *Archiv. Zool. expér. gén.*, LIII, 325-558.
- LEGRAND (J. J.) — 1946 — Les Coaptations sexuelles des Oniscoidea. *Bull. biol. France, Belgique*, LXXX, 240-388.
- LEROI-GOURHAN (A.) — 1965 — Préhistoire de l'Art occidental. Paris, Editions d'Art Lucien Mazenod.
- MULAİK (Stanley B.) — 1960 — Contribucion al concimento de los Isopodos terrestres de Mexico (Isopoda, Oniscoidea). — *Rev. Soc. mex. Hist. Nat.*, XXI, 79-292.
- NICHOLLS (G. E.) et BARNES (H. M.) — 1926 — Description of a new species of terrestrial Isopod, *Haloniscus stephensi*, from Western Australia. *Jour. R. Soc. West. Australia*. Perth., XII, 87-96.
- OPDYKE (N. D.) et RUNCORN (S. K.) — 1959 — Le paléomagnétisme et la direction des Vents. *Endeavour*, XVIII, 26-34.
- PARIS (P.) — 1920 — Ostracodes (1^{re} Série). *Biospeologica*, XLI. *Archiv. Zool. expér. gén.*, LVIII, 475-487.
- RIOJA (E.) — 1952 — Estudios carcinológicos. XXIX. Un nuevo Genero de Isopodo Triconiscido de la Cueva de Ojo de Agua Grande, Paraje Nuevo, Ver. *Anal. Inst. Biol. Mexico*, XXIII, 227-241.
- SARS (G. O.) — 1899 — An Account of the Crustacea of Norway. Vol. II, Isopoda. Bergen.
- SHELLENBERG (A.) — 1937 — Höhlenamphipoden Spaniens und ihre Beziehung zu Nordafrika. *Zool. Anz.*, CXVIII, 223-224.
- SHELLENBERG (A.) — 1939 — Verbreitung und Alter der Amphipoden-Gattung *Pseudoniphargus* nebst Verbreitung der Gattung *Niphargus*. *Zool. Anz.*, CXXVII, 297-304.
- STAMMER (H. J.) — 1936 — Eine neue Höhlenwasserassel aus Spanien, *Stenasellus buchneri*, und die Verbreitung der Gattung *Stenasellus*. *Zool. Anz.*, CXIV, 137-141.
- STRAELEN (V. van) — 1928 — Contribution à l'étude des Isopodes méso- et cénozoïques. *Mém. Acad. R. Belgique. Cl. Sc. Coll. in-4°*, (2), IX, 1-66.
- STRAELEN (V. van) 1931 — Crustacea Eumalacostraca (Crustaceis decapodis exclusis). *Fossilium Catalogus. I. Animalia*. Pars 48. Berlin.
- SUESS (Ed.) — 1921 — La Face de la Terre (Das Antlitz der Erde). Trad. française par E. de Margerie. III. Paris, Armand Colin.
- TUZO WILSON (J.) — 1965 — A new Class of Faults and their bearing on Continental Drift. *Nature*, London, CCVII, 343-347.
- VANDEL (A.) — 1943 — Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des *Oniscoidea* (Isopodes terrestres). *Bull. biol. France. Belgique*. Supplément XXX, 1-136.
- VANDEL (A.) — 1948 — Espèces nouvelles d'Isopodes terrestres cavernicoles et endogés (Espèces françaises, nouvelles ou peu connues de *Trichoniscidae*. — 4^e Note). *Notes biospéologiques*. Paris, II, 7-27.
- VANDEL (A.) — 1953 a — La classification de la famille des *Trichoniscidae* (Crustacés ; Isopodes terrestres). *Bull. Mus. Hist. Nat.* Paris, (2), XXV ; 276-278.
- VANDEL (A.) — 1953 b — Remarques systématiques, morphologiques et biogéographiques sur un groupe de *Trichoniscidae* nord-atlantiques (Crustacés ; Isopodes terrestres). *Bull. Mus. Hist. Nat.* Paris, (2), XXV, 368-375.

- VANDEL (A.) — 1957 — Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses génitales chez les Crustacés Isopodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, CCXLV, 2160-2163.
- VANDEL (A.) — 1960 — Isopodes terrestres (Première Partie). *Faune de France*. Paris, 1-416.
- VANDEL (A.) — 1964 — Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicoles. Paris, Gauthier-Villars.
- VERHOEFF (K. W.) — 1936 — Studien über Isopoda terrestria. — 51. Isopoden-Aufsatz. *Mitteil. Zool. Mus. Berlin*, XXI, 79-163.
- WOLF (B.) — 1937 — Animalium Cavernarum Catalogus. II. Cavernarum Catalogus. 's- Gravenhage. W. Junk.
-