



**HAL**  
open science

**PHYLOGENÈSE ET CONVERGENCE CHEZ LES  
ISOPODES TERRESTRES Phylogeny and convergence  
within the terrestrial isopods**

I. Tabacaru, D.L. Danielopol

► **To cite this version:**

I. Tabacaru, D.L. Danielopol. PHYLOGENÈSE ET CONVERGENCE CHEZ LES ISOPODES TERRESTRES Phylogeny and convergence within the terrestrial isopods. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1996, pp.171-181. hal-03100634

**HAL Id: hal-03100634**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03100634v1>**

Submitted on 6 Jan 2021

**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.

# PHYLOGENÈSE ET CONVERGENCE CHEZ LES ISOPODES TERRESTRES

## *Phylogeny and convergence within the terrestrial isopods*

I. TABACARU<sup>(1)</sup> et D.L. DANIELOPOL<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Institut de Spéologie « Emile Racovitz » de l'Académie Roumaine, Str. Frumoasa 11, R-78114, Bucarest, Roumanie

<sup>(2)</sup> Limnologisches Institut, Österreichische Akademie der Wissenschaften, A-5310 Mondsee, Autriche

CRUSTACEA  
ISOPODA  
ONISCIDEA  
CONVERGENCE  
ADAPTATION  
PHYLOGENÈSE  
CLASSIFICATION CLADISTIQUE

**RÉSUMÉ.** – L'analyse cladistique des principaux groupes d'Oniscidea a été entreprise dans le but de montrer la monophylie de ce sous-ordre. L'histoire évolutive des différents traits morphologiques est exposée et leur signification est discutée afin de discerner correctement les synapomorphies, et d'éviter les erreurs d'interprétation dues aux évolutions convergentes. La succession des dichotomies qui apparaissent dans la phylogénèse des Oniscidea est présentée et son utilité pour une nouvelle classification de ce sous-ordre, basée sur des données cladistiques, est soulignée. On distingue une super-section Orthogonopoda comme groupe frère des Diplochaeta.

CRUSTACEA  
ISOPODA  
ONISCIDEA  
CONVERGENCE  
ADAPTATION  
PHYLOGENY  
CLADISTIC CLASSIFICATION

**ABSTRACT.** – A cladistic analysis of the main groups of the suborder Oniscidea was performed in order to check for their monophyletic origin. The paper deals with the evolutionary history of various morphological traits and its significance for both recognition of synapomorphies and the avoidance of interpretative errors due to convergent evolution. The successive phylogenetic dichotomies of the main Oniscidea groups are shown and their utility for a new classification system is discussed. A super section Orthogonopoda, as a sister group of Diplochaeta is recognised.

## 1. INTRODUCTION

Les Oniscidea – sous-ordre le plus riche en espèces de l'ordre des Isopoda – représente le seul groupe de Crustacés qui s'est adapté en quasi-totalité au milieu terrestre. Ce passage à la vie terrestre, avec les modifications morphologiques et physiologiques complexes qu'il a entraînées, s'est réalisé graduellement à l'intérieur de plusieurs lignées parallèles ce qui fait que les relations de parenté entre les divers groupes et l'argumentation de la monophylie du sous-ordre posent certains problèmes du fait de la difficulté à déceler les véritables synapomorphies. Pour contribuer à l'éclaircissement de ces problèmes nous avons effectué une première analyse phylogénétique (Tabacaru et Danielopol, 1996). Le cladogramme le plus parcimonieux a été réalisé en utilisant des algorithmes heuristiques (méthodes de Wagner et de Camin-Sokal) et exacts (méthode « branch and bound » de D. Penny) existant dans les logiciels Phylip 3.5c et Paup 3.0. Les données ont été comparées avec un clado-

gramme construit à la main; l'ensemble des résultats obtenus étant totalement congruent : un seul arbre à 43 pas, pleinement résolu à partir de 43 caractères (25 autapomorphies et 18 synapomorphies).

Pour réaliser cette analyse phylogénétique un matériel abondant a été examiné; nous avons étudié les caractères déjà utilisés dans la systématique des Isopodes et cherché de nouveaux caractères significatifs. Il convient de préciser que, dans l'examen des séquences de transformation des caractères, nous n'avons pas rencontré de difficultés pour reconnaître leur polarité, c'est-à-dire pour distinguer à différents niveaux l'état plésiomorphe et l'état apomorphe. En effet, nous avons toujours tenu compte de la comparaison extra-groupe et de la corrélation des caractères en considérant la direction évidente de certaines transformations liées au passage des Isopodes à la vie terrestre. Cependant, des difficultés résultent des homoplasies, c'est-à-dire de nombreuses structures similaires qui ne proviennent pas de l'héritage d'un ancêtre commun. On peut affirmer que la plus grande difficulté dans l'analyse cla-

distique des Oniscidea réside dans ces évolutions convergentes. D'ailleurs Mayr (1972) affirme qu'en effet tous les auteurs qui ont essayé d'évaluer les caractères de taxa élevés ont conclu que le phénomène de convergence « is the most troublesome problem ».

Le but de cette note est de présenter l'analyse qui a permis de déceler les événements uniques permettant de prouver la monophylie des Oniscidea et de reconnaître les grands groupes de ce sous-ordre ainsi que leur filiation.

## 2. LE PROBLÈME DES HOMOPLASIES

Si l'on considère les deux catégories d'homoplasie, c'est-à-dire la réversion et la convergence, on peut affirmer que dans la phylogénèse des Isopodes terrestres, la réversion est un phénomène nettement moins fréquent que la convergence sous sa forme particulière, le parallélisme.

### 2.1. Les réversions

On rencontre souvent le cas de réversions représentées par la disparition de structures d'où résulte une situation similaire à l'état initial qui précédait l'apparition de ces structures. Mais ces caractères négatifs, ne posent pas en général de problèmes car l'analyse corrélative des caractères dans leur séquence évolutive permet de reconnaître qu'il s'agit de réversions et non de plésiomorphies. Quand ces caractères sont en congruence avec les caractères positifs synapomorphiques il y a une très grande probabilité pour qu'ils soient aussi des synapomorphies. Ainsi, par exemple, l'absence des rétinacles sur l'endite du maxillipède a été interprétée par Brusca et Wilson (1991) comme une plésiomorphie; mais, en considérant que les rétinacles existent chez la grande majorité des Isopodes aquatiques, nous sommes d'avis que leur absence chez tous les Isopodes terrestres est une réduction (réversion) qui représente une synapomorphie des Oniscidea.

Un cas typique de réversion est la multiplication aberrante du nombre des pénicilles du lobe interne de la maxillule à l'intérieur de la famille des Eubelidae, car nous considérons comme une synapomorphie de tous les Crinocheta, y compris les Eubelidae primitifs, la réduction du nombre des pénicilles de 3 à 2.

Il existe très peu de cas où l'analyse de l'évolution des caractères ne conduit pas à une conclusion. Par ex. la bifurcation de l'apophyse génitale chez certains Crinocheta (Halophilosciidae) a été interprétée comme un reste de la dualité primitive (plésiomorphie) par Kesselyak et par Vandel et

comme secondaire (réversion), due à la coaptation avec les endopodites 1, par Maccagno et par Verhoeff (cf. Vandel, 1962). Mais, au niveau de l'analyse des taxa élevés, de tels caractères interviennent assez peu en général.

Nous avons rencontré une seule réversion qui a conduit à d'importantes interprétations erronées: le retour à la vie aquatique entraînant une série de modifications morphologiques (augmentation de la taille des exopodites des pléopodes, allongement des antennes 1 et 2 et parfois multiplication du nombre d'articles du flagelle antennaire, allongement du palpe du maxillipède, nombreuses brosses sur la maxille). Dans la section des Crinocheta on connaît 2 cas, *Haloniscus searlei* et *Haloniscus anophthalmus*, mais les auteurs sont unanimes à considérer qu'il s'agit d'une adaptation secondaire (Vandel, 1973; Taiti, Ferrara et Iliffe, 1995). Par contre, le cas des espèces troglobies, à mode de vie aquatique, appartenant à la section des Synocheta (*Typhlotricholigioides aquaticus*, *Cantabroniscus primitivus*, *Titanethes albus*, *Mexiconiscus laevis*, *Bureschia bulgarica*, *Balearonethes sesrodesanus*, *Thailandoniscus annae*) a conduit à supposer une origine indépendante de cette section. Nous avons démontré (Tabacaru, 1993; Tabacaru et Danielopol, 1996) qu'il s'agit aussi d'un retour secondaire à la vie aquatique.

### 2.2. Les évolutions parallèles

La fréquence des convergences et des parallélismes dans l'évolution des Isopodes a été remarquée depuis longtemps. Racovitza (1910), considérant que la « classification naturelle », phylogénétique, est le but suprême de la taxonomie, conclut qu'il « est donc nécessaire d'examiner les caractères taxonomiques du groupe du point de vue de leur histoire et de leur signification phylogénétique ». Il affirme que les caractères doivent être groupés en caractères de filiation et caractères d'adaptation et que l'on doit les hiérarchiser suivant leur ancienneté relative. Il distingue à la suite de Abel: a, des caractères de parallélisme (dus à l'évolution parallèle d'organes homologues) et b, des caractères de convergence (dus à l'évolution convergente d'organes non homologues). Il affirme que les cas de parallélisme et de convergence sont plus fréquents qu'on ne pense et que beaucoup de caractères employés en systématique sont dus à l'évolution parallèle ou convergente et non des caractères de filiation, ces derniers, seuls, pouvant servir à établir des classifications naturelles.

Dans ses travaux sur les Isopodes terrestres, Vandel a fréquemment remarqué des évolutions parallèles et a considéré qu'elles révèlent l'existence de potentialités morphogènes et évolutives

propres à l'ensemble du groupe. Selon Vandel (1943), dans un groupe donné, le parallélisme des lignées phylétiques qui le constituent, est le signe de leur origine commune. D'ailleurs, Brundin (1966, in Goujet *et al.*, 1988), affirme également que le parallélisme est un phénomène très répandu qui a un rapport évident avec le degré de proximité d'ascendance, mais qu'il ne peut être une preuve d'une relation fraternelle. Donc, c'est à juste titre, que l'on considère la convergence et le parallélisme comme des concepts identiques du point de vue de l'analyse cladistique (Darlu et Tassy, 1993); les deux phénomènes représentent des similitudes réalisées indépendamment, et qui, donc, ne sont pas dues à une ascendance directe et ne permettent pas la construction d'un taxon monophylétique. Néanmoins, nous reconnaissons que dans le cas d'un parallélisme très prononcé, le «rampant parallelism» de Sluys (1989), les caractères respectifs peuvent apporter des informations parfois utiles dans l'analyse phylogénétique des taxons moins élevés (famille, tribu, genre, espèce).

La non-congruence de certains caractères, observée au cours de l'édification du cladogramme, donc la supposition de se trouver en présence de convergences, nous a déterminés, conformément à la méthodologie hennigienne, à réexaminer les caractères concernés et à envisager des solutions différentes :

a. Suite à l'examen des caractères *a priori*, nous avons éliminé certaines synapomorphies proposées par d'autres auteurs et qui étaient fondées sur des erreurs d'observation (pléopode 1 mâle de *Calabozoa* et de *Crinocheta*; pléopode 1 mâle des *Tylidae* et *Mesoniscidae*; appareil respiratoire des *Tylidae*, *Mesoniscidae* et *Ligiidae*); le réexamen des caractères a conduit à la conclusion que certaines synapomorphies proposées sont fondées sur des ressemblances superficielles et non sur de véritables similitudes (antennules des *Ligiidae*, des *Mesoniscidae* et des *Tylidae*; uropodes des *Tylidae* et des *Actaeciidae*; apophyses génitales des *Tylidae* et des *Mesoniscidae*; endopodite 1 mâle de *Synocheta* et *Crinocheta*).

b. Nous avons souvent trouvé des évolutions parallèles d'organes homologues, situation nommée «homoiologie» d'après Plate (Hennig, 1982; Sudhaus et Rehfeld, 1992), mais, dans la plupart des cas, l'examen du matériel nous a permis de reconnaître qu'il s'agit d'apomorphies distinctes par certains détails de structure et surtout par leur valeur fonctionnelle. Un exemple typique : chez 2 groupes distincts d'Isopodes, les *Valvifera* et les *Tylomorpha*, les uropodes ont évolué d'une manière convergente : par le développement et l'aplatissement du protopodite, ils deviennent 2 opercules attachés au bord latéral du pléon et rabattus comme des volets sur la face ventrale du pléon. Cette similitude, interprétée comme la

preuve d'une parenté (Vandel, 1943, 1960) ou comme une convergence (Schmalfuss, 1989), dissimule en réalité 2 autapomorphies remarquables. Chez les *Valvifera*, les uropodes fonctionnent comme des opercules allongés qui protègent les pléopodes tandis que chez les *Tylomorpha*, ils s'emboîtent avec un septum transversal et séparent l'espace respiratoire de l'espace anal.

c. Un nouvel examen des caractères nous a conduits aussi à reconnaître qu'une similitude morphologique accentuée et considérée comme synapomorphe, représente en réalité un développement convergent qui masque une vraie synapomorphie réalisée par une dichotomie antérieure (l'aspect convergent de l'apophyse génitale des *Synocheta* et des *Crinocheta* a fait passer inaperçue la synapomorphie représentée par la soudure des 2 apophyses génitales apparue au niveau de la séparation des *Orthogonopoda*).

d. Lorsqu'un caractère qui n'existe pas chez les formes primitives d'un groupe, ou n'existe seulement à l'état rudimentaire se manifeste chez tous les représentants évolués de ce groupe, et que sa présence est associée à d'autres caractères qui représentent des synapomorphies, nous considérons qu'il s'agit d'une tendance qui doit être interprétée comme une synapomorphie. Les exemples sont nombreux : réduction du palpe du maxillipède par rapport au basis du même palpe chez les *Oniscidea*; captation par la fonction sexuelle du 1<sup>er</sup> pléopode mâle des *Synocheta*; apparition sur les exopodites des pléopodes d'organes respiratoires à stigmates dorsaux chez les *Crinocheta*; disparition des rangées longitudinales parallèles d'écaillés sur les péréiopodes 6 et 7 des *Crinocheta*.

e. Nous avons éliminé les similitudes qui représentent de multiples évolutions convergentes apparues à des niveaux hiérarchiques très différents. C'est le cas de la volvation, terme introduit par Verhoeff pour désigner le moyen de défense par l'enroulement en boule chez certains Isopodes aquatiques et surtout chez les Isopodes terrestres chez lesquels elle a peut-être aussi un rôle de protection contre la dessiccation du corps. Dans le sous-ordre des *Oniscidea*, la volvation n'existe pas chez les *Diplocheta* et les *Microcheta*, donc elle n'est pas un caractère hérité de l'ancêtre marin. Elle existe chez les *Tylomorpha*, les *Buddeliellidae* parmi les *Synocheta*, chez de nombreuses familles ou des genres de différentes familles de la section des *Crinocheta*. La volvation, avec ses multiples systèmes d'engrenage, ne fournit donc pas d'information utile pour reconstituer la filiation des grands groupes d'*Oniscidea* et elle doit être utilisée avec circonspection, car ainsi que l'a remarqué Dalens (1990), dans de nombreux cas, les différentes manifestations de la volvation ne représentent en fait que des parallélismes évolutifs situés à des stades d'évolution

identiques et non des affinités phylogénétiques réelles. D'ailleurs, de Lattin (1961) considère que les multiples transformations parallèles qui ont conduit indépendamment à la naissance du type volvationnel dans différentes familles d'Isopodes doivent être dues surtout à des complexes géniques différents et non à une même combinaison de gènes.

f. Enfin, nous avons éliminé certaines similitudes concernant des caractères négatifs notamment l'absence de traits rudimentaires qui persistent seulement chez les Diplocheta et les Isopodes aquatiques primitifs et qui ont disparu indépendamment dans toutes les autres lignées (sillon occipital, vestige de l'articulation du 1er thoracomère avec le céphalon, squame, rudiment de l'exopodite de l'antenne).

### 3. ÉVOLUTION DES ONISCIDEA – SYNAPOMORPHIES ET CONVERGENCES

L'étude de la phylogenèse des Isopodes terrestres permet de reconnaître 3 aspects principaux : 1, une évolution régressive par laquelle des structures primitives héritées de l'ancêtre marin se simplifient ou disparaissent ; 2, une évolution adaptative qui conditionne la conquête des milieux terrestres de plus en plus secs ; 3, une évolution diversifiante qui a comme conséquence le grand nombre de genres et d'espèces du sous-ordre des Oniscidea. Ces 3 aspects se déroulent en interdépendance car certaines simplifications représentent une condition préalable pour la réalisation de structures capables d'accomplir une nouvelle fonction dans le milieu terrestre. Ainsi par ex., la fusion des 2 apophyses génitales a permis la réalisation de coaptations complexes existant entre l'unique apophyse et la 1e paire de pléopodes qui, d'une part assurent la rapidité et la précision de la transmission du sperme, nécessaire aux formes des milieux secs (Legrand, 1946) et, d'autre part, ont déclenché la grande diversification générique et spécifique de la structure du pléopode 1 des Synocheta et des Crinocheta.

Pour discerner les synapomorphies et éviter les erreurs d'interprétation dues aux évolutions convergentes, nous avons examiné les transformations de différents caractères en analysant surtout la signification de chaque similitude. Nous n'avons pas envisagé ici les multiples aspects de l'évolution diversifiante caractéristique du niveau générique ou spécifique (ornementation tergale, caractères tégumentaires, etc.), mais nous avons suivi l'évolution des caractères sexuels mâles importants pour la diversification des grands groupes.

#### 3.1. La régression des structures primitives

Comme l'a affirmé Vandel à maintes reprises depuis ses travaux de 1943, l'histoire des Isopodes terrestres est en grande partie une évolution régressive et simplificatrice qui se déroule d'une manière parallèle, mais asynchrone, dans toutes les lignées. Certaines transformations régressives qui se manifestent chez tous les Isopodes terrestres ou chez tous les représentants d'un groupe, en concordance avec des synapomorphies positives sont, selon toute probabilité, également des caractères synapomorphiques. Nous n'avons pas pris en considération dans notre analyse les traits régressifs comme la réduction de la taille ou de la pigmentation qui sont variables au sein d'une espèce ou même d'une population, en fonction des conditions du milieu.

##### 3.1.1. Fusion des plaques coxales 2-7 avec les péréionites

Chez les Isopodes primitifs (Phreatoicidea, Asellota), la coxa des péréiopodes est encore fonctionnelle tandis que chez la plupart des Isopodes elle est devenue marginale, se substituant au bord primitif sous la forme d'une plaque distincte, articulée avec la région latérale du péréionite, nommée par Racovitza euépimère. Mais ce processus se continuant de façon indépendante dans diverses lignées d'Isopodes, a abouti à la fusion plus ou moins complète avec le péréionite (pleurépimère). Dans le sous-ordre des Oniscidea, le stade de plaque nettement individualisée et articulée au péréionite existe seulement chez les Tylomorpha, représentant un caractère plésiomorphe hérité de l'ancêtre marin. Aucun représentant des Ligiamorpha ne possède de telles plaques coxales ; seuls les Stenoniscidae ont encore des plaques coxales très étroites marquées par une ligne de suture. La fusion des plaques coxales avec les péréionites représente une synapomorphie des Ligiamorpha.

##### 3.1.2. Régression de l'appareil oculaire

Les Isopodes terrestres les plus primitifs, les Diplocheta, ont, comme leur ancêtre marin, un appareil oculaire constitué d'un très grand nombre d'ommatidies (500-800 chez *Ligia*, 110-120 chez *Ligidium*). Chez les autres Oniscidea, ce nombre diminue considérablement. Les Tylomorpha en ont 20-50 ; chez certains Crinocheta primitifs le nombre est encore élevé (*Scyphax ornata* 150-200, *Actaecia euchroa* 150), mais la grande majorité des espèces de cette section en ont un nombre réduit, de 40 à 5, et la réduction aboutit même parfois à une seule ommatidie (*Benthanops fulva*, *Eluma purpurascens*). Globalement, dans le sous-ordre des Oniscidea, la réduction du nombre d'ommatidies est plus constante dans la section

des *Synocheta* : espèces à 3 ommatidies ; espèces à 1 ommatidie ; espèces anophtalmes. Nous considérons cette importante réduction des yeux (au maximum 3 ommatidies) comme une synapomorphie du groupe *Microcheta-Synocheta*. Précisons que dans toutes les sections, les espèces troglobies, endogées, mirmécophiles ou termitophiles, ont un appareil oculaire régressé voire absent, ce phénomène étant lié à la vie obscuricole.

### 3.1.3. Réduction de l'antennule

Elle a été considérée par Vandel (1943, 1960) comme le seul caractère propre à tous les Isopodes terrestres. En effet, chez les Oniscidea, l'antennule présente au plus 3 articles, ce qui constitue sans doute une synapomorphie. La réduction de l'antennule est extrême chez les *Tylomorpha* avec 1 seul article (on a même considéré longtemps que cet appendice manque chez *Helleria*). Elle présente 3 articles chez la plupart des représentants des *Ligiamorpha* ; la réduction du 3<sup>e</sup> article est un phénomène qui se produit indépendamment dans différentes lignées.

### 3.1.4. Réduction du nombre d'articles du flagelle antennaire

L'antenne des Oniscidea est caractérisée par la réduction graduelle du nombre des articles du flagelle en rapport avec l'adaptation progressive au milieu terrestre. Chez les *Diplocheta*, le nombre d'articles est encore relativement élevé (*Ligia* 10-38, *Ligidium* 11-14). Il se réduit brusquement chez les *Tylomorpha* (*Tylos* 3-4, *Helleria* 2). Les *Microcheta* ont un flagelle de 7-8 articles. Les représentants de grande taille des *Synocheta* en ont un nombre assez grand (*Alpioniscus* 9-13, *Titanethes* 10-14), mais la plupart des espèces en ont seulement 3 ou 4. Précisons que chez les *Microcheta* et les *Synocheta* les articles sont tronconiques, non rétrécis à la base. Il y a en outre une tendance à l'effacement de la limite entre articles du flagelle des *Synocheta*. Le nombre d'articles des *Crinocheta* primitifs est aussi variable (*Olibrinus* 8-18, *Adoniscus* 4-7, *Scyphacidae* 4). Par contre ce nombre devient constant chez les *Crinocheta* évolués : 3 (*Philosciidae*, *Halophilosciidae*, *Oniscidae* et certains représentants des *Scleropactidae* et *Eubelidae*) ou 2 articles (la plupart des familles). Etant donné les nombreux parallélismes dans la réduction du nombre des articles du flagelle antennaire, ce phénomène, malgré sa direction évolutive évidente, ne peut être utilisé dans l'étude de la filiation des grands groupes d'Oniscidea, mais tout au plus pour décrire leur diversification (*Crinocheta* surtout).

### 3.1.5. Disparition du palpe mandibulaire et de la *pars molaris*

Le palpe mandibulaire manque chez tous les Oniscidea et on peut supposer qu'il a disparu chez leur ancêtre et qu'il s'agit donc d'une synapomorphie. Mais le palpe a disparu d'une manière convergente chez beaucoup d'Isopodes aquatiques (*Keuphyliidae*, *Lynseiidae*, *Valvifera* excepté *Holognathus*, *Calabozoa*, *Bopyridae*). Nous trouvons justifié l'affirmation de Wägele (1944) selon laquelle ce caractère négatif ne peut prouver une parenté phylétique entre *Calabozoa* et les Oniscidea en l'absence de caractères constructifs synapomorphiques. L'adaptation de l'appareil buccal à une nourriture plus sèche s'exprime dans la conformation de la mandibule par le développement de la *pars incisiva* et la réduction de la *pars molaris*. Ce caractère représente une autapomorphie des *Crinocheta*.

### 3.1.6. Fusion des endites de la maxille

Chez les Isopodes, la maxille comprend 3 endites distincts pourvus de longues tiges ciliées. Chez tous les Oniscidea la maxille est devenue une lame étroite bilobée à son apex ; le rudiment très étroit d'un lobe intermédiaire persiste seulement chez *Ligioides intermedius* entre les 2 lobes. Certains Isopodes aquatiques carnivores ou parasites ont aussi la maxille réduite, mais il s'agit sans doute d'un phénomène de convergence. La conformation très simple et constante de la maxille des Oniscidea représente une des synapomorphies les plus importantes du groupe.

### 3.1.7. Réduction du palpe du maxillipède

Parmi les synapomorphies des Oniscidea, Wägele (1989) mentionne le « basipodite plus long que le palpe ». En effet, en comparant le maxillipède d'un Isopode aquatique (palpe à 5 articles nettement plus long que le basipodite) avec celui d'une espèce de *Crinocheta* (palpe très court à 3 articles), la différence est évidente. Cependant, chez certaines espèces de *Ligia* le palpe est bien développé avec 5 articles. On peut donc seulement parler d'une tendance à la réduction du palpe se manifestant dans toutes les sections d'Oniscidea.

## 3.2. Evolution des structures adaptatives au milieu terrestre

Les nombreuses stratégies morphologiques ayant permis aux Isopodes de conquérir les différentes niches du milieu terrestre sont particulièrement informatives pour la différenciation des familles, des genres et des espèces, mais nous examinons ici les modifications morphologiques

essentielles qui ont permis le passage à la vie terrestre et qui donnent des informations utiles pour prouver la monophylie des Oniscidea et surtout pour distinguer les grands groupes constituant ce sous-ordre.

L'étude de l'adaptation graduelle au milieu terrestre sous l'aspect écophysiological a fait l'objet de très nombreux travaux parmi lesquels les synthèses de Wieser (1984) et de Warburg (1987) permettent de comprendre la signification majeure de certaines transformations morphologiques.

### 3.2.1. Le système de circulation de l'eau sur la surface du corps

Le caractère le plus important apparu avec le passage à la vie terrestre est sans doute le système qui permet la circulation de l'eau sur la surface du corps. Ce système maintient l'humidification des téguments en assurant les fonctions essentielles : respiration, excrétion, thermorégulation. Verhoeff a découvert ce système « Wasserleitungssystem » en 1917 et soupçonné son importance ; grâce aux travaux de Hoese (1981, 1982), on a reconnu que ce caractère existe chez tous les Isopodes terrestres et il représente donc une synapomorphie de ce groupe (Schmalfuss, 1989 ; Wägele, 1989). Hoese (1981) distingue deux types de fonctionnement de ce système : « le type-*Ligia* » et le « type-*Porcellio* ». Du point de vue morphologique, le « type-*Ligia* » est caractérisé par la présence de rangées longitudinales parallèles d'écaillles sur les faces caudale du péréiopode 6 (excepté sur le basipodite) et rostrale du péréiopode 7 (au moins sur le basipodite), permettant l'absorption de l'eau du substrat par capillarité. Nous avons vérifié la présence de ces rangées d'écaillles chez *Tylos*, *Helleria*, *Ligia*, *Ligidium*, *Mesoniscus* et chez de très nombreux représentants de *Synocheta*. Précisons que chez *Cantabroniscus primitivus* (Trichoniscide aquatique), on peut encore remarquer sur le basipodite de P7 les traces de ces rangées d'écaillles. On a aussi signalé la présence de rangées d'écaillles chez certains *Crinocheta* primitifs, mais tous les *Crinocheta* évolués possèdent le système d'humidification du corps de « type-*Porcellio* » dans lequel les rangées d'écaillles des péréiopodes n'existent plus. Nous considérons la tendance à la disparition des rangées parallèles d'écaillles sur P6 et P7 comme une synapomorphie des *Crinocheta*.

### 3.2.2. Evolution du marsupium

La constitution de la poche incubatrice, le marsupium, présente de remarquables particularités propres aux différents groupes d'Oniscidea. Tout d'abord, remarquons une particularité n'existant

que chez *Tylos* et *Helleria* et qui représente donc une autapomorphie des *Tylomorpha* : la cavité marsupiale se prolonge à l'intérieur du pléon par un long sac interne (Mead, 1973).

Une particularité propre aux représentants des *Crinocheta* et qui constitue une adaptation aux milieux de vie plus secs, est la présence de cotylédons dans le marsupium, appendices qui prennent naissance sur la face ventrale des péréionites. En rapport avec les deux types de système de circulation d'eau à la surface du corps, Hoese et Janssen (1989) considèrent deux types de marsupiums : le « type amphibie » qui est ouvert aux extrémités antérieure et postérieure, permettant la circulation de l'eau par capillarité, et le « type terrestre » fermé, caractérisé par la présence d'un liquide sécrété par les cotylédons. Ce dernier type représente une autapomorphie des *Crinocheta*.

### 3.2.3. Evolution de l'appareil respiratoire

Chez les Oniscidea primitifs, les endopodites des pléopodes, protégés par les exopodites et recouverts continuellement par une pellicule d'eau grâce au système de circulation de l'eau sur la surface du corps, ont la fonction d'organes respiratoires branchiaux. Avec l'adaptation graduelle aux milieux de plus en plus secs, se développent dans les exopodites des organes respiratoires aériens sous la forme d'un système de plis ouverts ou de tubes. L'apparition de ces organes respiratoires dans les exopodites se manifeste d'une manière convergente chez les *Tylomorpha* et les *Crinocheta*. Mais l'étude comparative permet de préciser qu'il s'agit de 2 autapomorphies. La différence la plus évidente est que chez les *Tylomorpha* les exopodites 2-5 renferment des organes respiratoires à stigmates ventraux tandis que chez les *Crinocheta* apparaissent des organes respiratoires à stigmates dorsaux.

### 3.2.4. Evolution de l'estomac

L'examen de la structure complexe de l'estomac chez un grand nombre d'espèces d'Isopodes aquatiques et terrestres nous a conduit à remarquer la grande variation dans la constitution de cet organe chez les Oniscidea ; la large gamme alimentaire dans les différents groupes de ces derniers pourrait l'expliquer (Wieser, 1984 ; Strus *et al.*, 1995). L'étude des particularités structurales de l'estomac des Oniscidea montre l'existence de différences même au niveau des espèces.

Chez les Oniscidea primitifs l'estomac présente une structure générale proche de celle de certains Isopodes aquatiques. Par rapport à la conformation de l'estomac des différents groupes, la structure de la valvule dorsale oesophagienne nommée par Vandel (1943) « superomedianum » est caractéristique ; cette valvule offre l'aspect d'une lan-

guette très allongée chez les *Microcheta* alors qu'elle est courte et semi-circulaire chez les *Synocheta*.

L'adaptation à la vie dans le milieu terrestre, notamment la consommation d'une nourriture plus sèche, se manifeste chez les *Crinocheta* surtout par la modification de la conformation de l'estomac et par le développement du typhlosole. En ce qui concerne l'estomac, on remarque une simplification et en même temps une spécialisation. Nous considérons comme une autapomorphie des *Crinocheta* l'absence de la valvule dorsale oesophagienne ce qui permet l'ingestion de particules plus grandes.

### 3.3. Evolution des caractères sexuels mâles

Chez les Oniscidea, l'évolution diversifiante la plus importante concerne les caractères sexuels mâles, mais précisons que la différenciation sexuelle des périopodes et l'apparition d'organes glandulo-pilifères se situent au niveau spécifique ou au plus générique. Pour l'analyse phylogénétique des niveaux hiérarchiques plus élevés, l'évolution de l'apophyse génitale ainsi que celle des 2 premières paires de pléopodes ont fourni des informations essentielles, malgré certains caractères convergents.

#### 3.3.1. Evolution des apophyses génitales.

On considère (Wägele, 1989; Wilson, 1991; Brusca et Wilson, 1991) que la position primitive des apophyses génitales se trouve sur le côté médian de la coxa; à la suite de la tendance à une migration vers la ligne médiane, celles-ci se rapprochent en restant, dans une 1ère phase, en connexion avec les coxa, puis, dans une phase plus évoluée, s'insèrent sur le bord caudal du péréonite et aboutissent à une fusion totale. Cette évolution se déroule d'une manière convergente dans différentes lignées; on trouve une seule apophyse médiane chez *Calabozoa*, les *Arcturidae* (Valvifera), certains *Gnathidae* et surtout chez les Oniscidea supérieurs. Dans le sous-ordre des Oniscidea la conformation la plus primitive, certainement la plus proche de celle qui a existé chez l'ancêtre marin, persiste encore chez les *Diplocheta* avec 2 apophyses génitales longues, parallèles, à base commune, s'insérant sur la membrane articulaire qui relie le péréon au pléon. Leur évolution a suivi 2 directions nettement différentes: chez les *Tylomorpha*, elles ont complètement disparu, chez les *Ligiamorpha*, elles ont évolué vers la fusion totale.

Wägele (1989) considère la réduction des apophyses génitales comme une synapomorphie des *Mesoniscidae* et des *Tylidae*, mais les recherches récentes (Erhard, 1995; Tabacaru et Danielopol,

1996) conduisent à la conclusion qu'il s'agit d'un aspect convergent. En effet, chez les *Tylidae* les apophyses génitales ont disparu et les 2 canaux déférents débouchent éloignés l'un de l'autre, tandis que chez *Mesoniscus*, les 2 apophyses sont réduites, avec une soudure médiane. On peut donc parler de 2 autapomorphies. Parallèlement, Schmalfuss, 1989; Wägele, 1989 et Erhard 1995 soutiennent que la fusion médiane des apophyses est une synapomorphie des *Synocheta* et des *Crinocheta*. Nous voyons plutôt une convergence dans la similitude des apophyses génitales des *Synocheta* et des *Crinocheta* car leur structure et leur rapport avec la 1ère paire de pléopodes sont nettement différents (Legrand, 1946; Vandel, 1957). Nous considérons la soudure médiane des 2 apophyses comme une synapomorphie de l'ensemble *Microcheta-Synocheta-Crinocheta*. A partir de l'ancêtre à apophyses génitales soudées ont dérivé 3 structures différentes: apophyses réduites, à orifices rapprochés produisant un seul spermatophore par accollement des 2 spermatophores initiaux (*Microcheta*); apophyses complètement fusionnées (y compris les canaux déférents), avec un seul orifice, donc un seul spermatophore (*Synocheta*); apophyses fusionnées mais à canaux déférents distincts, donc 2 orifices et 2 spermatophores séparés (*Crinocheta*).

#### 3.3.2. Evolution de l'endopodite du pléopode 2

En général, chez les Isopodes l'endopodite du pléopode 2 joue le rôle d'organe copulateur. La forme la plus primitive de différenciation est représentée par la séparation, du côté médian de la lame endopodiale, d'un appendice digitiforme, l'*appendix masculina* qui a un rôle dans l'accouplement. Grüner (1993) affirme que chez *Calabozoa*, les *Asellota* et les Oniscidea, l'*appendix masculina* manque car l'ensemble de l'endopodite est modifié en organe copulateur. Vandel (1943) et Wägele (1989) considèrent que la lame endopodiale des Oniscidea est réduite à l'article basal de l'*appendix*. Parmi les Isopodes aquatiques, il existe des cas représentant sans doute des convergences qui indiquent la possibilité d'une telle transformation: *appendix masculina* à insertion terminale (*Arubolana*); réduction de la lame endopodiale et insertion terminale de l'*appendix* (*Serolidae*). Une évolution en sens inverse, comme le suppose Schmalfuss (1989), c'est-à-dire l'élargissement de l'article basal de l'*appendix masculina* pour devenir lame natatoire nous semble improbable. Tabacaru et Danielopol (1996) arrivent à la même conclusion que Erhard (1995) quant à l'importance d'une modification de l'endopodite 2 du mâle dans l'évolution des Oniscidea: chez les Oniscidea primitifs (*Tylomorpha*, *Diplocheta*) l'endopodite est articulé en continuité du basipodite ou obliquement sur celui-ci et forme

un angle entre son article basal et le second article, tandis que chez l'ensemble *Microcheta-Synocheta-Crinocheta*, l'endopodite est perpendiculaire au basipodite sans former d'angle entre les articles basal et 2.

### 3.3.3. Evolution de la première paire de pléopodes

Dans l'ordre des Isopoda, quelques groupes aquatiques (*Janiroidea*, *Arcturidae*, *Calabozoa*) et les Oniscidea évolués présentent une modification des pléopodes mâles pour participer à la fonction sexuelle. Il s'agit d'évolutions indépendantes qui aboutissent à des structures complètement différentes.

Chez les Oniscidea l'évolution des pléopodes 1 a suivi 2 directions divergentes, comme celle des apophyses génitales : dans les 2 sexes des *Tylomorpha*, exopodite et endopodite ont complètement disparu et il n'existe qu'un reste du basipodite ; chez les *Ligiamorpha*, les pléopodes 1 mâles, encadrant les 2 ou l'unique apophyse(s) génitale(s), ont subi une différenciation progressive (surtout l'endopodite) en vue de faciliter le transport du sperme vers les organes copulateurs formés par l'endopodite des pléopodes 2. Les pléopodes 1 des *Mesoniscidae* sont réduits comme chez les *Tylidae* (Vandel, 1943 ; Legrand, 1946 ; Wägele, 1989). En effet, exopodites et endopodites des *Mesoniscidae* sont bien développés mais ne présentent pas de différenciations sexuelles (Gruner et Tabacaru, 1963). Chez les espèces primitives de *Ligia* qui appartiennent aux *Diplocheta*, la différenciation sexuelle est limitée au développement plus prononcé de l'angle distal interne de l'endopodite du mâle, mais chez tous les autres représentants, il existe un faisceau de macrochètes dans l'angle distal interne de l'exopodite et de l'endopodite.

Wägele (1989) et Erhard (1995) ont considéré comme une synapomorphie des *Synocheta* et des *Crinocheta* l'allongement de l'endopodite 1 du mâle. A notre avis, la modification de l'endopodite 1 mâle pour la fonction sexuelle des *Synocheta* et des *Crinocheta* représente deux phénomènes indépendants qui ne peuvent constituer une synapomorphie. Chez les formes primitives de *Synocheta*, l'endopodite est une simple lame étroite parfois très petite comme chez la femelle (*Brackenridgia*, *Typhlotricholigioides*) ; l'endopodite de la majorité des *Synocheta* porte une tige ciliée plus ou moins développée ou un bâtonnet ; chez les *Synocheta* évolués (*Trichoniscini*, *Haplophthalminae*, *Buddelundiellidae*), les endopodites sont biarticulés avec un article distal en forme de lame de couteau devenant ainsi des organes paracopulateurs. Les endopodites des *Crinocheta* sont allongés, robustes et pourvus d'une gouttière spermatique ; les 2 orifices de l'apophyse génitale

débouchent dans cette gouttière. Cette coaptation représente une autapomorphie des *Crinocheta*. La ressemblance entre l'endopodite des *Crinocheta* et l'exopodite de *Calabozoa* ne prouve aucune relation de parenté.

## 4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La discussion et les conclusions portent sur la phylogénèse et la classification des Oniscidea.

En concluant que le petit Isopode *Calabozoa* ne représente pas un Isopode terrestre adapté à la vie aquatique (ni un groupe frère), que les *Tylidae* ne peuvent être rattachés aux *Valvifera* et que le mode de vie aquatique de certaines espèces troglobies de *Synocheta* ne prouve pas l'origine indépendante de cette section, les synapomorphies de tous les Isopodes terrestres attestent de la monophylie des Oniscidea. Nous considérons les synapomorphies suivantes : 1. apparition du système de circulation d'un liquide à la surface du corps ; 2. présence de soies-écailles sur la surface dorsale du corps ; 3. endopodite du pléopode 2 mâle entièrement transformé en stylet copulateur ; 4. antennule constituée au plus de 3 articles ; 5. maxille réduite à une pièce unitaire bilobée ; 6. mandibule sans palpe ; 7. endite du maxillipède sans rétinaclé ; 8. forte tendance à la réduction du palpe du maxillipède par rapport au basis.

La recherche des autapomorphies nous a permis de distinguer et de définir les grands groupes monophylétiques des Oniscidea. Nous considérons ainsi les *Diplocheta* au sens restreint de Schmalzfuss (1989), comprenant seulement les *Ligiidae* et non au sens de Wägele (1989, 1994) qui y inclut les *Mesoniscidae* et les *Tylidae*, ni dans l'ancien sens, c'est-à-dire *Diplocheta* Vandel, 1957 = *Protophora archaica* Verhoeff, 1917 = *Ligiidae* + *Mesoniscidae*. Les autapomorphies permettent de séparer les *Mesoniscidae* dans une section à part, les *Microcheta* Schmalzfuss, 1989 qui représentent le groupe frère des *Synocheta*. Par contre, les *Crinocheta*, au sens de Schmalzfuss (1989) représentent en même temps un groupe paraphylétique (car il ne comprend pas les *Olibrinae*) et polyphylétique (par l'inclusion des *Tylidae*). Précisons que les *Olibrinidae* présentent les autapomorphies des *Crinocheta* et non celles des *Synocheta* et que les autapomorphies des *Tylidae* ne permettent de les inclure ni dans les *Diplocheta*, ni dans les *Crinocheta*.

Nous avons donc considéré 5 groupes monophylétiques, *Tylidae*, *Diplocheta* (*Ligiidae*), *Microcheta* (*Mesoniscidae*), *Synocheta* et *Crinocheta*, qui représentent les taxons terminaux dans notre analyse.

En suivant la conception initiale de Vandel (1943, 1960) qui a isolé les Tylidae des autres Isopodes terrestres, certains auteurs (Bowman et Abele, 1982; Holdich *et al.*, 1984; Brusca et Wilson, 1991) ont divisé le sous-ordre des Oniscidea en deux infra-ordres : Tylomorpha Vandel, 1943 et Ligiamorpha Vandel, 1943. Par contre, Schmalzfuss (1989), Wägele (1989, 1994) et Erhard (1995) considèrent que la division des Oniscidea en Tylomorpha et Ligiamorpha n'est pas justifiée. Schmalzfuss (1989) et Erhard (1995) trouvent plutôt des arguments pour la monophylie de tous les «non-Ligiidae», c'est-à-dire pour une opposition des Ligiidae à tous les autres Oniscidea.

Notre analyse cladistique nous a conduit à la conclusion selon laquelle deux lignées distinctes sont issues de l'ancêtre commun des Oniscidea Tylomorpha et Ligiamorpha. Ils sont donc groupes frères mais ont évolué depuis longtemps indépendamment car cette dichotomie est à la base de la diversification du sous-ordre dans l'histoire des différents caractères (plaques coxales, uropodes, apophyses génitales, pléopode 1 mâle, appareil respiratoire, poche incubatrice).

Les Tylomorpha (une seule famille, Tylidae, avec 2 genres, *Tylos* et *Helleria*) montrent un mélange de nombreuses plésiomorphies avec des apomorphies représentant soit des caractères de haute spécialisation (séparation entre l'espace respiratoire et l'espace anal; organes respiratoires à stigmates ventraux; sac interne prolongeant la poche incubatrice; antennule réduite à un seul article), soit des caractères à valeur restrictive, c'est-à-dire qui ont nettement limité la possibilité de diversification du groupe (disparition des apophyses génitales; disparition des pléopodes 1). En ce qui concerne les plésiomorphies, rappelons que les Tylidae sont les seuls Oniscidea chez lesquels persistent les plaques coxales nettement individualisées car la soudure des plaques coxales avec les péréionites représente une synapomorphie des Ligiamorpha. La grande dissymétrie numérique existant entre les Tylomorpha et les Ligiamorpha s'explique par le fait que *Tylos* et *Helleria* ne représentent que des relictés d'une longue évolution dont les étapes intermédiaires ont disparu.

La dichotomie suivante essentielle dans la phylogénèse des Oniscidea représente la première diversification de la branche des Ligiamorpha, c'est-à-dire la divergence comme groupes frères d'une part du groupe primitif des Diplocheta et d'autre part de la branche dans laquelle se sont diversifiés les 3 sections Microcheta, Synocheta et Crinocheta. Nous nommons cette branche Orthogonopoda, considérant l'introduction d'un terme nouveau justifiée et opérationnellement utile (Dupuis, 1979) parce qu'il s'agit d'un monophylum bien défini qui marque un niveau nettement supérieur par rapport aux Tylomorpha et aux

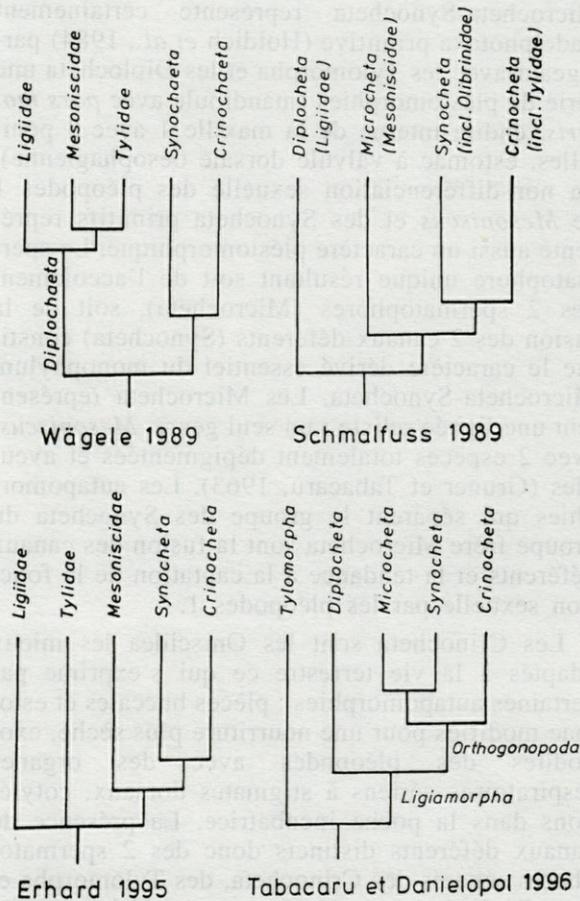


Fig. 1. — Phylogénie des Oniscidea d'après Wägele 1989, Schmalzfuss 1989, Erhard 1995, et Tabacaru et Danielopol 1996.

Diplocheta. Les Diplocheta (Ligiidae) ont le plus grand nombre de plésiomorphies parmi les Oniscidea. Par leurs caractères (excepté la fusion des plaques coxales avec les péréionites), ils semblent être très proches de l'ancêtre commun des Oniscidea. Nous n'avons détecté qu'une seule apomorphie : la tendance à l'apparition, de manière originale, d'une différenciation sexuelle du premier pléopode. Les Ligiidae sont bien adaptés à un mode de vie semi-terrestre (Carefoot et Taylor, 1995) vivant soit au bord de la mer (Ligiinae), soit dans des endroits très humides (Ligidiinae). Les Orthogonopoda sont définis surtout par la conformation de l'organe copulateur (endopodite du pléopode 2 du mâle) et par la réunion des apophyses génitales.

Nous considérons comme la dernière dichotomie essentielle dans la phylogénèse des Oniscidea celle qui marque la diversification des Orthogonopoda, c'est-à-dire l'apparition d'une part de la branche qui a donné naissance aux groupes frères Microcheta-Synocheta et d'autre part de la branche des Crinocheta, groupe le plus évolué des Oniscidea. Dans cette dichotomie l'ensemble

Microcheta-Synocheta représente certainement l'adelphotaxa primitive (Holdich *et al.*, 1984) partageant avec les Tylomorpha et les Diplocheta une série de plésiomorphies (mandibule avec *pars molaris*, endite interne de la maxille 1 avec 3 pénicilles, estomac à valvule dorsale oesophagienne). La non-différenciation sexuelle des pléopodes 1 de *Mesoniscus* et des Synocheta primitifs représente aussi un caractère plésiomorphique. Le spermatophore unique résultant soit de l'accolement des 2 spermatophores (Microcheta), soit de la fusion des 2 canaux déférents (Synocheta) constitue le caractère dérivé essentiel du monophylum Microcheta-Synocheta. Les Microcheta représentent une lignée relictive : un seul genre, *Mesoniscus*, avec 2 espèces totalement dépigmentées et aveugles (Gruner et Tabacaru, 1963). Les autapomorphies qui séparent le groupe des Synocheta du groupe frère Microcheta sont la fusion des canaux déférents et la tendance à la captation de la fonction sexuelle par les pléopodes 1.

Les Crinocheta sont les Oniscidea les mieux adaptés à la vie terrestre ce qui s'exprime par certaines autapomorphies : pièces buccales et estomac modifiés pour une nourriture plus sèche, exopodites des pléopodes avec des organes respiratoires aériens à stigmates dorsaux, cotylédons dans la poche incubatrice. La présence de canaux déférents distincts donc des 2 spermatophores séparés des Crinocheta, des Tylomorpha et des Diplocheta représente une plésiomorphie, mais la coaptation très poussée entre l'apophyse génitale et les endopodites 1 constitue la structure la plus efficace pour le transfert des spermatophores des Oniscidea.

L'étude cladistique réalisée nous permet de proposer la classification suivante pour les Isopodes terrestres :

- Sous-ordre des Oniscidea Latreille, 1829
  - Infra-ordre des Tylomorpha Vandel, 1943
    - Famille des Tylidae
  - Infra-ordre des Ligiamorpha Vandel, 1943
    - Super-section des Diplocheta Vandel, 1957
      - Famille des Ligiidae
    - Super-section des Orthogonopoda Tabacaru et Danielopol, 1996
      - « Groupe Monospermophora »
        - Section des Microcheta Schmalfuss, 1989
          - Famille des Mesoniscidae
        - Section des Synocheta Legrand, 1946
          - 6 familles
      - « Groupe Dispermophora »
        - Section des Crinocheta Legrand, 1946
          - 26 familles

REMERCIEMENTS – Nous sommes très reconnaissants aux personnes qui nous ont aidé à réaliser ce travail ou qui ont discuté avec nous ce sujet : N. Coineau (Banyuls), H. Dalens (Toulouse), F. Ferrara (Florence), J. Gruber et V. Stagl (Vienne). Les séjours de I.T. en Autriche

(Vienne et Mondsee) ont été effectués dans le cadre des échanges culturels entre l'Académie Autrichienne et l'Académie Roumaine.

## RÉFÉRENCES

- BOWMAN T.E., ABELE L.G., 1982. Classification of Recent Crustacea. In *The Biology of Crustacea*. L.G. Abele Ed., Academic Press, New York : 1-27.
- BRUSCA R.C. and WILSON G.D.F., 1991. A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations. *Mem. Queensland Mus.* **31** : 143-204.
- CAREFOOT T.H. and TAYLOR B.E., 1995. *Ligia* : A prototypal terrestrial isopod. *Crustacean Issues* **9** : 1-13.
- DALENS H., 1990. Les Australiodillinae Vandel, 1973 (Isopoda, Oniscidea). Révisions des espèces connues et description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce de Papouasie-Nouvelle Guinée. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **126** : 25-34.
- DARLU P. et TASSY P., 1993. La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes. Masson, Paris, 245 p.
- DUPUIS C., 1979. Permanence et actualité de la systématique. La systématique phylogénétique de W. Hennig (Historique, discussion, choix de références). *Cah. Naturalistes*, 1978 **34** : 1-69.
- EHRARD F., 1995. Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen am Pleon des Oniscidea (Crustacea, Isopoda). Zugleich ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der Landasseln. *Zoologica* **145** : 1-114.
- GOUJET D., MATILE L., JANVIER P. et HUGOT J.-P., 1988. Systématique cladistique. *Biosystema* **2** : 1-195.
- GRUNER H.-E., 1993. Klasse Crustacea. In *Lehrbuch der speziellen Zoologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York, 1 : 448-1030.
- GRUNER H.-G. und TABACARU I., 1963. Revision der Familie Mesoniscidae Verhoeff, 1908 (Isopoda, Oniscidea). *Crustaceana* **6** : 15-34.
- HENNIG W., 1982. Phylogenetische Systematik. Paul Parey, Berlin et Hamburg, 246 p.
- HOESE B., 1981. Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystem der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Zoomorphology* **98** : 135-167.
- HOESE B., 1982. Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Zool. Jb. Anat.* **107** : 396-422.
- HOESE B. and JANSSEN H.H., 1989. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. *Monit. Zool. Ital.* **4** : 153-173.
- HOLDICH D.M., LINCOLN R.J. and ELLIS J.P., 1984. The biology of terrestrial isopods : terminology and classification. *Symp. Zool. Soc. London* **53** : 1-6.
- LATTIN G. de, 1961. Ueber die genetischen Grundlagen der Merkmalsparallelität. *Zool. Anz.* **166** : 357-390.

- LEGRAND J.-J., 1946. Les coaptations sexuelles des Oniscoidea. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **80** : 240-388.
- MAYR E., 1972. The characters of higher taxa, their origin and biological significance. 17th Congr. Intern. Zoologie, Monte-Carlo, theme 2 : 1-4.
- RACOVITZA E.-G., 1910. Sphéromiens (première série) et Révision des Monolistrini (Isopodes sphéromiens). *Arch. Zool. exp. gén.* **4** : 625-758.
- SCHMALFUSS H., 1989. Phylogenetics in Oniscoidea. *Monit. Zool. Ital.* (N.S.) Monogr. **4** : 3-2.
- SLUYS R., 1989. Rampant parallelism : an appraisal of the use of nonuniversal derived character states in phylogenetic reconstruction. *Syst. Zool.* **38** (4) : 350-370.
- STRUS J., DROBNE D. and LICAR P., 1995. Comparative and functional aspects of the digestive system in amphibious and terrestrial isopods (Isopoda : Oniscoidea). *Crustacean Issues* **9** : 15-23.
- SUDEAUS W. und REFFELD K., 1992. Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York, 241 p.
- TAITI S., FERRARA F. and ILLIFE T.M., 1995. A new species of *Haloniscus* Chilton, 1920 from New Caledonia (Isopoda, Oniscoidea). *Crustaceana* **68** (3) : 321-328.
- TABACARU I. et DANIELOPOL D.L., 1996. Phylogénie des Isopodes terrestres. *C.R. Acad. Sci. Paris sér. III* **319** : 71-80.
- VANDEL A., 1943. Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). *Bull. biol. Fr. Belg.* suppl. **30** : 1-136.
- VANDEL A., 1957. Sur la constitution et la genèse des différents types d'apophyses génitales chez les Crustacés Isopodes. *C.R. Acad. Sci. Paris* **245** : 2160-2163.
- VANDEL A., 1960. Isopodes terrestres (Première partie). In Faune de France, P. Lechevallier, Paris, **64**, 416 p.
- VANDEL A., 1962. Isopodes terrestres (Deuxième partie). In Faune de France, P. Lechevallier, Paris, **66** : 417-931.
- VANDEL A., 1973. Les Isopodes terrestres de l'Australie. Etude systématique et biogéographique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (A) **82** : 1-171.
- VERHOEFF K.W., 1917. Zur Kenntniss der Atmung und Atmungsorgane der Isopoda-Oniscoidea. *Biol. Zentralb.* **37** : 113-127.
- WÄGELE J.W., 1989. Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. *Zoologica* **140** : 1-262.
- WÄGELE J.W., 1994. Review of methodological problems of 'Computer cladistics' exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea : Isopoda). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **32** : 81-107.
- WARBURG M.R., 1987. Isopods and their terrestrial environment. In Advance in ecological research. Academic Press **17** : 187-242.
- WIESER W., 1984. Ecophysiological adaptations of terrestrial isopods : a brief review. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **53** : 247-265.
- WILSON G.D.F., 1991. Functional morphology and evolution of isopod genitalia. In Crustacean sexual biology, R.T. Bauer and J.W. Martin Ed., Columbia Univ. Press, New York : 228-245.

Reçu le 6 mai 1996 ; received May 6, 1996  
 Accepté le 28 mai 1996 ; accepted May 28, 1996.