



HAL
open science

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GENRE PROASELLUS (CRUSTACEA ISOPODA ASELLIDAE) : LE GROUPE CAVATICUS

Jean-Paul Henry

► **To cite this version:**

Jean-Paul Henry. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GENRE PROASELLUS (CRUSTACEA ISOPODA ASELLIDAE) : LE GROUPE CAVATICUS. Vie et Milieu , 1971, XXII, pp.33 - 77. hal-02966631

HAL Id: hal-02966631

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02966631v1>

Submitted on 14 Oct 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DU GENRE *PROASELLUS*
(CRUSTACEA ISOPODA ASELLIDAE) :
LE GROUPE *CAVATICUS***

par Jean-Paul HENRY

Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Faculté des Sciences,
21 - Dijon.

SOMMAIRE

Proasellus cavaticus (Leydig, 1871), tel qu'il est traditionnellement compris par les auteurs et notamment par CHAPPUIS, désigne une espèce hypogée très polymorphe dont les nombreuses populations sont répandues dans les divers types de milieux souterrains aquatiques d'Europe occidentale. Les particularités anatomiques présentées par les individus de certaines stations ont conduit les auteurs à reconnaître dans cet ensemble plusieurs sous-espèces distinctes. Mais les critères purement morphologiques utilisés pour les distinguer sont très variables selon les auteurs et la valeur taxonomique attribuée à ces formes doit être remise en cause. J'ai donc tenté de reconnaître la véritable catégorie taxonomique dans laquelle il convient de ranger chacune de ces formes en faisant appel à plusieurs méthodes de la systématique moderne. C'est ainsi, qu'en plus des caractères morphologiques classiques, j'ai étudié les caractéristiques écologiques et la biogéographie; enfin j'ai été conduit à rechercher s'il existait ou non des possibilités d'hybridation entre ces différentes formes car on a déjà montré la grande importance du critère mixiologique chez les Isopodes.

Les résultats de ces observations conduisent à une nouvelle conception de *P. cavaticus*. Certaines sous-espèces décrites ne sont que de simples formes locales alors que d'autres, au contraire, représentent des espèces indépendantes.

La nouvelle nomenclature s'établit comme suit :

P. cavaticus (Leydig), *P. walteri* (Chappuis), *P. valdensis* (Chappuis), *P. s. strouhali* (Karaman) et *P. s. puteanus* (Henry).

P. cavaticus est l'espèce la plus répandue; elle est confinée dans les eaux souterraines des massifs karstiques, mais elle colonise également le sous-écoulement de certains réseaux hydrographiques.

P. walteri est une espèce typiquement interstitielle dont l'aire de répartition s'étend sur les bassins hydrographiques du Rhône et de la Saône.

P. valdensis est une espèce strictement cavernicole qui semble endémique des massifs karstiques du Jura et des Alpes dauphinoises.

P. s. strouhali et *P. s. puteanus* sont respectivement des formes des nappes phréatiques et alluviales du bassin du Danube et du bassin de la Saône.

Ces cinq formes constituent avec *P. franciscoloi* (Chappuis) et *P. synaselloides* (Henry) le groupe *cavaticus* qui est une des lignées évolutives du genre *Proasellus*.

La description détaillée de l'espèce *P. cavaticus* telle qu'il faut la comprendre maintenant et les diagnoses des autres espèces du groupe terminent ce travail.

GÉNÉRALITÉS

Le genre *Proasellus* Dudich 1925 car. emend. Henry et Magniez 1968 regroupe les nombreuses espèces d'Aselles, le plus souvent anophtalmes, qui ont colonisé toute l'Europe, au sud d'une ligne qui joint la Mer Noire à la Grande-Bretagne, ainsi que le Moyen-Orient méditerranéen et l'Afrique du Nord. Cet ensemble d'Asellides paléarctiques semble constitué de plusieurs lignées qui occupent chacune une aire de répartition géographique assez distincte. En Europe occidentale, deux espèces à vaste répartition sont les représentants les plus connus du genre. La première, *Proasellus meridianus* (Racovitza) est une espèce oculée et généralement épigée qui présente une grande homogénéité morphologique. La seconde, au contraire, *Proasellus cavaticus* (Leydig), hypogée et anophtalme, fut considérée pendant longtemps comme une espèce monotypique, représentant à elle seule une lignée évolutive des *Proasellus* (Chappuis 1949) alors qu'il s'agit en réalité d'un ensemble très polymorphe. Cette conception de l'espèce *cavaticus* est due au fait qu'il n'existait aucune diagnose précise, fondée sur les critères taxonomiques fondamentaux modernes définis par RACOVITZA, pour caractériser cette forme. En effet, par suite de son histoire complexe dont les différents événements ont été rapportés par CHAPPUIS (1948) et HENRY (1966), cet Aselle est resté mal défini malgré plusieurs descriptions détaillées dont il a fait l'objet. Cependant pour tenir compte de différences morphologiques plus ou moins nettes présentées par certaines populations, les systématiciens ont été obligés de définir plusieurs sous-espèces. Mais

ces coupures infra-spécifiques, effectuées sans définition précise et sans étude de la variabilité de l'espèce, sont de valeurs très inégales selon les critères retenus. C'est ainsi que certaines sous-espèces ne diffèrent de la forme typique que par quelques petits détails anatomiques, alors que d'autres, au contraire, s'en écartent beaucoup par des caractères morphologiques importants. Malgré ce déséquilibre systématique, les auteurs continuèrent à penser que *P. cavaticus* était une forme monospécifique dont la vaste répartition géographique expliquait la grande variabilité. Or, comme les découvertes toujours plus nombreuses de nouvelles populations montraient que chacune d'elles avait ses caractères propres, toute définition précise de l'espèce devenait de plus en plus difficile. On pouvait alors se demander quels étaient les caractères spécifiques de *P. cavaticus* et si chaque forme reconnue correspondait à une sous-espèce ou à une espèce distincte. CHAPPUIS prit conscience de ce problème et a écrit en 1949 que « seul un examen d'un grand nombre d'individus provenant d'un grand nombre de localités pourrait éclaircir la question de l'*A. cavaticus* ». Ce problème est resté sans solution. Aussi, ayant entrepris des recherches expérimentales sur ces Isopodes, poursuivant et développant celles de HUSSON et DAUM (1955) qui ont réalisé les premiers élevages de *P. cavaticus*, j'ai été amené à essayer de le résoudre. En effet, il s'est avéré très rapidement indispensable pour la compréhension de mes observations biologiques de connaître parfaitement la systématique des individus étudiés. Grâce à l'examen d'un abondant matériel et à la découverte récente de nombreuses stations, j'ai pu étendre cette étude sur l'ensemble des formes décrites, et c'est finalement la révision complète de la lignée *cavaticus* que je me suis proposé de faire. J'ai mené celle-ci en abordant le problème sous plusieurs aspects. Réalisant les conditions définies par CHAPPUIS, une comparaison morphologique précise des différentes sous-espèces m'a permis d'en étudier la variabilité, d'en définir les traits caractéristiques et d'en préciser exactement la valeur systématique dans le cadre de la lignée *cavaticus* et du genre *Proasellus*. A ces données morphologiques, j'ai pu ajouter le résultat de croisements expérimentaux effectués entre ces formes, ce qui m'a permis d'étudier leurs affinités sous un aspect biologique dont l'importance en systématique ne doit pas être négligée. Enfin, les précisions écologiques et biogéographiques que je peux apporter pour toutes ces formes contribuent également à améliorer la connaissance taxonomique de cette lignée.

LE GROUPE *CAVATICUS*

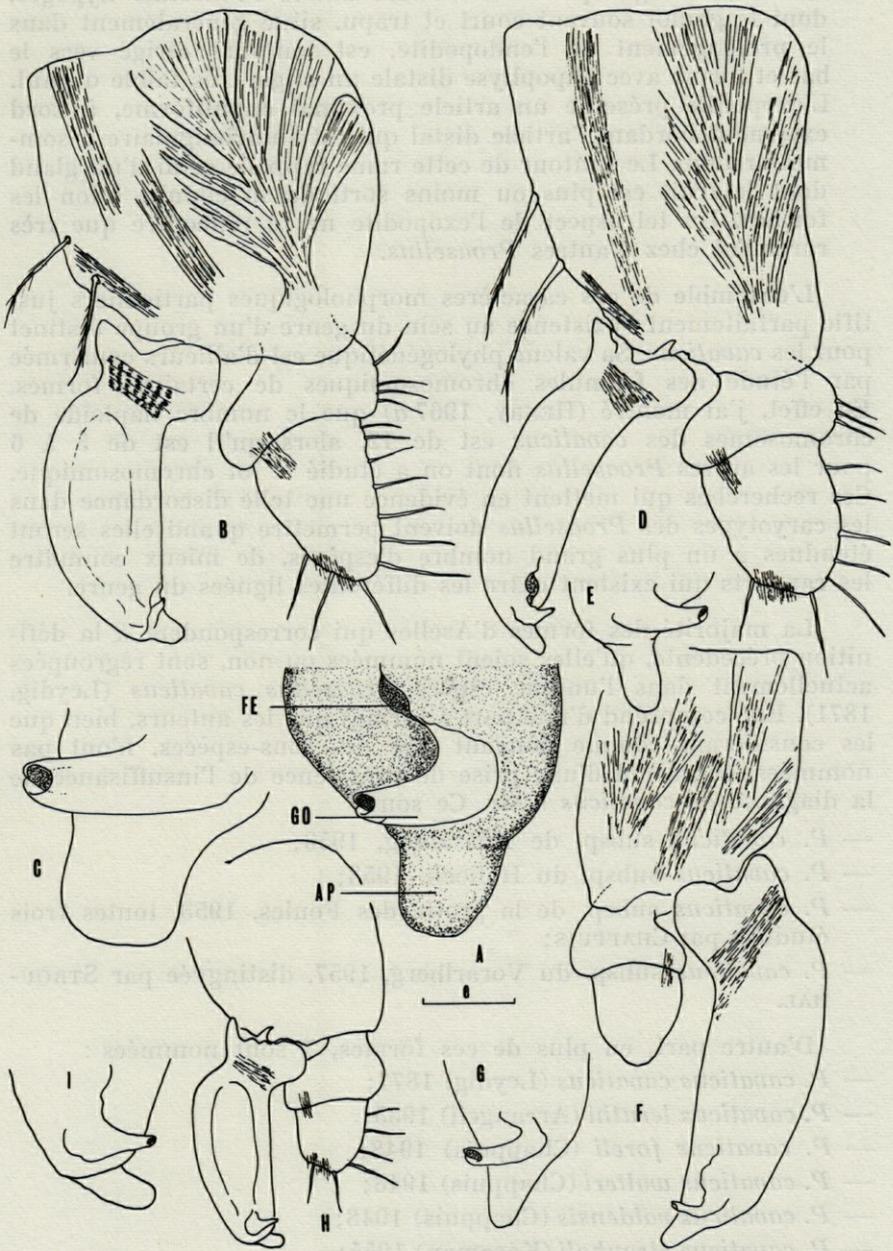
Si la connaissance des *cavaticus* au niveau spécifique est restée si imprécise, leur individualité au sein des *Proasellus* a été très nettement et très tôt reconnue. RACOVITZA (1922) considère qu'ils appartiennent à la grande souche de *P. meridianus*, qui sera, en 1925, utilisée par DUDICH comme espèce-type des *Proasellus*, mais

qu'ils y occupent une position isolée dont on ne pouvait encore établir les rapports avec les autres formes. Une étude morphologique détaillée basée sur les caractères des pléopodes mâles a permis à CHAPPUIS (1949) de montrer que les espèces de *Proasellus* se disposent en quatre lignées évolutives. L'une d'elles comprend les différents *cavaticus* qui forment un groupe bien distinct et homogène; les trois autres, assez voisines l'une de l'autre, comprennent toutes les autres formes de *Proasellus* alors connues. KARAMAN (1955), pour mettre en évidence la situation particulière des *cavaticus*, créa même un sous-genre nouveau, *Cavasellus*, qui est resté mal défini. Cette nouvelle entité regroupait d'ailleurs d'autres *Proasellus* dont les affinités systématiques avec les *cavaticus* sont très discutables. Aussi il convient, avant d'envisager le cas particulier de la lignée, de bien la définir par rapport à l'ensemble des *Proasellus*. Les caractères qui nous paraissent les plus importants pour définir ce groupe sont les suivants :

- Biotope hypogé;
- Yeux absents; aucun *Proasellus* oculé connu ne semble proche parent des *cavaticus*;
- Périopodes IV du mâle identiques à ceux de la femelle. Il n'y a donc pas, chez le mâle, de différenciation de cet appendice en crochet nuptial comme c'est le cas chez les mâles de certains *Proasellus* hypogés;
- Pléopodes II du mâle avec endopodite toujours terminé par une apophyse tergale généralement forte et légèrement recourbée vers le côté externe. Le goulot, fin et assez allongé, à l'extrémité duquel s'ouvre l'orifice de la vésicule interne, est incliné dès sa naissance vers l'exopodite et forme avec l'axe de l'endopodite un angle important. Une telle conformation (fig. 1 A), dont la structure détaillée varie selon les formes, permet de séparer

FIG. 1.

- A. — Structure typique, en vue sternale, de l'extrémité de l'organe copulateur (endopodite du pléopode II ♂) de *Proasellus* du groupe *cavaticus*; AP : apophyse tergale, FE : fente sternale qui forme l'orifice afférent de la vésicule interne, GO : goulot qui porte à son extrémité l'orifice efférent de la vésicule interne.
- B. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. cavaticus* (de la mine de Moutiers), $e = 140 \mu$.
- C. — Extrémité de l'endopodite du pléopode II ♂ droit de *P. cavaticus*, $e = 28 \mu$.
- D. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. valdensis*, $e = 90 \mu$.
- E. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 36 \mu$.
- F. — Pléopode II ♂ droit, face sternale, de *P. walteri*, $e = 25 \mu$.
- G. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 10 \mu$.
- H. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. strouhali puteanus*, $e = 70 \mu$.
- I. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 25 \mu$.



nettement le groupe *cavaticus* des autres *Proasellus* hypogés, dont le goulot souvent court et trapu, situé généralement dans le prolongement de l'endopodite, est toujours dirigé vers le bas et forme avec l'apophyse distale un angle très faible ou nul. L'exopodite présente un article proximal cupuliforme, à bord externe débordant l'article distal qui est subtriangulaire à sommet arrondi. Le contour de cette rame rappelle celui d'un gland dont le fruit est plus ou moins sorti de sa cupule, selon les formes. Un tel aspect de l'exopodite ne se rencontre que très rarement chez d'autres *Proasellus*.

L'ensemble de ces caractères morphologiques particuliers justifie parfaitement l'existence au sein du genre d'un groupe distinct pour les *cavaticus*. Sa valeur phylogénétique est d'ailleurs confirmée par l'étude des formules chromosomiques de certaines formes. En effet, j'ai montré (HENRY, 1967 a) que le nombre haploïde de chromosomes des *cavaticus* est de 12, alors qu'il est de 5 à 6 pour les autres *Proasellus* dont on a étudié le lot chromosomique. Ces recherches qui mettent en évidence une telle discordance dans les caryotypes des *Proasellus* doivent permettre quand elles seront étendues à un plus grand nombre d'espèces, de mieux connaître les rapports qui existent entre les différentes lignées du genre.

La majorité des formes d'Aselles qui correspondent à la définition précédente, qu'elles soient nommées ou non, sont regroupées actuellement dans l'unique espèce *Proasellus cavaticus* (Leydig, 1871). Elle comprend d'une part 4 formes que les auteurs, bien que les considérant comme pouvant être des sous-espèces, n'ont pas nommées, en raison d'une prise de conscience de l'insuffisance de la diagnose de *cavaticus* s. str. Ce sont :

- *P. cavaticus* subsp. de Küssaberg, 1953;
- *P. cavaticus* subsp. du Hölloch, 1953;
- *P. cavaticus* subsp. de la grotte des Foules, 1953, toutes trois étudiées par CHAPPUIS;
- *P. cavaticus* subsp. du Vorarlberg, 1957, distinguée par STROUHAL.

D'autre part, en plus de ces formes, 7 sont nommées :

- *P. cavaticus cavaticus* (Leydig) 1871;
- *P. cavaticus leruthi* (Arcangeli) 1935;
- *P. cavaticus foreli* (Chappuis) 1948;
- *P. cavaticus walteri* (Chappuis) 1948;
- *P. cavaticus valdensis* (Chappuis) 1948;
- *P. cavaticus strouhali* (Karaman) 1955;
- *P. cavaticus puteanus* (Henry) 1966.

P. c. cavaticus présente une aire de répartition très vaste qui s'étend sur une grande partie de l'Europe occidentale (Angleterre, Allemagne, Belgique, Suisse, Autriche) tandis que chacune des autres formes occupe des aires beaucoup plus délimitées. L'ensemble correspond au groupe *cavaticus* tel que le comprenait CHAPPUIS, puisqu'il s'agissait alors d'une lignée monospécifique. J'ai également rangé dans ce groupe (HENRY, 1963) une espèce phréatique et anophtalme du Sud-Est de la France, *Proasellus synaselloides* (Henry) 1963, dont les caractères morphologiques particuliers permettent de la considérer comme une forme indépendante (fig. 2 A). Nous devons également y inclure une seconde espèce hypogée d'Italie du Nord, *Proasellus franciscoloi* (Chappuis) 1956, dont l'originalité de certains caractères n'a pas permis à l'auteur de déceler ses affinités systématiques, alors qu'indiscutablement elle appartient au groupe *cavaticus* tel qu'il vient d'être défini (fig. 2 C).

LE PROBLÈME DE L'ESPÈCE *CAVATICUS* ET DE SES SOUS-ESPÈCES

Le problème qui se pose est celui de savoir si chacune des sous-espèces correspond en réalité à une entité systématique valable. On pourra alors se demander pour les formes dont l'indépendance taxonomique aura été reconnue si le statut de sous-espèce qui leur a été attribué traduit suffisamment les différences observées, compte tenu de ce qui est admis pour les autres lignées de *Proasellus*. Pour y répondre, il convient donc d'utiliser tant les données morphologiques classiques que celles qui ont pu être récemment précisées dans les domaines biologique, écologique et biogéographique.

1. — DONNÉES MORPHOLOGIQUES.

Avant d'entreprendre une comparaison de ces différentes formes, il faut déjà définir avec précision ce que l'on entend par *P. c. cavaticus* et en donner une diagnose moderne et concise. Celle-ci doit tenir compte des caractères taxonomiques fondamentaux des Asellides, en particulier de la conformation du pléopode II ♂ qui fournit le meilleur critère spécifique, notamment par l'étude de la forme et de la structure de son endopodite. STROUHAL (1957) avait déjà suggéré que les futures recherches systématiques sur *cavaticus* soient fondées sur une étude détaillée de l'extrémité

distale de l'organe copulateur des mâles. C'est dans ce sens que lors de mes premières recherches (HENRY, 1966), j'ai pris comme type des individus de deux stations lorraines (grotte de Sainte-Reine et mine de Moutiers) dont les caractères correspondent au mieux à ceux des vrais *cavaticus* tels que les renseignements contenus dans les descriptions les plus complètes qui existaient jusqu'alors nous permettent de les définir (TATTERSALL 1930, STAMMER 1932, WÄCHTLER 1937, KARAMAN 1955 et STROUHAL 1957).

A partir de ces travaux et de mes observations personnelles effectuées sur de nombreux individus d'origines diverses, j'ai pu établir une diagnose assez précise de *P. c. cavaticus* dont le détail sera exposé plus loin. Dès maintenant, il suffit de mentionner les caractères des pléopodes II ♂ : protopodite aussi long que large, endopodite et exopodite généralement subégaux (fig. 1 B). L'endopodite (organe copulateur) assez arqué, très élargi en son milieu, se termine par une forte apophyse tergale dirigée vers l'exopodite (fig. 1 C); le goulot, assez large, forme un angle presque droit avec l'apophyse. Les formes dont le pléopode II ♂ différera de façon notable de celui de *P. c. cavaticus*, soit par son aspect général, soit par la structure de son endopodite et en particulier de la région distale de celui-ci, devront dans un premier temps être considérées comme spécifiquement indépendantes, quelle que soit par ailleurs l'identité des autres caractères morphologiques. Corrélativement, les sous-espèces qui se différencieront du type par des caractères ne concernant pas ces critères ne devront pas conserver leur autonomie ou tout au moins ne pas être placées sur le même rang que les précédentes. Si dans le premier cas, les différences observées ont une valeur taxonomique certaine, elles ne correspondent dans le second qu'à des variations individuelles sans importance. L'application de ces critères dans l'étude critique des descriptions de chacune des sous-espèces permet une première mise en ordre.

Les trois sous-espèces (Küssaberg, Hölloch et grotte des Foules) que CHAPPUIS distingue de la forme-type n'ont pas été décrites dans le détail. L'auteur, qui montrait alors l'existence d'une structure commune de l'organe copulateur au sein d'une même lignée, n'en donne que les schémas des extrémités distales des endopodites des pléopodes II ♂. Mais la valeur systématique du caractère mis en évidence permet de situer ces trois formes par rapport à l'espèce *cavaticus* et à ses sous-espèces. C'est ainsi que la sous-espèce de Küssaberg rappelle à cet égard *P.c. strouhali* et *P.c. puteanus*; ces trois formes présentent un goulot assez fin et une apophyse très inclinée vers l'exopodite, ce qui réduit l'angle ainsi formé à 30° environ. STROUHAL (1957) note également la similitude de ce caractère chez *strouhali* et la subsp. de Küssaberg. La sous-espèce du Hölloch ne diffère pas de façon notable des *cavaticus* typiques en

ce qui concerne ce caractère; aussi, en l'absence d'autres données, tout permet de croire qu'il ne s'agit pas d'une forme distincte. Quant à la sous-espèce de la grotte des Foules, la structure de la partie terminale de son endopodite II est identique à celle de *P.c. valdensis*; on peut donc, à ce titre, la considérer comme très proche de cette sous-espèce. Quoiqu'il en soit, si les descriptions très succinctes de ces trois formes ne permettent pas d'établir plus précisément leurs affinités systématiques, l'importance du caractère morphologique étudié laisse penser qu'elles ne représentent vraisemblablement chacune qu'une population de formes précédemment connues.

La quatrième sous-espèce (Vorarlberg) distinguée par STROUHAL (1957) a été par contre suffisamment décrite pour qu'on puisse se rendre compte qu'elle possède les caractères typiques de *P. cavaticus* s. str. L'aspect et la structure des pléopodes II ♂ correspondent en particulier parfaitement à ceux qui viennent d'être énoncés dans la diagnose de l'espèce. STROUHAL signale d'ailleurs la grande ressemblance, en ce qui concerne la structure distale des endopodites II ♂, entre cette forme autrichienne et la subsp. du Hölloch qui est identique au type. Les critères retenus pour la différencier n'ont pas de valeur taxonomique et ne peuvent justifier sa séparation.

La sous-espèce *leruthi*, qui désigne les *cavaticus* de Belgique, n'est déjà plus considérée comme une sous-espèce séparée (BIRSTEIN 1951, HENRY 1967 b) parce qu'elle ne diffère des autres *cavaticus* que par de très petites différences, sans valeur spécifique, alors qu'elle est identique au type en ce qui concerne le pléopode II ♂.

La sous-espèce *foreli*, des lacs alpins, décrite à l'origine comme espèce indépendante, est considérée par CHAPPUIS (1948) comme sous-espèce de *cavaticus* en raison de la constitution identique des organes copulateurs. Cet auteur écrit notamment à son sujet : « fente sternale et crochet sternal (goulot) comme chez les autres *cavaticus* ». Elle ne s'en sépare en fait que par une légère différence de chétotaxie. Ce caractère n'impose pas cette coupure systématique et son maintien qui semble donc très discutable au point de vue morphologique ne pourrait être justifié que par son biotope particulier.

La sous-espèce *walteri* présente des caractères morphologiques qui la séparent incontestablement de tous les autres *cavaticus*. C'est une petite forme interstitielle à corps très grêle et filiforme dont les grands individus dépassent rarement 2 mm, taille nettement inférieure à celle des plus petits individus adultes connus de *cavaticus*, soit 4 mm environ en moyenne. Son caractère le plus remarquable est la forme de son pléopode II ♂ dont l'aspect

particulier avait été noté dans la description : « aucun *cavaticus* n'a un endopodite du pléopode II ♂ aussi long en comparaison avec son exopodite qu' *A. cavaticus walteri* » (fig. 1 F). Des différences morphologiques aussi considérables, séparant très nettement cette forme des autres sous-espèces, permettent de la considérer comme une espèce distincte.

La sous-espèce *valdensis* se distingue de *P.c. cavaticus* essentiellement par les proportions différentes du pléopode I ♂ et surtout par celles de l'endopodite du pléopode II ♂ (fig. 1 D). Chez cette sous-espèce, l'organe copulateur très allongé (4 fois plus long que large) est prolongé par une longue apophyse alors que chez la forme-type l'endopodite plus trapu (2 fois plus long que large) se termine par une apophyse beaucoup plus large et plus courte (fig. 1 E). Le goulot de la vésicule interne a également une constitution différente. L'importance systématique de ces caractères montre le bien fondé de l'individualisation de *valdensis* au sein des *cavaticus*.

La sous-espèce *strouhali* est une forme autrichienne qui s'écarte des *cavaticus* typiques également par la constitution de ses pléopodes sexuels; en particulier l'apophyse assez longue et très recourbée vers l'exopodite de son organe copulateur est perpendiculaire à l'axe de cet article et forme avec le goulot assez fin un angle de 30°, soit le tiers environ de celui présenté par les *cavaticus* typiques. La valeur que l'on doit attribuer à cet ensemble de caractères montre qu'il s'agit bien d'une entité systématique valable et conduit à la séparer des autres formes du groupe.

La sous-espèce *puteanus* présente des caractères morphologiques qui nous obligent à la rapprocher des *strouhali* et non pas des *cavaticus* (fig. 1 H). Elle ne se distingue à la vérité de la forme autrichienne que par quelques détails de phanérotaxie des pléopodes, mais nous la maintiendrons comme sous-espèce particulière pour tenir compte de la grande distance séparant les aires de ces deux formes.

Cette étude comparative des sous-espèces de *cavaticus* nous montre que, du point de vue strictement morphologique, elles peuvent se répartir en trois catégories. La première, avec les sous-espèces du Hölloch et du Vorarlberg, *P.c. leruthi* et *P.c. foreli*, ne représente pas des entités systématiques distinctes de l'espèce-type, mais plutôt des variétés ou formes locales dont les différences anatomiques n'affectent que des caractères instables sans valeur taxonomique. Nous étudierons plus loin l'opportunité de leur conserver une appellation propre. La seconde catégorie est constituée par une seule forme, *P.c. walteri*, dont l'originalité de la morphologie générale et plus particulièrement celle des pléopodes sexuels

démontrent qu'il s'agit indiscutablement d'une espèce distincte. Enfin, la dernière regroupe toutes les autres dont les caractères fondamentaux s'écartent trop de ceux de *P.c. cavaticus* pour que l'on puisse en faire de simples subdivisions de cette espèce. Mais les caractères distinctifs relevés peuvent ne pas paraître suffisants pour décider s'il s'agit d'espèces ou de sous-espèces, d'autant plus que la morphologie générale de ces formes présente une certaine homogénéité. C'est ce qui empêchait nos prédécesseurs de savoir à priori quel statut taxonomique exact leur attribuer. Il convient donc pour connaître les affinités réelles entre ces « sous-espèces » et *P. cavaticus* d'envisager leur répartition géographique et leur écologie et d'entreprendre entre elles, quand cela est possible, des croisements expérimentaux.

2. — DONNÉES BIOGÉOGRAPHIQUES.

Rappelons qu'à l'origine toute colonie qui différait plus ou moins du type était considérée comme pouvant être une sous-espèce nouvelle; son aire de répartition était très restreinte, toujours limitée à une ou deux stations seulement. C'est le cas très typique des trois « sous-espèces » de CHAPPUIS (Hölloch, Küssaberg et Foules) qui n'étaient connues chacune que de la seule localité qui les désigne. *P. cavaticus* est donc un agrégat de populations plus ou moins séparées les unes des autres et dont certaines étaient nommées ou présumées être des sous-espèces. Mais les recherches de nouvelles stations entreprises récemment, ainsi que l'analyse de toutes les données bibliographiques, me montrèrent que plusieurs « sous-espèces », celles qui étaient justement morphologiquement bien reconnaissables et placées précédemment dans les catégories 2 et 3, n'étaient pas aussi localisées qu'on ne l'avait cru. Bien au contraire, elles occupaient souvent une aire relativement étendue où elles présentaient d'ailleurs une remarquable stabilité morphologique. C'est ainsi que *walteri*, *valdensis*, *puteanus* et *strouhali* se sont révélées être des formes biogéographiquement plus importantes que de simples variétés locales d'intérêt purement systématique. A la lumière de ces données sur la répartition des « sous-espèces » de *cavaticus*, on pourra tenter de préciser les rapports systématiques entre chacune d'elles.

La forme *walteri* considérée par CHAPPUIS comme une sous-espèce localisée, aux caractères dégénérés, présente au contraire une extension très importante. Elle s'étend des environs de Bâle, dans la vallée du Rhin jusqu'au Sud du bassin du Rhône. Elle vient d'être découverte très récemment (HENRY et MAGNIEZ 1970 b), vers le Nord, dans le bassin de la Saône où elle peuple le sous-

écoulement et les nappes phréatiques de plusieurs affluents de ce fleuve et y cohabite parfois avec la forme *puteanus* ou avec l'espèce *cavaticus* elle-même. L'importance de sa distribution géographique et sa cohabitation sans hybridation avec deux autres « sous-espèces » sont déjà des indices sérieux de l'indépendance spécifique de cette forme.

La forme *valdensis*, décrite de la source de l'Orbe dans le Jura vaudois, se rencontre en France en de nombreuses stations du Jura et des Alpes dauphinoises. Nous l'avons même considérée comme une forme endémique limitée à ces deux massifs (HENRY 1970). Mais, à l'intérieur même de son aire, on connaît également des stations de *P.c. cavaticus* : citons par exemple la grotte de Corveissiat (Ain), où les individus présentent les caractères de l'espèce-type et ne peuvent en aucun cas être considérés comme des représentants d'une forme intermédiaire. Ces observations montrent que l'aire de *P.c. cavaticus* s'étend sur celle de la « sous-espèce » *valdensis*. Une telle imbrication des aires de répartition de deux sous-espèces n'est pas conforme à la définition que l'on donne normalement de ce taxon puisque l'on admet par principe que deux sous-espèces ne se superposent pas. Pour tenir compte de ces conditions, on doit donc admettre que les deux formes en présence représentent en réalité chacune une espèce distincte. Il faut alors élever *valdensis* au rang spécifique, ce qui est d'ailleurs tout à fait compatible avec ce qu'apportent les données morphologiques précédentes. Quant à la « sous-espèce » de la grotte des Foules, que nous avons assimilée à *valdensis*, il est à noter qu'elle se situe dans le Jura, c'est-à-dire au sein même de l'aire de cette forme.

On peut faire les mêmes remarques à propos de la forme *puteanus* qui fut créée pour désigner une population particulière du Beaujolais. Par la suite, on a pu mettre en évidence une aire de répartition assez vaste qui s'étend actuellement du Beaujolais jusqu'au nord dans le réseau hydrographique de la Saône. Or, *P.c. cavaticus* vit dans une mine de plomb voisine de la station-type de *puteanus* au Pérréon (Rhône) et récemment deux populations ont été découvertes au sein de l'aire, à la grotte d'Azé (Saône-et-Loire) et à la grotte de Bèze (Côte-d'Or). Là aussi il y a donc une superposition très nette des deux aires de répartition qui tend à confirmer les données morphologiques, à savoir que *puteanus* et *cavaticus* appartiennent à deux formes spécifiquement séparées.

C'est au même résultat que l'on aboutit quand on étudie la répartition de la forme *strouhali*. Cet Aselle autrichien qui ne désignait d'abord que des exemplaires phréatiques du bassin de Vienne, est connu actuellement de nouvelles stations (STROUHAL 1957, FRIESEL-DICHTL 1959) dans le bassin de Salzbourg. Ceci

constitue une aire de répartition assez vaste qui empiète à l'ouest sur celle de *P.c. cavaticus* dont on connaît un certain nombre de stations dans cette partie des Alpes, au sud de l'Inn. Ce chevauchement ne s'explique que si l'on considère ces deux formes comme appartenant à deux espèces différentes. La « sous-espèce » de Küssaberg, très proche de *strouhali* morphologiquement, se situe parfaitement dans l'aire de distribution de cette forme.

3. DONNÉES BIOLOGIQUES.

Ayant en élevage des populations de ces diverses formes, j'ai pensé qu'il serait intéressant de réaliser entre elles des croisements expérimentaux d'autant plus que de telles expériences déjà pratiquées sur d'autres Asellides, se sont révélées très significatives sur la spécificité des formes étudiées. En 1926, HAEMMERLI-BOVERI essaya de croiser *Asellus aquaticus* et *P. cavaticus*, et VANDEL tenta des fécondations croisées entre les trois espèces épigées françaises, *A. aquaticus*, *P. meridianus* et *P. coxalis*; plus récemment WILLIAMS (1962) reprit les essais de croisements entre *A. aquaticus* et *P. meridianus*. Dans tous les cas, ces auteurs obtinrent des résultats négatifs qui semblent donc prouver l'impossibilité de croiser entre elles ces différentes espèces d'Aselles. C'est à une telle conclusion que devait également aboutir VANDEL chez les Isopodes terrestres : les croisements effectués entre des espèces morphologiquement très voisines et vivant dans des biotopes identiques ne donnèrent aucun résultat. L'auteur en avait conclu que chez les Isopodes, seules, les formes infraspécifiques pouvaient se croiser entre elles. On peut donc penser, qu'au moins en ce qui concerne ces Crustacés, le croisement constitue un critère spécifique valable. Son application aux différentes formes de *P. cavaticus* devrait donc permettre de résoudre définitivement le problème qu'elles posent. Certains auteurs peuvent, en effet, continuer à penser que la grande variabilité des caractères morphologiques de ces Aselles est un obstacle à une définition précise de l'espèce basée sur ceux-ci et que la valeur taxonomique exacte reste incertaine.

Les expériences ont porté sur 7 populations différentes qui appartiennent à l'une ou à l'autre des trois formes : *cavaticus*, *puteanus* et *valdensis*. Les *cavaticus* sont représentés par trois colonies choisies en raison des variations de taille et de forme du corps qui caractérisent les individus de chacune d'elles, alors que les caractères anatomiques fondamentaux sont identiques. Ces colonies proviennent de la mine de Moutiers (Meurthe-et-Moselle), la grotte de Sainte-Reine (Meurthe-et-Moselle) et la grotte de Corveissiat (Ain) que nous désignons en abrégé par MOU, SR et COR. Les individus des deux premières stations diffèrent de façon

très notable par la taille, ceux de Moutiers dépassent 8 mm, alors que les plus grands de Sainte-Reine atteignent rarement 5,5 mm (HENRY 1965). A cet égard, les deux populations pourraient être considérées comme deux races géographiques. Quant aux exemplaires de la grotte jurassienne, ils sont également de petite taille (4,5 mm en moyenne) mais se différencient très nettement des Aselles lorrains de Sainte-Reine par la forme élargie de leur corps. Les *puteanus* sont représentés par deux populations, celle du Beaujolais et une de Bourgogne, dont les individus, malgré cet éloignement géographique, sont morphologiquement très semblables. Nous les désignerons par les sigles BEAU et BOUR. Les représentants de *valdensis* proviennent de la résurgence du Bief Noir (Jura) d'une part et de la grotte de la Doria, dans les Alpes dauphinoises, d'autre part (sigles utilisés BFN et DOR); il n'existe aucune variation morphologique notable entre ces individus.

Nos essais de croisements ont duré au minimum 10 mois et se sont poursuivis dans la majorité des cas au-delà d'un an. Au cours d'une telle période, on est assuré que chez la plupart des femelles en expérience la maturation des ovocytes s'effectuera et que celles-ci deviendront ovigères. J'ai montré en effet que chez *P. cavaticus* les pontes peuvent intervenir pendant toute l'année et que très souvent le cycle génital de la femelle comprend deux pontes annuelles (HENRY 1965). Les femelles ont été choisies parmi celles maintenues en élevage sans mâle depuis plusieurs mois. J'ai entrepris deux séries d'expériences : la première consiste à réaliser des croisements entre des individus d'origine différente mais appartenant à la même « sous-espèce » ; la seconde en des croisements entre « sous-espèces » différentes.

a) *Croisements entre individus de la même « sous-espèce » mais d'origine différente.*

Ce premier type d'expériences permet de savoir si des croisements féconds sont réalisables entre des populations isolées géographiquement mais que les critères actuels font considérer comme appartenant à la même forme. Dans l'analyse des résultats, nous entendrons par résultat positif (+) l'obtention dans la cavité incubatrice de la femelle d'œufs qui se développeront. En effet, en l'absence de mâle, une femelle peut devenir ovigère sans qu'il y ait développement ultérieur des œufs qui n'ont pas été fécondés. Un tel résultat dans nos expériences sera évidemment exprimé comme négatif (O).

— cas de *cavaticus* :

Dans ces croisements, il faut, afin de supprimer toute incompatibilité mécanique éventuelle qui se produirait lors de l'accou-

plement, choisir des individus de taille très voisine. En effet, les Aselles de Moutiers peuvent atteindre 8 mm, alors que ceux des autres populations utilisées ne dépassent pas 5 mm environ. Aussi les individus de Moutiers mis en expérience mesuraient entre 4 et 6 mm, ce qui correspond à des tailles de jeunes adultes, la maturité sexuelle intervenant dès la fin de la première année. Les six combinaisons possibles ont été réalisées et ont toutes donné des résultats positifs :

♂	MOU	×	♀	SR	→	+
♂	MOU	×	♀	COR	→	+
♂	COR	×	♀	SR	→	+
♂	COR	×	♀	MOU	→	+
♂	SR	×	♀	MOU	→	+
♂	SR	×	♀	COR	→	+

— cas de *valdensis* :

Les individus des deux stations étant de même taille, il n'y a aucune condition particulière à la réalisation de ce croisement. Les deux combinaisons possibles ont donné des résultats positifs :

♂	DOR	×	♀	BFN	→	+
♂	BFN	×	♀	DOR	→	+

— cas de *puteanus* :

Les récoltes de cette forme dans la station beaujolaise ne comprenant pas de mâles mis en élevage, seules des femelles ont été croisées avec des mâles de la population bourguignonne. L'accouplement a été obtenu facilement et le croisement s'est révélé fécond :

♂	BOUR	×	♀	BEAU	→	+
---	------	---	---	------	---	---

Le pourcentage des femelles devenues ovigères et ayant donné des jeunes dans chacun de ces croisements est comparable à celui qu'on obtient dans des élevages effectués à partir d'individus de même origine; le développement des œufs, puis des embryons s'effectue normalement pendant une durée de 2 mois 1/2 en moyenne, ce qui correspond à la durée d'incubation des femelles.

On peut en conclure que pour chaque forme considérée, les croisements entre des individus de différentes populations sont possibles, malgré leur isolement géographique ou leurs petites particularités morphologiques propres. Ces individus de première génération sont féconds; les croisements effectués entre eux ou avec des individus de chacune des deux populations des parents donnent toujours des individus féconds. Ainsi se trouve confirmé le fait que pour chacune des trois formes les différentes populations appartiennent bien à la même espèce.

b) Croisements entre individus de « sous-espèces » différentes :

Dans ces divers croisements, il y a lieu d'observer les mêmes conditions de taille que précédemment. Cette condition est particulièrement importante dans le cas des expériences où intervient, soit des représentants de *valdensis*, soit des *cavaticus* de Moutiers, qui peuvent les uns et les autres atteindre une plus grande taille.

— croisements entre *cavaticus* et *puteanus* :

Des mâles et des femelles de chacune des trois stations précédentes de *cavaticus* ont été respectivement croisés avec des individus des deux sexes de *puteanus* provenant de Bourgogne. Dans le cas du croisement ♂ *cavaticus* × ♀ *puteanus*, j'ai réalisé 5 lots de croisements représentant au total 25 femelles en expérience; comme il est normal, certaines de celles-ci sont devenues ovigères mais aucune n'a conservé sa ponte. Dans le croisement ♀ *cavaticus* × ♂ *puteanus*, un même nombre de femelles a été utilisé et aucune d'entre elles n'a été fécondée. Le détail des croisements se décompose ainsi :

<i>cavaticus</i>			<i>puteanus</i>	
10 ♂	MOU	×	10 ♀	BOUR → O
5 ♂	COR	×	5 ♀	BOUR → O
10 ♂	SR	×	10 ♀	BOUR → O
10 ♀	MOU	×	10 ♂	BOUR → O
10 ♀	COR	×	10 ♂	BOUR → O
5 ♀	SR	×	5 ♂	BOUR → O

— croisements entre *cavaticus* et *valdensis* :

Les *cavaticus* proviennent de la mine de Moutiers et les *valdensis* de la résurgence du Bief Noir; ils sont de même taille à âge égal. Les essais d'hybridation entre ces deux formes se sont poursuivis pendant 18 mois et aucune fécondation croisée n'a pu être obtenue. Certaines femelles ont pondu mais n'ont jamais conservé leurs œufs. Les différents croisements réalisés étaient les suivants :

<i>cavaticus</i>			<i>valdensis</i>	
10 ♂	MOU	×	5 ♀	BFN → O
5 ♂	MOU	×	10 ♀	BFN → O
5 ♀	MOU	×	5 ♂	BFN → O
10 ♀	MOU (*)	×	10 ♂	BFN → O

(*) Il faut noter qu'une de ces 10 femelles remise par la suite en élevage avec des mâles de la même population de *cavaticus* a donné à deux reprises une portée de jeunes.

— croisements entre *puteanus* et *valdensis* :

Ces croisements, dans lesquels j'ai tenu compte des différences de taille des individus, n'ont pas davantage permis d'obtenir des hybrides. Les différents essais tentés sont les suivants :

<i>puteanus</i>			<i>valdensis</i>	
5 ♂	BOUR	×	5 ♀	BFN → O
10 ♂	BOUR	×	10 ♀	DOR → O
5 ♀	BOUR	×	5 ♂	BFN → O
5 ♀	BOUR	×	5 ♂	DOR → O

c) *Cas de la forme walteri.*

Comme nous l'avons souligné précédemment, l'adaptation de cet Aselle au milieu interstitiel a profondément modifié sa morphologie générale. Sa très petite taille est en particulier très caractéristique; la longueur du corps des adultes varie en effet entre 1,5 mm et 2 mm. A taille égale, les individus des autres formes étudiées sont âgés de 1 à 2 mois 1/2 et n'ont subi que deux ou trois mues post-natales; les jeunes mâles sont à l'étape 2 ou 3 de différenciation de leur appareil génital externe, ce qui correspond à des stades précoces où l'appareil génital n'est pas encore fonctionnel (HENRY 1969). Il serait donc vain dans ces conditions de tenter des croisements entre ces individus immatures et des *walteri* adultes. Cette incompatibilité naturelle confirme l'indépendance spécifique de cet Aselle interstitiel. On peut encore en trouver la preuve dans la nature où la cohabitation de *walteri* et de populations hyporhéiques de *cavaticus* ou de *puteanus* a pu être mise en évidence sans trace d'hybridation.

Il s'avère donc qu'il y a impossibilité de croiser expérimentalement les quatre « sous-espèces » présumées de *cavaticus* entre elles. Il convient de bien insister sur ce résultat négatif qui n'est pas dû à un obstacle mécanique en ce qui concerne les trois formes mises en expérience. En effet, outre le fait que les individus utilisés étaient de taille très voisine, il faut noter que les organes copulateurs des mâles ont un type de structure très semblable, ce qui explique leur rattachement à une seule espèce, et que les femelles ont des caractères morphologiques presque identiques; il serait parfois bien difficile de les distinguer les unes des autres tant elles sont voisines. Ces résultats rejoignent ceux de VANDEL (1926); l'auteur montre que la différence de conformation de l'appareil génital ne constitue pas un obstacle qui s'oppose au croisement entre espèces différentes d'Isopodes. Il pense au contraire que la séparation des espèces est due à un phénomène psychique, l'attraction spécifique des mâles vers les femelles.

L'isolement géographique ne peut pas être davantage retenu pour expliquer cet échec, puisque nous avons vu que différentes populations d'une même forme se croisaient très facilement, bien que très éloignées les unes des autres géographiquement. Il reste donc, pour rendre compte de cette impossibilité de fécondation croisée, à envisager l'isolement spécifique. Nous avons dit précédemment que l'interfécondité n'est généralement pas possible entre les différentes espèces d'Isopodes et qu'elle peut être considérée pour ces Arthropodes comme un excellent critère spécifique. Nous avons affaire ici à des espèces indépendantes, ce qui est tout à fait compatible avec les autres données que nous avons exposées sur chacune d'elles.

Parmi les autres résultats d'ordre biologique susceptibles d'apporter de nouveaux arguments en faveur de l'indépendance spécifique de ces formes il faut mentionner l'étude des surfaces respiratoires et des zones d'échange d'ions de ces Aselles. On sait que chez les Asellides, la respiration est assurée par les trois dernières paires de pléopodes. Les régions respiratoires de ces appendices peuvent être mises en évidence par l'action du nitrate d'argent (FRANZL 1940) ou par l'utilisation de colorants vitaux (REMY 1925). LAGOUTTE (1966) a appliqué, sur nos conseils, ces techniques à un certain nombre d'espèces d'Aselles, en particulier aux trois formes du groupe *cavaticus* : *cavaticus* s. str., *puteanus* et *valdensis*. Outre les zones d'hématose localisées sur les endopodites et les exopodites des pléopodes III, IV et V, on note la présence chez les Aselles d'une aire à fonction respiratoire sur la face sternale du pléotelson. La forme de cette plage varie suivant les espèces et apparaît comme caractéristique d'une espèce donnée; l'auteur la considère comme un caractère systématique utile pour séparer différentes formes assez voisines morphologiquement. Or, *cavaticus*, *puteanus* et *valdensis*, qui sont dans ce cas, possèdent justement chacune une aire bien définie sur le pléotelson, ce qui témoigne à nouveau de leur indépendance. La mise en évidence de ces surfaces d'échange qui ne peut être obtenue que sur le vivant, montre l'intérêt d'étudier en systématique des organismes vivants chaque fois que cela est possible.

4. — DONNÉES ÉCOLOGIQUES.

La recherche de ces Asellides dans les divers types de milieux hypogés aquatiques montre que *P.c. cavaticus* peuple aussi bien les eaux souterraines d'origine karstique que celles des nappes phréatiques (Grundwasser des auteurs allemands). Par contre, dans l'état actuel des prospections, il semble que chacune des autres

formes ne colonise qu'un seul type de milieu. Elles pourraient donc se définir également par leurs caractères écologiques.

La forme *walteri* est sans conteste la plus adaptée à son milieu de vie, le domaine interstitiel; elle n'a jamais été rencontrée dans un autre biotope hypogé. Sa petite taille lui permet de vivre dans les interstices les plus fins. Découverte à l'origine dans des nappes phréatiques, l'utilisation récente du procédé de tubage mis au point par BOU et ROUCH (1967) a permis de confirmer son existence dans le milieu interstitiel, qu'il soit phréatique ou hyporhéique. En effet, les sondages effectués dans les nappes phréatiques, dans les nappes alluviales ou sous-fluviales des rivières ont permis d'y déceler d'importantes populations. On peut désormais affirmer que *walteri* est une espèce de *Proasellus* strictement psammique dont la répartition géographique assez vaste est liée à des vallées fluviales où elle colonise abondamment les nappes alluviales et le sous-écoulement des cours d'eau.

La forme *puteanus*, comme la précédente, n'a été récoltée que dans le domaine interstitiel. Mise en évidence, à l'origine, dans des puits qui constituent un moyen d'accès à la nappe phréatique, elle a été ensuite capturée par la méthode des trous CHAPPUIS-KARAMAN dans une source alimentée par une nappe phréatique locale; elle vient enfin grâce au procédé de tubage d'être découverte par nous dans le milieu hyporhéique. Il est à noter que la répartition actuelle de cette forme reste étroitement liée à des massifs calcaires sans que sa présence dans ces réseaux aquifères ait pu être mise en évidence. Les conditions de vie de *puteanus* sont à rapprocher de celles de la forme *strouhali* qui n'est connue jusqu'à présent en Autriche que dans les puits; son étude écologique détaillée, en particulier sa recherche dans les divers types de milieu interstitiel devrait permettre de confirmer le caractère phréatique de cette forme.

La forme *valdensis*, au contraire des précédentes, vit dans les différents types de biotopes qu'offrent les eaux souterraines des massifs calcaires; elle y affectionne plus particulièrement les cours d'eau à fort débit et à basse température et montre une tendance très nette à la rhéophilie. Elle n'a pas été, à ce jour, récoltée dans le milieu interstitiel, bien que des recherches dans ce domaine aient déjà été entreprises au voisinage des régions karstiques qui l'abritent. Ce serait donc une espèce strictement cavernicole confinée dans les cavités du Jura et des Alpes dauphinoises.

La forme *cavaticus* présente une grande variété de biotopes. Elle a été généralement considérée comme une forme cavernicole ancienne confinée dans les eaux souterraines des massifs calcaires où elle se serait retirée à la suite de conditions climatiques défavo-

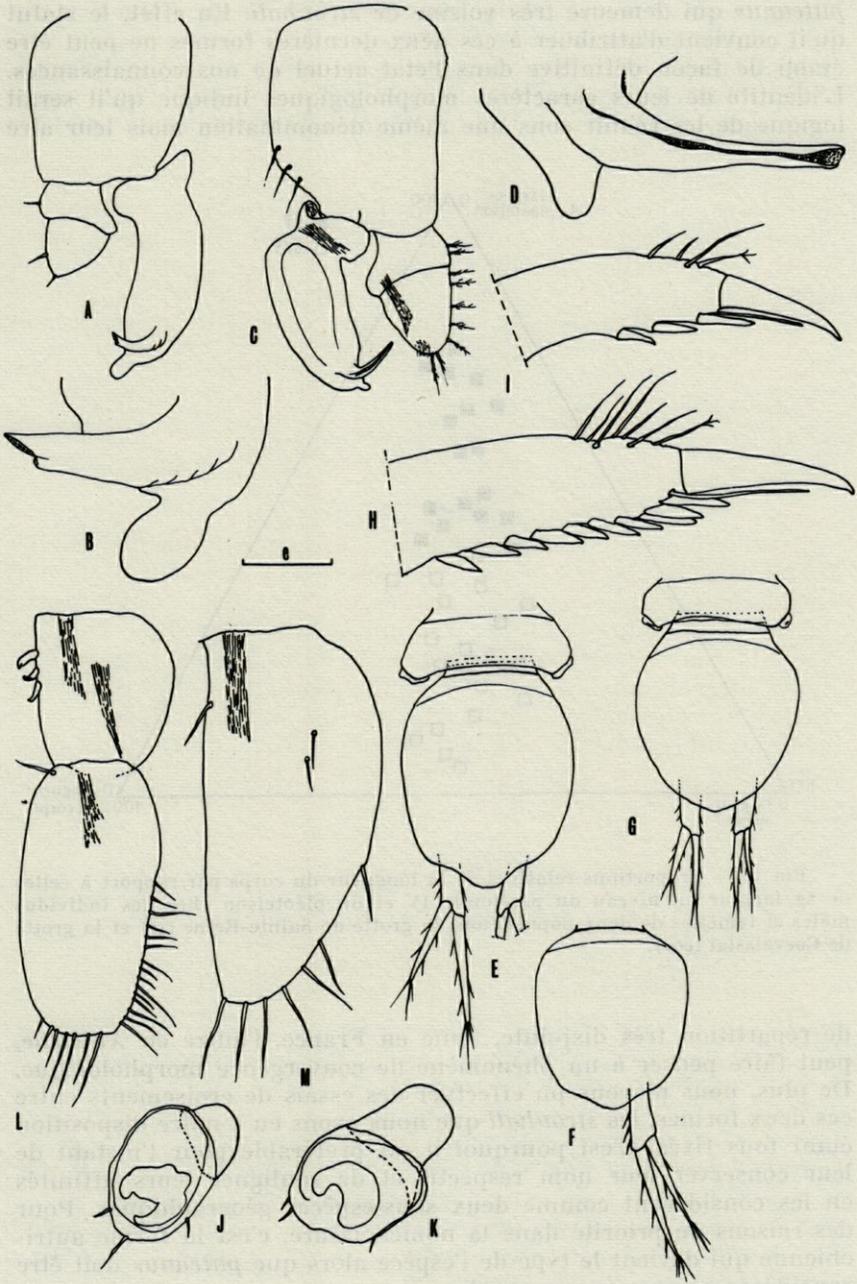
rables au cours des glaciations quaternaires. La majorité des stations connues sont effectivement des cavités karstiques (grottes, galeries artificielles, résurgences) situées dans les massifs calcaires de l'Europe occidentale. Mais elle est aussi signalée dans le domaine phréatique où elle semble exister, indépendamment de sa présence dans les eaux libres karstiques. C'est ainsi qu'elle vit dans les alluvions quaternaires de la plaine du Rhin ou au fond des grands lacs alpins. Nous venons enfin de la découvrir, très récemment, dans le milieu hyporhéique où elle y constitue d'abondantes populations. A la lumière de toutes ces données, on ne peut plus considérer la forme *cavaticus* comme un *Aselle* cavernicole typique lié aux eaux karstiques mais comme une espèce hypogée capable d'envahir également le milieu phréatique.

CONCLUSIONS

Au terme de ces observations, il est donc fondé de scinder définitivement l'espèce polymorphe *Proasellus cavaticus*, que nous considérons depuis longtemps comme une espèce collective (HENRY 1966) en plusieurs entités spécifiques distinctes. En effet, les résultats convergents fournis par les critères morphologiques, les études biogéographiques et écologiques, ainsi que l'impossibilité de réaliser des croisements, indiquent que les formes étudiées constituent des espèces indépendantes; chaque nouvelle espèce ainsi créée correspond à une des prétendues sous-espèces, à l'exception de

FIG. 2.

- A. — Pléopode II ♂ droit, face sternale, de *P. synaselloides*, $e = 100 \mu$.
 B. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 15 \mu$.
 C. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. franciscoi*, $e = 140 \mu$.
 D. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 28 \mu$.
 E. — Pléotelson en vue dorsale de *P. cavaticus* de la grotte de Sainte-Reine, $e = 575 \mu$.
 F. — Pléotelson en vue dorsale de *P. cavaticus* de la Loue, $e = 575 \mu$.
 G. — Pléotelson de vue dorsale de *P. cavaticus* de la grotte de Corveissiat, $e = 575 \mu$.
 H. — Dactylopodite du périopode I droit d'un mâle de *P. cavaticus* de la grotte de Sainte-Reine, $e = 60 \mu$.
 I. — Dactylopodite du périopode I droit d'un mâle de *P. cavaticus* de la Loue, $e = 60 \mu$.
 J. — Oostégite rudimentaire d'une femelle de *P. cavaticus*, $e = 300 \mu$.
 K. — Oostégite rudimentaire plus développé d'une femelle de *P. cavaticus*, $e = 300 \mu$.
 L. — Pléopode I ♂ gauche, face sternale, de *P. cavaticus*, $e = 140 \mu$.
 M. — Pléopode II ♀ gauche, face sternale, de *P. cavaticus*, $e = 140 \mu$.



puteanus qui demeure très voisine de *strouhali*. En effet, le statut qu'il convient d'attribuer à ces deux dernières formes ne peut être établi de façon définitive dans l'état actuel de nos connaissances. L'identité de leurs caractères morphologiques indique qu'il serait logique de les réunir sous une même dénomination mais leur aire

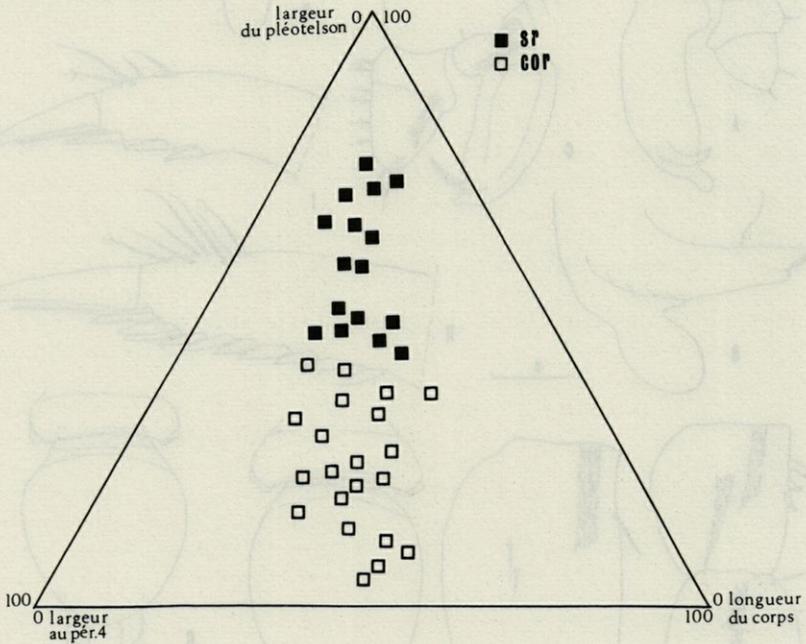


FIG. 3. — Proportions relatives de la longueur du corps par rapport à celles de sa largeur au niveau du périonite IV et du pléotelson chez des individus mâles et femelles de deux populations, la grotte de Sainte-Reine (sr) et la grotte de Corveissiat (cor).

de répartition très disjointe, l'une en France, l'autre en Autriche, peut faire penser à un phénomène de convergence morphologique. De plus, nous n'avons pu effectuer des essais de croisements entre ces deux formes, les *strouhali* que nous avons eu à notre disposition étant tous fixés. C'est pourquoi il est préférable pour l'instant de leur conserver leur nom respectif et de souligner leurs affinités en les considérant comme deux sous-espèces géographiques. Pour des raisons de priorité dans la nomenclature, c'est la forme autrichienne qui devient le type de l'espèce alors que *puteanus* doit être considérée comme sa sous-espèce.

L'ancienne espèce *P. cavaticus* s'articule donc de la manière suivante :

Proasellus cavaticus (Leydig, 1871).

Proasellus walteri (Chappuis, 1948).

Proasellus valdensis (Chappuis, 1948).

Proasellus strouhali strouhali (Karaman, 1955).

Proasellus strouhali puteanus (Henry, 1966).

Le résultat fondamental de cette étude est de reconnaître dans *P. cavaticus* plusieurs espèces distinctes. Mais cette reconnaissance de l'autonomie spécifique à certaines anciennes sous-espèces repose le problème des autres sous-espèces, c'est-à-dire *foreli*, *leruthi* et les quatre non nommées. Doivent-elles être considérées à nouveau comme des sous-espèces particulières ou disparaître et être confondues avec la forme spécifique la plus proche ? Il faut alors se rappeler que les différences qui ont été utilisées pour les séparer de l'espèce-type sont très minimes et qu'elles se rapportent essentiellement à des caractères de phanérotaxie sujets à grande variation. Dans ces conditions considérer comme sous-espèces des formes très proches de l'espèce-type entraîne à créer des sous-espèces nouvelles pour toutes les populations qui se distinguent les unes des autres par de très petites différences seulement. Nous devrions par exemple pour les trois colonies de *cavaticus* dont il a été question précédemment (MOU, SR et COR) définir trois sous-espèces particulières puisqu'elles sont différentes entre elles et que chacune se distingue suffisamment des autres populations connues. Aussi sommes-nous entièrement d'accord avec CHAPPUIS (1949) quand il conseille de ne pas nommer les différentes populations de *cavaticus* qui constituent, à cause de leurs variations morphologiques inévitables dans une aire de répartition aussi vaste, autant de variétés reconnaissables. Cependant, il est bien entendu que ces différences observées n'affectent pas les caractères fondamentaux des pléopodes; en effet, sans l'application de cette condition, aucune systématique cohérente ne pourrait être établie. Le démantèlement de *P. cavaticus* nécessite une nouvelle définition de l'espèce et en particulier une étude des nouvelles limites de sa variabilité morphologique. La description qui va être donnée permet de mettre en évidence l'unité anatomique incontestable de cette espèce, malgré les nombreuses variations qui l'affectent. La stabilité des caractères spécifiques sera traduite dans une diagnose courte et précise. Une diagnose analogue sera faite pour chacune des autres espèces du groupe.

DESCRIPTION DE *PROASELLUS CAVATICUS* (LEYDIG, 1871)

Asellus sieboldii de Rougemont 1876, *Bull. Soc. neuchatel, Sci. nat.*, p. 152.

Asellus foreli Blanc 1879, *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, p. 377.

Asellus cavaticus subsp. *foreli* Chappuis 1948, *Revue suisse Zool.*, p. 558.

Asellus cavaticus subsp. *leruthi* Arcangeli 1935, *Bull. Mus. Hist. nat. Belg.*, p. 2.

Asellus cavaticus subsp. *Hölloch* Chappuis 1953, *Notes biospéol.*, p. 73.

Asellus cavaticus subsp. *Vorarlberg* Strouhal 1957, *Annln naturh. Mus. Wien*, p. 274.

Taille : elle présente un remarquable dimorphisme. En effet, l'observation de nombreuses populations et les données bibliographiques (MIETHE 1899, TATTERSALL 1930, STAMMER 1932, ARCANGELI 1935, REMY 1948) montrent que la taille des individus varie autour de deux valeurs suivant les stations. Ces deux dimensions moyennes de la longueur du corps sont de 4,5 et 7,5 mm environ. J'avais déjà souligné qu'il pouvait exister une grande différence de taille entre les individus de différentes stations, en particulier pour ceux de la grotte de Sainte-Reine et de la mine de Moutiers (HENRY 1965). L'importance des récoltes effectuées à ce jour dans ces deux stations confirme très nettement ces premières observations. La taille moyenne des 182 individus adultes capturés à la grotte de Sainte-Reine est de 4,3 mm, le plus grand observé, une femelle, atteignait exceptionnellement 6 mm, alors que les 185 exemplaires pêchés à la mine de Moutiers mesurent en moyenne 7,4 mm, le plus grand d'entre eux, un mâle, mesurait 8,4 mm et le plus petit 6,4 mm. Il s'avère donc, comme je l'avais envisagé par l'étude des *Aselles* de ces deux stations, que *P. cavaticus* est constitué par deux races qui se distinguent l'une de l'autre par une différence de taille d'au moins 3 mm. Une station, la mine de Faulx (Meurthe-et-Moselle), découverte par HUSSON (REMY 1948) démontre particulièrement bien l'existence de ces deux races. Il y a été récolté, en effet, des grands et des petits individus, tous adultes, qui appartiennent à deux colonies différentes nettement séparées l'une de l'autre. La première, à 500 m de l'entrée, comprenait 26 individus dont les plus grands atteignaient 8 mm alors que la seconde, située à 1 km de l'entrée était formée de 56 individus de petite taille, le plus grand mesurant 5 mm. Husson avait observé des différences de taille dans d'autres stations; d'après une communication orale de l'auteur, les *cavaticus* récoltés dans une source à Crévéchamps, dans les mines de fer du Val de fer à Maron et de Sainte-Anne à Sexey-aux-Forges, trois stations en Meurthe-et-Moselle, appartiennent à la petite race, alors que

ceux récoltés dans le nord du département dans les mines de fer de Saint-Paul à Moyeuivre et de Moutiers sont de la grande race. Le même dimorphisme s'observe dans les populations de Grande-Bretagne où les individus du Pays de Galles atteignent 8 mm et ceux du Somerset, plus au sud mesurent au maximum 5 mm en moyenne. Il arrive que certaines stations fournissent des Aselles dont la taille moyenne ne corresponde, ni à l'une, ni à l'autre des deux races. Ces valeurs moyennes de la taille des diverses populations peuvent en effet être faussées, soit par le prélèvement répété des plus grands individus, soit par la récolte exclusive des plus jeunes individus par suite des méthodes de capture utilisées. La taille moyenne qui pourra être évaluée dans ces conditions sera inférieure à ce qu'elle est en réalité. C'est ainsi que GRÜNER (1965) estime à 6 mm la longueur moyenne des individus de *P. cavaticus* appartenant à des populations dont les plus grands atteignent 8 mm. Il s'agit là d'une taille intermédiaire et ces Aselles appartiennent sans aucun doute à la grande race. De même une récente station découverte par JUBERTHIE et ROUCH, la résurgence des Cent-Fons (Hérault) a fourni de nombreux individus de très petite taille, nettement inférieure à 4 mm. Leur étude montre qu'il s'agit de très jeunes individus qui ne sont pas encore parvenus à leur taille adulte; celle-ci doit se situer approximativement autour de 4,5 mm et la population peut être considérée comme appartenant à la petite race.

Forme du corps : allongé et à bords latéraux subparallèles, le corps est généralement 4,5 fois plus long que large. Mais ce coefficient peut être plus faible pour certaines populations. C'est le cas par exemple pour les individus de la grotte de Corveissiat (Ain) ou ceux de la grotte d'Azé (Saône-et-Loire) dont la longueur du corps n'est que 3,8 fois sa largeur, ce qui leur confère un aspect trapu caractéristique. Si l'on porte sur un graphique à trois dimensions la taille, la largeur du corps au péréonite IV et celle au milieu du pléotelson d'individus originaires de deux populations différentes par leur coefficient d'allongement, comme celles de Sainte-Reine et de Corveissiat, on obtient deux nuages bien homogènes qui représentent chacun une des deux populations (fig. 3). Le pléotelson participe à cette variation générale de la forme du corps; normalement plus long que large, il est aussi long que large dans le cas des individus élargis. Il peut en outre présenter une certaine variation de forme d'une station à l'autre. C'est ainsi qu'il est généralement à bords subparallèles dans la plupart des stations, mais il présente parfois un aspect triangulaire, sa largeur au tiers postérieur étant alors 1/5 fois plus petite qu'au tiers antérieur (fig. 2 E, F, G).

Antennules : la hampe est composée de 4 articles et non de 3 comme on l'admet généralement; RACOVITZA (1950) avait montré que le quatrième article de l'antennule des Asellides faisait partie de la hampe. J'ai vérifié sur *P. cavaticus* le bien-fondé de cette étude; la musculature de la hampe s'étend sur 4 articles alors que les articles suivants qui en sont dépourvus constituent le fouet. Celui-ci est plus long que la hampe et ne montre jamais plus de 8 articles. Chaque article du fouet, sauf le premier et le dernier, porte sur son bord distal 1 lame olfactive de 130 μ environ; le nombre maximal observé de ces organes sensoriels est de 6 chez les mâles dont le fouet est formé de 8 articles et de 5 chez les

femelles dont le fouet possède 7 articles. A la naissance, quelle que soit la population, le fouet est formé de 3 articles et porte une seule lame olfactive sur l'article médian. Par la suite, au cours de la croissance, l'augmentation du nombre d'articles antennulaires est variable d'une station à l'autre et demeure indépendante de la taille des individus. On trouve ainsi des individus de même taille à 8 articles et 6 lames ou à 5 articles et 3 lames seulement. On ne peut donc utiliser le nombre de lames olfactives comme critère spécifique; seule l'absence de ces organes sur le premier et le dernier article du fouet est significative.

Antennes : elles dépassent toujours la moitié du corps chez les deux sexes et sont même dans certaines populations presque aussi longues que le corps. La hampe est formée de 6 articles et le fouet comporte plus de 30 articles; dans le cas de grands individus, ce nombre dépasse 60.

Pièces buccales : l'aspect et la structure de ces appendices sont assez stables, non seulement au niveau de l'espèce *cavaticus*, mais aussi au niveau du groupe, voire du genre. Les faibles variations qui peuvent être observées affectent en général le nombre des soies, des dents ou des tiges des différentes pièces et ne semblent pas avoir une signification systématique au niveau spécifique. A la mandibule gauche, le lobe porte 8 à 14 soies semi-pennées, l'apophyse dentaire 4-5 dents apicales et la lacinia mobilis 3 dents. A la mandibule droite, le lobe porte 10-15 soies et l'apophyse dentaire les 4 dents usuelles. La lame interne de la maxillule porte distalement 5 tiges pennées; ce caractère longtemps considéré comme typique des *Proasellus* se retrouve en réalité chez la plupart des genres d'Asellides (*Synasellus*, *Baicalasellus*, *Conasellus*). DUDICH (1925) qui avait reconnu avec raison la valeur de ce caractère pour les *Asellus* s. str. dont la lame interne de la maxillule ne porte que 4 tiges, considéra à tort qu'il en était de même pour les 5 tiges des *Proasellus*. Ce critère est, à mon avis, responsable en grande partie de la grande hétérogénéité qui régna par la suite dans ce sous-genre, défini par opposition au sous-genre *Asellus*.

Le bord interne des maxillipèdes comprend un rétinacle formé de 3 à 7 crochets, un des côtés ayant souvent 1 crochet de moins que l'autre. Chez la femelle ovigère, le coxa du maxillipède porte un oostégite réduit muni de 8 à 12 soies plumeuses; cet oostégite qui a l'aspect d'un petit lobe ovale peut être glabre chez d'autres espèces du groupe, comme *P. synoselloides*, ou même être absent, comme chez *P. walteri*.

Péréiopodes : la description détaillée de ces appendices n'est pas d'un intérêt primordial pour la connaissance de cette espèce. Aussi plutôt que de décrire avec précision tous les péréiopodes et l'ensemble de leur phanérotaxie, je n'envisagerai que l'étude de l'armature sternale des dactylopodites, qui fournit un caractère souvent utilisé dans les diagnoses des espèces d'Asellides.

La taille des péréiopodes croît progressivement du premier au dernier sauf pour le quatrième qui n'est pas plus long que le troisième. Ces deux paires de péréiopodes ont généralement la même longueur et la même forme, quel que soit le sexe des individus. Les mâles de *P. cavaticus* ne présentent donc pas de dimorphisme sexuel au péréiopode IV, comme

c'est la règle chez les mâles de *Proasellus*. Ce caractère sexuel secondaire consiste en une transformation de l'appendice en crochet nuptial; elle est très accentuée chez les formes épigées où elle se traduit par un raccourcissement considérable du péréiopode accompagné d'une courbure très nette du carpopodite et du propodite. Cette déformation a très généralement tendance à s'atténuer chez les mâles des formes hypogées, mais peut toujours y être décelée par la présence d'un péréiopode IV qui est resté plus court que les précédents. Ce caractère a donc complètement disparu chez *cavaticus* et les espèces du groupe, ainsi que dans plusieurs genres d'Aselloïdes hypogés, comme *Stenasellus* et *Synasellus* par exemple. Certains auteurs ont tenté d'expliquer cette absence de spécialisation de cet appendice. RACOVITZA (1950), puis CHAPPUIS (1953) pensent qu'il s'agit d'une structure primitive et qu'elle témoigne de l'ancienneté des formes. MAGNIEZ (1968) à propos de l'espèce polytypique *Stenasellus virei* envisage plutôt un phénomène de juvénilité qui affecte les adultes. Il est incontestable, en effet, que l'allongement considérable du cycle vital des formes hypogées retentit très nettement sur certains aspects morphologiques. L'apparition des phanères qui se produit au cours des mues successives s'effectue plus lentement chez les hypogés aux intermues très longues que chez les épigés aux mues fréquentes. Aussi les premiers sont-ils caractérisés par une phanérotaxie plus réduite que les seconds. La lenteur de la morphogenèse pourrait peut-être aussi rendre compte de l'absence ou de la faible spécialisation du péréiopode IV des mâles des formes hypogées.

Péréiopodes I : l'adaptation à la fonction préhensile de la première paire de péréiopodes s'est traduite par un développement assez important de la phanérotaxie sternale du dactylopodite qui constitue la partie mobile de la pince. Cette modification est généralement bien nette chez *P. cavaticus* où l'armature sternale est formée le plus souvent d'un grand nombre d'épines dactyliennes. Les individus de nombreuses populations étudiées présentent aux dactylopodites, chez les mâles, une rangée de 8 à 10 épines disposées en série continue et serrées les unes contre les autres (fig. 2 H); chez les femelles, leur nombre dépasse rarement 6 et leur disposition est moins régulière. Une armature dactylienne aussi importante ne se rencontre normalement que chez les espèces épigées du genre (*P. meridianus*, *P. coxalis* par exemple); elle est exceptionnelle chez les *Proasellus* hypogés qui présentent généralement une réduction très notable de tous les phanères. Mais les découvertes récentes de populations de *cavaticus*, dans la partie méridionale de son aire, nous indiquent que ce caractère n'est pas constant chez l'espèce. En effet, les nombreux individus observés de ces colonies possèdent des péréiopodes garnis d'un nombre réduit d'épines dactyliennes; cette garniture sternale est formée de 2 à 5 épines suivant les stations et ne diffère pas alors de celle des autres espèces hypogées du genre (fig. 2 I).

Péréiopodes II à VII : si le nombre d'épines sternales des dactylopodites est un caractère commode dans les diagnoses de certaines espèces d'Aselloïdes, il ne peut être pris en considération pour caractériser *P. cavaticus*. Le nombre de ces épines est très variable suivant les individus et les stations. En général, il y a 1 à 3 épines dactyliennes sans répar-

tion fixe sur la série des six péréiopodes. On peut noter cependant que la présence d'une seule épine sternale sur les 6 péréiopodes est exceptionnelle et que l'armature des péréiopodes postérieurs est plus importante que celle des antérieurs. On observe aussi que le nombre de ces phanères augmente avec la taille des individus pour une population donnée, mais qu'il est par contre totalement indépendant de la taille moyenne de la population. C'est ainsi qu'un mâle de 4,2 mm de la grotte de Sainte-Reine présente 3 épines dactyliennes sur les péréiopodes II à VII et qu'un mâle de 8,1 mm de Moutiers n'en a que 2 sur les péréiopodes II à IV et 3 sur les derniers. La face interne des coxopodites des 4 premières paires de péréiopodes porte des oostégites chez les femelles adultes; ceux-ci présentent différents aspects suivant l'état génital de la femelle. Pendant la période d'incubation, les oostégites sont fonctionnels et forment la poche incubatrice ou marsupium. En dehors de cette période, ces pièces sont très réduites et se présentent toujours sous forme de petites expansions lamelleuses des coxopodites; leur longueur ne dépasse pas alors 0,2 mm environ (fig. 2 J, K). Cette réduction est beaucoup plus accentuée que celle qui affecte les oostégites des femelles des espèces érigées au même stade. Chez la femelle d'*A. aquaticus* ou de *P. meridianus* par exemple, les oostégites sous leur aspect réduit sont représentés par des lames rectangulaires de 0,5 mm de long qui se détachent nettement du coxopodite sur lequel elles s'insèrent. Les femelles de *Stenasellus virei* présentent également pendant les intervalles de repos sexuel des oostégites non fonctionnels de grande taille qui peuvent dans le cas de certaines femelles atteindre et chevaucher leurs symétriques (MAGNIEZ 1968). Il y aurait donc chez *P. cavaticus*, ainsi d'ailleurs que chez les autres *Proasellus* hypogés, une tendance très générale à la réduction des oostégites non fonctionnels. Chez un certain nombre de formes phréatiques, comme *P. walteri*, *P. albigensis*, par exemple, leur disparition est même réalisée. Les femelles de ces formes ne présentent des oostégites qu'en période d'incubation et, à ce stade, le coxa du maxillipède ne porte plus d'oostégite rudimentaire normalement présent chez les femelles ovigères des autres espèces.

Pléopodes 1 des mâles : l'aspect de cet appendice est assez stable (fig. 2 L), les variations les plus importantes qui l'affectent concernent le nombre des crochets du rétinacle et des tiges de l'exopodite. Le protopodite se présente toujours comme un article subquadrangulaire, aussi long que large, muni sur son bord interne d'un ou plusieurs crochets rétinaculaires. Si elle est sans valeur spécifique, la structure du rétinacle est stable pour chaque population; il n'y a aucune relation entre la taille des individus et le nombre de crochets. La musculature de cet article possède 2 faisceaux musculaires, un muscle sterno-protopodial interne et un muscle propodo-exopodial externe très peu développé; le muscle propodo-exopodial interne qui existe chez certains Asellides et chez les *Stenasellidae* a disparu chez les *Proasellus*. L'exopodite, quadrangulaire, environ 2 fois plus long que large et 2 fois plus long que le propodite, est uniarticulé. Son extrémité, peu convexe, permet toujours de distinguer un bord distal subrectiligne garni de 5 à 8 tiges lisses ou plumeuses, longues ou courtes. Sur les régions médiale et distale de son bord externe, il porte jusqu'à 20 tiges inégales lisses ou

plumeuses. Le nombre et la répartition des tiges exopodiales sont très variables d'une population à l'autre et sont fonction de l'âge des individus; pendant la phase juvénile des mâles, seul le bord distal porte quelques tiges, puis, au cours des mues, leur nombre s'accroît par apparition de nouvelles tiges sur le bord externe.

Pléopodes II des mâles : la constitution de ces appendices est le caractère primordial pour la définition de l'espèce. Il convient en particulier de bien décrire la structure de l'endopodite qui joue le rôle d'organe copulateur. Les auteurs avaient jusqu'à ce jour sous-estimé la valeur réelle de la structure fine de cet article, s'attachant plutôt à représenter son aspect général. Or, il s'avère que l'extrémité de l'endopodite conserve une grande stabilité de structure, alors que d'autres régions de ces appendices peuvent présenter des variations très appréciables. Le pléopode II ♂ de *P. cavaticus* rappelle dans sa forme générale celui de *P.s. strouhali* et *P.s. puteanus*, mais il diffère par contre très nettement de celui de *P. walteri* et *P. valdensis*. Le protopodite est subquadrangulaire massif, légèrement plus étroit dans sa partie distale, un peu plus long que large (fig. 1 B); il porte sur la moitié terminale du bord interne 1 à 3 tiges plumeuses submarginales. Une de ces tiges peut être parfois remplacée chez les mâles de certaines populations (Mont-Ventoux, Sauve) par un crochet analogue aux crochets rétinaculaires du pléopode I (fig. 4 D). Le protopodite contient une musculature bien développée : les muscles protopodo-exopodial interne et externe sont assez comparables à ceux des autres *Asellidae*, le muscle externe étant assez puissant, alors que le muscle interne est beaucoup plus faible. La position du muscle protopodo-endopodial est par contre caractéristique du groupe *cavaticus*; il s'agit d'un muscle très court et grêle qui s'insère sur la partie distale du bord interne d'une part, et au sommet de l'angle externe proximal de l'endopodite d'autre part. L'exopodite est un article biarticulé dont le galbe peut être comparé à celui du gland de Chêne dans sa cupule. Cette comparaison avancée par RACOVITZA (1920) pour décrire l'exopodite du pléopode II ♂ des *Asellides* s'applique d'ailleurs mieux aux espèces du groupe *cavaticus* qu'aux autres *Proasellus*. L'article proximal, court et cupuliforme, porte sur la marge externe 1 à 4 tiges plumeuses. La forme de l'article distal et son rapport de taille avec l'endopodite sont assez variables d'une station à l'autre et ne présentent pas de valeur systématique. Généralement, il est subtriangulaire à sommet arrondi, plus long que large, 2 fois 1/3 plus long que l'article proximal (fig. 4 A); dans un certain nombre de stations, son sommet est très obtus et sa longueur, égale à sa largeur, est à peine 2 fois plus grande que celle du premier article (fig. 4 B); l'exopodite dans ce cas est plus petit que l'endopodite. Enfin les mâles du Mont-Ventoux possèdent un exopodite dont

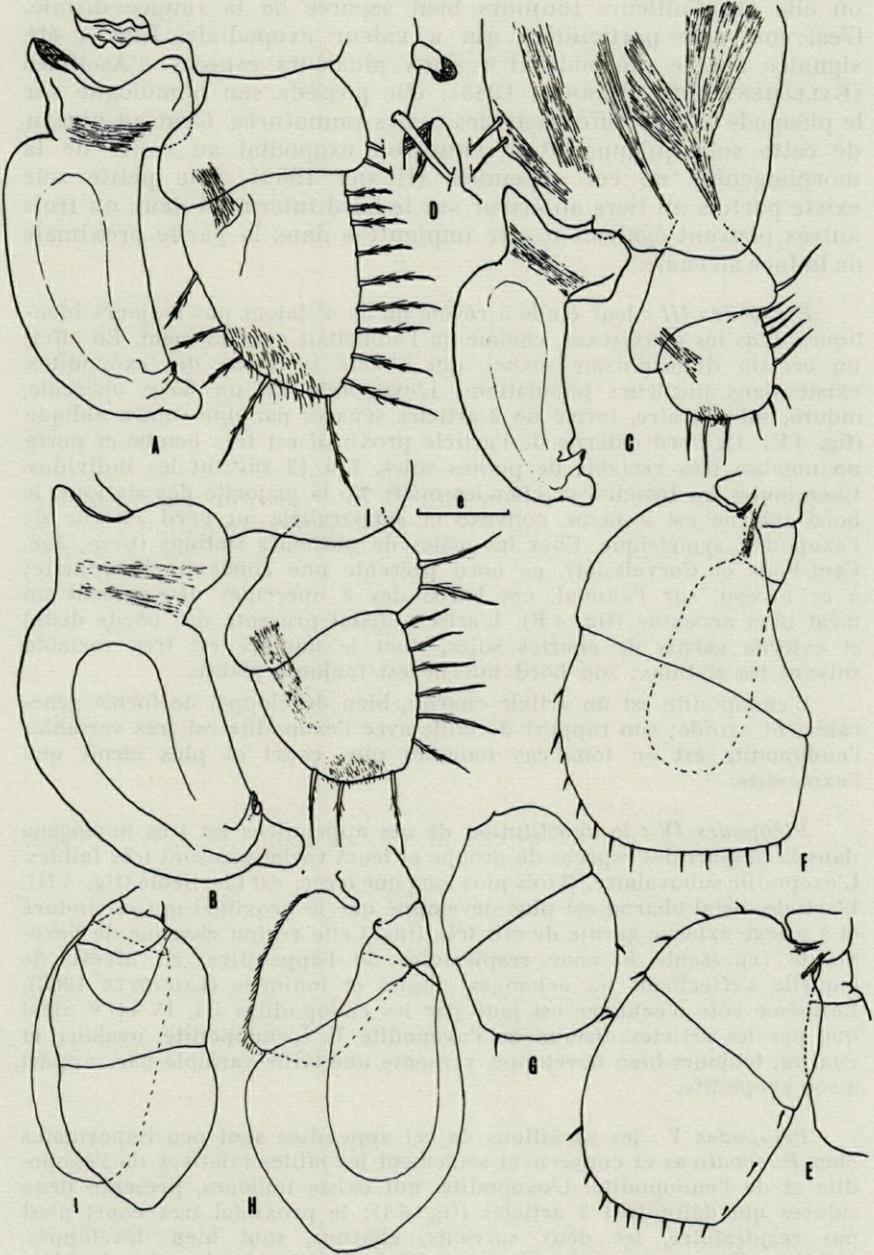
l'article distal est subcirculaire et sa longueur égale à celle de l'article proximal (fig. 4 C); la longueur de cette rame est alors égale à la moitié de celle de l'endopodite. L'article distal de l'exopodite porte toujours sur ses marges externe et distale, exceptionnellement sur sa marge interne, une rangée continue de tiges plumeuses dont le nombre varie de 5 à 14; une aire pilifère, bien développée, formée de cils très fins, orne toujours le bord distal interne. Un muscle oblique existe entre les deux articles exopodiaux.

La forme de l'endopodite et son rapport de taille avec le protopodite sont, au contraire, assez stables chez les mâles des différentes populations, mais c'est surtout la structure détaillée de son extrémité qui montre la plus grande homogénéité dans l'espèce et qui doit être considérée comme le caractère spécifique fondamental. L'endopodite est un article vésiculeux, dont la constitution générale est caractéristique du genre *Proasellus* (HENRY et MAGNIEZ 1969). L'apophyse tergale, très massive, est légèrement dirigée vers l'exopodite. Le goulot, assez large et très incliné vers l'exopodite, détermine avec l'apophyse un angle d'environ 90°. Il est constitué par l'enroulement de la partie distale du bord ventral de l'invagination sternale, dont les marges se recouvrent tergalement; ainsi se trouve formée une gouttière parfaite, ouverte à l'extrémité par un orifice légèrement oblique.

Pléopodes II des femelles : ces appendices uniarticulés ont un aspect assez uniforme dans le genre *Proasellus*. Chez *P. cavaticus*, leur forme habituelle est subtriangulaire, à bord interne rectiligne et à bord externe régulièrement convexe, garni de plusieurs tiges plumeuses dont le nombre est très variable suivant l'âge et l'origine des femelles (fig. 2 M); on compte le plus souvent de 5 à 10 tiges, la plus proximale étant toujours insérée au milieu du bord externe,

FIG. 4. — *Proasellus cavaticus* (Leydig).

- A. — Endopodite et exopodite du pléopode II gauche d'un mâle de la grotte de Remouchamps, $e = 100 \mu$.
- B. — Endopodite et exopodite du pléopode II gauche d'un mâle de la grotte de Sainte-Reine, $e = 55 \mu$.
- C. — Pléopode II gauche d'un mâle du Mont-Ventoux, $e = 50 \mu$.
- D. — Bord interne distal du protopodite d'un pléopode II droit d'un mâle du Mont-Ventoux, $e = 60 \mu$.
- E. — Exopodite et endopodite d'un pléopode III droit d'un mâle de la mine de Moutiers, $e = 300 \mu$.
- F. — Exopodite et endopodite d'un pléopode III droit d'un mâle des exsurgences des Cent-Fons, $e = 100 \mu$.
- G. -- Exopodite d'un pléopode III gauche d'une femelle des exsurgences des Cent-Fons, $e = 200 \mu$.
- H. — Pléopode IV droit, $e = 250 \mu$.
- I. — Pléopode V droit, $e = 250 \mu$.



où elle est d'ailleurs toujours bien séparée de la rangée distale. C'est une soie particulière qui a valeur exopodiale. Elle a été signalée sur le pléopode II ♀ dans plusieurs espèces d'Asellides (BALESDENT 1964, MAGNIEZ 1968); elle possède son homologue sur le pléopode II ♂ indifférencié des mâles immatures. C'est au niveau de cette soie qu'apparaît le bourgeon exopodial au cours de la morphogenèse de cet appendice (HENRY 1969). Une petite soie existe parfois au tiers antérieur sur le bord interne et deux ou trois autres peuvent également être implantées dans la partie proximale de la face sternale.

Pléopodes III : leur étude a révélé qu'ils n'étaient pas toujours identiques dans les deux sexes, comme on l'admettait généralement. En effet, un certain dimorphisme sexuel, qui affecte la forme des exopodites, existe dans plusieurs populations. L'exopodite est un large opercule, induré, sub-ovalaire, formé de 2 articles séparés par une suture oblique (fig. 4 E). Le bord externe de l'article proximal est très bombé et porte un nombre très variable de petites soies, 1 à 12 suivant les individus. Chez toutes les femelles et chez les mâles de la majorité des stations, le bord interne est à peine convexe et subparallèle au bord interne de l'exopodite symétrique. Chez les mâles de plusieurs stations (Bèze, Azé, Cent-Fons et Corveissiat), ce bord présente une concavité bien nette; à ce niveau, sur l'animal, ces bords des 2 opercules déterminent un méat bien accentué (fig. 4 F). L'article distal présente des bords distal et externe garnis de courtes soies, dont le nombre est très variable suivant les stations; son bord interne est toujours glabre.

L'endopodite est un article charnu, bien développé, de forme généralement ovoïde; son rapport de taille avec l'exopodite est très variable; l'endopodite est en tous cas toujours plus court et plus étroit que l'exopodite.

Pléopodes IV : la constitution de ces appendices est très homogène dans la plupart des espèces du groupe et leurs variations sont très faibles. L'exopodite subovalaire, 2 fois plus long que large, est biarticulé (fig. 4 H). L'article distal charnu est plus développé que le proximal qui est induré et à marge externe garnie de cils très fins. Cette région charnue de l'exopodite représente la zone respiratoire de l'appendice, au niveau de laquelle s'effectuent les échanges gazeux et ioniques (LAGOUTTE 1966). Le même rôle d'échange est joué par les endopodites III, IV et V ainsi que par les articles distaux de l'exopodite V. L'endopodite, ovalaire et charnu, toujours bien développé, présente une taille variable par rapport à son exopodite.

Pléopodes V : les variations de cet appendice sont peu importantes chez *P. cavaticus* et concernent seulement les tailles relatives de l'exopodite et de l'endopodite. L'exopodite, qui existe toujours, présente deux sutures qui délimitent 3 articles (fig. 4 I); le proximal très court n'est pas respiratoire, les deux suivants, charnus, sont bien développés. L'endopodite, charnu, subovalaire, aussi long et large que celui du pléopode IV. Dans certaines populations, l'endopodite est plus long que

l'exopodite. On note donc chez certains *cavaticus* une réduction de cette rame du pléopode V, ce qui est assez fréquent chez les *Proasellus*; dans le groupe *cavaticus*, deux espèces *P. walteri* et *P. synaselloides* ont même des pléopodes V uniramés par disparition complète de l'exopodite.

Uropodes : leur rapport de taille avec le pléotelson est assez variable. Contrairement à ce qui est décrit, leur longueur n'est pas toujours comparable à celle du pléotelson, c'est même le cas exceptionnel en ce qui concerne les populations étudiées, puisque seuls les individus interstitiels de la Loue ont de grands uropodes, aussi longs que le pléotelson. Dans la majorité des stations, les uropodes ne représentent que les 2/3 ou les 3/4 de la longueur du pléotelson. Enfin dans quelques stations (Corveissiat, Azé) ces appendices sont très courts et leur longueur n'est que la moitié de celle du pléotelson (fig. 2 E, F, G). L'existence d'uropodes courts est liée d'ailleurs à un coefficient d'allongement du corps plus faible que la normale et qui caractérise les individus de Corveissiat, par exemple, au corps large et trapu. Les longueurs relatives des trois articles qui composent l'uropode sont assez constantes et on observe que l'endopodite est toujours plus long que l'exopodite.

DIAGNOSES DES ESPÈCES

A la suite de chaque diagnose, la liste des stations de l'espèce étudiée est établie (fig. 5). Elle est très incomplète, car elle ne comprend volontairement que les stations où l'appartenance spécifique des individus a pu être vérifiée, soit par l'examen de ceux-ci (1), soit par l'intermédiaire des dessins des pléopodes copulateurs. Dans ce cas, le nom de l'auteur, l'année et la page de la publication sont cités en référence.

1. — *Proasellus cavaticus* (Leydig, 1871)

- Taille toujours supérieure à 3,5 mm pour les adultes, elle peut atteindre 8,5 mm.
- Fouet de l'antennule avec premier et dernier articles dépourvus de lames olfactives.
- Fouet de l'antenne pouvant compter plus de 60 articles.
- Dactylopodite du périopode I avec une rangée d'une dizaine au plus d'épines sternales.

(1) J'ai pu réaliser ces examens grâce à l'obligeance de Madame DEELEMAN, Miss SHEPPARD, Mesdemoiselles GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, Messieurs les Professeurs VANDEL, DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, FOREST et GINET, Messieurs ARIAGNO, BOU, DELHEZ, JUBERTHIE, PONTILLE, ROUCH et VEDOVINI, qui ont bien voulu me confier les individus dont ils disposaient. Je leur exprime ici mes vifs remerciements. Je tiens aussi à remercier Monsieur MAGNIEZ de l'aide qu'il a bien voulu m'apporter au cours de mes récoltes.

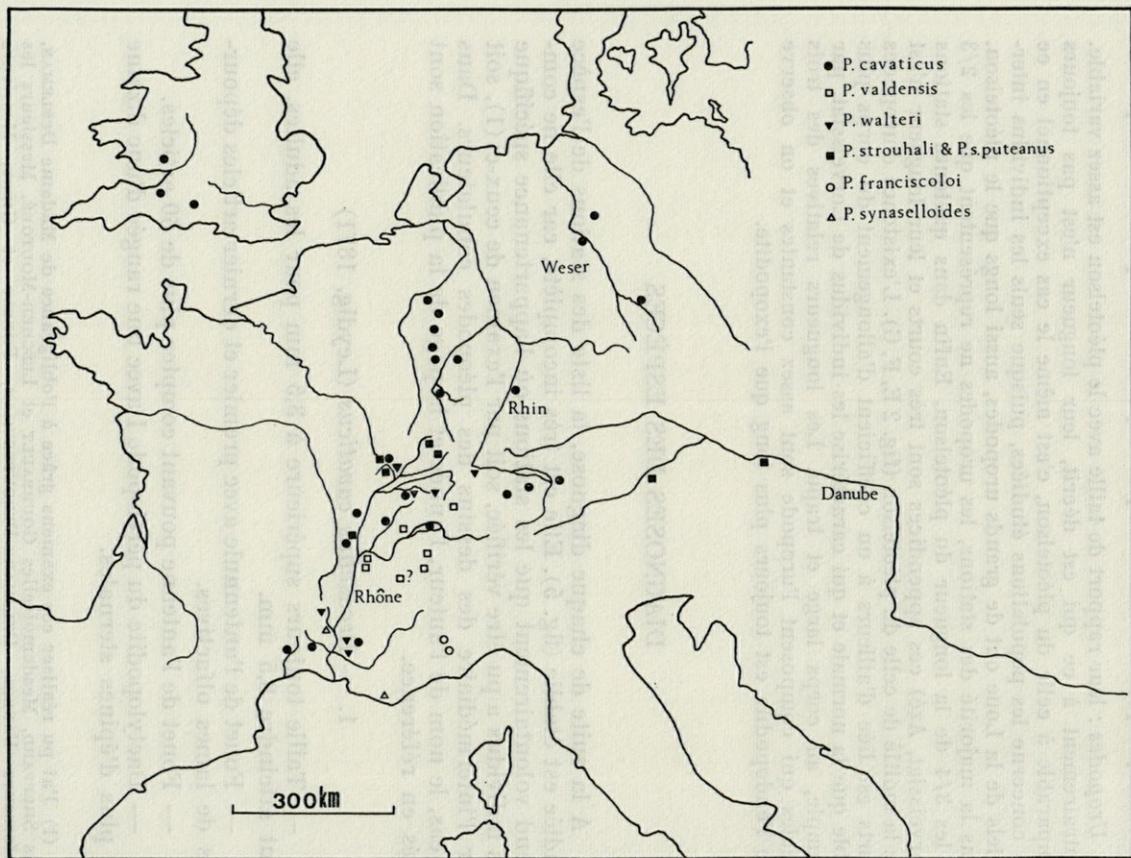


FIG. 5. — Carte sommaire de l'Europe occidentale et centrale qui signale la répartition géographique des 6 espèces du groupe *cavaticus*. Les figurés, différents pour chaque espèce, correspondent à une station où l'appartenance spécifique des individus a été vérifiée.

— Dactylopodites des périopodes II à VII avec normalement plus de 2 épines sternales chez les adultes.

— Protopodite du pléopode I ♂ à peine plus long que large.

— Endopodite du pléopode II ♂ égal ou au maximum à peine 2 fois plus long que l'exopodite. Article distal de celui-ci à marges externe et distale toujours garnies de tiges bien développées. Endopodite assez trapu, 2 fois plus long que large, pourvu distalement d'une apophyse, courte et massive, légèrement recourbée vers le côté externe. Goulot large formant un angle de 90° environ avec l'apophyse.

— Uropodes généralement un peu plus courts que le pléotelson.

STATIONS.

Angleterre :

- Puits dans le Hampshire (TATTERSALL, 1930, p. 86);
- Résurgence de Dan-Yr-Ogof (South-Wales);
- Gough's cave et Swildon's Hole (Somerset).

Belgique :

- Grotte Sainte-Anne;
- Grotte de Remouchamps;
- Grotte de Hotton.

Allemagne :

- Puits à Holzminden (WÄCHTLER, 1937, p. 234);
- Puits à Hanovre (KARAMAN, 1955, p. 4);
- Puits à Bad-Langensalza, Thuringe (THUST, 1965, p. 34).

Le domaine karstique est également largement colonisé par l'espèce, notamment dans le Jura souabe. Rappelons que le premier Aselle anophtalme et apigmenté découvert, baptisé « *Asellus cavaticus* » est originaire d'une grotte du Wurtemberg, la Falkensteiner Höhle. Malheureusement, il n'existe aucun dessin des pléopodes mâles des individus cavernicoles.

Autriche :

- Grotte à Schneckenloch, Vorarlberg (STROUHAL, 1957, p. 274).

Suisse :

- Lac Léman (CHAPPUIS, 1948, p. 559);
- Hölloch, Schwyz (CHAPPUIS, 1953, p. 73);
- Wildenmannslöch, Saint-Gall.

France :

- Bas-Rhin : nappe alluviale du Rhin à Strasbourg (STAMMER, 1932, p. 126);
- Moselle : mine de fer Orne-Pauline à Moyeuvre; source à Gorze;

- Meurthe-et-Moselle : mine de fer à Mont-Saint-Martin;
mine de fer de Moutiers;
grotte de Sainte-Reine;
- Côte-d'Or : grotte de Bèze;
- Doubs : sous-écoulement de la Loue;
- Saône-et-Loire : grotte d'Azé;
- Rhône : mine de plomb au Pérréon;
- Ain : grotte de Corveissiat;
- Gard : exsurgence de la Sauve;
- Hérault : exsurgence des Cent-Fons;
- Vaucluse : source au Mont-Ventoux.

2. — *Proasellus valdensis* (Chappuis, 1948) n. comb.

Asellus cavaticus subsp. *valdensis* Chappuis 1948, *Revue suisse Zool.*, p. 563 et in HENRY 1966, *Int. Jnl Speleol.*, p. 36.

Asellus cavaticus subsp. de la grotte des Foules, Chappuis 1953, *Notes biospéol.*, p. 73.

— Taille des adultes toujours supérieure à 6 mm.

— Dactylopodites des péréiopodes II à VII avec 2 épines sternales, exceptionnellement 3 sur les péréiopodes postérieurs.

— Protopodite du pléopode I ♂ trapézoïdal, près de 2 fois plus long que large, avec un rétinacle formé d'un crochet à droite, de 2 à gauche, rarement 2 des deux côtés.

— Protopodite et endopodite du pléopode II ♂ très allongés. L'article proximal de l'exopodite garni généralement de 2 tiges. L'endopodite bananiforme est 4 fois plus long que large, ses apophyses proximales des angles interne et externe peu développées. L'apophyse tergale est longue et faiblement dirigée vers l'exopodite. Le goulot est assez long et forme avec l'apophyse un angle d'environ 90°.

— Endopodite du pléopode III souvent peu développé.

— Uropodes toujours un peu plus courts que le pléotelson.

STATIONS.

Suisse :

- Canton de Vaud, source de l'Orbe (CHAPPUIS, 1948, p. 564);
- Gouffre du Chevrier.

France :

- Jura : résurgence du Bief Noir;
Grotte des Foules (CHAPPUIS, 1953, p. 73);
- Isère : grotte de la Balme;
Grotte de la Fontaine Saint-Joseph;

- Grotte du Guiers-Vif (GINET, 1953, p. 195) (1);
 — Savoie : grotte de la Fontaine-Noire;
 Grotte de la Doria;
 Grotte de la Fontaine-Noire des Echelles;
 — Haute-Savoie : grotte des Banges.

3. — *Proasellus walteri* (Chappuis, 1948) n. comb.

Asellus cavaticus walteri Chappuis 1948, *Revue suisse Zool.*, p. 560.

- Taille rarement supérieure à 2,5 mm.
 — Corps très grêle et longiligne, au coefficient d'allongement égal à 6.
 — Maxillipèdes avec 2 crochets rétinaculaires et sans oostégites chez la femelle ovigère.
 — Dactylopodites des périopodes I à VII avec 1 seule épine sternale.

— Protopodite du pléopode I ♂ avec 1 seul crochet rétinaculaire très proximal. Exopodite subovalaire avec typiquement 1 petite soie au bord apical et parfois une petite encoche.

— Protopodite du pléopode II ♂ plus court que l'endopodite. Exopodite très court, normalement glabre, égal au tiers environ de l'endopodite. Celui-ci 4 fois plus long que large, prolongé distalement par une apophyse longue et étroite, à peine recourbée vers l'extérieur. A sa base, goulot incliné vers le côté externe formant un angle droit avec l'apophyse.

- Exopodite du pléopode III entièrement glabre.
 — Pléopode V uniramé.
 — Uropodes aussi longs que le pléotelson, l'exopodite plus court que le protopodite et l'endopodite.

STATIONS.

Suisse :

- Nappe phréatique de l'Aspgraben, Münchenstein.

France :

- Ardèche : nappe alluviale du Chassezac à Saint-Alban-sous-Samzon;
 — Vaucluse : nappe de l'Ouvèze;

(1) L'examen détaillé des pléopodes II des 3 mâles récoltés dans cette grotte montre que l'endopodite diffère légèrement dans ses proportions de celui de l'espèce *valdensis*, ainsi que le soulignait déjà GINET (1953). Il reste à découvrir d'autres individus pour établir s'il s'agit d'une variation d'ordre individuel ou spécifique.

- Bouches-du-Rhône : nappe de la Durance à Sénas;
- Côte-d'Or : sous-écoulement et nappe alluviale de l'Ouche à Dijon;
Sous-écoulement des affluents de l'Ouche : Norges, Tille, ruisseau de Larrey;
- Nappe phréatique à Chevigny;
- Doubs : sous-écoulement de la Loue.

4. — *Proasellus strouhali strouhali* (Karaman, 1955)

et

Proasellus strouhali puteanus (Henry, 1966)

Asellus cavaticus strouhali Karaman 1955, *Acta Mus. maced. Sci. Nat.*, p. 6 et in STROUHAL 1957, *Ann. nat. Mus. Wien*, p. 269.

Asellus cavaticus subsp. Küssaberg Chappuis 1953, *Notes biospéol.*, p. 73.

Asellus cavaticus puteanus Henry 1966, *Int. Jnl Spéléol.*, p. 33 et in HENRY 1966, *Bull. scient. Bourgogne*, p. 267.

- Taille rarement supérieure à 5,5 mm.
- Corps assez longiligne, au coefficient d'allongement voisin de 5.
- Pléotelson à bords subparallèles.
- Dactylopodites des péréiopodes II à VII avec 1 ou 2 épines sternales.
- Protopodite du pléopode I ♂ plus long que large avec 2 ou 3 crochets rétinaculaires.
- Endopodite du pléopode II ♂ toujours plus long que l'exopodite. Le bord externe de celui-ci glabre ou avec parfois 1 seule tige. Endopodite pourvu distalement d'une apophyse assez longue très nettement recourbée vers l'extérieur, formant un angle presque droit avec l'axe de l'article. Goulot court et conique orienté vers l'exopodite en angle aigu avec l'apophyse tergale. Région distale de l'endopodite toujours avec zone pilifère.

— Uropodes un peu plus longs que la moitié du pléotelson.

STATIONS.

P. c. strouhali — Autriche :

- Puits à Salzbourg (STROUHAL, 1957, p. 271);
- Nappe phréatique du Pratter, Danube;
- Puits à Vienne.

P. s. puteanus — France :

- Haute-Saône : nappe phréatique à Renaucourt;
- Sous-écoulement de l'Ognon à Servance;

- Côte-d'Or : sous-écoulement et alluvions anciennes de l'Ouche à Dijon;
Source dans la vallée de la Tille;
Résurgence de la Norges;
Source de Larrey à Dijon;
- Rhône : puits au Pérréon.

5. — *Proasellus franciscoloi* (Chappuis, 1955)

Asellus franciscoloi Chappuis 1955, *Notes biospéol.*, p. 170.

Le petit nombre d'individus observés ne permet pas de connaître la variabilité morphologique de cette espèce. Aussi on ne peut affirmer que les caractères cités dans cette diagnose sont homogènes; cependant on peut penser que la structure du pléopode II ♂ est très stable.

— Lame interne de la maxillule avec 5 épines dont la plus externe, longue et grêle, est détachée des autres.

— Protopodite du pléopode I ♂ avec 1 à 3 petites tiges sur son angle externe distal.

— Protopodite du pléopode II ♂ avec au bord externe quelques tiges près de la base. Endopodite assez trapu, 2 fois plus long que large, plus long que l'exopodite, pourvu distalement d'une apophyse tergale courte et grêle, légèrement dirigée vers l'exopodite. Goulot formé par un très long canal ouvert sternalement et recourbé dès sa base vers l'extérieur; apophyse et goulot formant un angle droit.

STATIONS.

Italie :

- Grotte dell' Orso, Ormea, province de Cunéo (CHAPPUIS, 1955, p. 170);
- Grotte di Bossea, Mondovi, province de Cunéo.

Remarques. — C'est la conformation de l'appendice copulateur du mâle qui permet d'établir un lien de parenté entre *P. franciscoloi* et le groupe *cavaticus*. En effet, comme toutes les formes qui constituent cet ensemble, cette espèce possède un endopodite II ♂ dont l'orifice efférent de la vésicule interne est à l'extrémité d'un goulot recourbé vers l'exopodite; ce goulot détermine comme chez toutes les espèces du groupe un angle assez important avec l'apophyse distale. Chez *P. franciscoloi*, le goulot est exagérément long et constitue un véritable canal. Cette particularité a conduit CHAPPUIS à le considérer comme une apophyse supplémentaire subapicale qui serait seulement l'équivalent du goulot selon cet auteur, alors qu'il s'agit en réalité de cet organe. L'auteur compare même le

grand développement de cette « apophyse » à celui de l'apophyse tergale du pléopode II ♂ de *Proasellus karamani* (Remy). L'apophyse de cette espèce est en effet très longue et fortement inclinée vers le côté externe. Mais il s'agit là d'un type particulier de la structure typique de l'organe copulateur des *Proasellus* du groupe *coxalis*. Le long goulot de *P. franciscoloi* et la grande apophyse de *P. karamani* ne sont pas des organes homologues et ils n'ont pu être rapprochés que par erreur.

6. — *Proasellus synaselloides* (Henry, 1963)

Asellus synaselloides Henry 1963, *Annls Spéleol.*, p. 99.

- Taille des adultes voisine de 3,5 mm.
- Corps au coefficient d'allongement voisin de 4.
- Maxillipèdes avec plus de 2 crochets rétinaculaires et avec un petit oostégite glabre chez la femelle ovigère.
- Dactylopodites des péréiopodes I à VII avec 1 seule épine sternale.
- Protopodite du pléopode I ♂ avec 1 seul crochet rétinaculaire. Exopodite avec quelques soies très courtes au bord apical.
- Exopodite du pléopode II ♂ 2 fois plus court que l'endopodite, avec quelques soies très courtes sur le bord externe. Endopodite, 3 fois aussi long que large, pourvu à son extrémité distale d'une apophyse tergale courte et arrondie; goulot court et tronconique dirigé vers l'extérieur, formant un angle presque droit avec l'apophyse.
- Exopodite du pléopode IV peu développé.
- Pléopode V uniramé.
- Uropodes plus courts que le pléotelson.

STATIONS.

France :

- Var : source vauclusienne du Regaï, Néoules;
- Ardèche : alluvions de l'Ardèche à Saint-Rémèze.

*

**

Au terme de ces diagnoses, il n'est pas inutile de proposer une clé de détermination succincte, où n'interviennent que quelques caractères bien apparents.

1. Orifice de la vésicule interne de l'endopodite du pléopode II ♂ porté par un goulot très allongé.
 - 1 à 3 tiges à l'angle externe distal du protopodite du pléopode I ♂ *franciscoloi*

- Goulot de taille normale. Pas de tige à l'angle externe distal du protopodite du pléopode I ♂ 2
2. Corps très allongé et grêle, inférieur à 3 mm. Endopodite du pléopode II ♂ très long par rapport à l'exopodite *walteri*
- Corps normal, supérieur à 3 mm. Endopodite du pléopode II ♂ légèrement plus long ou égal à l'exopodite 3
3. Pléopodes V uniramés. Phanérotaxie réduite, pas de soies plumeuses. L'oostégite du maxillipède de la femelle ovigère est glabre *synaselloides*
- Pléopodes V biramés. Phanérotaxie normale, des soies plumeuses. L'oostégite du maxillipède de la femelle ovigère avec soies 4
4. Endopodite du pléopode II ♂ allongé, 4 fois plus long que large, l'apophyse distale dans le prolongement de l'article *valdensis*
- Endopodite du pléopode II ♂ trapu, 2 fois plus long que large, l'apophyse distale dirigée vers l'exopodite 5
5. Apophyse distale très recourbée vers l'exopodite, formant un angle aigu avec l'axe du goulot *strouhali* et *puteanus*
- Apophyse distale faiblement recourbée vers l'exopodite formant un angle droit avec l'axe du goulot *cavaticus*

La conception de *P. cavaticus*, considéré comme l'unique représentant d'une lignée évolutive, devient donc caduque. On sait désormais que six espèces indépendantes constituent le groupe *cavaticus* qui est un ensemble homogène et bien distinct des autres lignées de *Proasellus*, tant au point de vue morphologique que biogéographique.

Mais la réunion de ces différentes espèces dans une même lignée ne signifie pas pour autant que les rapports qui existent entre elles sont tous comparables. Elle témoigne seulement que ces formes se sont diversifiées à partir d'une souche commune dont *P. cavaticus* pourrait être le terme initial. Dans cette hypothèse, chaque espèce actuelle représenterait un rameau qui se serait séparé plus ou moins tôt de l'espèce-souche et aurait ainsi acquis au cours des temps des particularités anatomiques particulières. Les unes ont dû présenter une évolution indépendante très précoce; elles nous apparaissent aujourd'hui, soit comme des formes très adaptées à leur milieu (*P. walteri* par exemple), soit comme des formes endémiques

(*P. franciscoloi* par exemple). Les autres semblent s'être détachées beaucoup plus tardivement de *P. cavaticus*, ce qui se traduit par des caractères morphologiques encore très voisins de ceux de cette espèce (*P. strouhali* par exemple).

Cette étude aura enfin permis de mettre en évidence l'importance biogéographique et écologique de *P. walteri*, trop longtemps considéré comme un dérivé local de *cavaticus*; il s'agit d'une espèce très intéressante dont l'habitat et les caractères anatomiques qui en résultent sont exceptionnels chez les *Asellidae*. Elle montre, avec une autre espèce d'Asellide, *Synasellus (Psammasselus) capitatus* Braga, une adaptation aussi poussée au milieu psammique que celle des *Microparasellidae*.

RÉSUMÉ

Des recherches morphologiques, écologiques, biogéographiques et mixiologiques montrent que l'espèce *Proasellus cavaticus* est en fait un complexe de 4 espèces indépendantes, *P. cavaticus*, *P. walteri*, *P. valdensis* et *P. strouhali*, qui constituent avec *P. franciscoloi* et *P. synaselloides*, le groupe *cavaticus*. Une description détaillée de *P. cavaticus* est suivie de la diagnose différentielle des autres espèces.

SUMMARY

Morphological, ecological, biogeographical and mixiological studies show that *Proasellus cavaticus*, as understood by the authors, should be split between four distinct species: *P. cavaticus*, *P. walteri*, *P. valdensis*, *P. strouhali*; these species and *P. franciscoloi* and *P. synaselloides* constitute the *cavaticus* group. A detailed description of *P. cavaticus* is followed by the differential diagnosis of the others species.

ZUSAMMENFASSUNG

Proasellus cavaticus besteht, wie morphologische, ökologische, biogeographische und mixiologische Untersuchungen beweisen, aus der Vereinigung von 4 selbständigen Arten: *P. cavaticus*, *P. walteri*, *P. valdensis* und *P. strouhali*. Diese bilden mit *P. franciscoloi* und *P. synaselloides* die Gruppe *cavaticus*. Der Autor gibt eine ausführliche Beschreibung der Art *P. cavaticus* und eine Bestimmungsdiagnose der weiteren Arten.

BIBLIOGRAPHIE

- ARCANGELI, E., 1935. *Asellus* delle caverne del Belgio. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 11 : 1-10.
- BALESDENT, M.L., 1964. Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* L. *Th. Fac. Sci. Univ. Nancy*, 231 p.
- BIRSTEIN, J.A., 1951. Faune de l'U.R.S.S., VII/5 *Asellota*. Moscou, 142 p.
- BLANC, H., 1879. Isopode aveugle de la région profonde du Léman, *Asellus foreli* sp. nov. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 16 : 377-394.
- BOU, C. et R. ROUCH, 1967. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 265 : 369-370.
- BRAGA, J.M., 1968. Sur un Asellide psammique nouveau du Portugal, *Psammasselus capitatus* gen. n. sp. n. *Anais Fac. Ciênc. Porto*, 51 : 1-21.
- CHAPPUIS, P.A., 1948. Copépodes, Syncarides et Isopodes des eaux phréatiques suisses. *Revue suisse Zool.*, 55 : 549-566.
- CHAPPUIS, P.A., 1949. Les Asellides d'Europe et pays limitrophes. *Archs Zool. exp. gén., Paris*, 86 : 78-94.
- CHAPPUIS, P.A., 1953. Sur la systématique du genre *Asellus*. *Notes biospéol.*, 8 : 67-79.
- CHAPPUIS, P.A., 1955. Remarques générales sur le genre *Asellus* et description de quatre espèces nouvelles. *Notes biospéol.*, 10 : 163-182.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Suppl. Vie Milieu*, Hermann, Paris, 9 : 1-740.
- DUDICH, E., 1925. Systematische Studien an italienischen Aselliden. *Annl. hist. nat. Mus. natn. hung.*, 22 : 281-301.
- FRANZL, W., 1940. Die Atmungsorte von *Asellus aquaticus* L. *Zool. Anz.*, 132 : 44-48.
- GINET, R., 1953. Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. I. Crustacés aquatiques. *Notes biospéol.*, 8 : 185-198.
- GRÜNER, H.E., 1965. Die Tierwelt Deutschland, 51, Krebstiere oder *Crustaceana*, V/1 : 1-149.
- HAEMMERLI-BOVERI, V., 1926. Ueber die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. *Z. vergl. Physiol.*, 4 : 668-698.
- HENRY, J.P., 1963. Premier Aselle cavernicole de Basse-Provence : *Asellus synaselloides* n. sp. *Annl. Spéléol.*, 18 : 99-106.
- HENRY, J.P., 1965. Contribution à l'étude de la biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig. *Int. Jnl. Speleol.*, 1 : 279-286.
- HENRY, J.P., 1966. Remarques sur l'espèce *Asellus cavaticus* et description d'une sous-espèce nouvelle. *Int. Jnl. Speleol.*, 2 : 29-42.

- HENRY, J.P., 1967a. Le nombre de chromosomes de l'Isopode hypogé *Asellus cavaticus* Leydig. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 264 : 2126-2129.
- HENRY, J.P., 1967b. Aselles de Belgique. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 97 : 237-244.
- HENRY, J.P., 1969. Différenciation de l'appareil génital externe mâle de *Proasellus cavaticus*. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 268 : 1084-1087.
- HENRY, J.P., 1970. Répartition et écologie des Aselles hypogés de France. *Sous le Plancher*, Dijon, 9 : 2-9.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1968. Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 267 : 87-89.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1969. Etude au microscope électronique à balayage des pléopodes copulateurs de 2 espèces de *Proasellus*. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 269 : 718-720.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1970a. Contribution à la systématique des Asellides. *Annls Spéol.*, 25 : 335-367.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1970b. Sur la faune d'Asellides du sous-écoulement d'un affluent de la Saône. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 270 : 2366-2368.
- HUSSON, R., 1959. Les Crustacés pércarides des eaux souterraines; considérations sur la biologie de ces cavernicoles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 84 : 219-231.
- HUSSON, R. et J. DAUM, 1955. — Ueber Haltung und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig. *Annls Univ. sarav.*, 4 : 137-144.
- KARAMAN, S., 1955. *Asellus cavaticus* Schiödte und seine Nächstverwandten. *Acta Mus. maced. Sci. Nat.*, 2 : 1-36.
- LAGOUTTE, C., 1966. Etude des surfaces respiratoires et zones d'échanges de quelques Asellides. *D.E.S. Fac. Sci. Univ.*, Dijon, 57 p.
- MAGNIEZ, G., 1968. L'espèce polytypique *Stenasellus virei* Dollfus. *Annls Spéol.*, 23 : 363-407.
- MIETHE, C., 1899. *Asellus cavaticus* Schiödte. Ein Beitrag zur Höhlenfauna der Schweiz. *Revue suisse Zool.*, 7 : 269-319.
- PRIESEL-DICHTL, G., 1959. Die Grundwasserfauna im Salzburger Becken und im auschl. Alpenvorland. *Arch. Hydrobiol.*, 55 : 281-370.
- RACOVITZA, E.G., 1920. Notes sur les Isopodes : 7 — Les pléopodes I et II des Asellides, morphologie et développement. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4 : 79-115.
- RACOVITZA, E.G., 1922. Description de trois *Asellus* cavernicoles nouveaux. *Bull. Soc. Sti. Cluj.*, 1 : 401-410.
- RACOVITZA, E.G., 1950. Asellides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 87 : 1-94.
- REMY, P., 1925. Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. *Th. Fac. Sc. Univ.*, Nancy, 222 p.
- REMY, P., 1948. Sur quelques Crustacés cavernicoles d'Europe. *Notes biospéol.*, 3 : 35-47.

- STAMMER, H.J., 1932. Zur Kenntnis der Verbreitung und Systematik der Gattung *Asellus*, insbesondere der mitteleuropäischen Arten. *Zool. Anz.*, **99** : 113-131.
- STROUHAL, H., 1957. *Asellus (Proasellus)* im nördlichen Österreich. *Ann. naturh. Mus. Wien*, **62** : 263-283.
- TATTERSALL, W.M., 1930. *Asellus cavaticus* Schiödte, a blind Isopod new to the British Fauna, from a well in Hampshire. *J. Linn. Soc.*, **37** : 79-91.
- THUST, R., 1965. Ueber Vorkommen und Variabilität einiger Peracariden aus dem Grundwasser von Thüringen, Sachsen und angrenzenden Gebieten der C.S.S.R. *Limnologica*, **3** : 29-39.
- VANDEL, A., 1926. La reconnaissance sexuelle chez les Aselles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **51** : 163-172.
- VANDEL, A., 1959. L'Archipel madérien et le problème de l'insularité. *Coll. intern. C.N.R.S., Banyuls-sur-Mer*, p. 56.
- VANDEL, A., 1960. Isopodes terrestres. *Faune de France*, Paris, n° 64.
- WÄCHTLER, W., 1937. Die Tierwelt Mitteleuropas. *Isopoda*, II, 2; Leipzig.
- WILLIAMS, W.D., 1962. Some remarks on phenotypic and genetic variation in *Asellus*. *Crustaceana*, **3** : 279-284.

Reçu le 15 juillet 1970.