

ESSAI D'ANALYSE CRITIQUE DES PRINCIPALES HYPOTHÈSES CONCERNANT LA PHYLOGÉNIE DES MALACOSTRACÉS (CRUSTACEA, MALACOSTRACA)

IONEL TABACARU*, DAN L. DANIELOPOL**

Abstract. Malacostraca, as a Class, represents the largest taxonomic group within the Subphylum Crustacea. This essay is a contribution to the perennial debate of the way to classify the more than 40,000 malacostracan species. The various opinions on the way generations of carcinologists systematised Malacostraca in Orders and Superorders is synthetically reviewed. Because of the variety and contrasting opinions a reanalysis of the large carcinological data using a strict phylogenetic framework is presented. It is assumed that Malacostraca is a monophyletic group and within its system one deals, *a priori*, with monophyletic orders. With this assumption at hand a cladistic analysis of 17 orders and 68 morphological traits is presented. The analysis was done using the Wagner parsimony algorithm implemented in the computer programme *PAUP* 4.10. Based on 37 informative characters, an unrooted tree with a length of 101 steps was obtained. The results are discussed at long comparing the present data with diverse opinions on the phylogenetic affinities of the Malacostraca main groups. It is especially emphasised the significance of the present results for a new framework of the Malacostraca phylogeny and systematics. The following major conclusions emerge: (1) Phyllocarida (Order Leptostraca) represents a basal group of Malacostraca separated early from its sister-group Eumalacostraca; (2) this latter group constitutes the major stock of Malacostraca; (3) the Syncarida does not represent a monophylum because Bathynelacea is a well individuated basal group of Eumalacostraca. Hence, it is proposed to accept the taxonomic solution of SERBAN (1970) who defined this group as the Superorder Podophalocarida; (4) the Hoplocarida is a collateral stem detached very early from the Eumalacostraca; it presents a mosaic of primitive and advanced (original) morphological traits; (5) the sister-group of Hoplocarida is formed by the bundle of lineages Anaspidacea + Neocarida + Eucarida, representing a major component of Eumalacostraca and which could be assimilated to the taxon Caridoida (however, without including the Bathynellacea); (6) Anaspidacea is the only group of the Superorder Syncarida, the most primitive branch of the Caridoida s. str.; (7) Thermosbaenacea is a well individuated lineage, taxonomically ranked as Superorder Pancarida, the sister-group of the Peracarida; (8) the Neocarida (Pancarida + Peracarida) represents, most probably, the sister-group of Syncarida (Anaspidacea) and the bundle Syncarida + Neocarida forms the sister-group of Eucarida; (9) Amphipoda and Isopoda do not represent sister-groups; Amphipoda is a more primitive group having affinities to the bundle of lineages united in the taxon Mancoida; both taxa are sister-groups.

Key words: Crustacea, Malacostraca, Cladistics, Phylogeny.

1. INTRODUCTION

ÉMILE G. RACOVITZA, connu comme explorateur de l'Antarctique et comme fondateur de la biospéologie, ainsi que du premier institut de spéléologie du monde, a été aussi un précurseur de la systématique phylogénétique. Ce dernier aspect de sa

Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitza», t. L, p. 87–119, Bucarest, 2011

carrière scientifique est resté moins connu. Dans ses travaux sur les Isopodes RACOVITZA (1912, p. 204) affirmait que le but principal des études taxonomiques est «la classification naturelle des animaux, c'est-à-dire une classification qui reflète aussi exactement que possible la parenté réelle des diverses lignées animales». RACOVITZA (1910, p. 632–633) préconisait aussi, comme l'a fait W. HENNIG plus tard (1950, 1982), la nécessité d'une analyse minutieuse des caractères: «il est donc nécessaire d'examiner les caractères taxonomiques du groupe du point de vue de leur histoire et de leur signification phylogénétique pour arriver à une compréhension exacte de leur classification ... il est donc nécessaire d'examiner l'histoire particulière de chaque caractère». Ce naturaliste remarquable soutenait (1910, p. 637) que: «les caractères des espèces devront être groupés aussi en caractères de filiation et caractères d'adaptation. En plus, on doit hiérarchiser les caractères suivant leur ancienneté relative et le rôle qu'ils jouent dans la biologie de chaque forme. Ce n'est qu'ensuite qu'on peut établir une classification réellement naturelle». Ainsi, dans ses travaux isopodologiques RACOVITZA a essayé toujours de procéder selon ces principes (maintenant devenus classiques pour la systématique phylogénétique) même s'il reconnaissait les difficultés inhérentes de cette approche. Par exemple, il écrivait en 1912 (p. 224): «dans la plupart des cas nous ne savons pas si les caractères décrits ou figurés par les auteurs sont des caractères de filiation ou des caractères de convergence». En fin de compte il arrive à la conclusion que: «...la taxonomie est, pour qui veut réfléchir, une des disciplines biologiques les plus synthétiques» (RACOVITZA, 1920, p. 62).

Un de nos maîtres, le Professeur CONSTANTIN MOTĂȘ, affirmait que le meilleur hommage qu'on peut rendre à un savant est celui de continuer son œuvre. Ainsi, par nos recherches sur les problèmes de la phylogénie des Malacostracés nous essayons de rendre hommage à ÉMILE G. RACOVITZA, fondateur de l'Institut de Spéologie, ou nous avons travaillé pendant une partie de notre vie scientifique.

1.2. LES PROBLÈMES DE LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE DES MALACOSTRACÉS

Les Malacostracés, c'est-à-dire la Classe Malacostraca ou Malacostracea, nommée aussi Crustacés supérieurs, constitue le plus grand groupe de Crustacés. En considérant les espèces actuellement connues GRUNER (1993) a approximé le nombre des Malacostracés à 27.700 espèces, tandis que BRUSCA & BRUSCA, dans un comptage plus récent (2002) estiment que le nombre des espèces appartenant à la Malacostraca serait d'environ 40.200 espèces.

Les bases des connaissances sur la morphologie et la classification de cette unité taxonomique majeure ont été mises en place dès 1909 par le carcinologiste anglais W. T. CALMAN. Malgré l'existence d'un très grand nombre d'études sur les caractères morphologiques des Malacostracés ainsi que sur leurs phylogénie et leurs classification, voir même des analyses cladistiques sur l'ensemble du groupe

des Malacostracés ou bien sur ses sous-groupes (PIRES, 1987; WAGNER, 1994; WILLS, 1998; SCHRAM & HOF, 1998; KOBUSCH, 1999; RICHTER & SCHOLTZ, 2001; SPEARS *et al.*, 2005; POORE, 2005; JENNER *et al.*, 2009; WILLS *et al.*, 2009; WILSON, 2009), il reste encore beaucoup de problèmes non clairement résolus, sur lesquels persistent des opinions nettement contradictoires et qui font l'objet de vifs débats.

Actuellement beaucoup de systématiciens considèrent qu'un taxon valide devrait être monophylétique dans le sens préconisé par HENNIG (1950, 1982), c'est-à-dire un tel groupe devrait comprendre une espèce ancestrale et tous ses descendants. Par conséquent la définition d'un taxon dépend de l'hypothèse de sa monophylie, c'est-à-dire des groupes qu'on considère dérivés de l'ancêtre commun, donc qui doivent être inclus dans le taxon. Malgré les nombreuses définitions proposées pour la classe des Malacostraca Latreille, 1802, la monophylie de ce taxon est conçue d'une manière diverse. Dans ce qui suit nous présentons les vues alternatives, résumées aussi d'une manière synoptique dans le Tableau n° 1.

La majorité des auteurs, en commençant avec CLAUS (1888), considèrent les Phyllocarida Packard, 1879 (Ord. Leptostraca – Claus, 1880), comme inclus dans la classe des Malacostraca. D'autres auteurs, acceptant une ancienne opinion de MILNE-EDWARDS, sont d'avis que les Phyllocarida ne sont pas des Malacostraca mais des Phyllopoda.

Considérant les Phyllocarida dans la classe des Malacostraca, pour inclure tous les autres Malacostracés, GROBBEN, en 1892, a institué le taxon Eumalacostraca. Par la suite on a considéré que les Eumalacostraca représentaient le groupe-frère des Phyllocarida comprenant les Hoplocarida, les Syncarida, les Eucarida et les Peracarida. En étudiant des formes fossiles, SCHRAM (1969, 1973) a suggéré que les Hoplocarida sont dérivés des Leptostracés et constituent un groupe distinct, par rapport aux Eumalacostracés. Donc cet auteur exclut de la sous-classe des Eumalacostraca les Hoplocarida et considère que la classe des Malacostraca est formée par trois sous-classes distinctes, Phyllocarida, Hoplocarida et Eumalacostraca.

Tableau 1

Opinions divergentes des carcinologistes sur la position et/ou la structure systématique des unités taxonomiques majeures des Malacostraca

Unité taxonomique	Position et/ou structure systématique	Auteurs
Malacostraca Latreille, 1806	a – Sous-classe ou classe avec 2 séries ou sous-classes: Phyllocarida et Eumalacostraca.	Calman, 1909; Hessler, 1983; Gruner, 1993; Moura & Christoffersen, 1996; Schminke in Westheide & Rieger, 1996; Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001; Brusca & Brusca 2002.
	b – 3 Sous-classes: Phyllocarida, Hoplocarida et Eumalacostraca.	Schram, 1978, 1981; McLaughlin, 1980; Bowman & Abele, 1982; Kunze, 1983;

		Dahl, 1983; Ahyong, 1997; Martin & Davis, 2001; Forest, 2004.
	c – 2 Sous-classes: Hoplocarida et Eumalacostraca.	Schram, 1986.
	d – Sans considérer des sous-classes, mais comprenant les super-ordres (divisions): Phyllocarida, Hoplocarida, Syncarida, Eucarida, Peracarida (avec ou sans Pancarida).	Siewing, 1963; Kaestner, 1967; Fryer, 1965; Crome & Gruner, 1969.
Phyllocarida Packard, 1879, ordre Leptostraca (Claus, 1880)	a – Incluse dans la sous-classe (ou la classe) des Malacostraca.	Calman, 1909; Kaestner, 1967; Cannon, 1960 ; Siewing, 1963; Fryer, 1965; Crome & Gruner, 1969; Schram, 1978, 1981; McLaughlin, 1980; Rolfe, 1981; Bowman & Abele, 1982; Hessler, 1983; Dahl, 1983, 1987; Gruner, 1993; Schminke in Westheide & Rieger, 1996; Moura & Christoffersen, 1996; Ax, 1999; Spears & Abele, 1999; Martin & Davis, 2001; Richter & Scholtz, 2001; Walker-Smith & Poore, 2001; Brusca & Brusca, 2002; Forest, 2004; Jenner <i>et al.</i> , 2009; Wills <i>et al.</i> , 2009.
	b – Considérée comme appartenant à la classe des Phyllopoda Latreille, 1825 et non pas au Malacostraca.	Schram, 1986; Wheeler, 1997; Wills, 1998.
Eumalacostraca Grobben, 1892	a – Considérée comme serie, sous-classe ou infra-classe avec les divisions ou super-ordres: Hoplocarida, Syncarida, Eucarida et Peracarida.	Calman, 1909; Gruner, 1993; Schminke in Westheide & Rieger, 1996; Brusca & Brusca, 2002.
	b – Considérée dans un sens restreint: Hoplocarida exclue.	Schram, 1981, 1984, 1986; McLaughlin, 1980; Bowman & Abele, 1982; Dahl, 1983; Martin & Davis, 2001; Forest, 2004.
	c – Considérée dans un sens plus restreint: Hoplocarida et Syncarida exclus.	Serban, 1972.

Hoplocarida Calman, 1904, ordre Stomatopoda (Latreille, 1817)	a – Division, cohorte ou super-ordre dans la série (ou sous-classe) des Eumalacostraca.	Calman, 1909; Hessler, 1983; Gruner, 1993; Schminke in Westheide & Rieger, 1996; Wills, 1998; Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001; Brusca & Brusca, 2002.
	b – Considérée comme sous-classe séparée.	Schram, 1978, 1981, 1986; McLaughlin, 1980; Bowman & Abele, 1982; Kunze, 1983; Dahl, 1983; Ahyyong, 1997; Martin & Davis, 2001; Forest, 2004.
	c – Stomatopoda, considérée groupe-frère des Eucarida.	Wheeler, 1997; Schram & Hof, 1998; Lange & Schram, 1999.
Caridoida Hessler, 1983	a – Cohorte, groupe-frère de Hoplocarida.	Gruner, 1993; Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001.
	b – Synonyme d'Eumalacostraca s.str.	Voir Eumalacostraca – b.
Syncarida Packard, 1885	a – Division ou super-ordre, avec 2 ordres: Anaspidae Calman, 1904 et Bathynellacea Chappuis, 1915.	Siewing, 1959, 1963; Fryer, 1965; Noodt, 1965; Schminke, 1975; Bowman & Abele, 1982; Gruner, 1993; Coineau, 1996; Sminke in Westheide & Rieger, 1996; Ax, 1999; Martin & Davis, 2001; Brusca & Brusca, 2002; Forest, 2004.
	b – Avec 3 ordres: Anaspidae Calman, 1904, Stygocaridacea Nood, 1965, Bathynellacea Chappuis, 1915.	Nood, 1970, 1977; Crome & Gruner, 1969; McLaughlin, 1980; Kobusch, 1999.
	c – Avec 2 ordres: Anaspidae Calman, 1904 et Stygocaridacea Nood, 1965, Bathynellacea exclu.	Serban, 1972.
	d – Taxon non considéré.	Wheeler, 1998; Schram & Hof, 1998; Jenner <i>et al.</i> , 2009; Wills <i>et al.</i> , 2009.
Podophallocarida Serban, 1970	a – Super-ordre, pour l'ordre Bathynellacea Chappuis, 1915.	Serban, 1970, 1972.
	b – Taxon non accepté.	Schminke, 1981.

Podophthalma Leach, 1815	a – Taxon nom rétabli comme super-ordre pour inclure Stomatopoda, Anaspidacea, Eucarida, Mysidacea et Cumacea.	Mayrat & Saint Laurent, 1996; Casanova, 1993.
	b – Taxon, généralement non accepté.	Un grand nombre d’auteurs.
Xenomacarida Richter, 1994	a – Institué comme groupe-frère des Decapoda, incluant Syncarida, Euphausiacea, Pancarida et Peracarida.	Richter, 1994; Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001.
	b – Taxon non considéré par d’autres auteurs.	
Peracarida Calman, 1904	a – Super-ordre, considéré taxon monophylétique.	Calman, 1909; Siewing, 1958, 1963; Kaestner, 1959; Fryer, 1965; Crome & Gruner, 1969; McLaughlin, 1980; Bowman & Abele, 1982; Hessler, 1983; Pires, 1987; Gruner, 1993; Sminke in Westheide & Rieger, 1996; Kobusch, 1999; Ax, 1999; Martin & Davis, 2001; Richter & Scholtz, 2001; Brusca & Brusca, 2002; Forest, 2004; Poore, 2005; Wills <i>et al.</i> , 2009.
	b – Non accepté comme taxon monophylétique.	Schram, 1981, 1984, 1986; Watling, 1983, 1999; Mayrat & Saint Laurent, 1996.
Pancarida Siewing, 1958	a – Super-ordre, institué pour l’ordre Thermosbaenacea.	Siewing, 1958, 1963; Kaestner, 1959; Crome & Gruner, 1969; Bowman & Abele, 1982; Pires, 1987; Gruner, 1993; Sminke in Westheide & Rieger, 1996; Boutin, 1998; Kobusch, 1999; Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001.
	b – Taxon non accepté, considérant l’ordre Thermosbaenacea inclus dans le super-ordre Peracarida.	Fryer, 1965; McLaughlin, 1980; Wagner, 1994; Monod & Cals, 1998; Martin & Davis, 2001; Brusca & Brusca, 2002; Forest, 2004; Poore, 2005.
	c – Taxon non accepté considérant l’ordre Thermosbaenacea dans le super-ordre Brachycarida.	Schram, 1981; Watling, 1983, 1999.

Brachycarida Schram, 1981	a – Cohorte ou super-ordre, incluant Thermosbaenacea, Spelaeogriffacea, Tanaidacea, Cumacea.	Schram, 1981; Watling, 1983, 1999.
	b – Taxon non accepté par d'autres auteurs.	
Edriophthalma Leach, 1814	a – Taxon rétabli pour inclure Isopoda et Amphipoda.	Schram, 1984.
	b – Taxon non accepté par d'autres auteurs	
Isopoda Latreille, 1917	a – Considéré ordre ou sous-ordre, groupe-frère avec Amphipoda.	Schram, 1981, 1984, 1986; Wagner, 1994; Wills, 1998; Schram & Hof, 1998; Lange & Schram, 1999; Poore, 2005; Jenner <i>et al.</i> , 2009; Wills <i>et al.</i> , 2009.
	b – Considéré ordre, groupe-frère avec Tanaidacea.	Siewing, 1963; Fryer, 1965; Hessler, 1983; Pires, 1987; Gruner, 1993; Kobusch, 1999; Richter & Scholtz, 2001.
	c – Ordre, groupe-frère avec Cumacea.	Wirkner & Richter, 2009.
	d – Considéré super-ordre, groupe-frère avec Brachycarida.	Watling, 1983.
	e – Considéré super-ordre, groupe-frère avec Amphipoda et Brachycarida.	Watling, 1999; Watling <i>et al.</i> , 2000.
Mysidacea Boas, 1883	a – Ordre dans le super-ordre Peracarida, avec les sous-ordres Lophogastrida et Mysida.	Calman, 1909; Crome & Gruner, 1969; McLaughlin, 1980; Bowman & Abele, 1982; Gruner, 1993; Schminke in Westheide & Rieger, 1996; Nouvel <i>et al.</i> , 1999; Forest, 2004.
	b – Taxon non accepté, car on considère Mysida et Lophogastrida ordres séparés.	Sieg, 1983; Kobusch, 1999; Martin & Davis, 2001; Richter & Scholtz, 2001; Brusca & Brusca, 2002.
	c – On considère trois ordres distincts: Lophogastrida, Stygiomysida et Mysida.	Meland & Willassen, 2007.
	d – Lophogastrida et Mysida considérés dans le super-ordre Eucarida.	Watling, 1983, 1999.

Neocarida Ax, 1999	a – Taxon institué pour les groupes-frère Peracarida et Pancarida. b – Taxon non considéré par d'autres auteurs.	Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001.
Bochusacea Guțu & Iliffe, 1998	a – Ordre dans le super-ordre Peracarida. b – Taxon non considéré par d'autres auteurs.	Guțu & Iliffe, 1998; Gutu, 1998; Jaume <i>et al.</i> , 2006.
Cosinzeaceae Guțu, 1998	a – Institué comme ordre pour inclure les sous-ordres Spelaeogriphacea et Mictacea (partim). b – Taxon non accepté par d'autres auteurs.	Guțu, 1998.
Eucarida Calman, 1904	a – Super-ordre, incluant les ordres Euphausiacea et Decapoda. b – Avec 3 ordres: Euphausiacea, Amphionidacea et Decapoda. c – Avec 4 ordres: Lophogastrida, Mysida, Euphausiacea, Decapoda. d – Taxon non accepté, car Decapoda considéré groupe-frère de Xenommacarida (Syncarida + Euphausiacea + Neocarida).	Calman, 1909; Siewing, 1956, 1963; Fryer, 1965; Crome & Gruner, 1969; Forest, 2004. McLaughlin, 1980; Bowman & Abele, 1982; Cristoffersen, 1988 ; Gruner, 1993; Martin & Davis, 2001; Brusca & Brusca, 2002; Wills <i>et al.</i> 2009. Watling, 1983, 1999. Ax, 1999; Richter & Scholtz, 2001.

Considérant les Hoplocarida inclus dans les Eumalacostraca, pour réunir tous les autres Eumalacostracés, HESSLER (1983) a institué, comme groupe-frère de Hoplocarida, le taxon Caridoida (cf. Tableau 1). Par contre pour ceux qui sont d'avis que les Hoplocarida représente un taxon séparé des Eumalacostraca le taxon Caridoida est synonyme d'Eumalacostraca s. str. Enfin, d'autres auteurs (cf. Tableau 1) n'utilisent pas le concept d'un taxon nommé Eumalacostraca en considérant la classe des Malacostraca comme constituée par plusieurs divisions ou super-ordres: Phyllocarida Packard, 1879, Hoplocarida Calman, 1904, Syncarida Packard, 1885, Eucarida Calman, 1904 et Peracarida Calman, 1904 (avec ou non les Pancarida Siewing, 1958).

Il faut aussi remarquer, en ce qui concerne les Phyllocarida et les Hoplocarida, que SCHRAM & HOF (1998) et LANGE & SCHRAM (1999) dans leurs analyses phylogénétiques présentent des résultats contradictoires et même différents des opinions soutenues antérieurement par SCHRAM (1978, 1981, 1984, 1986): Phyllocarida dans les Phyllopoda ou dans les Malacostraca; Hoplocarida proche des Eucarida, des Peracarida, ou des Syncarida. Ils expliquent ces opinions différentes par les données diverses utilisées dans les matrices.

Il est évident que le résultat d'une analyse cladistique dépend des caractères avec lesquels on construit la matrice des données, ainsi que de la méthode d'analyse phylogénétique utilisée (cf. DARLU & TASSY, 1993). Toutefois nous pensons que les opinions contradictoires concernant la phylogénie et la classification des Malacostracés présentées ci-dessus sont surtout dues aux deux grands problèmes de la reconstruction phylogénétique qu'on rencontre souvent dans les publications que nous avons consultées: (1) la difficulté de préciser la direction de l'évolution de certains caractères morphologiques, essentiels pour une reconstruction phylogénétique fiable; (2) l'existence dans beaucoup de cas des évolutions morphologiques parallèles menant à des traits morphologiques homéomorphes.

Par exemple pour CALMAN (1909), SIEWING (1963), HESSLER (1983) et beaucoup d'autres auteurs la carapace représente un caractère primitif des Malacostracés, et dans ce cas a eu lieu une évolution dans le sens de sa réduction et même disparition. Par contre pour d'autres auteurs, comme MAYRAT & SAINT LAURENT (1996), l'absence de la carapace est la condition ancestrale des Malacostracés et une évolution a eu lieu dans le sens de l'apparition et le développement d'une carapace. Si on prend le cas des structures oculaires, on rencontre des divergences d'opinion semblables. On a mis en doute la polarité dans l'évolution des deux caractères considérés importants pour la classification des Malacostraca. Ces caractères ont été essentiels dans la division proposée par LEACH et acceptée par MILNE EDWARDS, en Podophthalma et Edriophthalma, et aussi dans la définition du faciès caridoïde. La majorité des auteurs ayant étudié ce problème sont d'avis que les pédoncules oculaires sont primitifs, tandis que les yeux sessiles sont dérivés des premiers. Par contre BOWMAN (1984) propose exactement la solution contraire, les yeux sessiles seraient primitifs et les yeux pédonculés dérivés.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1. ANALYSE DES CARACTÈRES

Pour réaliser notre analyse phylogénétique nous avons consulté une très ample bibliographie et surtout nous avons considéré les caractères utilisés dans les

analyses phylogénétiques publiées par: SCHMINKE (1975), WATLING (1981, 1983, 1999), HESSLER (1983), SCHRAM (1984, 1986), PIRES (1987), CHRISTOFFERSEN (1988), SCHRAM & HOF (1989), WÄGELE (1989), BRUSCA & WILSON (1991), WAGNER (1994), COINEAU (1996), TABACARU & DANIELOPOL (1996A, 1996B), MOURA & CHRISTOFFERSEN (1997), WILLS (1998), AX (1999), TABACARU & DANIELOPOL (1999), KOBUSCH (1999), WATLING *et al.* (2000), RICHTER & SCHOLTZ (2001), POORE (2005), JENNER *et al.* (2009), WILLS *et al.* (2009), WILSON (2009).

Pour vérifier l'état de certains caractères dans les différents ordres nous avons examiné un très riche matériel provenant de nos collections ou mis à notre disposition par différents collègues.

Comme on s'est proposé de réaliser une analyse phylogénétique dans le sens de la conception de W. HENNIG, et non une analyse phénétique, nous n'avons pas vu la nécessité à utiliser dans la matrice le plus grand nombre possible de caractères. Au contraire nous nous sommes efforcés à faire un choix minutieux des caractères. Nous avons essayé d'utiliser dans notre analyse des caractères dont l'état est bien connu dans tous les ordres des Malacostracés et autant que possible ne posent pas de problèmes concernant l'évolution à l'intérieur des ordres. Aussi nous avons évité d'utiliser des caractères qui nous semblent être le résultat évident d'évolutions convergentes et ne peuvent pas avoir une importance dans la reconstruction de la phylogénie. Ainsi, nous avons utilisé des caractères qui considérés dans l'ensemble des Malacostracés présentent des évolutions parallèles mais pour certains groupes-frères sont avec toute probabilité des synapomorphies.

Nous avons décidé à utiliser seulement des caractères à état binaire, 0, 1. Suivant VAUPEL KLEIN (2009) ce codage a des avantages par rapport au système du codage des caractères représentés par plusieurs états morphologiques. Selon VAUPEL KLEIN (2009, p. 744–745) le codage binaire, recommandé aussi par HENNIG (1982), permet une reconstruction cladistique équilibrée tandis que l'utilisation des caractères multi-états en même temps que des caractères à état binaire peut donner une importance plus grande aux premiers et ainsi le résultat final de l'analyse cladistique peut être faussé en faveur des traits multi-états. Enfin il faut mentionner que les traits absents dans certains groupes ont été codés dans la matrice avec un «–». Pour chaque trait morphologique utilisé les deux descriptions alternatives seront données (voir chapitre suivant).

KOBUSCH (1999) a essayé d'utiliser pour une analyse phylogénétique des Peracarida surtout les caractères de l'estomac, après avoir fait des recherches détaillées sur cet organe. Nous avons examiné l'estomac chez beaucoup de groupes de Malacostracés mais nous avons décidé de renoncer à utiliser dans notre analyse des caractères concernant l'estomac car surtout dans les grands groupes on ne peut pas préciser les synapomorphies. Par exemple, POORE (2005) considère que le supermedianum manque chez les Isopodes tandis que WILSON (2009) d'après

KOBUSCH (1999) et d'après ses propres observations affirme que le superomedianum existe chez les Isopodes. En effet le superomedianum manque chez les Asellota, les Anthuridea, et certains Flabellifera (Ciolanidae, Serolidae, Aegeridae) ainsi que chez les Crinocheta parmi les Oniscidea, mais il existe chez d'autres groupes d'Isopodes (TABACARU & PLATVOET, 2000, TABACARU & GIURGINCA, 2003a, 2003b).

Nous avons accordé une grande attention en ce qui concerne l'introduction des caractères dans la matrice car on rencontre souvent dans les matrices d'autres spécialistes des inadvertances évidentes. Voici quelques exemples: carapace absente chez les Cumacea (WAGNER, 1994, car. 7 (1)); la carapace recouvre le thorax jusqu'au thoracomère 8 chez les Anaspidacea, car. 22 (0); thoracopodes 4–8 avec exopodites chez les Amphipoda, car 34 (0); branchies épipodiales respiratoires chez les thoracopodes des Thermosbaenacea, car. 37 (0); exopodites respiratoires chez les thoracopodes chez Mictacea, car. 38 (1) (KOBUSCH, 1999); bouclier céphalothoracique incluant le premier thoracomère chez les Bathynellacea, car. 2 (1); antenne 1 avec le rameau externe et celui interne multiarticulés (plus de 20 articles) chez les Isopodes, car. 12 et 13 (POORE, 2005); fusion du telson avec le pléonite chez les Leptostraca (WILLS *et al.*, 2009, car. 130).

Pour l'analyse cladistique nous utilisons la procédure de parcimonie pour la recherche de l'arbre le plus court, c'est-à-dire comptant le minimum de pas et/ou de transformations sur l'arbre tel qu'elle est implémenté dans le logiciel *PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), la version 4.10 développée par D. SWOFFORD (1998). Parmi les modèles de parcimonie utilisés dans les analyses cladistiques, nous avons choisi la Parcimonie de Wagner où les transformations des caractères sont réversibles, c'est-à-dire il n'y a pas de contrainte dans une direction précise de la transformation des caractères (cf. DARLU & TASSY, 1993). La recherche de l'arbre le plus parcimonieux a été ensuite faite par l'algorithme exact *branch and bound* implémenté aussi dans *PAUP*. Ce dernier algorithme permet une recherche exhaustive de la meilleure solution cladistique (le calcul d'un arbre approchant de près l'arbre minimal réel. Comme le montrent DARLU & TASSY (1993, p. 82) «l'originalité de la technique du *branch and bound* est que la recherche exhaustive est contrôlée en référence à un arbre donné, éventuellement pris au hasard, ou calculé par l'algorithme de Wagner...»). Les contraintes topologiques imposées par ces modèles n'ont pas été utilisées évitant ainsi toute intervention sur le calcul interne fait par ce logiciel.

L'aspect graphique de l'arbre cladistique dans la Figure 1 a été réalisé avec le logiciel *TreeView* (PAGE, 1996).

3.2. TAXONS, CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES UTILISÉS

Pour la présente analyse cladistique nous avons utilisé 17 taxons représentant les ordres de la classe Malacostraca, considérés par nous comme groupes monophyletiques:

1 – Leptostraca Claus, 1880; 2 – Stomatopoda Latreille, 1817; 3 – Bathynellacea Chapuis, 1915; 4 – Anaspidacea Calman, 1904; 5 – Euphausiacea Dana, 1852; 6 – Decapoda Latreille, 1802; 7 – Amphionidacea Williamson, 1973; 8 – Lophogastrida Sars 1870; 9 – Mysida Haworth, 1825; 10 – Thermosbaenacea Monod, 1927; 11 – Amphipoda Latreille, 1816; 12 – Isopoda Latreille, 1817; 13 – Cumacea Krøyer, 1846; 14 – Tanaidacea Dana, 1849; 15 – Spelaeogriphacea Gordon, 1957; 16 – Mictacea Bowman, Garner, Hessler, Iliffe & Sanders, 1985; 17 – Bochusacea Gutu & Iliffe, 1998.

En ce qui suit nous présentons la liste des 68 caractères morphologiques exprimés en alternative binaire. À partir de ces données nous allons construire la matrice nécessaire pour l'analyse cladistique:

1. Carapace bivalve – [sans carapace ou s'il existe une carapace elle est univalve].
2. Muscle adducteur des deux valves de la carapace – [sans muscle adducteur].
3. Maxillule avec le palpe très long, à rôle de nettoyer la carapace et les péreiopodes – [palpe de la maxillule court ou même disparut].
4. L'antennule présente du côté externe une écaille mobile – [antennule sans écaille mobile du côté externe].
5. Disparition du 7^e pléomère, apode, par la fusion avec le 6^e pléomère – [pléon avec 7 pléomères].
6. Thoracopodes sténopodes – [thoracopodes foliacés].
7. Les appendices du 6^e pléomère deviennent des uropodes – [pas d'uropodes].
8. Antennule triflagellée – [antennule biflagellée ou uniflagellée].
9. Thoracopodes nettement différenciés: les thoracopodes 1–5 uniramés, sous-chéeliformes avec épipodites branchiales et les thoracopodes 6–8 biramés locomoteurs, sans épipodites – [sans une telle division des thoracopodes].
10. Pléopodes avec les exopodites modifiés en dendrobranchies – [pléopodes sans dendrobranchies].
11. Le pétasma est constitué par l'endopodite du 1^{er} pléopode et l'exopodite du 2^e pléopode – [le pétasma, s'il existe, est constitué par les endopodites des pléopodes 1 et 2].
12. Absence d'un rostre articulé, mobile – [présence d'un rostre articulé, mobile].
13. Antenne avec écaille uniarticulée – [antenne avec écaille biarticulée ayant un article basal].
14. Thoracopode 8 réduit et chez le mâle transformé en organe copulateur – [le thoracopode 8 n'est pas transformé en organe copulateur].
15. Le pléonite 6 fusionné avec le telson, formant un pléotelson – [six pléonites et telson distincts].

16. Pléopodes 3–5 absents – [pléopodes 3–5 présents].
17. Pléopodes uniramés – [pléopodes biramés].
18. Les rames furcales disparues – [telson ou pléotelson ayant deux rames furcales].
19. Thoracopodes avec protopodite à 2 articles (coxa et basis) et endopodite à 5 articles – [thoracopodes avec protopodite à 3 articles (précoxa, coxa et basis) et endopodite à 3–4 articles].
20. Premier thoracomère toujours soudé au céphalon formant un céphalotorax – [pas de céphalotorax].
21. Premier thoracopode toujours modifié – [premier thoracopode n'est pas modifié].
22. Antennule avec statocyste dans l'article basal – [antennule sans statocyste].
23. Développement direct – [développement avec stades larvaires libres].
24. Présence d'une carapace dorsale univalve, expansion de la région protocéphalique, au-dessus de péréiomères – [sans carapace univalve au-dessus des péréiomères].
25. Carapace très longue recouvrant dorsalement 7–8 thoracomères – [carapace courte ne recouvrant tout au plus 3 ou 4 thoracomères (exceptionnellement 6 chez les Cumacea)].
26. Céphalothorax formé par le céphalon soudé avec 7–8 thoracomères – [céphalothorax formé par le céphalon soudé avec au maximum 3 thoracomères].
27. Carapace soudée à tous les thoracomères – [s'il existe une carapace, celle-ci n'est jamais soudée à tous les thoracomères].
28. Exopodites des pléopodes à nombre réduit d'articles – [exopodites des pléopodes multiarticulés, flagelliformes].
29. Excrétion réalisée par glandes antennaires – [glandes antennaires absentes].
30. Telson terminé en pointe, flanqué de deux languettes latérales articulées – [le telson n'est pas flanqué de deux languettes latérales].
31. Maxille à exopodite modifié en scaphognathite – [maxille sans scaphognathite].
32. Les trois premières paires de thoracopodes modifiées en maxillipèdes – [les trois paires de thoracopodes non modifiées en maxillipèdes].
33. La carapace recouvre les bases des thoracopodes, formant une chambre respiratoire à l'intérieur de laquelle les scaphognathites produisent un courant d'eau [sans chambre respiratoire avec scaphognathite].
34. Premier pléopode chez la femelle très prolongé, formant une poche incubatrice – [premier pléopode sans poche incubatrice].

35. Mandibule dépourvue de palpe – [mandibule avec palpe].
36. *Lacinia mobilis* toujours présente sur la mandibule gauche chez l'adulte – [*lacinia mobilis* absente chez les adultes].
37. Les juvéniles éclosent à un stade pendant lequel les derniers thoracopodes ne sont pas encore développés (*mancas*) – [les juvéniles éclosent avec 8 paires de thoracopodes].
38. Oeufs incubés dans un marsupium dorsal sous la carapace – [les œufs ne sont pas incubés dans un marsupium dorsal].
39. À l'éclosion les juvéniles ont 6 paires de thoracopodes – [à l'éclosion les juveniles ont 7 ou 8 paires de thoracopodes].
40. Oeufs incubés dans un marsupium sousthoracique, formé par les oostégites – [sans oostégites].
41. Labre avec une dent postérieure – [labre sans dent postérieure].
42. Carapace avec prolongements branchiostegales – [carapace sans prolongements branchiostegales].
43. Thoracopodes avec articulation intrabasale – [thoracopodes sans articulation intrabasale].
44. Thoracopodes 2–7 (parfois aussi le thoracopode 8) présentent des épipodites ramifiés, arborescents à fonction respiratoire – [thoracopodes 2–7 sans épipodites ramifiés].
45. Oostégites des thoracopodes 8 et parfois des thoracopodes 2 et/ou 7 absentes – [7 paires d'oostégites, toujours présentes sur les thoracopodes 2–8].
46. Maxilles avec palpe vestigial ou absent – [maxilles avec palpe bien développé].
47. Exopodites des thoracopodes toujours absents chez les thoracopodes 1 et 8 (parfois absent aussi chez d'autres thoracopodes ou chez tous les thoracopodes) – [exopodites présents sur les toracopodes 1–8].
48. Uropodes, à rames styliformes, ne formant pas un éventail avec le telson – [uropodes aux rames aplaties et foliacées, formant avec le telson un éventail caudal].
49. Maxillipèdes avec les coxopodites soudés et sans rétinacles – [maxillipèdes distincts et avec rétinacles].
50. Le pléon est divisé en metasome (ou pléosome) formé par 3 segments, avec pléopodes et urosome formé aussi par 3 segments avec uropodes – [pléon non divisé en metasome et urosome].
51. À partir du péréiopode 2 (gnathopode 2) jusqu'au péréiopode 4, parfois aussi le 5, existent des épipodites respiratoires à position médiale – [épipodites respiratoires, si elles existent, n'ont jamais une position médiale].
52. Thoracopodes toujours sans épipodites respiratoires – [thoracopodes avec épipodites respiratoires].

53. Excrétion réalisée par glandes maxillaires – [glandes maxillaires absentes].
54. Entre les pontes les femelles perdent les oostégites – [les oostégites sont toujours présentes chez les femelles adultes].
55. Embryon courbé dorsalement – [embryon courbé du côté ventral].
56. Pléopodes biramés lamellaires, à fonction respiratoire – [sans pleopodes lamellaires à fonction respiratoire].
57. Cœur étendu dans la partie postérieure du thorax et dans le pléon – [cœur primitif, très long ou limité au thorax].
58. Antennule à un seul flagelle – [antennule à 2 ou 3 flagelles, ou à flagelle accessoire parfois réduit].
59. Mue en deux phases – [sans mue en deux phases].
60. Épipedite du maxillipède à rôle respiratoire fonctionnant comme une branchie – [épipedite du maxillipède ne pas jouant le rôle d'une branchie].
61. Carapace à pseudorostrum – [carapace sans pseudorostrum].
62. Épipedite du maxillipède transformé en appareil branchial, formé par une partie siphonale et une lame portant des éléments branchiaux [épipedite du maxillipède non transformé en appareil branchial complexe].
63. La 2^e paire de thoracopodes transformée en chélicèdes – [la deuxième paire de thoracopodes n'est pas transformée en chélicèdes].
64. Les péréiopodes 4–6 avec exopodites respiratoires – [péréiopodes sans exopodites respiratoires].
65. Maxillule sans palpe – [maxillule avec palpe].
66. Maxillipède sans épipedite – [maxillipède avec épipedite].
67. Paragnathes avec un long processus filiforme [paragnathes sans processus filiforme].
68. Oostégites situées sur le côté postéro-médial des coxa, pourvues de soies – [oostégites situées sur le côté médial des coxa].

4. MATRICE ET CLADOGRAMME

Le Tableau 2 constitue la base de données (la matrice) avec les 17 taxons et 68 caractères, à partir de laquelle le logiciel *PAUP* a calculé le cladogramme avec la solution la plus parcimonieuse. Il faut mentionner que sur les 68 caractères, 31 traits ont été non informatifs. À partir des 37 unités informatives un seul arbre cladistique non enraciné a été trouvé par *PAUP*, ayant 101 pas de transformation (step units, en anglais). La figure 1 présente cet arbre cladistique sur lequel les synapomorphies et apomorphies des caractères morphologiques sont mentionnés.

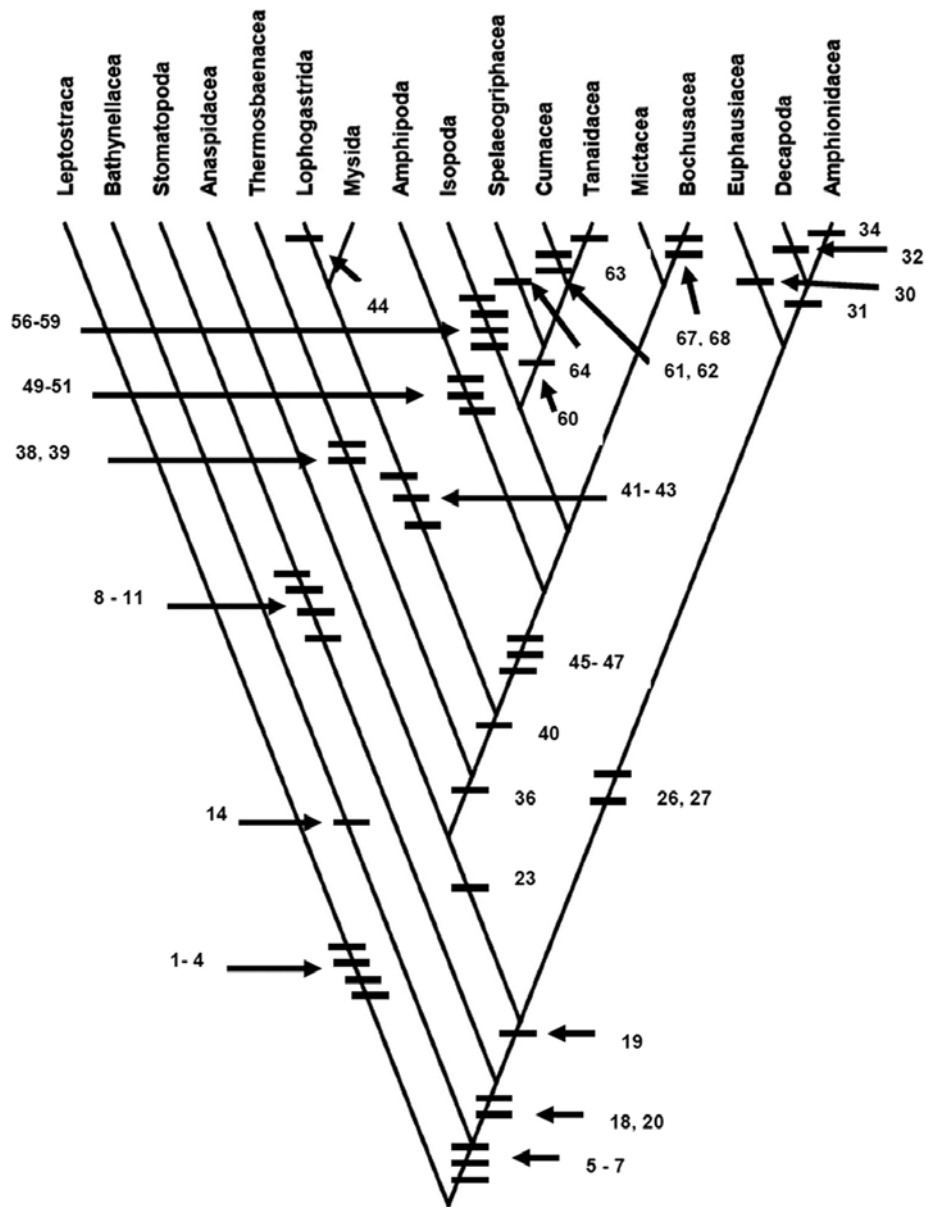


Fig. 1. Cladogramme des principaux groupes des Malacostraca.

5. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Dans notre analyse nous avons accepté comme prémisse la monophylie des Malacostraca. Cette option est en accord avec les analyses morphologiques faites par de nombreux carcinologistes (HESSLER, 1983; WÄGELE, 1992, AX, 1999, RICHTER & SCHOLTZ, 2001). Le premier problème qui se pose concernant la phylogénie des Malacostraca est la position des Leptostraca. Ce dernier groupe présente des caractères remarquables les séparant des autres Malacostracés: carapace bivalve avec muscle adducteur, thoracopodes foliacés, pléon avec sept somites, absence des uropodes. Mais prenant en considération la présence des autapomorphies essentielles des Malacostraca, comme le tagmosis (5+8+7+telson) et la position des gonopores (sur le thoracomère 6 chez le mâle et sur le thoracomère 8 chez la femelle), on est en général d'accord que les Leptostraca sont des Malacostracés.

À notre avis, les Eumalacostracés, en incluant les Hoplocarida, sont bien définis par des caractères qui les opposent au groupe-frère, les Leptostraca. RICHTER *et al.* (2009) ont remarqué à juste titre la difficulté de préciser quelle est la dichotomie basale des Eumalacostraca. Pour la majorité des auteurs (SIEWING, 1956, 1963; CROME & GRUNER, 1969; GRUNER, 1993; AX, 1999; RICHTER & SCHOLTZ, 2001) le groupe des Hoplocarida est le clade qui se détache le premier, tandis que d'autres spécialistes (WHEELER, 1997; SCHRAM & HOF, 1998; LANGE & SCHRAM, 1999; JENNER *et al.*, 2009; WILLS *et al.*, 2009) présentent dans les cladogrammes qui résultent de leurs analyses phylogénétiques, les Bathynellacea comme le premier clade détaché. Mais si on accepte ce point de vue, alors la monophylie du Super-Ordre des Syncarida est mise en doute car dans ces cladogrammes ce groupe apparaît paraphylétique. Il faut remarquer que, en général, on a considéré les Syncarides un taxon monophylétique, à l'intérieur duquel les Bathynellacea représentent des Syncarides dégénérés, à cause de leur taille réduite et leur mode de vie adapté aux espaces interstitiels. On a même précisé qu'il n'y a pas de raison majeure pour démembrer le grand groupe des Syncarides (MAYRAT & SAINT LAURENT, 1996). Cependant SERBAN (1970), après des études minutieuses sur les *Bathynella* de Roumanie arrive à la conclusion que l'ordre des Bathynellacea doit être séparé des autres Syncarides dans un nouveau super-ordre qu'il a nommé super-ordre Podophallocarida. Cette idée a été soutenue par SERBAN, seul ou avec des collaborateurs, dans toute une série de publications, dont la plus remarquable est son étude de morphologie comparée publiée en 1972. SCHMINKE (1981) a contredit le bien fondé du super-ordre Podophallocarida à partir de son modèle évolutif nommé «Zoea Theory». Dans la conception de SCHMINKE (1981) les Bathynellacea sont des Syncarides dont les caractères originaux de ce groupe ont résulté d'une part par un processus de développement néoténique de ces Crustacés, d'autre part par leur adaptation au milieu souterrain interstitiel. Ce point de vue a été en général adopté par des carcinologistes bien connus comme SCHRAM (1986) et COINEAU (1996). Toutefois, il faut préciser

qu'ultérieurement SCHMINKE (in WESTHEIDE & RIEGER, 1996) a soutenue que la seule synapomorphie des Syncarida est représentée par la carapace limitée au céphalon, c'est-à-dire par l'absence d'une carapace au-dessus des péréionites. D'autres auteurs ont affirmé que les Syncarides n'ont jamais eu une carapace (DAHL, 1992) et que l'absence de la carapace chez les Syncarides est une plésiomorphie (SCHRAM & HOF, 1998). Ainsi, même cette seule synapomorphie proposée par SCHMINKE est bien contestée. Comme suite, dans des travaux plus récents (CAMACHO *et al.*, 2002; KNOPF *et al.*, 2006) on peut remarquer un changement d'opinion avec la tendance de prendre quand même en considération le bien fondé de l'opinion de SERBAN sur l'existence d'un super-ordre Podophallocarida.

Les Bathynellacea et les Anaspidacea ont en commun certains caractères plésiomorphiques (absence de la carapace, thoracopodes 1–7 biramés, thoracopodes 1–7 avec épipodites respiratoires) qui persistent aussi chez d'autres Malacostracés. Toutefois, dans ce qui suit nous montrons qu'il y a de nombreuses différences qui opposent les Bathynellacés des Anaspidacés et qui sont ou bien des plesiomorphies (p) ou des apomorphies (a):

Bathynellacea

- 8 thoracomères libres, pas de céphalotorax (p);
- le 6^e pléonite fusionné avec le telson, formant un pléotelson (a);
- le pléotelson à deux rames furcales (p);
- thoracopodes avec le protopodite à 3 articles (précoxa, coxa et basis) et endopodite à 4 articles (p);
 - premier thoracopode non modifié (p);
 - thoracopode 8 réduit et chez le mâle transformé en organe copulateur (a);
 - antennule sans statocyste (p);
 - pleopodes 1 et 2 ne formant pas une pétasme (p);
 - pléopodes sans exopodites (a);
 - pléopodes 3–5 absents (a);
 - uropodes aux rames styliformes, sans former un éventail avec le telson (p);
 - développement avec stades larvaires libres (a).

Anaspidacea

- 1^{er} thoracomère toujours soudé au céphalon, formant un céphalotorax (a);
- 6 pléonites et telson distincts (p);
- les rames furcales disparues (a);
- thoracopodes avec le protopodite à 2 articles (précoxa absent) et endopodite à 5 articles (a);
 - premier thoracopode toujours modifié (a);
 - le thoracopode 8 n'est pas transformé en organe copulateur (p);
 - antennule avec statocyste dans l'article basal (a);
 - présence d'une pétasme (a);

- pléopodes biramés, exopodites des pléopodes multiarticulés, flagelliformes (p);
- pléopodes 3–5 présents (p);
- uropodes aux rames aplaties et foliacées, formant avec le telson un éventail caudal (a);
- développement direct (p).

Considérant l'absence des synapomorphies ainsi que les remarquables différences entre les Bathynellacea et les Anaspidacea présentées ci-dessus nous pensons que le taxon Syncarida ne peut pas être maintenu pour inclure les deux ordres, Anaspidacea et Bathynellacea. D'autre part, ce dernier groupe présente des caractères (8 thoracomères libres, présence du praecoxa et de l'endopodite à 4 articles, rames furcales) prouvant qu'il est proche de l'ancêtre des Eumalacostraca, et notre cladogramme (Fig. 1) montre bien qu'il représente le premier clade de cette sous-classe. Donc nous sommes d'accord avec SERBAN à considérer les Bathynellacea comme un super-ordre séparé, Podophallocarida Serban, 1970.

La suivante dichotomie dans notre cladogramme (Fig. 1) est représentée par la séparation des Hoplocarida. Comme les Hoplocarida présentent les caractères qui définissent les Eumalacostraca en les opposant au Phyllocarida (thoracopodes sténopodes, disparition du 7^e pléomère, apparition des uropodes), nous considérons qu'ils doivent être inclus dans cette sous-classe. Donc en ce qui concerne l'origine des Hoplocarida nous ne partageons pas l'opinion selon laquelle les Hoplocarida dérivent des Leptostracés séparément et distinctement des Eumalacostracés (cf. SCHRAM, 1969, 1973, 1986) ni l'opinion selon laquelle ils ont une origine indépendante provenant d'un «early malacostracan ancestral stock» (cf. KUNZE, 1983). Par contre nous sommes en accord avec l'opinion selon laquelle les Hoplocarida ont dérivés d'un «basal eumalacostracan stock» (cf. WATLING *et al.*, 2000).

On a reconnu depuis longtemps que les Hoplocarida présentent de nombreux caractères remarquables qui donnent une position particulière à ce groupe à l'intérieur de la sous-classe des Eumalacostraca (rostre articulé et mobile, yeux bilobés et avec une bande centrale d'ommatidies, antennule triflagellée, antenne à grande écaille biarticulée, les thoracopodes 1–5 uniramés et sous-chéliiformes, avec épipodites branchiaux, thoracopodes 6–8 biramés et locomoteurs, sans épipodites, 2^e paire de thoracopodes très grandes et modifiée en pattes préhensiles, thoracopodes 6–8 avec protopodite à 3 articles – précoxa, coxa et basis – et rame interne à 4 articles, pléopodes avec les exopodites modifiés en dendrobranchies, cœur très long qui s'étend tout au long du corps avec des osties et artères disposés par segment. Même le rapport de la carapace avec le thorax semble être différent des aspects connus chez les autres Eumalacostraca. Chez les Hoplocarida les premiers 4 thoracomères sont courts et plus ou moins fusionnés entre eux. Une carapace d'origine protocéphalique s'étend au-dessus de ces 4 thoracomères mais est en connexion partielle seulement avec le 1er thoracomère (cf. CASANOVA, 1991,

1993; CASANOVA *et al.*, 2002; GRUNER, 1993; RICHTER & SCHOLTZ, 2001). Il faut quand même remarquer qu'il est très difficile à préciser l'état plésiomorphe ou apomorphe de ces caractères.

En ce qui concerne les relations phylétiques des Hoplocarida avec les autres Malacostraca on a soutenu au cours du temps des opinions très contradictoires. Ainsi, SCHRAM (1969, 1973, 1986) et KUNZE (1983) ont amplement argumenté la position isolée des Hoplocarida et leurs origine et évolution indépendante, ce qui a déterminé de nombreux auteurs à considérer ce groupe dans une sous-classe séparée (voir Tableau 1). Ultérieurement on a présenté l'ordre Stomatopoda, comme groupe-frère, ou bien avec les Eucarida (WHEELER, 1997; WILLS, 1998; SCHRAM & HOF, 1998; LANGE & SCHRAM, 1999), ou avec certains Peracarida (SCHRAM & HOF, 1998; LANGE & SCHRAM, 1999), ou avec une lignée Syncarida-Eucarida (WATLING *et al.*, 2000).

Dans notre cladogramme (Fig. 1) les Hoplocarida apparaissent comme groupe-frère de toutes les autres Eumalacostraca (à l'exception des Bathynellacea), donc séparés d'un ensemble constitué par les Syncarida (ou Anaspidacea) + Neocarida + Eucarida. En effet, ce dernier ensemble représente le taxon que HESSLER (1983) a nommé Caridoida, mais en excluant les Bathynellacea. Cette position phylogénétique est similaire à celle attribuée au Stomatopoda dans le cladogramme obtenue avec des données morphologiques par JENNER *et al.* (2009) et WILLS *et al.* (2009). Nos conclusions sont donc en accord avec les opinions soutenues par DAHL (1976, 1983, 1992) considérant que la carapace n'a pas existée chez l'ancêtre des Malacostracés. Les Bathynellacea, avec 8 thoracomères libres et le pléotelson pourvu des rames furcales, sont, en toute probabilité, les plus proches de cet ancêtre, car les Phyllocarida représentent une branche détachée très tôt de la lignée souche des Malacostracés qui a évolué indépendamment.

Les Hoplocarida se sont détachés, à notre avis, de la lignée des Eumalacostraca et ont encore des caractères primitifs mais aussi beaucoup des caractères originaux. Dans la branche principale des Eumalacostraca (c'est-à-dire le clade constituant le groupe-frère des Hoplocarida), la première dichotomie représente la séparation des Anaspidacea. En accord avec SERBAN (1972), nous considérons les Anaspidacea comme le seul ordre actuel du super-ordre Syncarida. Les Anaspidacea présentent certaines apomorphies qui caractérisent tout l'ensemble Anaspidacea + Neocarida + Eucarida: thoracopodes sans precoxa et avec l'endopodite à 5 articles, premier thoracomère toujours soudé au céphalon formant un céphalothorax, premier thoracopode modifié tendant à devenir un maxillipède. Nous n'avons pas trouvé des autoapomorphies pour les Anaspidacea sauf peut-être celle mentionnée par SCHMINKE (1975): le thoracopode 8, sans exopodite et sans épipodites, dirigé en opposition avec les autres thoracopodes, c'est-à-dire avec la griffe orientée vers la face antérieure.

En ce concerne les relations phylétiques des Anaspidacea on a soutenu des opinions très différents. MAYART & SAINT LAURENT (1996) ont envisagé pour inclure les ordres Anaspidacea, Stomatopoda, Eucarida, Mysidacea, Cumacea,

Thermosbaenacea et Mictacea, un super-ordre avec l'ancien nom Podophthalma. À notre avis un tel groupe est sans doute polyphylétique. Certains auteurs (SIEWING, 1956, 1959; SCHARM, 1984), tenant compte de la présence du pétasma et du statocyste, rapprochent les Anaspidacea des Eucarida et surtout des Decapoda. On a utilisé le nom de pétasma pour l'organe résulté de la modification du 2^e pléopode ou des deux premiers pléopodes pour servir comme organe copulateur. Mais, examinant la structure de cet organe dans les différents ordres où il existe (Stomatopoda, Anaspidacea, Euphausiacea, Decapoda, Isopoda) nous sommes arrivés à la conclusion qu'on ne peut pas considérer qu'il s'agit de structures homologues. D'ailleurs SCHARM (1986) a affirmé que le pétasma des Anaspidacea n'est pas homologue avec le pétasma des Eucarida. Le statocyste, dans la classe des Malacostraca, existe parfois dans l'article basal de l'antennule (Anaspidacea, Decapoda) et parfois dans l'endopodite de l'uropode (Mysida). Nous pensons que le statocyste ne peut pas avoir une importance dans les reconstructions phylogénétiques. À notre avis, les Anaspidacea, caractérisés par l'absence de la carapace et le céphalotorax formé par un seul thoracomère fusionné avec le céphalon, ne peuvent pas être le groupe-frère des Eucarida qui ont une carapace longue en connexion avec tous les thoracomères. Dans le cladogramme réalisé par JENNER *et al.* (2009) et WILLS *et al.* (2009) avec des données morphologiques, les Anaspidacea représentent le groupe-frère de tout l'ensemble Peracarida (Thermosbaenacea inclus) + Eucarida. Dans notre cladogramme les Anaspidacea représentent le groupe-frère des Neocarida. Le développement direct, chez les Anaspidacea et les Neocarida, est peut-être une plésiomorphie mais la fusion d'un thoracomère avec le céphalon est avec toute probabilité une apomorphie.

Le taxon Neocarida Ax, 1999 a été établi pour réunir comme groupe-frère Pancarida et Peracarida. Le super-ordre Pancarida a été institué par SIEWING (1958) pour isoler l'ordre Thermosbaenacea, et a été accepté par beaucoup d'auteurs (voir Tableau 1). Le taxon Neocarida nous semble justifié car Pancarida et Peracarida sont sans doute un groupe-frère qui est caractérisé par la présence du *lacinia mobilis* sur la mandibule gauche. La valeur de ce caractère dans la phylogénie a été mise en doute par différents auteurs (e.g. HESSLER & WATLING, 1999) mais RICHTER *et al.* (2002) ont précisé cette structure spéciale pour les Peracarida (Thermosbaenacea inclus).

La position phylogénétique de l'ordre Thermosbaenacea a fait l'objet de nombreuses discussions. MONOD & CALS (1999) ont examiné les différentes opinions concernant la position de cet ordre: proche des Bathynellacea; proche des Hoplocarida; entre Syncarida et Peracarida; dans le super-ordre séparé Pancarida; dans le super-ordre Peracarida ou dans le super-ordre Brachycarida, si on considère les Peracarida comme non monophylétique. Il s'agit sans doute d'un groupe présentant un mosaïque de caractères qui rend difficile à préciser sa position phylogénétique. Ainsi on peut remarquer les plesiomorphies: maxille avec palpe bien développé, thoracopodes 1–8 avec exopodites, absence des oostégites, pléopode uniramé et les pléopodes 3–5 absentes, embryon à courbure ventrale. Parmi les apomorphies à

notre avis les plus importantes sont: maxillipède avec épipodite modifié pour servir à la respiration, thoracopodes 2–8 sans épipodites, absence d'organes excréteurs, stade *manca* avec seulement 6 thoracopodes, incubation dorsale sous la carapace. WAGNER (1994) dans une monographie consacré au Thermosbaenacea conclu comme résultat d'une analyse cladistique que les Thermosbaenacea sont des Peracarides, notamment le groupe-frère des Mictacea ou des Speleogriphacea. Mais il faut préciser que WAGNER n'a pas considéré dans son analyse ni l'absence des oostégites et ni l'incubation dans un marsupium dorsal sous la carapace. Ces caractères essentiels justifient, à notre avis, la séparation d'un super-ordre Pancarida pour les Thermosbaenacea.

Le super-ordre Peracarida, institué par CALAMAN, a été largement accepté. Dans leur étude *Les Péacarides: un groupe controversé*, HESSLER & WATLING (1999), après la présentation de l'histoire des débats sur la validité du super-ordre Peracarida, affirment qu'il y a consensus sur le fait que le taxon est légitime. En effet, à ne pas considérer le taxon Peracarida signifie tout d'abord à contester la valeur des deux caractères que nous considérons comme essentiels, à savoir la *lacinia mobilis* et le marsupium formé par les oostégetes sous le thorax. WATLING (1981, 1983, 1999) et MAYART & SAINT LAURENT (1996) ont mis en doute la valeur de ces caractères, donc en même temps, la validité des Peracarida. Ils ont considéré que la *lacinia mobilis* ne représente que la persistance chez l'adulte d'un caractère larvaire et que les oostégites ont apparus par convergence.

SCHRAM (1981) donne une classification originale pour les Eumalacostracés dans laquelle il ne considère pas les Peracarida comme un taxon valide. Ultérieurement SCHRAM (1984, 1986) dans ses analyses cladistiques, même s'il n'utilise pas le nom Peracarida, il regroupe tous les ordres considérés dans ce taxon, mettant à leur base la présence du marsupium formé par les oostégites. Il inclut aussi les Thermosbaenacea, considérant qu'ils ont perdu secondairement les oostégites.

À notre avis il y a deux problèmes majeurs avec les solutions systématiques mentionnés ci-dessus: 1. Est-ce que le taxon Edriophthalma est un groupe monophylétique? Si non, quelle est la position des Amphipoda et des Isopoda? 2. Le même problème se pose pour le taxon Mysidacea, est-il un groupe monophylétique? Dans ce cas, quelle serait la position des Mysidacea ou des Lophogastrida et Mysida si on les considère deux groupes séparés?

Comme l'ont affirmé HESSLER & WATLING (1999) les Amphipoda ont été phylogénétiquement un sujet de perplexité. Ils présentent des caractères plésiomorphiques mais aussi d'importants caractères originaux. Considérant l'absence de la carapace, les yeux sessiles et l'absence des exopodites sur les thoracopodes on a réuni depuis longtemps les Amphipodes et le Isopodes dans le taxon Edriophthalma Leach, 1815. Parmi les anciens auteurs qui ont reconnu ce taxon on peut mentionner HAECKEL, CLAUS, PERRIER, HERTWIG, REIBISCH (cf. TABACARU, 2002). Nombreux auteurs récents (voir Tableau 1) considèrent les Amphipoda et les Isopoda comme des sous-

ordres dans un même ordre ou des ordres groupe-frères. SCHRAM (1981) et WATLING (1983, 1999), bien que tout les deux considèrent que les Peracarida n'est pas un taxon valide, donnent des solutions nettement différentes. Pour SCHRAM (*op. cit.*) les Amphipoda et les Isopoda sont des groupes-frère, sous-ordres dans l'ordre Edriophthalma, tandis que pour WATLING (*op. cit.*) sont de super-ordres distincts, très éloignés phylogénétiquement, les Amphipoda étant un groupe plésiomorphe.

À notre avis, les quelques caractères communes aux Amphipodes et Isopodes sont des plésiomorphies ou des convergences. Par contre les différences qui opposent ces deux groupes sont très nombreuses. Dans ce qui suit nous allons les énumérer, en indiquant selon notre opinion leur état plésiomorphe (p) ou apomorphe (a):

Amphipoda

- antennule avec flagelle accésoire (p);
- maxillule avec palpe (p);
- les maxillipèdes soudés à leur base (a);
- maxillipèdes sans épipodites (a);
- thoracopodes 2–4 (5) avec des épipodites respiratoires à position médiale (p);
- pléon avec 6 somites divisé en deux groupe: 3 somites formant le pléosoma (ou metasoma) et les autres 3, le urosoma (a);
- 3 paires de pléopodes biramées à rames multiarticulés à fonction natatoire (p);
- sans pléopodes modifiés en organe copulateur (p);
- 3 paires d'uropodes (a);
- rames uropodales multiarticulées (p);
- pléonite 6 et telson distincts (p);
- coeur thoracique (p);
- excrétion réalisé par les glandes antennaires (a);
- les oostégites sont toujours présentes chez les femelles adultes (p);
- mue sans deux phases (p);
- embryon courbé sur le côté ventral (p);
- développement sans stade *manca* (p).

Isopoda

- antennule à un seul flagelle (a);
- maxilule sans palpe (a);
- les maxillipèdes ne sont pas soudés à la base (p);
- maxillipèdes avec épipodite (p);
- thoracopodes 2–8 sans épipodites (a);
- le pléon, avec 5 somites, n'est pas divisé (p)
- 5 paires de pléopodes biramés à fonction respiratoire (a);
- endopodite du pléopode 2 mâle modifié en organe copulateur (a);
- une seule paire d'uropodes (p);
- rames uropodales uniarticulées (a);

- pléonite 6 fusionné au telson, formant un pléotelson (a);
- coeur thoraco-abdominal (a);
- excrétion réalisée par les glandes maxillaires (a);
- entre les pontes les femelles perdent les oostégites (a);
- mue en deux phases (a);
- embryon courbé dorsalement (a);
- développement avec stade *manca* (a).

Ainsi, l'examen des caractères des Amphipoda et des Isopoda, mentionnés ci-dessus, nous conduit à partager l'opinion des auteurs, voir WATLING (1983, 1999), GRUNER (1993), KOBUSCH (1999), RICHTER & SCHOLTZ (2001), WILSON (2009), qui sont d'avis que ces deux groupes sont bien distincts et que les Amphipodes ont une position plus basale.

Le second problème que nous avons mentionné comme ayant une importance conceptuelle concerne les Mysidacea, un groupe dont les anciens carcinologistes ont réuni sous le nom de Schizopoda, en considérant les thoracopodes biramés. On doit préciser, tout d'abord, que si des nombreux auteurs (voir Tableau 1) ont considéré l'ordre des Mysidacea Boas, 1883, comme un taxon valide, avec deux sous-ordres Lophogastrida et Mysida, certains auteurs (SIEG, 1983; SCHRAM, 1984; KOBUSCH, 1999; MARTIN & DAVIS, 2001) ont montré que l'ordre Mysidacea n'est pas justifié et qu'on doit considérer deux ordres distincts. En effet, entre les Lophogastrida et les Mysida existent des différences importantes. Ainsi les Lophogastrida ont un seul thoracomère fusionné avec le céphalon, les thoracopodes 2–7 (parfois aussi 8) pourvus d'épipodites branchiaux, les pléopodes bien développés, tandis que les Mysida ont 3 thoracomères fusionnés avec le céphalon, les thoracopodes 2–8 sans épipodites et les pléopodes réduits. Chez le mâle les pléopodes sont modifiés, jouant un rôle dans l'accouplement. KOBUSCH (1999) arrive à la conclusion que les Lophogastrida représente le groupe-frère de tout les autres Peracarida et les Amphipoda sont le groupe-frère des Mysida + Mancoida. Cette conclusion est soutenue par le fait que chez les Lophogastrida et les Amphipoda existent des épipodites branchiaux tandis que chez les Mysida et les Mancoida les épipodites des thoracopodes 2–8 sont absents. De même SPEARS *et al.* (2005), à partir de données de phylogénie moléculaire contestent l'existence de relations de groupe-frère entre Lophogastrida et Mysida et finalement arrivent à la conclusion que les Mysida ne sont pas des Peracarida. WATLING (1983, 1999) inclut les Lophogastrida et les Mysida parmi les Eucarida, tenant compte surtout de la longue carapace et de la présence des pédoncules oculaires mobiles. Cet auteur donne en même temps une nouvelle définition pour les Eucarida car sa nouvelle classification signifie à ne pas considérer les caractères de Pécararida (développement direct, *lacinia mobilis*, marsupium formé par les oostégites) mais aussi à ne pas tenir compte des caractères considérés essentiels pour les Eucarida, respectivement la fusion des tous les thoracomères avec le céphalon et leurs connexion avec la carapace (cf. CHRISTOFFERSEN, 1988; CASSANOVA, 1991, 1993).

Dans notre analyse nous avons considéré les Lophogastrida et les Mysida des ordres séparés mais en même temps comme groupe-frère, ainsi que résulte dans notre cladogramme (Fig. 1). Ceci est dû aux caractères suivants: carapace longue couvrant 7 thoracomères, tous les thoracopodes pourvus des exopodites, thoracopodes 2–8 avec des oostégites, labre avec une dent postérieure, thoracopodes avec articulation intrabasale, prolongements branchiostégales (RICHTER & SCHOLTZ, 2001; POORE, 2005; BOXHALL & JAUME, 2009).

En ce qui concerne les autres ordres de Peracarida, c'est-à-dire le groupe pour lequel on a utilisé le nom Mancoida, car il est caractérisé par le stade *manca* avec 7 paires de thoracopodes, on peut préciser que les Isopoda occupent une position isolée. Celle-ci est due surtout au type de respiration pléopodale. Les autres ordres, à savoir les Spelaeogriffacea, Cumacea et Tanaidacea (les deux derniers peuvent former le groupe-frère des Spelaeogriffacea), représentent un ensemble nommé par SCHRAM (1981) Hemicarida. Ce taxon est caractérisé par une carapace courte et l'épipodite du maxillipède à une fonction respiratoire. L'ordre Bochusacea Guțu & Iliffe, 1998 doit être considéré comme valide, d'après l'étude de JAUME *et al.* (2006), et représente probablement le groupe-frère des Mictacea.

La monophylie du Super-Ordre Eucarida a été contestée. JARMAN *et al.* (2000) à la suite d'études de phylogénie moléculaire considèrent les Euphausiacea proches des Mysida et non pas des Decapoda. Les arguments morphologiques que nous avons donnés sont en désaccord avec une telle opinion.

En étudiant la structure des ommatidies, RICHTER (cf. AX, 1999; RICHTER & SCHOLTZ, 2001) arrive à la conclusion que les Eucarida n'est pas un monophyllum. Ainsi, RICHTER (*op. cit.*) introduit le taxon Xenommacarida (Euphausiacea + Syncarida + Peracarida). Nous considérons que si on accepte le taxon Xenommacarida, on est obligé à renoncer à certains caractères qui nous semblent avoir une signification phylogénétique importante. À notre avis, le super-ordre des Eucarida représente un groupe monophylétique, donc un taxon valide bien défini (CHRISTOFFERSEN, 1988). La différence la plus évidente entre les Decapoda et les Euphausiacea représente l'absence chez les derniers d'une chambre branchiale, car la carapace s'arrête au-dessus des coxae des thoracopodes sans recouvrir les branchies. En ce qui concerne l'absence des maxillipèdes chez les Euphausiacea il faut préciser que dans la vie larvaire le premier thoracopode présente une morphologie de maxillipède (CASSANOVA, 2004).

* * *

L'analyse phylogénétique présentée ci-dessus permet de déduire les conclusions suivantes:

1. Les Phyllocarida (ordre Leptostraca) sont un groupe de Malacostracés primitifs, une branche détachée très tôt de la lignée souche des Malacostraca et qui a eu une évolution indépendante de son groupe-frère Eumalacostraca.

2. Le groupe des Eumalacostraca représente le clade majeur des Malacostraca, groupe-frère des Phyllocarida.

3. Les Syncarida ne sont pas un monophyllum étant donné que les Bathynellacea sont un groupe primitif, proche de l'ancêtre des Eumalacostraca. Nous considérons que les Bathynellacea représentent un super-ordre, bien individualisé, nommé par SERBAN (1970) Podophallocarida.

4. Les Hoplocarida représentent une branche collatérale détachée très tôt de la lignée des Eumalacostraca, ayant eu une évolution indépendante et qui présente actuellement une mosaïque de caractères primitifs et de caractères originaux.

5. Le groupe-frère des Hoplocarida représente la branche majeure des Eumalacostraca constituée par l'ensemble Anaspidacea + Neocarida + Eucarida. Cet ensemble correspond largement au taxon Caridoida, sans inclure toutefois les Bathynellacea.

6. Les Anaspidacea, que nous considérons le seul ordre du super-ordre Syncarida, représente la branche la plus primitive des Caridoida s. str.

7. Les Thermosbaenacea sont une lignée séparée, Pancarida, groupe-frère des Peracarida.

8. Les Neocarida (Pancarida + Peracarida) représente avec toute probabilité le groupe-frère des Syncarida (Anaspidacea) et l'ensemble Syncarida + Neocarida constitue le groupe-frère des Eucarida.

9. Les Amphipoda et les Isopoda ne sont pas groupe-frères. Les Amphipoda sont plus primitifs, étant le groupe-frère de l'ensemble des ordres nommé Mancoida.

REMERCIEMENTS. Nous sommes très reconnaissants aux personnes et institutions qui ont aidés à réaliser ce travail. Nous avons profité des discussions et de l'aide bibliographique offertes à l'Institut de Spéologie, à Bucarest par Tr. Orghidan (†), E. Serban (†), D. Dancau (†), E. Nitzu, et à Cluj par C. Pleșa (†) et G. Racoviță. Les séjours de I. T. en Autriche, à Vienne et à Mondsee, ainsi que ceux de D. L. D. en Roumanie, à Bucarest et Cluj, ont été réalisés dans le cadre des échanges culturels entre l'Académie Roumaine et l'Académie Autrichienne des Sciences. Nous avons profités aussi des séjours au Laboratoire Souterrain du C. N. R. S., à Moulis, et de l'aide scientifique offerte par les directeurs de cette institution, C. Juberthie et A. Mangin, ainsi que des échanges culturels entre le C. N. R. S. en France et les Académies roumaine et autrichienne. Nous remercions nos collègues L. Botosaneanu (Amsterdam), N. Coineau (Banyuls), K. Wittmann, V. Stagl, J. Gruber et P. C. Dworschak (Vienne), B. Humphreys (Perth), G. Boxshall (Londres), S. Koenemann (Hanovre), K. Martens (Bruxelles), A. I. Camacho (Madrid), P. B. Berent, G. D. F. Wilson (Sydney), C. von Vaupel Klein (Bilthoven), M. Cobolli (Rome), G. Messana (Sesto Fiorentino), M. van Merwe (Cape Town), M. Gutu, I. Petrescu, I. Negoescu (Bucarest), W. E. Piller (Graz), pour leur support apporté à différentes occasions. Nous sommes reconnaissants à O. Moldovan, l'organisatrice du 18^e Symposium International de Biospéologie, tenu à Cluj en 2006, pour nous avoir offert la possibilité de présenter une première version des données de notre travail durant la conférence inaugurale «The heritage of Emil G. Racoviță». Finalement, nous avons profité des conseils et de l'aide éditoriale offerte par E. Nitzu, l'éditeur en chef des «Travaux».

Le travail a été réalisé dans le cadre du Programme I, Projet 1 de l'Institut de Spéologie «Émile Racovița» de l'Académie Roumaine.

BIBLIOGRAPHIE

- AHYONG, S.T., *Phylogenetic analysis of the Stomatopoda (Malacostraca)*. J. Crust. Biol., **17**, 695–715, 1997.
- AX, P., *Das System der Metazoa II – Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 383 p., 1999.
- BACESCU, M. & PETRESCU, I., *Ordres des Cumacés (Cumacea Kroyer, 1846)*. In: FOREST, J. (Ed.): *Traité de Zoologie*, **7**, (3 A), Mém. Inst. Océanographique Monaco, **19**, 391–428, 1999.
- BOUTIN, C., *Thermosbaenacea*. In: JUBERTHIE, C. & DECU, V. (Eds.), *Encyclopaedia Biospeologica*, Moulis, Bucarest, **2**, 877–888, 1996.
- BOWMAN, T.E., *Stalking the wild Crustacean: The significance of sessile and staked eyes in phylogeny*. J. Crust. Biol., **4**, 7–11, 1984.
- BOWMAN, T.E. & ABELE, L.G., *Classification of the Recent Crustacea*. In: BLISS, D. E. & ABELE L. G. (Eds.), *The Biology of Crustacea*. Academic Press, New York, **1**, 1–27, 1982.
- BOWMAN, T.E., GARNER, S.P., HESSLER, R.R., ILIFFE, T.M. & SANDERS, H.L., *Mictacea, a new order of Crustacea Peracarida*. J. Crust. Biol., **5**, 74–78, 1985.
- BOWMAN, T.E., & ILIFFE, T.M., *Mictocaris halope, a new unusual peracaridan crustacean from marine caves of Bermuda*. J. Crust. Biol., **5**, 58–73, 1985.
- BOXSHALL, G.A., DANIELOPOL, D.L., HORNE, D.J., SMITH, R.J. & TABACARU, I., *A critique of biramous interpretations of the crustacean antennule*. Crustaceana, **83**, 153–167, 2010.
- BOXSHALL, G.A. & JAUME, D., *Exopodites, epipodites and gills in Crustacea*. Arthropod Systematics & Phylogeny, **67**, 229–254, 2009.
- BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J., *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland, MA., 2nd ed., 2002.
- BRUSCA, R.C. & WILSON, G.D.F., *A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations*. Mem. Queensland Mus., **31**, 143–204, 1991.
- CALMAN, W.T., *Crustacea*. In: LANKESTER, R. (Ed.) *A Treatise on Zoology*. Part. VII, (3), Adam & Ch. Black, London, 346 p., 1909.
- CAMACHO, A.I., REY, I., DORDA, B.A., MACHODROM, A. & VALDECASAS, A.G., *A note on the systematic position of the Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca) using molecular evidence*. Contr. Zool., **71**, 123–129, 2002.
- CAMACHO, A.I. & VALDECASAS, A.G., *Global diversity of syncarids (Syncarida; Crustacea) in freshwater*. Hydrobiologia, **595**, 257–266, 2008.
- CANNON, G.H., *Leptostraca*. In: GRUNER, H.-E. (Ed.), Dr. H. G. Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. **5**, **1**, 81 p., 1960.
- CASSANOVA, B., *Origine protocéphalique antennaire de la carapace chez les Leptostracés, Mysidacés et Eucarides (Crustacé)*. C. R. Acad. Sci. Paris, **312**, 461–468, 1991.
- CASSANOVA, B., *L'origine protocéphalique de la carapace chez les Thermosbaenacés, Tanaidacés, Cumacés et Stomatopodes*. Crustaceana, **65**, 144–150.
- CASSANOVA, B., *Ordre des Euphausiacea Dana, 1852*. Crustaceana, **76**, 1083–1121, 2004.
- CASSANOVA, B., DE JONG, L. & MOREAU, X., *Carapace and mandibles ontogeny in the Dendrobranchiata (Decapoda), Euphausiacea and Mysidacea (Crustacea): a phylogenetic interest*. Can. J. Zool., **80**, 296–306, 2002.
- CLAUS, C.W., *Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken*. Alfred Hölder, K. K. und Universitäts-Buchhändler, Wien, 1888.
- COINEAU, N., *Sous-Classe des Eumalacostracés (Eumalacostraca Grobben, 1892) Super-Ordre des Syncarides (Syncarida Packard, 1885)*. In: FOREST, J. (Ed.), *Traité de Zoologie, Crustacés*, **7**, 897–210, 1996.
- COINEAU, N., *Syncarida*. In: JUBERTHIE, C. & DECU, V. (Eds.), *Encyclopaedia Biospeologica*, Moulis, Bucarest, **2**, 863–876, 1996.
- CROME, W. & GRUNER, H.-E., *Crustacea*. In: Urania Tierreich, Wirbellose Tiere, **2**, 264–422, 1969.
- DAHL, E., *Structural plans as functional models exemplified by the Crustacea Malacostraca*. Zool. Scr., **5**, 163–166, 1976.

- DAHL, E., *Malacostracan phylogeny and evolution*. In: F.R. SCHRAM (Ed.), *Crustacean Phylogeny, Crustacean Issues*, Balkema, Rotterdam, **1**, 189–212, 1983.
- DAHL, E., *Malacostraca maltreated – the case of the Phyllocarida*. *J. Crust. Biol.*, **7**, 721–726, 1987.
- DAHL, E., *Crustacea Phyllopoda and Malacostraca: A reappraisal of cephalic and thoracic shield and fold systems and their evolutionary significance*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* **B**, **334**, 1–26, 1991.
- DAHL, E., *Aspects of Malacostracan Evolution*. *Acta Zool.*, **73**, 339–346, 1992.
- DARLU, P. & TASSY, P., *La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes*. Masson, Paris, 245pp, 1993.
- FOREST, J., *The Crustacea: definition, primitive forms, and classification*. *Treatise on Zoology, Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea*, **1**, FOREST, J. & von VAUPEL KLEIN, J. C. (Eds.), SCHRAM, F.R. (Advis. Ed.), Brill, Leiden, 3–12, 2004.
- FRYER, G., *Studies on the functional morphology and feeding mechanism of Monodella argentarii Stela (Crustacea: Thermosbaenacea)*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, **66**, 49–90, 1965.
- GORDON, I., *On Spelaeogriphus, a new cavernicolous crustacean from South Africa*. *Bull. British Mus. Nat. Hist., Zool.*, **5**, 31–46, 1957.
- GROBEN, C., *Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen*. *Sitzber. K. Akad. Wiss., Vienna, Math. Nat. Cl.* **101**: 237–274, 1892.
- GRUNER H.-E., *Isopoda* In: DAHL *Krebstiere oder Crustacea Die Tierwelt Deutschlands*, **51 & 53** Tl., Gustav Fischer Verlag., Jena, **5**, 1, 2, 1–380, 1965/1966.
- GRUNER H.-E., *Klasse Crustacea*. In: KAESTNER A. (Ed.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Gustav Fischer Verlag., Jena, **1**, 448–1030, 1993.
- GUȚU, M., *Spelaeogriphacea and Mictacea (partim), suborders of a new order, Cosinzeneacea (Crustacea, Peracarida)*. *Trav. Mus. Nat. Hist. Nat. "Grigore Antipa"*, **40**, 121–129, 1998.
- GUȚU, M., *Emendations on the description of Thetispelecaris remix Guțu and Iliffe, 1998 and the diagnosis of the order Bochusacea (Crustacea: Peracarida)*. *Trav. Mus. Nat. Hist. Nat. "Grigore Antipa"*. **43**: 47–57, 2001.
- GUȚU, M. & ILLIFFE, T.M., *Description of a new hirsutiid (n.g., n.sp.) and reassignment of this family from the order Mictacea to the new order, Bochusacea (Crustacea, Peracarida)*. *Trav. Mus. Nat. Hist. Nat. "Grigore Antipa"*, **40**, 93–120, 1998.
- GUȚU, M. & SIEG, J., *Ordre des Tanaidacés (Tanaidacea Hansen, 1895)*. In: P.-P. GRASSÉ (Ed.), *Traité de zoologie*, **7** (3 A), J. FOREST (Ed.), *Crustacés Pécararides*, Mém. Inst. Océanogr. Monaco, **19**: 353–389, 1999.
- HENNIG W., *Grundzügen einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 1950.
- HENNIG W., *Phylogenetische Systematik*. Paul Parey, Berlin, 246 pp, 1982.
- HESSLER, R.R., *A defense of the caridoid facies: wherein the early evolution of the Eumalacostraca is discussed*. In: F. R. SCHRAM (Ed.), *Crustacean Phylogeny, Crustacean Issues*, Balkema, Rotterdam, **1**, 145–164, 1983.
- HESSLER, R.R. & WATLING, L., *Les Pécararides: un groupe controversé*. *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie*. **7** (3 A), *Crustacés Pécararides*. Mém. Inst. Océanogr., Monaco, **19**, 1–10, 1999.
- JARMAN, S.N., NICOL, S., ELLIOTT, N.G. & MCMINN, A., *28S rDNA evolution in the Eumalacostraca and the phylogenetic position of krill*. *Mol. Phyl. Evol.*, **17**, 26–36, 2000.
- JAUME, D., *Global diversity of spelaeogriphaceans & thermosbaenaceans (Crustacea; Spelaeogriphacea & Thermosbaenacea) in freshwater*. *Hydrobiologia*, **595**, 219–224, 2008.
- JAUME, D., BOXSHALL, G.A. & BAMBER, R.N., *A new genus from the continental slope off Brazil and the discovery of the first males in the Hirsutiidae (Crustacea: Peracarida: Bochusacea)*. *Zool. J. Linn. Soc.*, **148**, 169–208, 2006.
- JENNER, R.A., NI DHUBGHAIL, C., FERLA, M.P. & WILLIS, M.A., *Eumalacostracan phylogeny and total evidence: limitations of the usual suspects*. *BMC Evol. Biol.*, **9**, 1–20, 2009.

- JUST, J. & POORE, G.C.B., *Second record of Hirsutiidae (Peracarida: Mictacea): Hirsuttia sandersetalia, new species, from southeastern Australia*. J. Crust. Biol., **8**, 483–488, 1988.
- KAESTNER, A., *Crustacea*. In: Lehrbuch der speziellen Zoologie, G. Fischer, Jena, **2**, 1967.
- KNOPF, F., KOENEMANN, S., SCHRAM, F.R. & WOLFF, C., *The urosome of the Pan- and Peracarida*. Contr. Zool., **75**, 1–21, 2006.
- KOBUSCH, W., *The Phylogeny of the Peracarida (Crustacea, Malacostraca)*. Cuvillier-Verlg., Göttingen, 1999.
- KUNZE, J.K., *Stomatopoda and the evolution of the Hoplocarida*. In: F. R. SCHRAM (Ed.), *Crustacean Phylogeny, Crustacean Issues*, Balkema, Rotterdam, **1**, 165–188, 1983.
- LANGE, S. & SCHRAM, F.R., *Evolución y Filogenia de los Crustáceos*. Bol. Soc. Entomol. Aragonesa, **26**, 235–254, 1999.
- MARTIN, J.W. & DAVIS, G.E., *An updated classification of the Recent Crustacea*. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. Science Ser., **39**, 1–124, 2001.
- MAAS, A., HAUG, C., HAUG, J.T., OLESEN, J., ZHANG, X. & WALOSZEK, D., *Early crustacean evolution and the appearance of epipodites and gills*. Arthropod System. & Phylog., **67**, 255–273, 2009.
- MAYRAT, A. & SAINT LAURENT, M. de, *Considérations sur la Classe de Malacostracés (Malacostraca Latreille, 1802)*. In: P.-P. GRASSÉ (Ed.) *Traité de zoologie*, J. FOREST, (Ed.), Crustacea, Masson, Paris, 841–862, 1996.
- McLAUGHLIN, P.A., *Comparative morphology of Recent Crustacea*. Freeman & Co. San Francisco, 177 pp., 1980.
- MELAND, K. & WILLASSEN, E., *The disunity of “Mysidacea” (Crustacea)*. Mol. Phyl. Evol., **44**, 1083–1104, 2007.
- MONOD, Th. & CALS, Ph., *Ordre des Thermosbaenacés (Thermosbaenacea Monod, 1927)*. In: P.-P. GRASSÉ (Ed.), *Traité de zoologie*, **7 (3, A)**, FOREST, J. (Ed.), *Crustacés Péracaride*. Mém. Inst. Océanogr. Monaco, **19**, 11–34, 1999.
- MOURA, G. & CHRISTOFFERSEN, M.L., *The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups, “Crustacea” non-monophyletic*. J. Comp. Biol., **1**, 95–113, 1996.
- NEWMAN, W.A., *Origin of the Maxilopoda; Urmalacostracan ontogeny and progenesis*. In: F. R. SCHRAM (Ed.), *Crustacean Phylogeny, Crustacean Issues*, Balkema, Rotterdam, **1**, 105–119, 1983.
- NOODT, W., *Natürliches System und Biogeographie der Syncarida (Crustacea, Malacostraca)*, Gewäss. Abwäss. **37/38**, 77–186, 1965.
- NOODT, W., *Zur Eidonomie der Stygocaridacea, einer Gruppe interstitieller Syncarida (Malacostraca)*. Crustaceana, **19**, 227–244, 1970.
- NOUVEL, H., CASANOVA, J.-P. & LAGARDERE, J.-P., *Ordre des Mysidacés (Mysidacea Boas, 1883)*. In: P.-P. GRASSÉ (Ed.), *Traité de zoologie*, **7 (3 A)**, J. FOREST (Ed.), *Crustacés Péracarides*, Mém. Inst. Océanogr. Monaco, **19**, 39–86, 1999.
- OHTSUKA, S., HANAMURA, Y. & KASE, T., *A new species of Thetispelecaris (Crustacea : Peracarida) from submarine cave on Grand Cayman Island*. Zool. Sci. (Zool. Soc. Japan), **19**, 611–624, 2002.
- PAGE, R.D.M., *An application to display phylogenetic trees on personal computers*. Computer Applic. Biosci., **12**, 357–358.
- PIRES, A.M.S., *Potiticoara brasiliensis: a new genus and species of Spelaeogriphacea (Crustacea : Peracarida) from Brazil with a phylogenetic analysis of the Peracarida*. J. Nat. Hist., **21**, 225–238, 1987.
- POORE, G.C.B., *A phylogeny of the Leptostraca (Crustacea) with keys to families and genera*. Mem. Mus. Victoria **58**, 383–410, 2001.
- POORE, G.C.B., *Peracarida: monophyly, relationships and evolutionary success*. Nauplius, **13**, 1–27, 2005.

- POORE, G.C.B. & HUMPHREYS, W.F., *First record of Spelaeogriphacea from Australia: a new genus and species from an aquifer in the arid Pilbara of Western Australia*. *Crustaceana*, **71**, 721–742, 1998.
- POORE, G.C.B. & HUMPHREYS, W.F., *Second species of Mangkurtu (Spelaeogriphacea) from north-western Australia*. *Rec. West. Austr. Mus.*, **22**, 67–74, 2003.
- RACOVITZA, E.G., *Sphéromiens et Révision des Monolistrini (Isopodes spheromiens)*. *Arch. Zool. exp. Gén.*, **4**, 625–758, 1910.
- RACOVITZA, E.G., *Cirolanides*. *Arch. Zool. exp. Gén.*, **10**, 203–329, 1912.
- RICHTER, S., *Die Eucarida sind nicht monophyletisch – Ommatidienstruktur deutet auf nähere Verwandtschaft von Euphausiacea, Syncarida und Peracarida (Crustacea)*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **144**, 1993.
- RICHTER, S., MÖLLER, O.S. & WIRKNER, C. S., *Advances in Crustacean Phylogenetics*. *Arthropod Syst. & Phylog.*, **67**, 275–286, 2009.
- RICHTER, S. & SCHOLTZ, G., *Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea)*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **39**, 113–136, 2001.
- RICHTER, S., EDGECOMBE, G.D. & WILSON, G.D.F., *The lacinia mobilis and similar structures – a valuable character in Arthropod Phylogenetics?* *Zool. Anz.*, **241**, 339–361, 2002.
- ROLFE, W.D.I., *Phyllocarida and the origin of the Malacostraca*. *Géobios*, **14**, 17–27, 1981.
- ROMAN, M.-L. & DALENS, H., *Ordre des Isopodes (Épicarides exclus) (Isopoda Latreille, 1917)*. In: P.-P. GRASSÉ (Ed.), *Traité de zoologie*, **7 (3, A)**, J. FOREST (Ed.), *Crustacés Pécararides*. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, **19**, 177–278, 1999.
- SHELLENBERG, A., *Flohkrebse oder Amphipoda*. In: DAHL (Ed.) *Die Tierwelt Deutschlands*, **40 (4)**, 1–252, 1942.
- SCHMINKE, H.K., *Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Syncarida (Crustacea, Malacostraca)*. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, Gustav Fischer Verlag, 384–388, 1975.
- SCHMINKE, H.K., *Die phylogenetische Stellung der Stygocarididae (Crustacea, Syncarida) – unter besonderer Berücksichtigung morphologischer Ähnlichkeiten mit Larvenformen der Eucarida*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **16**, 225–239, 1978.
- SCHMINKE, H.K., *Über die Entstehung der Bathynellacea (Crustacea, Syncarida) durch Neotenie*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 262, 1979.
- SCHMINKE, H.K., *Adaptation of Bathynellacea (Crustacea, Syncarida) to Life in the Interstitial (“Zoea Theory”)*. *Int. Revue ges. Hydrob.*, **66**, 575–637, 1981.
- SCHRAM, F.R., *Polyphyly in the Eumalacostraca?* *Crustaceana*, **16**, 243–250, 1969.
- SCHRAM, F.R., *On Some Phyllocarids and the Origin of the Hoplocarida*. *Fieldiana Geol.*, Chicago, **26**, 77–94, 1973.
- SCHRAM, F.R., *Arthropods: a convergent phenomenon*. *Fieldiana Geol.*, **39**, 61–108, 1978.
- SCHRAM, F.R., *On the classification of the Eumalacostraca*. *J. Crust. Biol.*, **1**, 1–10, 1981.
- SCHRAM, F.R., *Relationships within eumalacostracan Crustacea*. *Trans. San Diego Soc. Nat. History*, **20**, 301–312, 1984.
- SCHRAM, F.R., *Crustacea*. Oxford Univ. Press, New York, 606 p., 1986.
- SCHRAM, F.R. & HOF, C.H.J., *Fossils and the interrelationships of major Crustacean groups*. In: EDGECOMBE, G.D. (Ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia Univ. Press, New York, 233–302, 1998.
- SERBAN, E., *À propos du genre Bathynella Vejdovsky (Crustacea, Syncarida)*. In: T. ORGHIDAN (Ed.), *Livre du centenaire Émile G. Racovitza 1868–1968*, Editura Academiei R.S.R., Bucarest, 265–274, 1970.
- SERBAN, E., *Bathynella (Podophallocarida: Bathynellacea)*. *Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitza»*, **11**, 11–224, 1972.
- SIEG, J., *Evolution of Tanaidacea*. *Crustacean Issues*, **1**, 229–256, 1983.
- SIEWING, R., *Untersuchungen zur morphologie der Malacostraca*. *Zool. Jahrb. Anat.*, **75**, 39–176, 1956.
- SIEWING, R., *Syncarida*. In: H.-E. GRUNER (Ed.) *Dr. H.G. Bronn’s Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. **5 (–1)**, (B–2), 1–121, 1959.

- SIEWING, R., *Studies in malacostracan morphology: Results and problems*. In: H.B. WHITTINGTON & W.D.I. ROLF (Eds.), *Phylogeny and Evolution of Crustaceans*. Mus. Comp. Zool., Spec. Publ., Cambridge, MA., 85–103, 1963.
- SPEARS, T. & ABELE, L.G., *Phylogenetic relationship of Crustaceans with foliaceous limbs: an 18S rDNA study of Branchiopoda, Cephalocarida and Phyllocarida*. J. Crust. Biol., **19**, 825–834, 1999.
- SPEARS, T., DEBRY, R.W., ABELE, L.G. & CHODYLA, K., *Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida)*. Proc. Biol. Soc. Washington, **118**, 117–157, 2005.
- SWOFFORD, D. L., *PAUP* – Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)*. Version 4*, Sinauer Assoc., Sunderland, MA., 1998.
- TABACARU, I., *L'adaptation à la vie aquatique d'un remarquable Trichoniscide cavernicole, Cantabroniscus primitivus Vandel, et le problème de la monophylie des Isopodes terrestres*. Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitz», **37–38**, 115–131, (1998–1999), 2002.
- TABACARU, I. & DANIELOPOL, D.L., *Phylogénie des isopodes terrestres*. C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. Vie, **319**, 71–80, 1996a.
- TABACARU, I. & DANIELOPOL, D.L., *Phylogénèse et convergence chez les Isopodes terrestres*. Vie Milieu, **46**, 171–181, 1996b.
- TABACARU, I. & DANIELOPOL, D.L., *Contribution à la connaissance de la phylogénie des Isopoda (Crustacea)*. Vie Milieu, **49**, 163–176, 1999.
- TABACARU, I., GIURGINCA, A., *On the structure of the stomach at Mesoniscus (Isopoda, Oniscidea, Microcheta). The constitutive elements of the stomach at Isopoda*. Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitz», **39–40**, 23–42, 2003a.
- TABACARU, I., & GIURGINCA, A., *The stomach in Oniscidea : structure and evolution*. Biology of terrestrial isopods V, Crustaceana Monographs, **2**, 69–83, 2003b.
- TABACARU, I., & PLATVËT, D., *La morphologie de l'estomac de Calabozoa pellucida (Isopoda, Calabozoidea)*. Trav. Inst. Spéol. «Émile Racovitz», **36**, 63–67, 2000.
- VAUPEL KLEIN, J.C. von, *Optimization of character coding and a stepwise execution of cladistic analyses*. Zool. Med. Leiden, **83**, 741–758, 2009.
- WAGNER, H.P., *A monographic review of the Thermosbaenacea (Crustacea: Paracarida) – a study on their morphology, taxonomy and biogeography*. Zool. Verhandl., Leiden, **291**: 1–338, 1994.
- WALKER-SMITH, G. K. & POORE, G. C. B., *A phylogeny of the Leptostraca (Crustacea) with keys to families and genera*. Mem. Mus. Victoria, **58**, 383–410, 2001.
- WALOSSEK, D., *On the Cambrian diversity of Crustacea*. In: SCHRAM, F.R. & von VAUPEL KLEIN, J.C. (Eds.) Crustaceans and the biodiversity crisis. Proc. 4th Int. Crustacean Congr. Amsterdam, Brill Publ., Leiden, **1**, 3–72, 1999.
- WATLING, L., *An alternative phylogeny of peracarid crustaceans*. J. Crust. Biol., **1**, 201–210, 1981.
- WATLING, L., *Peracaridan disunity and its bearing on eumalacostracan phylogeny with a redefinition of eumalacostracan superorders*. In: SCHRAM, F.R. (Ed.) Crustacean Phylogeny. Crustacean Issues, Balkema, Rotterdam, **1**, 213–228, 1983.
- WATLING, L., *Toward understanding the relationships of the Peracaridan orders: the necessity of determining exact homologies*. In: SCHRAM, F. R. & von VAUPEL KLEIN, J.C. (Eds.) Crustaceans and the biodiversity crisis. Proc. 4th Int. Crustacean Congr. Amsterdam, Brill Publ., Leiden, **1**, 73–89, 1999.
- WATLING, L., HOF, C.H.J. & SCHRAM, F.R., *The place of the Hoplocarida in the malacostracan pantheon*. J. Crust. Biol., **20**, 1–11, 2000.
- WÄGELE, J.W., *Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse*. Zoologica, **140**, 1–262, 1989.
- WÄGELE, J.W., *Synopsis of discussion on relationships between malacostracan groups and reconstructions of the Ur-malacostracan*. Acta Zool. Stockholm, **73**, 347–348, 1992.
- WESTHEIDE, W. & RIEGER, R., (Eds.), *Spezielle Zoologie*, **1**, Einzeller und wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag, Jena, 909 p., 1996.

- WHEELER, W.C., *Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods*. In: FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H. (Eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London, 87–96, 1998.
- WILLS, M.A., *A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters*. In: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (Eds.), *Arthropod Relationships*, Chapman & Hall, London, 189–209, 1997.
- WILLS, M.A., JENNER, R.A., & NI DHUBHGHAILL, C., *Eumalacostracan evolution: conflict between three sources of data*. *Arthropod Syst. & Phylog.*, **67**, 71–90, 2009.
- WILSON, G.D.F., *The phylogenetic position of the Isopoda in the Peracarida (Crustacea Malacostraca)*. *Arthropod Syst. & Phylog.*, **67**, 159–198, 2009.
- WIRKNER, C.S. & RICHTER S., *Evolutionary morphology of the circulatory system in Peracarida (Malacostraca; Crustacea)*. *Cladistics*, **25**, 1–25, 2009.

*Institut de Spéologie «Émile Racovitza»
de l'Académie Roumaine
Calea 13 Septembrie nr. 13, sect. 5
Ro-050711, Bucarest
E-mail: igtabacaru@yahoo.com

** Commission for the Stratigraphical & Palaeontological Research of Austria,
Austrian Academy of Sciences
c/o Institute for Earth Sciences (Geology & Palaeontology),
University of Graz Heinrichstrasse 26 A-8010 Graz
E-mail: ddanielo@oeaw.ac.at

