

ESSAI D'ANALYSE CRITIQUE DES PRINCIPALES HYPOTHÈSES CONCERNANT LA PHYLOGENIE DES MALACOSTRACÉS (CRUSTACEA, MALACOSTRACA) (2^{ème} PARTIE)

IONEL TABACARU ⁽¹⁾, DAN L. DANIELOPOL ⁽²⁾

Abstract. A revised classification of Malacostraca based on a phylogenetic analysis is presented. For this purpose 68 morphological characters were cladistically treated using the parsimony programme *Paup 4.10*. The system here proposed is a reflection of the cladistic tree produced by TABACARU & DANIELOPOL (2011). The following aspects are in the present contribution developed: (1) We consider, in accordance with a widely held opinion of carcinologists, that Phyllocarida (Ord. Leptostraca) displays essential synapomorphies with Malacostraca, namely tagmosis 5+7+8+telson, fixation of the gonopore on the 6th female thoracic-segment and on the 8th male-thoracic segment. Based on this assertion Phyllocarida belongs to the Class Malacostraca. Hence we do not share either the ancient view of H. MILNE EDWARDS (1840), who included *Nebalia* into the Ordo Phyllopodes, Legio Branchiopodes Latreille, or the more recent opinions of SCHRAM (1986), WHEELER (1997) and WILLS (1998) who consider Phyllocarida as belonging to Phyllopoda; (2) the Class Malacostraca is dichotomously separated into Subclasses, Phyllocarida and Eumalacostraca. This is due to the fact that Hoplocarida shares essential synapomorphies with the Eumalacostraca, namely loss of 7th somite of the pleon, thoracic endopod built as stenopod and pleopods of the 6th somite of pleon differentiated as uropods. This opinion is in contradiction with those of other carcinologists who, presupposing a distinct origin of Hoplocarida, consider the Class Malacostraca separated in three Subclasses: Phyllocarida, Hoplocarida and Eumalacostraca (SCHRAM, 1978, 1981; McLAUGHLIN, 1980; BOWMAN & ABELE, 1982; KUNZE, 1983; DAHL, 1983; AHYONG, 1997; MARTIN & DAVIS, 2001; WELLS & HOUSTON, 2002; FOREST, 2004); (3) in our opinion the Superorder Syncarida Packard, 1885 (including the orders Bathynellacea Chappuis, 1915 and Anaspidacea Calman, 1904) does not represent a monophyllum. We accept the view of SERBAN (1972) following which Bathynellacea represents a separate taxon called Podophallocarida (SERBAN, 1970). This decision is based especially on the absence in this group of a cephalotorax and maxillipeds, the lack of petasma, the telson with furcal rami and the 8th thoracopod transformed into a penis. For the sister group of the Podophallocarida we propose a new Infraclass, Cephalothoracarida (nov.). This latter taxon is defined by the first thoracomere fused to the cephalon and forming the cephalothorax, the 1st thoracopod differentiated as maxilliped and the telson without furca. Therefore Anaspidacea remains the solely order within the Superorder Syncarida; (4) considering the lack of a carapace and the direct development without free larval stages, we do not agree with the opinion of those specialists (SIEWING, 1956, 1959; SCHRAM, 1984; WATLING, 1999) who see a close relationship between the Anaspidacea and the Eucarida. Following our cladogramme the Syncarida is the sister-group of the Neocarida. Therefore we propose for them the name Synneocarida; it represents in our phylogenetic classification a new subcohort within which we distinguish two Infracohorts, the Syncarida Packard, 1885 and the Neocarida Ax, 1999; (5) we reject the views following which Amphipoda and Isopoda are either sub-orders within the Order Edriophthalma Leach, 1814 or more recently within the Order Acaridea Schram, 1981, or sister groups at the order level, as it is nowadays widely accepted (SCHRAM,

1984, 1986; WAGNER, 1994; WILLS, 1998; SCHRAM & HOF, 1998; LANGE & SCHRAM, 1999; POORE, 2005; JENNER *et al.*, 2009; WILLS *et al.*, 2009). We consider that the similarities between Amphipoda and Isopoda are due to parallel evolution of several morphological traits like the sessile compound eyes, the lack of exopodites on all thoracopods or the presence of plesiomorphic traits like the absence of a carapace. On the opposite, we noticed that various morphological traits are able to differentiate within the two orders. For the Amphipoda: the pleon divided into two separate functional units, the metasome or pleosome (pleomere 1, 2, 3) with three pairs of pleopods and the urosome (pleomere 4, 5, 6) with three pairs of pleopods modified as uropods, medial epipodite gills on pereopods. For the Isopoda: five pairs of pleopods with respiratory function and pereopods without epipodites.

Key words: Crustacea Malacostraca revised systematics, Cephalothoracarida new infraclass, Synneocarida new subcohort.

1. INTRODUCTION

Dans la première partie de cette étude (TABACARU & DANIELOPOL, 2011) nous avons tout d'abord présenté les problèmes majeurs de la systématique phylogénétique des Malacostracés c'est-à-dire les opinions divergentes des carcinologistes sur la position et la structure systématique des grandes unités taxonomiques de cette classe de Crustacés. Ensuite nous avons sélectionné 68 caractères morphologiques exprimés en alternative binaire dans une matrice. Nous avons essayé d'utiliser 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 en évitant en même temps les convergences. Ensuite, nous avons réalisé une analyse cladistique en utilisant l'algorithme „parcimonie de Wagner” implémenté dans le logiciel *PAUP 4.10* développé par SWOFFORD (1998). Ainsi nous avons obtenu un seul arbre cladistique (TABACARU & DANIELOPOL, 2011).

Nous proposons ici la classification qui résulte de notre analyse phylogénétique en présentant en même temps les diagnoses et les caractères des taxons. Pour répondre aux exigences de la systématique phylogénétique nous considérons dans notre classification seulement des taxons monophylétiques, chaque taxon supérieur correspondant à un noeud de l'arbre phylogénétique obtenu, et en attribuant à chacun des deux groupes-frères (adelphotaxa d'après PETER AX, 1988) le même rang hiérarchique. Dans l'analyse cladistique nous avons essayé d'utiliser seulement des homologies à leur état de synapomorphie pour pouvoir reconstituer la succession des dichotomies. Mais depuis long temps RACOVITZA (1910) a souligné que les notions de trait paléogénétique et trait néogénétique, qu'il a introduit en étudiant les animaux souterrains, sont relatives car elles n'ont un sens que si on précise le niveaux ou on se place. Il est évident que les qualificatifs apomorphique et plésiomorphique sont aussi relatifs (AX, 1988; SUDHAUS & REHFELD, 1992). Chaque caractère ou état d'un caractère commence par être autapomorphique, puis il devient synapomorphique à la suite de la division du groupe, pour en devenir plésiomorphique après de nouvelles divisions. Bien entendu que pour reconnaître les groupes-frères il

faut utiliser, comme l'a montré HENNIG (1957), exclusivement les synapomorphies, mais nous pensons que dans les diagnoses et les définitions des taxons doivent être utilisées aussi les plésiomorphies. Par exemple, nous avons utilisé dans l'analyse cladistique les caractères „Disparition du 7^e pléomère” et „Thoracopodes transformés en sténopodes” comme synapomorphies pour les Eumalacostraca mais dans la diagnose du taxon Leptostraca nous avons utilisé „Pléon avec 7 pléomères” et „Thoracopodes foliacés” bien qu'il s'agit de plésiomorphies, car c'est le seul ordre des Malacostracés qui a gardé ces caractères. Aussi dans les diagnoses des Phyllocarida et des Podophalocarida nous avons indiqué „8 thoracomères libres, aucun thoracomère n'est pas soudé au céphalon”, quoi qu'il s'agit d'une plésiomorphie, mais ce caractère n'existe dans la classe des Malacostraca que chez ces deux groupes primitifs.

Donc nous avons utilisé les disparitions des caractères primitifs comme des synapomorphies mais les caractères primitifs définissent aussi les groupes primitifs car chaque définition d'un taxon est un mosaïque de caractères plésiomorphiques (p) et de caractères apomorphiques (a).

2. CLASSIFICATION PROPOSÉE

(Fig. 1; Tableau 1)

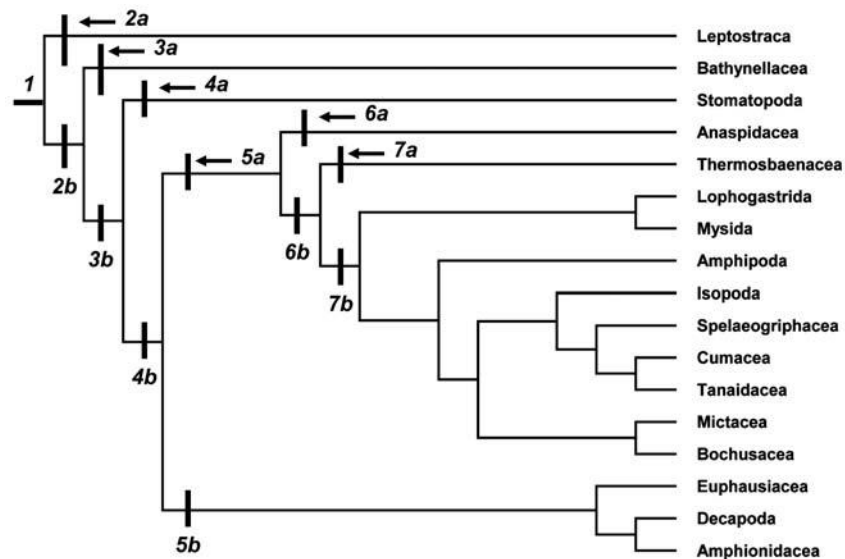


Fig. 1. Cladogramme des principales unités taxinomiques des Malacostraca: 1 – Classe Malacostraca Latreille, 1802; 2a – Sous-classe Phyllocarida Packard, 1879; 2b – Sous-classe Eumalacostraca Grobben, 1892; 3a – Infraclasse Podophalocarida Serban, 1970; 3b – Infraclasse Cephalothoracarida nov. Infraclasse; 4a – Cohorte Hoplocarida Calman, 1904; 4b – Cohorte Caridoida Hessler, 1983; 5a – Sous-cohorte Synneocarida nov. sous-cohorte; 5b – Sous-cohorte Eucarida Calman, 1904; 6a – Infracohorte Syncarida Packard, 1885; 6b – Infracohorte Neocarida Ax, 1999; 7a – Superordre Pancarida Siewing, 1958; 7b – Superordre Peracarida Calman, 1904.

Tableau 1

- Classification des Crustacés Malacostraca
CLASSE **MALACOSTRACA** Latreille, 1802
Sous-classe **Phyllocarida** Packard, 1879
Ordre **Leptostraca** Claus, 1880
Sous-classe **Eumalacostraca** Grobben, 1892
Infraclasse **Podophalocarida** Serban, 1970
Ordre **Bathynellacea** Chappuis, 1915
Infraclasse **Cephalothoracarida** nov. infraclass
Cohorte **Hoplocarida** Calman, 1904
Ordre **Stomatopoda** Latreille, 1817
Cohorte **Caridoida** Hessler, 1983
Sous-cohorte **Synneocarida** nov. sous-cohorte
Infracohorte **Syncarida** Packard, 1885
Ordre **Anaspidacea** Calman, 1904
Infracohorte **Neocarida** Ax, 1999
Superordre **Pancarida** Siewing, 1958
Ordre **Thermosbaenacea** Monod, 1927
Superordre **Peracarida** Calman, 1904
Ordre **Mysida** Haworth, 1825
Ordre **Lophogastrida** G.O. Sars, 1870
Ordre **Amphipoda** Latreille, 1816
Ordre **Isopoda** Latreille, 1817
Ordre **Tanaidacea** Dana, 1849
Ordre **Cumacea** Krøyer, 1846
Ordre **Spelaeogriphacea** Gordon, 1957
Ordre **Mictacea** Bowman, Garner, Hessler, Iliffe & Sanders, 1985
Ordre **Bochusacea** Gutu & Iliffe, 1998
Sous-cohorte **Eucarida** Calman, 1904
Ordre **Euphausiacea** Dana, 1852
Ordre **Decapoda** Latreille, 1803
Ordre **Amphionidacea** Williamson, 1973

CLASSE **MALACOSTRACA** Latreille, 1802

Deux sous-classes: Phyllocarida Packard, 1879 et Eumalacostraca Grobben, 1892.

Diagnose:

1. Le tagmosis: céphalon avec 5 (6) somites, une paire d'antennules, une paire d'antennes et 3 paires de pièces buccales; thorax ou péreion avec 8 somites portant des thoracopodes; abdomen ou pléon avec 7 somites portant, sauf le 7^e, des pléopodes;
2. Position constante des gonopores: sur le thoracomère 6 chez la femelle et sur le thoracomère 8 chez le mâle.

Sous-classe **Phyllocarida** Packard, 1879

Un ordre: Leptostraca Claus, 1880.

Diagnose:

1. Carapace bivalve avec muscle adducteur des deux valves;
2. Pléon avec 7 somites;
3. Thoracopodes foliacés;
4. Absence des uropodes.

Ordre **Leptostraca** Claus, 1880

Trois familles, 10 genres et 41 espèces (CANNON, 1960; WALKER-SMITH & POORE, 2001; HANEY, HESSLER & MARTIN, 2001; HANEY & MARTIN, 2004, 2005; HANEY, 2009): fam. Nebaliidae Samouelle, 1819 (5 genres, 34 espèces), *Nebalia* Leach, 1814 (= *Epinebalia* Clarke, 1932), *Nebaliella* Thiele, 1904, *Dahlrella* Hessler, 1984, *Sarsinebalia* Dahl, 1985, *Speonebalia* Bowman, Yeger & Iliffe, 1985; fam. Nebaliopsidae Hessler, 1984 (2 genres, 2 espèces), *Nebaliopsis* Sars, 1887, *Pseudonebaliopsis* Petryashov, 1996; fam. Paranebaliidae Walker-Smith & Poore, 2001 (3 genres, 5 espèces), *Levinebalia* Walker-Smith, 2000, *Paranebalia* Claus, 1880, *Saronebalia* Haney & Martin, 2004.

Diagnose: voir Phyllocarida.

Caractères:

- carapace bivalve comprimée latéralement, soudée seulement avec le céphalon (a);
- rostre articulé, mobile (a);
- yeux composés, pédonculés;
- l'antennule présente du côté externe une écaille mobile;
- antenne uniramée (a);
- mandibule avec palpe (p);

- maxillule avec palpe très long, spécialisé pour le nettoyage de la carapace et des péréiopodes (a);
- 8 segments thoraciques libres, aucun soudé avec le céphalon;
- abdomen avec 7 somites, le 7^e somite apode (p);
- telson distinct (p);
- pas de maxillipèdes (p);
- 8 paires de thoracopodes foliacés (phyllopodous), biramés (p);
- l'exopodite des thoracopodes unisegmenté et lamellaire, avec fonction respiratoire (a);
- 6 paires d'appendices abdominaux (pléopodes), les 4 premières paires biramées et les deux dernières uniramées et réduites (a);
- la 6^e paire de pléopodes n'est pas modifiée en uropodes (p);
- telson avec deux rames furcales longues et mobiles (p);
- développement direct.

Sous-classe **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Deux infraclasse: Podophallocarida Serban, 1970 et Cephalothoracarida nov.

Diagnose:

1. Pléon avec 6 pléomères car le 7^e pléomère est fusionné avec le 6^e pléomère (a);
2. Thoracopodes sténopodes (a);
3. Les appendices du 6^e pléomère deviennent des uropodes (a).

Infraclasse **Podophallocarida** Serban, 1970

Un seul ordre: Bathynellacea Chappuis, 1915.

Diagnose:

1. Huit thoracomères libres (p);
2. Premier thoracopode non modifié (p);
3. Thoracopode 8 réduit et chez le mâle transformé en organe copulateur (a);
4. Deux rames furcales (p).

Ordre **Bathynellacea** Chappuis, 1915

Deux familles, 71 genres, 219 espèces (SERBAN, 1972; SCHMINKE, 1986; COINEAU, 1996a, 1996b; CHAMACHO & VALDECASAS, 2008): fam. Bathynellidae Grobben, 1904 (27 genres, 91 espèces); fam. Parabathynellidae Nood, 1965 (44 genres 128 espèces).

Diagnose: voir Podophallocarida.

Caractères:

- huit thoracomères libres, donc pas de céphalothorax (p);
- pas de carapace (p);
- pléon avec 5 pléonites (a);
- le 6^e pléonite fusionné avec le telson, formant un pléotelson (a);
- le pléotelson porte deux rames furcales (p);
- yeux toujours absents (a);
- antennule sans statocyste (p);
- thoracopodes avec le protopodite à 3 articles (précoxa, coxa et basis) et endopodite seulement à 4 ou 3 articles (p);
- thoracopodes 1–7 biramés et avec des épipodites (p);
- premier thoracopode non modifié, donc pas de maxillipède (p);
- thoracopode 8 réduit et chez le mâle transformé en organe copulateur avec une structure complexe (a);
- pléopodes réduits, sans exopodites (a);
- pléopodes 1 et 2 ne formant pas une pétasme et n'étant pas modifiés pour l'accouplement (p);
- pléopodes 3–5 absents (a);
- uropodes aux rames styloformes, sans former un éventail avec le telson (p);
- développement avec stades larvaires libres (a);

Remarque. On a indiqué parfois (BROOKS, 1962; SCHRAM, 1984; MARTIN & DAVIS, 2001) comme auteur de la famille des Bathynellidae, Chappuis, 1915. L'origine de cette erreur est due à CHAPPUIS (1915: p. 174) qui a écrit «Fam. Bathynellidae n. fam.». Dans la bibliographie indiquée résulte qu'il n'a pas connu la publication de GROBBEN (1904), dans laquelle on établit la Legion Anomotraca avec les familles Anaspididae et Bathynellidae et où on donne des diagnoses très précises.

Infraclasse **Cephalothoracarida** nov.

Deux cohortes: Hoplocarida Calman, 1904 et Caridoida Hessler, 1983.

Diagnose:

1. Premier thoracomère toujours soudé au céphalon formant un céphalotorax (a);
2. Premier thoracopode toujours modifié pour servir comme pièce buccale (a);
3. Présence d'un bouclier céphalique ou d'une carapace (a);
4. Pas des rames furcales (a).

Cohorte **Hoplocarida** Calman, 1904

Un seul ordre: Stomatopoda Latreille, 1817.

Diagnose:

1. Thoracopodes 6–8 avec le protopodite triarticulé (précoxa, coxa et basis); la rame interne à 4 articles (p);
2. Les quatre premiers thoracomères sont courts et plus ou moins soudés entre eux, mais ils ne sont pas fusionnés avec la carapace qui les recouvre.

Ordre Stomatopoda Latreille, 1817

Sept superfamilles, 17 familles, 450 espèces (KUNZE, 1983; WATLING, HOF & SCHRAM, 2000; AHYONG & HARLING, 2000; AHYONG, 2001; MARTIN & DAVIS, 2001; AHYONG & JARMAN, 2009). Superfam. Bathysquilloidea Manning, 1967 (familles: Bathysquillidae, Indosquillidae); superfam. Gonodactyloidea Giesbrecht, 1910 (familles: Gonodactylidae, Alainosquillidae, Hemisquillidae, Odontodactylidae, Protosquillidae, Pseudosquillidae, Takuidae); superfam. Erythroquilloidea Manning & Bruce, 1984 (fam. Erythroquillidae); superfam. Lysiosquilloidea Giesbrecht, 1910 (familles: Lysiosquillidae, Coronidae, Nannosquillidae, Tetrasquillidae); superfam. Squilloidea Latreille, 1802 (fam. Squillidae); superfam. Eurysquilloidea Ahyong & Harling, 2000 (fam. Eurysquillidae); superfam. Parasquilloidea Manning, 1995 (fam. Parasquillidae).

Diagnose:

1. Antennule triflagellée (a);
2. Antenne avec une grande écaille biarticulée (a)
3. Thoracopodes nettement différenciés: les thoracopodes 1–5 uniramés, sous-chéeliformes avec épipodites branchiaux, et les thoracopodes 6–8 biramés, locomoteurs, sans épipodites (a);
4. La 2^e paire de thoracopodes très grande et modifiée en patte préhensile (a);
5. Pléopodes avec les exopodites modifiés en dendrobranchies (a);
6. Une pétasma constituée par l'endopodite du 1^{er} pléopode et l'exopodite du 2^e pléopode (a);
7. Cœur très long thoraco-abdominal (a).

Caractères:

- procéphalon mobile (cephalokinesis);
- présence d'un rostre articulé et mobile;
- carapace courte laissant libre au moins quatre segments thoraciques;
- yeux bilobés, avec une bande centrale d'ommatidies (a);
- antennule triflagellée, par la division du flagelle accessoire (a);
- antenne avec une grande écaille (*scala*) biarticulée ayant un article basal;
- les thoracopodes 1–5 uniramés et sous-chéeliformes avec épipodites branchiaux (a);
- les thoracopodes 2, très grands et modifiés en pattes préhensiles (a);
- les thoracopodes 6–8 biramés et locomoteurs sans épipodites (a);

- protopodite des thoracopodes 6–8 à 3 articles – (précoxa, coxa et basis) et rame interne à 4 articles (p);
- 6 pléonites et telson distincts (p);
- pléopodes 1–5 biramés avec les exopodites modifiés en dendrobranchies (a);
- le 6^e pléomère porte des uropodes (a);
- pas de rames furcales (a);
- cœur très long, s'étendant dans la région thoracique et dans celle abdominale (a);
- excrétion réalisée par les glandes maxillaires (a);
- développement avec stades larvaires libres (a).

Cohorte **Caridoida** Hessler, 1983

Deux sous-cohortes: Synneocarida nov. et Eucarida Calman, 1904.

Diagnose:

1. Thoracopodes avec protopodite constitué de 2 articles (coxa et basis) et endopodite à 5 articles (a).
2. Carapace fusionnée seulement avec les somites qui sont soudés entre eux et avec le céphalon (a);
3. Musculature transversale du pléon très développée (a);

Sous-cohorte **Synneocarida** nov.

Comme résultat de notre analyse cladistique, le cladogramme a indiqué des relations de groupe-frères entre Syncarida (ayant un seul ordre, Anaspidacea) et Neocarida, due à la synapomorphie du caractère 23, „Développement direct”, tandis que d'autres auteurs (SIEWING, 1956, 1959; SCHRAM, 1984; WATLING, 1999) ont indiqués une relation de groupe-frères avec les Eucarida.

Deux infracohortes: Syncarida Packard, 1885 et Neocarida Ax, 1999.

Diagnose:

1. Céphalothorax constitué par un céphalon fusionné avec 1–4 (exceptionnellement jusqu'à 6) thoracomères, mais jamais avec tous les thoracomères (a);
2. Carapace, si elle existe, fusionnée seulement avec les thoracomères qui sont fusionnés avec le céphalon, donc jamais avec tous les segments thoraciques (a);
3. Développement direct.

Infracohorte **Syncarida** Packard, 1885

Un ordre: Anaspidacea Calman, 1904.

Diagnose:

1. Premier somite thoracique toujours soudé au céphalon, formant un céphalotorax (a);
2. Pas de carapace (p);
3. Le 6^e pléonite et telson distincts (p);
4. Antennule avec statocyste à l'intérieur de l'article basal (a);
5. Le thoracopode 8 sans exopodite est orienté en opposition avec les autres thoracopodes (a);
6. Les endopodites des pléopodes 1 et 2 chez le mâle forment une pétasma (a).

Ordre Anaspidacea Calman, 1904

Cinq familles, 12 genres, 21 espèces (SIEWING, 1959; NOODT, 1970; SCHMINKE, 1978; 1982; COINEAU, 1996; CHAMACHO & VALDECASAS, 2008): fam. Anaspididae Thomson, 1893 (3 genres, 5 espèces), *Anaspides* Thomson, 1894, *Paranaspides*, Smith, 1908; *Allanaspides* Swein, Wilson, Hickman & Ong, 1970; fam. Koonungidae Sayce, 1908 (2 genres, 3 espèces), *Koonunga* Sayce, 1907, *Micraspides* Nicholls, 1931; fam. Psammaspididae Schminke, 1974 (2 genres, 2 espèces), *Psammaspides* Schminke, 1974, *Eucrenoanaspides* Knott & Lake, 1980; fam. Stygocarididae Noodt, 1963 (4 genres, 10 espèces), *Stygocaris* Noodt, 1963, *Parastygocaris* Noodt, 1963, *Oncostygocaris* Schminke, 1980, *Stygocarella* Schminke, 1980; fam. Patagonaspididae Grosso & Peralta, 2002 (1 genre, 1 espèce), *Patagonaspides* Grosso & Peralta, 2002.

Diagnose: voir l'infracohorte Syncarida (sans inclure les Bathynellacea).

Caractères:

- 1^{er} thoracomère toujours soudé au céphalon, formant un céphalotorax (a);
- carapace absente (p);
- le 6^e pléonite et telson distincts (p);
- pas de rames furcales (a);
- yeux composés, pédonculés ou yeux réduits ou absents;
- antennule avec statocyste dans l'article basal (a);
- thoracopodes 1–7 biramés et avec des épipodites à rôle respiratoire;
- thoracopodes avec protopodite à 2 articles (précoxa absent) et endopodite à 5 articles (a);
- premier thoracopode toujours modifié en maxillipède (a);
- le thoracopode 8 n'est pas transformé en organe copulateur (p);
- le thoracopode 8, sans exopodite et sans épipodite, est dirigé vers la partie antérieure, à l'opposé des autres thoracopodes (a);
- mâle avec pétasma formé par l'endopodite des pleopodes 1 et 2 (a);
- femelles avec spermathèque dans le 8^e sternite thoracal (a);

- 5 paires de pléopodes biramés, à exopodites multiarticulés, flagelliformes; parfois les pléopodes 3–5 réduits, uniarticulés ou même absents;
- uropodes aux rames aplaties et foliacées, formant avec le telson un éventail caudal (a);
- glande maxillaire bien développée;
- développement direct (p).

Infracohorte **Neocarida** Ax, 1999

Taxon comprenant le groupe-frères Pancarida + Peracarida.

Diagnose:

1. *Lacinia mobilis* toujours présente chez l'adulte sur la mandibule gauche (a);
2. Développement direct (aussi chez les Anaspidacea) (a).

Superordre **Pancarida** Siewing, 1958

Un seul ordre: Thermosbaenacea Monod, 1927.

Diagnose:

1. Péréiopodes sans oostégites;
2. Oeufs incubés dans un marsupium dorsal sous la carapace dilatée chez la femelle ovigère;
3. À l'éclosion les juvéniles ont 6 paires de thoracopodes (a).

Ordre **Thermosbaenacea** Monod 1927

Quatre familles, 7 genres, 33 espèces (MONOD, 1924; 1940; FRYER, 1965; WAGNER, 1994; BOUTIN, 1996; MONOD & CALS, 1988; JAUME, 2008): fam. Thermosbaenidae Monod, 1927 (1 genre, 1 espèce), *Thermosbaena* Monod, 1924; fam. Monodellidae Taramelli, 1954 (2 genres, 24 espèces), *Monodella* Ruffo, 1949, *Tethysbaena* Wagner, 1994; fam. Halosbaenidae Monod & Cals, 1988 (3 genres, 5 espèces), *Halosbaena* Stock, 1976, *Limnosbaena* Stock, 1976, *Theosbaena* Cals & Boutin, 1985; fam. Tulumellidae Wagner, 1994 (1 genre, 3 espèces), *Tulumella* Bowman & Iliffe, 1988.

Diagnose: voir Pancarida.

Caractères:

- un seul segment thoracique toujours soudé au céphalon formant le céphalothorax (a);
- céphalon parfois avec un rostre très court;
- chez la femelle carapace soudée au premier thoracomère et s'étendant en arrière jusqu'aux thoracomères 4–6;
- péréion composé de 7 segments (thoracomères 2–8);

- pléon composé de 6 pléomères, exceptionnellement 5 (*Thermosbaena*);
- telson libre ou soudé au 6^e pléonite formant un pléotelson (*Thermosbaena*);
- yeux absents;
- antennule à deux flagelles (a);
- antenne uniflagellée;
- mandibule gauche chez l'adulte toujours avec *lacinia mobilis*;
- maxille 2 avec palpe bien développé;
- thoracopodes 1–8 avec exopodites;
- les thoracopodes du premier segment thoracique modifié en maxillipède;
- maxillipède avec exopodite et un épipodite branchial;
- sept ou cinq (*Thermosbaena*) paires de péréiopodes biramés;
- péréiopode 1 transformé en gnathopode;
- péréiopodes sans épipodites;
- pléopodes réduits, uniramés, présents seulement sur les deux premiers pléomères et constitués par un seul article sétigère;
- uropodes biramés à exopodite biarticulé et endopodite uniarticulé;
- oostégites absents ;
- oeufs incubés dans un marsupium dorsal, sous la carapace;
- coeur dorsal court, avec une paire d'ostioles;
- organes excréteurs absents;
- développement direct, mais avec stade *manca* (6 paires de thoracopodes).

Superordre **Peracarida** Calman, 1904

Diagnose:

1. Premier thoracomère toujours fusionné au céphalon, formant un céphalotorax et parfois deux ou plusieurs thoracomères sont fusionnés avec le céphalon mais jamais tous les thoracomères (a);
2. La mandibule gauche chez l'adulte toujours avec *lacinia mobilis* (a);
3. Les thoracopodes du premier segment thoracique modifié en maxillipède (a);
4. Les coxae de certains thoracopodes des femelles portent des oostégites (a);
5. Oeuf incubés dans un marsupium, sous-thoracique, formé par les oostégites (a);
6. Développement direct, parfois avec stade *manca* (a).

Ordre **Mysida** Haworth, 1825

Quatre familles, 160 genres, plus de 1000 espèces. (BACESCU, 1954; PESCE, JUBERTHIE-JUPEAU & PASSELAIGUE, 1994; MARTIN & DAVIS, 2001): familles Mysidae Haworth, 1825, Petalophthalmidae Czerniavsky, 1882, Stygiomysidae Caroli, 1937, Lepidomysidae Clarke, 1961. D'après ANDERSON (2010a, 2010b) l'ordre Mysida possède 1106 espèces et l'ordre Stygiomysida, 16 espèces.

Diagnose :

1. Thoracopodes 2–8 sans épipodites (a);
2. Carapace à rôle respiratoire (a);
3. Maxillipède avec épipodite à rôle respiratoire (a);
4. Statocyste présent dans l'endopodite des uropodes (a);
5. Les pléopodes sont réduits chez la femelle (a);
6. Les femelles avec 2–3 paires d'oostégites, rarement 7 (a);

Caractères:

- carapace longue, recouvrant le céphalon et le thorax, mais elle est fusionnée seulement avec les premiers 3–4 thoracomères (a);
- yeux composés pédonculés;
- antennule avec flagelle accessoire;
- antenne avec écaille (p);
- thoracopodes 1–8 biramés à exopodites avec fonction natatoire (p);
- thoracopodes 2–8 sans épipodites (a);
- marsupium constitué par 2–3 paires d'oostégites, rarement 7 paires d'oostégites;
- 6 pleomères et telson distincts (p);
- pléopodes réduits chez la femelle;
- un ou plusieurs pléopodes, allongés chez le mâle ayant un rôle dans l'accouplement (a);
- uropodes formant avec le telson un éventail;
- les endopodites des uropodes avec statocyste, rarement absent;
- développement direct, sans stade *manca* (p).

Ordre Lophogastrida G.O. Sars, 1870

Trois familles, 9 genres, 56 espèces (CASANOVA, DE JONG & FAURE, 1998; MELAND & WILLASSEN, 1907; ANDERSON, 2010): fam. Eucopiidae Sars, 1885 (*Eucopia* Dana 1852–1855, *Schimperella* Bill 1914); fam. Gnathophausiidae Udrescu, 1984 (*Gnathophausia* Willemoes-Suhm, 1873, *Neognathophausia* Petryashov, 1962); fam. Lophogastridae Sars, 1870 (*Ceratolepis* Sars, 1884, *Chalaraspidium* Willemoes-Suhm, 1874, *Lophogaster* Sars 1856, *Paralophogaster* Sars, 1870, *Pseudochalaraspidium* Birstein & Tchindonova, 1962).

Diagnose:

1. Thoracopodes 2–7 (parfois aussi le thoracopode 8) présentent des épipodites ramifiés, arborescents, à fonction respiratoire (a);
2. L'endopodite des uropodes sans statocyste (p);
3. Pléopodes biramés bien développés chez les deux sexes (p);
4. Les femelles avec 7 paires d'oostégites (p).

Caractères:

- carapace longue recouvrant le céphalon et le thorax, mais elle est fusionnée seulement avec 1–3 thoracomères (a);
- yeux composés pédonculés;
- antennule avec flagelle accessoire;
- thoracopodes 1–8 biramés à exopodites avec fonction natatoire (p);
- les thoracopodes 2–7 (parfois aussi le thoracopode 8) présentent des épipodites ramifiés, arborescents, à fonction respiratoire (a);
- les femelles avec 7 paires d'oostégites qui forment le marsupium (a);
- pléopodes biramés bien développés, à rames multiarticulées chez les deux sexes (p);
- uropodes sans statocyste dans l'endopodite (p);
- les uropodes constituent avec le telson un évantail caudal (p);
- 6 pléomères et telson distincts non fusionnés en pléotelson (p);
- développement direct, sans stade *manca* (p).

Remarque. Tenant compte des synapomorphies, reconnues par d'autres auteurs (RICHTER & SCHOLTZ, 2001; POORE, 2005), notamment les traits 41–43 dans notre cladogramme („Labre avec une dent postérieur”, „Carapace avec prolongements branchiostegales” et „Thoracopodes avec articulation intrabasale”) nous sommes amenés à considérer les Mysida et les Lophogastrida ayant des relations de groupe-frères. Dans la classification proposée ici nous avons présentés ces groupes comme des ordres distincts considérant surtout leurs modalités très différentes de respiration et les affinités différentes avec d'autres ordres.

Ordre Amphipoda Latreille, 1816

Quatre sous-ordres, environ 150 familles et 7000 espèces (SCHELLENBERG, 1942; CARAUSU, DOBREANU & MANOLACHE, 1955; HOLSINGER, 1994; BELLAN-SANTINI, 1996; MARTIN & DAVIS, 2001): sous-ordre Gammaridea Latreille, 1802 (21 superfamilles, environ 125 familles et 5.700 espèces); sous-ordre Caprellidea Leach, 1814 (5 familles); sous-ordre Hyperidea Milne-Edwards, 1830 (20 familles); sous-ordre Ingolfiellidea Hansen, 1903 (2 familles).

Diagnose:

1. Maxillipèdes avec les coxopodites soudés et sans rétinacles (a);
2. Le pléon est divisé en métasome (ou pléosome) formé par 3 segments, avec pléopodes et urosome formé aussi par 3 segments avec uropodes (a);
3. A partir du péréiopode 2 (gnathopode 2) jusqu'au péréiopode 4, parfois aussi le péréiopode 5, existent des épipodites respiratoires à position médiale (a).

Caractères :

- corps d'habitude aplati latéralement;

- premier segment thoracique (parfois aussi le second) fusionné avec le céphalon formant un céphalothorax (chez les Amphipodes nommé céphalosome);
- sans carapace;
- yeux composés sessiles;
- antennule souvent avec flagelle accésaire;
- mandibule gauche chez l'adulte toujours avec *lacinia mobilis* (a);
- maxillule avec palpe (p);
- premier thoracopode devient maxillipède;
- maxillipèdes au coxopodites soudés (a);
- maxillipèdes sans épipodites (a)
- péréion formé de 7 péréiomères (thoracomères 2–8), chez les Amphipodes nommé aussi mésosome;
- pléomère 6 et telson distincts ne formant pas un pléotelson (p);
- pléon avec 6 somites divisés en deux groupes: 3 somites formant le pléosome (ou métasome) et 3 somites formant le urosome (a);
- le pléosome (ou métasome) porte 3 paires de pléopodes biramés à rames multiarticulées à fonction natatoire (p);
- sans pléopodes modifiés en organe copulateur (p);
- l'urosome porte 3 paires d'uropodes (a);
- rames uropodales multiarticulées (p);
- thoracopodes 2 et 3 (péréiopodes 1 et 2) deviennent des gnathopodes sous-cheliformes (a);
- tous les thoracopodes sont uniramés, les exopodites manquent toujours (a);
- thoracopodes 2–4 (parfois aussi 5) avec des épipodites respiratoires à position médiale (a);
- excrétion réalisée par les glandes antennaires (a);
- les oostégites sont toujours présents chez les femelles adultes, aussi entre les mues (p);
- coeur thoracique (p);
- embryon courbé sur le côté ventral (p);
- développement direct, sans stade *manca* (p).

Ordre **Isopoda** Latreille, 1817

11 sous-ordres, plus de 100 familles, 4.500 espèces marines, 500 espèces dulcicoles, 5.000 espèces terrestres (Oniscidea) (VANDEL, 1943; GRUNER, 1965/1966; HENRY & MAGNIEZ, 1983; WÄGELE, 1989; BRUSCA & WILSON, 1991; TABACARU & DANIELOPOL, 1996a, 1996b, 1999; ROMAN & DALENS, 1999; TABACARU, 2000; MARTIN & DAVIS, 2001; SCHMALFUSS, 2003; BRAND & POORE, 2003; WILSON, 2008, 2009): sous-ordre Phreatoicidea Stebbing, 1893 (5

familles); sous-ordre Asellota Latreille, 1802 (superfamilles Aselloidea, Stenetroida, Janiroidea, Gnathostenetroidea, au total 29 familles); sous-ordre Microcerberoidea Lang, 1961 (2 familles); sous-ordre Valvifera Latreille, 1802 (11 familles); sous-ordre Calabozoidea Van Lieshout, 1983 (une famille avec 2 genres et 2 espèces); sous-ordre Oniscidea Latreille, 1802 (34 familles); sous-ordre Cymothoidea Wägele 1989 (8 familles); sous-ordre Epicaridea Latreille, 1831 (11 familles); sous-ordre Limnoridea Brand & Poore, 2002 (3 familles); sous-ordre Sphaeromatidea Wägele 1989 (8 familles, 2 superfamilles Seroloidea et Sphaeromatoidea); sous-ordre Tainisopidea Brand & Poore, 2003 (une famille); sous-ordre Phoratopidea Brandt & Poore, 2003 (famille Phoratopodidae Hale, 1925, une espèce).

Diagnose:

1. Pléopodes biramés lamellaires, à fonction respiratoire et osmoregulatrice (a);
2. Cœur étendu dans la partie postérieure du thorax et dans le pléon (a);
3. Antennule à un seul flagelle (sans flagelle accessoire);
4. Mue en deux phases (a).

Caractères:

- corps d'habitude aplati dorso-ventralement (exception les Phreatoicidea qui sont aplatis latéralement);
- premier segment thoracique toujours fusionné avec le céphalon (rarement aussi le second segment) formant le céphalotorax (a);
- sans carapace, seulement avec un buclier céphalique (p);
- pléomére 6 fusionné au telson, formant un pléotelson (a);
- yeux composés sessiles;
- antennule à un seul flagelle (sans flagelle accessoire) (a);
- l'antenne primitivement avec une écaille;
- mandibule gauche chez l'adulte toujours avec *lacinia mobilis*;
- maxillule sans palpe (a);
- hypopharynx (ou paragnathes) sans palpe;
- thoracopodes toujours uniramés (sans exopodites);
- thoracopodes 2–8 (les péréiopodes) toujours sans épipodites (a);
- premier paires de thoracopodes modifiés en maxillipèdes;
- maxillipèdes avec épipodite sans fonction respiratoire;
- le pléon porte 5 paires de pléopodes biramés, lamellaires à fonction respiratoire et osmoregulatrice (a);
- endopodite du pléopode 2 mâle modifié en organe copulateur, parfois les deux premiers pléopodes du mâle sont modifiés (a);
- uropodes biramés, uniarticulés;
- cœur thoraco-abdominal (a);
- excrétion réalisée par les glandes maxillaires (a);

- oostégites formant une poche incubatrice (marsupium);
- entre les pontes les femelles perdent les oostégites (a);
- mue en deux phases (a);
- embryon courbé dorsalement (a);
- développement direct mais avec stade *manca* (a).

Ordre **Tanaidacea** Dana, 1849

Trois sous-ordres, 39 familles, 1159 espèces (SIEG, 1983; GUTU & SIEG, 1999; ANDERSON, G. 2012): sous-ordre Anthracocaridomorpha Sieg, 1980 (2 familles); sous-ordre Apseudomorpha Sieg, 1980 (16 familles); sous-ordre Tanaidomorpha Sieg, 1980 (21 familles).

Diagnose:

1. Céphalotorax constitué par la fusion du céphalon avec les deux premiers somites thoraciques (a);
2. Maxillipèdes avec un épignathe (épipodite branchial) (a);
3. La deuxième paire de thoracopodes transformée en chélipèdes (a);
4. Exopodites présents seulement sur les thoracopodes 2 et 3. (maxillipèdes et chélipèdes) (a).

Caractères:

- les deux premiers segments thoraciques toujours soudés au céphalon formant un céphalotorax (a);
- carapace courte fusionnée dorsalement avec les deux premiers thoracomères et formant latéralement une chambre respiratoire (a);
- péréion composé de 6 segments libres (thoracomères 3–8);
- pléon composé de 5 pléonites (ou moins);
- pléomère 6 habituellement soudé au telson dans un pléotelson et parfois plusieurs ou tous les pléomères sont inclus dans le pléotelson (a);
- yeux composés sessiles;
- antennule avec un ou deux flagelles (avec ou sans flagelle accessoire);
- antenne sans écaille chez la plupart des espèces;
- mandibules gauche chez l'adulte toujours avec *lacinia mobilis* ;
- palpe mandibulaire presque toujours présent;
- maxillule avec un ou deux endites, avec ou sans palpe;
- hypopharynx (ou paragnathes), parfois avec palpe;
- première paire de thoracopodes modifiés en maxillipèdes;
- maxillipèdes avec un épignathe (épipodite branchial) (a);
- la deuxième paire de thoracopodes (péréiopode 1) transformée en chélipèdes (péréiopode préhensile) (a);
- le chélipède et le péréiopode 2 avec ou sans exopodite (à un ou 3 articles);
- les péréiopodes 3–6 sans exopodites et sans épipodites (a);

- la femelle avec 4 ou 5 paires d'oostégites (rarement une seule paire) formant le marsupium;
- pléon avec une à 5 paires de pléopodes uniramés ou biramés, rarement absentes;
- uropodes biramés (rarement uniramés) multiarticulés ou courts avec quelque articles;
- le mâle avec un ou deux cônes génitaux du côté ventral sur le dernier péréionite (a);
- développement direct avec stades *manca* (a).

Ordre **Cumacea** Kroyer, 1846

Neuf familles, 138 genres et environ 1600 espèces (ZIMMER, 1941; BACESCU, 1951; BACESCU & PETRESCU 1999; HAYE, KORNFIELD & WATLING, 2004; ANDERSON, 2010c): fam. Bodotriidae Scott, 1901, fam. Ceratocumatidae Calman, 1905, fam. Diastylidae Bate, 1856, fam. Gynodyastilidae Stebbing, 1912, fam. Lampropidae Sars, 1878, fam. Leuconidae Sars, 1878, fam. Nannastacidae Bate, 1866, fam. Ophthalmidiastylidae Malzahn, 1972; fam. Pseudocumatidae Sars, 1878.

Diagnose:

1. Carapace à deux lobes pseudorostraux (a);
2. Épиподite du premier maxillipède transformé en appareil branchial complexe; formé par une partie siphonale et une lame portant des éléments branchiaux (a);
3. Thoracopodes 2–8 sans épиподites (a);
4. Thoracopodes 1, 2 et 8 sans exopodites (a).

Caractères:

- céphalothorax constitué du céphalon fusionné avec 3 segments thoraciques, rarement 4 segments ou même 6 (a);
- la carapace longue, fusionnée avec les 3 premiers somites thoraciques (rarement avec les premiers 4 ou même 6) et prolongée latéralement, formant une chambre respiratoire (a);
- la carapace forme antérieurement deux lobes dont la jonction constitue un pseudorostre (a);
- présence d'un unique lobe oculaire médio-dorsal (a);
- antennule avec un pédoncule à trois articles et avec deux flagelles (flagelle accessoire présent) (p);
- antenne très longue à flagelle multiarticulé chez le mâle, rudimentaire chez la femelle (a);
- mandibles sans palpe (a);
- trois paires de thoracopodes modifiés en maxillipèdes et seulement 5 paires de péréiopodes (a);

- thoracopodes 1, 2 et 8 toujours sans exopodites (a);
- péréiopodes (thoracopodes 2–8) toujours sans épipodites (a);
- épipodite du premier maxillipède transformé en appareil respiratoire complexe, formé par une partie siphonale et une lame portant des éléments branchiaux (a);
- thoracopodes 3–6 chez la femelle avec oostégites (a);
- 6 ou 5 pléomères et un pléotelson;
- les pléopodes absents chez la femelle; ils sont longs et modifiés chez le mâle (a);
- telson distinct ou formant avec le pléomère 6 un pléotelson;
- développement direct avec stade *manca* (a).

Ordre **Spelaeogriphacea** Gordon, 1957

Une famille, 3 genres, 4 espèces (GORDON 1957, PIRES 1987, POORE & HUMPHREYS 1998, 2003, JAUME 2008): fam. Spelaeogriphidae Gordon, 1957, *Spelaeogriphus lepidops* Gordon, 1957, *Potiicoara braziliensis* Pires 1987, *Mangkurtu mityula* Poore & Humphreys 1998, *Mangkurtu kutjarra* Poore & Humphreys 2003.

Diagnose:

1. Exopodites des péréiopodes IV-V avec fonction respiratoire (a);
2. Carapace courte fusionnée au premier thoracomère et bien développée latéralement (a).

Caractères :

- corps plus ou moins aplati dorso-ventralement;
- céphalothorax constitué du céphalon fusionné avec le premier segment thoracique (a);
- carapace courte bien développée latéralement pour protéger les pièces bucales et former une chambre branchiale (a);
- céphalon avec un rostre (a);
- exopodites des péréiopodes IV-V avec rôle respiratoire (a);
- pedoncles oculaires mobiles mais sans aucun élément visuel (a);
- antennule avec deux flagelles (flagelle accessoire présent);
- antenne avec exopodite en écaille (*squama*);
- maxillule avec 2 endites et sans palpe;
- labium avec lobes arrondis, sans palpes (p);
- maxillipède avec épipodite à fonction respiratoire (a);
- thoracopodes 2–7 avec exopodites (p);
- thoracopodes (à l'exception du maxillipède) sans épipodites (a);
- thoracopodes 2–6 (péréiopodes 1–5) chez la femelle avec oostégites;
- péréiopode 7 chez le mâle avec pénis sur le coxopodite (a);
- uropodes biramés avec exopodite bisegmenté et endopodite unisegmenté;
- embryon courbé dorsalement;
- développement direct, avec stade *manca* (a).

Ordre **Mictacea** Bowman, Garner, Hessler, Iliffe, Sanders, 1985

Une famille avec un genre et une seule espèce (BOWMAN & ILIFFE, 1985; GUTU & ILIFFE, 1998; GUTU, 2001): famille Mictocarididae avec l'espèce *Mictocaris halope* Bowman & Iliffe, 1985.

Diagnose:

1. Epipodites des tous les thoracopodes (inclusivement des maxillipèdes) absents (a);
2. Le pléopode 2 chez le mâle biarticulé avec le 2^e article long (a);

Caractères:

- corps plus ou moins aplati dorso-ventralement;
- céphalon fusionné avec le premier segment thoracique (a);
- carapace courte, n'est pas développée postérieurement mais présente latéralement un pli (a);
- céphalon avec un rostre triangulaire (a);
- péréion composé de 7 péréionites libres;
- pléon formé par 6 pléomères distincts et le telson;
- présence de tubercules oculaires dépourvus d'éléments visuels;
- antennule avec pedoncule formé de 3 articles et avec deux flagelles;
- antenne avec exopodite en écaille (*squama*);
- mandibule avec palpe formé de 3 articles;
- *lacinia mobilis* toujours présente chez l'adulte sur la mandibule gauche (a);
- labium avec des lobes arrondis, sans palpes (p);
- maxillule avec 2 endites et sans palpe;
- maxillipède avec palpe à 5 articles;
- épipodite du maxillipède absent (a) (aussi chez les Amphipoda et les Bochusacea);
- thoracopodes 2–6 (pereiopodele 1–5) avec exopodites formés de deux articles, les péréiopodes 6 et 7 sans exopodites (a);
- tous les thoracopodes sans épipodites (a); (aussi chez les Bochusacea);
- péréiopodes 1–5 chez la femelle avec oostégites ;
- pléopodes réduits, petits, uniramés et unisegmentés (a);
- le pléopode 2 chez le mâle avec 2 articles, le second long (a);
- rames uropodales biarticulés.

Ordre **Bochusacea** Gutu & Iliffe, 1998

Une famille, 3 genres, 6 espèces (SANDERS, HESSLER & GARNER, 1985; JUST & POORE, 1988; GUTU & ILIFFE, 1998; OHTSUKA, HANAMURA & KASE, 2002; JAUME, BOXHALL & BAMBER, 2006; SHIMOMURA, FUJITA & NARUSE, 2012): fam. Hirsutiidae Sanders, Hessler & Garner, 1985 (*Hirsutia bathyalis* Sanders, Hessler & Garner, 1985, *H. sandersetalia* Just & Poore, 1988, *Thetispelecaris remex* Gutu

& Iliffe, 1998, *T. yurikago* Ohtusca, Hanamura & Kase, 2002, *T. kumejimensis* Shimomura, Fujita & Naruse, 2012; *Montucaris distincta* Jaume, Boxhall & Bamber, 2006).

Diagnose: (GUTU, 2001, JAUME, BOXHALL & BAMBER, 2008).

1. Paragnathes avec un long processus filiforme (a);
2. Oostégites situées sur le côté postéro-médial des coxa, pourvues de soies (a).

Caractères:

- corps cylindrique;
- céphalothorax constitué du céphalon fusionné avec le premier somite thoracique (exception *Thetispelecaris remex* chez la quelle deux somites thoraciques sont fusionnés avec le céphalon);
- rostrum présent ou absent (*Hirsutia bathyalis*);
- carapace réduite à un bouclier céphalique, prolongée vers le côté post- mandibulaire, et avec lobes latéraux (a);
- pedoncles oculaires présents ou absents;
- péron formé de 7 somites (6 chez *T. remex*);
- pléon formé de 5 somites, le 6^e pléomère fusionné avec le telson en formant un pléotelson (a);
- antennule avec le pédoncule de 3 articles et 2 flagelles multisegmentés;
- antenne avec pédoncule à 5 articles et une écaille (*squama*);
- mandibule gauche chez l'adulte avec *lacinia mobilis*;
- maxillule avec deux endites et sans palpe (a);
- maxillipède avec palpe de 5 articles;
- maxillipède sans épipodite (a);
- paragnathes avec un long processus filiforme (a);
- oostégites situés du côté postéro-médial sur les coxae et pourvus de setae (a);
- uropodes à rames multiarticulées;
- développement direct à stade *manca* (a);

Sous-cohorte **Eucarida** Calman, 1904

Trois ordres : Euphausiacea Dana, 1852, Decapoda Latreille, 1803, Amphionidacea Williamson, 1973.

Diagnose:

1. Céphalothorax constitué du céphalon fusionné avec tous les somites thoraciques (a);
2. Carapace très longue, fusionnée dorsalement avec tous les thoracomères (a);
3. Yeux pédonculés, mobiles, parfois réduits;

4. Mandibules chez l'adulte sans *lacinia mobilis* (p);
5. Chez la femelle les thoracopodes n'ont pas d'oostégites (p);
6. Une rangée de branchies (podobranchies) ou plusieurs rangées de branchies (podobranchies, arthrobranchies, pleurobranchies);
7. Coeur toujours court en position thoracale (p);
8. Développement métamorphique à larves libres (p).

Ordre **Euphausiacea** Dana, 1852

Deux familles, 11 genres, 120 espèces et sous-espèces (CHRISTOFFERSEN, 1988; CASANOVA, 2004): fam. Euphausiidae Dana, 1852 (10 genres, 89 espèces); fam. Bentheuphausiidae Colosi 1917 (un genre).

Diagnose:

1. Le premier thoracopode n'est pas modifié en maxillipède chez l'adulte mais dans la vie larvaire il a une morphologie de maxillipède (CASANOVA, 2004) (a);
2. Les coxae des thoracopodes portent des branchies épipodiale filamenteuses apparentes (a);
3. L'endopodite du thoracopode 8 absent (exception *Bentheuphausia*) (a);
4. Telson terminé en pointe, flanqué de deux languettes latérales articulées (a).

Caractères:

- céphalotorax formé par un céphalon fusionné avec tous les thoracomères (a);
- carapace recouvrant dorsalement les huit somites thoraciques avec lesquels elle est fusionnée (a);
- la carapace du côté latéral s'arrête au-dessus des coxae des thoracopodes sans recouvrir les branchies (a);
- présence d'organes lumineux (photophores);
- yeux pédonculés sphériques ou bilobés;
- antenne à deux flagelles et avec un statocyste dans l'article basal;
- antenne biramé avec exopodite en écaille (scaphocérite);
- antennes à glandes excrétrices dans les protopodites;
- thoracopodes grêles, biramés avec endopodite pediforme et exopodite natatoire;
- aucun thoracopode n'est modifié en maxillipède mais dans la vie larvaire le premier thoracopode a une morphologie de maxillipède (CASANOVA, 2004) (a);
- les coxae des thoracopodes portent des épipodites branchiaux (podobranchies) dont la dimension augmente de la partie antérieure vers celle postérieure (a);

- uropodes biramés à rames uniarticulées formant avec le telson un éventail caudal (a);
- telson terminé en pointe, flanqué de deux languettes latérales articulées (a);
- développement larvaire métamorphique (p).

Ordre **Decapoda** Latreille, 1803

Deux sous-ordres, 7 infraordres, 157 familles, 2700 genres, 15000 espèces (BALSS, 1955; BACESCU, 1967; MARTIN & DAVIS, 2001): sous-ord. Dendrobranchiata Bate, 1888; sous-ord. Pleocyemata Burkenroad, 1963 (infraordres Stenopodidea, Caridea, Astacidea, Thalassinidea, Palinura, Anomura, Brachiura).

Diagnose:

1. Les trois premières paires de thoracopodes modifiées en maxillipèdes (a);
2. Plusieurs rangées de branchies (podobranchies, orthrobranchies, pleurobranchies) situées dans une chambre respiratoire (a).

Caractères:

- céphalothorax constitué de céphalon fusionné avec tous les thoracomères (a);
- carapace fusionnée dorsalement avec tous les huit somites thoraciques (a);
- yeux composés pédonculés;
- antennule avec statocyste dans l'article basal (a);
- antenne biramée avec exopodite très large en forme d'écaille (scaphocérite) (a);
- maxille à exopodite très large (scaphognathite) (a);
- respiration par plusieurs rangées de branchies dans une chambre respiratoire: podobranchies attachées au coxae, arthrobranchies attachées à la membrane entre les coxae et le corps ainsi que pleurobranchies attachées sur le côté latéral du corps (a);
- les trois premières paires de thoracopodes modifiées en maxillipèdes biramés (a);
- les suivantes 5 paires de thoracopodes sont des péréiopodes uniramés (a);
- présence d'une pétasma chez le mâle; à structure complexe (a);
- uropodes formant un éventail caudal avec le telson;
- développement métamorphique avec larves libres (a).

Ordre **Amphionidacea** Williamson, 1973

Une famille avec un genre et une espèce: Amphionididae Holthius, 1955, *Amphionides* Zimmer, 1904, *Amphionides reynaudii* (H. Milne Edwards, 1833).

Diagnose:

1. Premier pléopode chez la femelle très prolongé, formant une poche incubatrice avec la carapace (a).

Caractères:

- céphalothorax constitué de céphalon fusionné avec tous les thoracomères (a);
- carapace comprimé latéralement, recouvrant le céphalon et le thorax;
- yeux composés pédonculés;
- antennule avec flagelle accessoire;
- antenne biramée avec l'exopodite de type scaphocerite;
- mandibule réduite et sans palpe (a);
- une paire de maxillipèdes biramés;
- pléon avec 6 pléomères;
- telson distinct, non fusionné avec le 6^e pléomère;
- chez la femelle le premier pléopode très long formant avec la carapace une poche incubatrice (a);
- uropodes biramés formant avec le telson un éventail;
- développement métamorphique, avec stades libres (p).

3. DISCUSSION

L'examen successif des particularités des ordres inclus dans la classe des Malacostraca nous a conduit à reconnaître les tendances générales des transformations de chaque caractère, mais il est évident que le rythme des transformations des caractères est très différent (hétérobathmie des caractères) et que dans beaucoup des cas il s'agit d'évolutions morphologiques indépendantes et parallèles.

Comme l'a affirmé DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1963) les Malacostracés possèdent un tronc typique à 14 (15) somites portant tous des appendices sauf le 15^e. Les segments du tronc sont différenciés en une partie thoracique (péréion) à huit segments et une partie abdominale (pléon) portant six segments. Il faut mentionner ici l'opinion de PETER AX (1999) qui considère le tronc divisé en une partie portant des extrémités (thorax) et une partie sans extrémités (abdomen). Donc AX (op. cit.) est d'avis, en accord avec WALOSSEK & MÜLLER (1997), que chez les Malacostracés le tronc est divisé en Thorax I (péréion) portant des thoracopodes, foliacés ou sténopodes, Torax II (pléon) portant des pléopodes et un seul segment abdominal sans extrémités.

Examinant le tronc dans les ordres de la classe des Malacostraca on constate que le 15^e segment apode existe seulement chez les Phyllocarida Packard, 1879. Dans tous les autres ordres, donc dans la sous-classe des Eumalacostraca Grobben, 1892, le pléon ne présente que tout au plus six segments. La majorité des auteurs affirme que le 7^e segment est fusionné avec le 6^e mais REMANE, STORCH & WELSCH (1980) affirment qu'il est fusionné avec le telson. En même temps il faut préciser que le péréion ne présente huit segments thoraciques libres que chez les Phyllocarida Packard, 1879, et les Podophallocarida Serban, 1970. Dans tous les autres

ordres (Infraclasse Cephalothoracarida nov.) ou bien le premier thoracomère ou plusieurs thoracomères ou même tous les thoracomères sont soudés au céphalon, en formant le céphalothorax. Ainsi le céphalothorax est constitué d'un seul thoracomère fusionné avec le céphalon chez Anaspidacea, Thermosbaenacea, Amphipoda, Isopoda, Spelaeogriphacea, Mictacea et Bochusacea, de deux thoracomères fusionnés avec le céphalon chez les Tanaidacea, de trois ou quatre thoracomères fusionnés avec le céphalon chez les Mysida et les Cumacea, de un à quatre chez les Lophogastrida et enfin tous les thoracomères sont fusionnés avec le céphalon chez les Euphausiacea, Decapoda et Amphionidacea. Cette série de transformations commence donc par ce qui a été nommé le processus de céphalisation des premiers péréionites. Ce phénomène, comme l'a affirmé SERBAN (1972: p. 116), „n'a pas agi au cours de l'évolution des Bathynellacea; de ce point de vue les Bathynellacea représentent la seule lignée actuelle de la sous-classe qui a échappé à la tendance évolutive la plus importante”. Aussi d'après DAHL (1991: p. 2) les huit segments thoraciques libres chez les Bathynellacea „reflect an ancestral condition”. En accord avec SERBAN (1972) et DAHL (1991) nous sommes d'avis que la situation qu'on trouve chez les Bathynellacea, représente la condition primitive des Malacostraca. DAHL (1992: p. 345) considère que „the Syncarida are also unique in possessing, in the orders Paleocaridacea and Bathynellacea, the original pattern of eight free thoracic segments, and the first indication of a cephalothoracic shield due to the fusion of the first thoracic segment to the cephalon occurs in the Anaspidacea in connection with the beginning transformation of the first thoracopod into a maxilliped”. Aussi LANGE & SCHRAM (1999: p. 253) affirment: „Syncarida consistently occurs paraphyletic near the base of the Malacostraca (SCHRAM & HOF 1998; WILLS 1998), presumably reflecting a real lack of identifiable defining characters in the Syncarids”. Ces affirmations ainsi que l'examen d'un riche matériel nous a renforcé la conviction que la séparation par SERBAN (1970) des Bathynellacea dans un taxon à part est certainement justifié et que le groupement Anomostraca Grobben, 1904 ou Syncarida Packard, 1879, pour réunir les Bathynellacea et les Anaspidacea, est une classification paraphylétique et en même temps polyphylétique. Ce groupement est paraphylétique parce qu'il est fondé sur une plésiomorphie (l'absence de la carapace) et polyphylétique parce que les Bathynellacea et les Anaspidacea n'ont pas eu un ancêtre commun propre.

Le céphalothorax n'existant pas chez les Phyllocarida et les Podophallocarida, la fusion du premier thoracomère avec le céphalon, donc l'apparition du céphalothorax, est une synapomorphie de Cephalothoracarida nov. infraclasse.

On remarque l'apparition simultanée du développement du céphalothorax et l'apparition de la carapace. Ainsi que l'a montré CASANOVA (1987, 1991, 1992) chez tous les Malacostracés la carapace a une même origine. Elle représente un repli tégumentaire d'origine protocéphalique, notamment une extension dorsale du segment antennaire. Vers l'avant, la carapace donne un rostre plus ou moins prononcé et vers l'arrière elle remplace les tergites des somites gnathaux; elle peut

recouvrir un certain nombre de thoracomères en même temps remplaçant le tergite de certains thoracomères avec lesquels elle reste donc fusionnée. Malgré l'origine commune, la carapace prend une conformation très différente dans le groupe des Malacostraca. Chez les Phyllocarida il y a une longue carapace bivalve en connexion seulement avec le céphalon. Chez les Hoplocarida il y a une carapace univalve qui s'étend jusqu'au 5^e thoracomère et qui est en connexion avec le céphalon et partiellement avec le premier thoracomère. Les quatre premiers thoracomères sont chez les Hoplocarida très courts et plus ou moins fusionnés entre eux, sans être fusionnés avec la carapace (GRUNER, 1993, RICHTER & SCHOLTZ, 2001, GRUNER & SCHOLTZ, 2004). Chez les Caridoida il y a un bouclier céphalothoracique ou une vraie carapace qui recouvre un certain nombre de thoracomères, mais elle est fusionnée seulement avec les thoracomères qui sont à leur tour fusionnés entre eux et avec le céphalon. La correspondance entre le nombre des thoracomères fusionnés entre eux et en même temps avec le céphalon et le nombre des thoracomères fusionnés avec la carapace, a été remarqué par différents auteurs (KOBUSCH, 1999; RICHTER & SCHOLTZ, 2001). A notre avis elle est le résultat de l'apparition concomitante du céphalothorax et de la carapace et représente une synapomorphie des Caridoida Hessler, 1983.

En ce qui concerne le pléon on peut constater que parfois le 6^e pléomère est soudé au telson en formant un pléotelson. Ce caractère vu au niveau de l'ensemble des Malacostraca est le résultat d'évolutions parallèles; toutefois dans l'ordre des Bathynellacea ainsi que dans l'ordre des Isopoda il représente une apomorphie. Considérant les Peracarida, BRUSCA & WILSON (1991: p. 184) ont affirmé que „only in the Isopoda all species possess a pleotelson”, tandis que dans d'autres ordres il s'agit d'un caractère qui apparaît à l'intérieur du groupe; c'est le cas des Thermosbaenacea, Tanaidacea et Cumacea. Parfois aussi d'autres somites pléonales sont soudés en plus au pléotelson. RACOVITZA & SEVASTOS (1910: p. 197) affirment, en ce qui concerne les Isopoda: „La fusion progressive des pléonites avec le telson est une transformation orthogénétique qui s'est opérée d'une façon indépendante et parallèle dans différents groupes”.

Une courte incursion dans l'histoire des classifications proposées pour les Malacostraca montre que le premier caractère qui a été remarqué à ce sujet est la conformation de l'appareil oculaire (CALMAN, 1904). En 1815 LEACH divise les Malacostraca en deux groupes, les Podophthalma qui possèdent des yeux pédonculés, mobiles, et les Edriophthalma, ayant des yeux sessiles. Les Podophthalma renferment les Schizopoda, les Decapoda et les Stomatopoda et représentent à nos yeux un groupe hétérogène, évidemment polyphylétique. Mais les Edriophthalma, renfermant les Amphipoda et les Isopoda, sont considérés par certains chercheurs jusqu'à nos jours (cf. Tableau I dans la première partie de cette étude – TABACARU & DANIELOPOL, 2011) comme groupes-frères. Dans cette étude nous avons présenté de nombreux arguments pour l'opinion contraire. A notre avis,

il n'y a pas d'arguments valables pour maintenir les groupes taxonomiques des Podophthalma et Edriophthalma.

L'appareil visuel est parfois réduit ou même disparu dans certains ordres (Bathynellacea, Thermosbainacea, Spelaeogriphacea, Mictacea, Bochsacea). Mais ce phénomène est lié à la vie hypogée des représentants de ces groupes; il est un caractère valable pour ces ordres mais certainement il ne constitue pas une synapomorphie pouvant indiquer des affinités entre les ordres.

L'antennule (première antenne) n'appartient pas au type d'homologie sérielle des appendices biramés post-antennulaires (BOXHALL *et al.*, 2010). RACOVITZA (1912: p. 216) affirme à juste titre que chez les Malacostracés on trouve dans quelques groupes de doubles flagelles et même des triples, mais ces flagelles accessoires sont des néoformations acquises de façon indépendante par les différents groupes. Donc, l'existence de deux flagelles (Anaspidacea, Thermosbaenacea, Mysida, Cumacea, Spelaeogriphacea, Mictacea, Bochsacea, Eucarida) ou de trois flagelles (Stomatopoda, parfois chez certains Decapoda) peut constituer des apomorphies pour les ordres respectifs mais ne représentent pas des synapomorphies pouvant réunir des ordres en groupes-frères. Il est de même pour certaines réductions dans la conformation des pièces bucales, comme l'absence du palpe mandibulaire (Cumacea, Amphionidacea), l'absence du palpe de la maxillule (Bathynellacea, Isopoda, Spelaeogriphacea, Mictacea, Bochsacea, Amphionidacea) ou l'absence du palpe de la maxille (Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea, Cumacea, Spelaeogriphacea, Mictacea, Bochsacea), qui ne semblent pas avoir une valeur de synapomorphie et ainsi ne présentent pas d'importance pour la phylogénie. Par contre une synapomorphie importante pour les Neocarida Ax, 1999 (Pancarida + Peracarida) est la *lacinia mobilis*, toujours présente chez l'adulte sur la mandibule gauche (RICHTER *et al.*, 2002).

Typiquement, les thoracopodes des Eumalacostracés sont biramés comportant un protopodite à trois articles (précoxa, coxa et basis); ce dernier peut présenter du côté externe des exites ou épipodites et du côté interne des endites. Le protopodite porte une rame externe (exopodite) et une rame interne (endopodite), ce dernier constitué de trois, quatre ou cinq articles. Les thoracopodes possèdent quelques synapomorphies essentielles:

(1) La transformation des thoracopodes foliacés en sténopodes, représente une synapomorphie importante de la sous-classe des Eumalacostraca Grobben, 1892.

(2) La réduction du thoracopode 8 et la transformation chez le mâle en pénis, représente une autapomorphie de l'infraclasse Podophallocarida Serban, 1970.

(3) En même temps avec la fusion du premier somite thoracique avec le céphalon (c'est-à-dire l'apparition du céphalothorax), le premier thoracopode est modifié en pièce bucale ce qui représente une synapomorphie de l'infraclasse des Cephalothoracarida, nov. infraclasse.

(4) La disparition du précoxa, le protopodite devenant biarticulé, et en même temps l'endopodite au lieu de 4 (3) articles devenant un appendice locomoteur à 5 articles représente une synapomorphie de la cohorte des Caridoida Hessler, 1983.

(5) L'apparition sur les thoracopodes, chez la femelle, des oostégites et la constitution d'un marsupium sous-thoracique est une synapomorphie importante du superordre des Peracarida Calman, 1904.

(6) Primitivement les thoracopodes ont des épipodites à fonction respiratoire et osmoregulatrice. Pour caractériser les ordres des Malacostraca il nous semble d'une grande importance la constitution des appareils respiratoires. Nous pensons que la plus primitive modalité de respiration est réalisée par les épipodites des thoracopodes, mais on peut remarquer que cette modalité de respiration prend des aspects très différents chez les divers ordres: épipodites lamellaires, à position latérale (Anaspidacea); épipodites lamellaires, à position médiale (Amphipoda); épipodites ramifiés filamenteux, libres, non-protégés (Euphausiacea); épipodites ramifiés filamenteux, protégés par la carapace dans une chambre branchiale (Decapoda). Dans la sous-cohorte des Neocarida la respiration épipodiale existe seulement chez les Thermosbaenacea, les Lophogastrida et les Amphipoda tandis que dans la plupart des ordres du superordre des Peracarida, notamment les Mysida et le groupe des ordres pour lesquels on utilise parfois le nom Mancoida, la respiration épipodiale a disparue, mais nous pensons que la modalité de remplacement de la respiration épipodiale est trop diverse pour considérer qu'il s'agit ici d'une synapomorphie. Ainsi la respiration est pléopodale (Isopoda) ou se faisant par la carapace avec le rôle essentiel de l'épipodite du maxillipède (Tanaidacea, Thermosbaenacea et surtout Cumacea), ou sans l'épipodite du maxillipède (Mictacea, Bochsacea), ou bien il y a respiration par la modification lamellaire de l'exopodite de certains thoracopodes (Spelaeogriphacea).

En ce qui concerne la disparition de l'exopodite des thoracopodes, un des caractères beaucoup utilisé pour définir les Edriophthalma, nous pensons qu'il s'agit d'une réduction progressive indépendante dans différentes lignées (voir BOXHALL & JAUME, 2009, Tab. I).

En examinant les pléopodes nous tenons à mentionner que chez les mâles des différents ordres des Cephalothoracarida les deux premières paires de pléopodes, ou seulement la seconde paire des pléopodes sont cooptées pour la fonction reproductrice. Le rôle de ces pléopodes dans le transfert du sperme est déterminé par la proximité de l'orifice génital mâle mais les modifications de ces pléopodes sont très divers: une simple baguette (*appendix masculina*) au bord interne de l'endopodite du second pléopode, jusqu'au très complexe organe nommé pétasma, qu'on trouve chez certains ordres (Anaspidacea, Stomatopoda, Euphausiacea, Decapoda, Amphionidacea), ou jusqu'aux très complexes angrenages des deux pléopodes avec l'apophyse génitale chez certains Isopoda.

Dans une étude sur les épipodites branchiaux, MAAS *et al.* (2009) ont affirmé que les Stomatopoda sont le seul taxon parmi les Malacostraca qui présente des branchies sur les pléopodes. Parmi les Peracarida les Isopodes ont aussi une respiration pléopodale. La respiration pléopodale implique en même temps un coeur long thoraco-abdominal. Toutefois la structure différente des organes

respiratoires chez les Stomatopoda et les Isopoda ainsi que la place phylogénétique de ces deux ordres ne permettent pas de supposer qu'il s'agit d'une synapomorphie mais plutôt d'autapomorphies apparues d'une manière indépendante dans les deux ordres.

Primitivement les pléopodes sont multiarticulés, flageliformes, à rôle natatoire, mais elles ont acquis des formes et fonctions différentes; parfois elles sont absentes, comme chez les femelles des Cumacea ou réduites, comme chez les femelles des Mysida. Dans les ordres des Bathynellacea et des Thermosbaenacea les pléopodes sont uniramés et sont présents seulement sur les deux premiers pléomères. Mais vraisemblablement dans ce cas il s'agit d'évolutions parallèles.

La transformation des pléopodes du 6^e pléomère en uropode est une synapomorphie importante des Eumalacostraca. Elle a permis la formation de l'éventail caudal dans des nombreuses lignées. L'apparition des uropodes a précédé la disparition des rames furcales car chez les Podophallocarida existent en même temps des rames furcales et des uropodes. La disparition des rames furcales est une synapomorphie des Cephalothoracarida.

En ce qui concerne le développement post-embryonnaire on considère en général que la modalité primitive est le développement métamorphique, avec larves libres, qu'on trouve chez les Podophallocarida, Stomatopoda, Decapoda, Amphionidacea, Euphausiacea. Dans les ordres appartenant aux infracohortes des Syncarida (Anaspidacea) et des Neocarida il y a un développement direct. Toutefois, SCHOLTZ (2000) argumente que le développement direct représente l'état plésiomorphique. Mais il faut préciser que dans les ordres Thermosbaenacea, Isopoda, Tanaidacea, Cumacea, Speleogriphacea, Mictacea et Bochsacea les jeunes au moment de l'éclosion sont dans un stade *manca*. On a aussi utilisé le nom Mancoida et il est possible que pour certains ordres l'apparition du stade *manca* soit une synapomorphie bien que il est difficile de l'affirmer avec certitude.

Pour la classification proposée ici nous avons constaté que le nombre des caractères dérivés qui avec toute probabilité sont des synapomorphies, sur lesquelles on peut fonder la classification, est relativement restreint. Nous considérons de tels caractères, les suivants: (1) la disparition du 7^e pléomère (le seul segment abdominal selon AX); (2) la transformation des thoracopodes foliacés (phyllopodous) en thoracopodes sténopodes (stenopodous); (3) la transformations des pléopodes du 6^e pléomère en uropodes; (4) la fusion du premier thoracomère avec le céphalon, formant ainsi un céphalothorax; (5) la transformation du premier thoracopode en pièce bucale (maxillipède); (6) le développement de la carapace, ayant une origine protocephalique; (7) la disparition des rames furcales; (8) la disparition du précoxa, le protopodite devenant biarticulé et en même temps l'endopodite ayant cinq articles; (9) la fusion des thoracomères avec le céphalon en même temps que leur fusion avec la carapace; (10) le développement de la musculature transversale des pléomères; (11) l'apparition du *lacinia mobilis*; (12)

remplacement du développement métamorphique par le développement direct; (13) l'apparition des oostégites et du marsupium en position sous-thoracique; (14) La fusion des tous les thoracomères avec le céphalon et avec la carapace restant seulement deux tagma (le céphalotorax et l'abdomen).

Malgré les analyses cladistiques récentes on peut affirmer que la phylogénie et par conséquent la classification des Malacostraca présente encore de nombreux points d'interrogation. La valeur de certains caractères, la direction de leurs évolution ainsi que la succession de leur apparition posent encore beaucoup de problèmes.

Nous avons essayé de fonder notre contribution non sur la considération du plus grand nombre possible de caractères comme dans une analyse numérique mais surtout sur ce que ÉMILE RACOVITZA (1910: p. 632) a nommé l'étude de l'histoire de chaque caractère.

L'évolution diversificatrice des Malacostracés comporte sans doute de nombreuses réductions, des simplifications et bien entendu des spécialisations car beaucoup de lignées ont passées du milieu initiale marin au milieu dulçaquicole, au milieu terrestre, au milieu souterrain cavernicole ou interstitiel, ou à la vie parasitaire. En même temps on peut remarquer que les évolutions parallèles sont très fréquentes et à notre avis à cause de ce phénomène certains spécialistes ont mis en doute la monophylie des taxons comme les Peracarida (WATLING, 1981, 1983, 1999) ou les Eucarida (RICHTER, 1993; RICHTER & SCHOLTZ, 2002). Mais nous pensons qu'à juste titre VANDEL (1943, p. 111) a affirmé que l'évolution parallèle des groupes à l'intérieur des lignées phylétiques aux quelles elles appartiennent, est le signe de leur communauté d'origine et de leur patrimoine héréditaire. Cette idée a été récemment documentée chez les insectes du genre *Pheidole* par RAJAKUMAR *et al.* (2012).

4. CONCLUSIONS

Après l'examen des opinions contradictoires des carcinologistes concernant la phylogénie et en même temps la classification des Malacostracés, nous avons réalisé une analyse cladistique basée sur 68 caractères morphologiques et analysée à l'aide du logiciel Paup 4.10.

Nous avons présenté ici une classification (Tableau 1) qui correspond à l'arbre résulté de notre analyse cladistique (TABACARU & DANIELOPOL, 2011) et dont les conclusions les plus importantes sont :

1. Considérant que les Phyllocarida (Ordre Leptostraca) présentent les synapomorphies essentielles des Malacostraca, notamment le tagmosis 5 + 8 + 7 + télson et la position des gonopores sur le 6^e segment thoracal chez la femelle et sur le 8^e segment thoracal chez le mâle, nous sommes d'avis, en accord avec la majorité des carcinologistes, qu'ils sont des Malacostracés. Donc nous ne

partageons pas l'ancienne opinion de H. MILNE EDWARDS (1840) d'après laquelle les Phyllocarida sont des Branchiopodes ni celle de SCHRAM (1986), WHEELER (1997) et WILLS (1998) qui les considèrent dans la classe des Phyllopoda.

2. Nous considérons la Classe des Malacostraca divisée dichotomiquement dans deux Sous-classes, les Phyllocarida et les Eumalacostraca car les Hoplocarida présentant les synapomorphies essentielles des Eumalacostraca, notamment la disparition du 7^e pleomère, les thoracopodes sténopodes et la transformation des pléopodes 6 en uropodes, doivent être inclus dans les Eumalacostraca. Cette opinion est contraire à l'avis de nombreux carcinologistes qui, supposant une origine distincte des Hoplocarida par rapport à celle des Eumalacostraca, considèrent la Classe des Malacostraca divisée en trois 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).

3. Nous sommes d'avis que le Super-ordre Syncarida Packard, 1885 avec les Ordres Bathynellacea Chappuis, 1915 et Anaspidae Calman, 1904, ne représente pas un monophyllum. Considérant surtout l'absence du céphalothorax et des maxillipèdes, l'absence du pétasma, la présence des rames furcales et la transformation du thoracopode 8 en pénis, nous partageons l'opinion de SERBAN (1972) selon laquelle les Bathynellacea Chappuis, 1915 constitue un taxon à part, Podophallocarida Serban, 1970 ayant la valeur d'Infraclasse. Pour le groupe-frère des Podophallocarida nous proposons le nom de Cephalothoracarida nov. infraclasse. Ce taxon est défini par le premier thoracomère toujours soudé au céphalon formant un céphalothorax, le premier thoracopode toujours modifié en maxillipèdes ainsi que par l'absence des rames furcales. Donc les Anaspidae restent le seul ordre du superordre Syncarida.

4. Considérant l'absence de la carapace et le développement direct, sans stades larvaires libres, nous ne partageons pas l'opinion des spécialistes (SIEWING, 1956, 1959; SCHRAM, 1984; WATLING, 1999) qui rapprochent les Anaspidae des Eucarida. Selon notre cladogramme Syncarida (ayant un seul ordre, Anaspidae) est le groupe-frère des Neocarida et nous avons proposé ici pour ce groupe-frères le nom Synneocarida nov. Sous-cohorte. Ce taxon comprend donc les Infracohortes Syncarida Packard, 1885 et Neocarida Ax, 1999.

5. Nous ne partageons pas l'opinion selon laquelle les Amphipoda et les Isopoda représentent des sous-ordres dans un Ordre Edriophthalma Leach, 1814 ou un Ordre Acaridea Schram, 1981, ni que ces taxa sont des ordres de type groupe-frères comme le soutiennent de nombreux auteurs (SCHRAM, 1981, 1984, 1986; WAGNER, 1994; WILLS, 1998; SCHRAM & HOF, 1998; LANGE & SCHRAM, 1999; POORE, 2005; JENNER *et al.* 2009; WILLS *et al.*, 2009). Nous sommes d'avis que les caractères sur lesquels est fondée cette opinion sont le résultat d'évolutions parallèles (yeux sessiles et absence des exopodites des périopodes) ou des

plesiomorphies (absence de la carapace). Par contre nous avons mentionné beaucoup de caractères différentiels entre ces deux ordres, dont remarquons les plus importants – Amphipoda : (1) Le pléon est divisé en metasome (ou pléosome) formé par trois segments portant des pléopodes et urosome, ce dernier formé par trois segments portant des uropodes; (2) A partir du péréiopode 2 (gnathopode 2) jusqu'au péréiopode 4, parfois aussi le 5, existent des épipodites respiratoires à position médiale. Isopoda : (1) Pléopodes biramés lamellaires, à fonction respiratoire; (2) Thoracopodes 2–8 sans épipodites; (3) Mue en deux phases.

REMERCIEMENTS. Nous sommes très reconnaissants à P. Dworschak, V. Stagl et J. Gruber (Naturhistorisches Museum de Vienne), à E. M. Browwers (U. S. Geological Survey, Boulder, Co.) ainsi que à notre collègue E. Nitzu, qui ont aidés à réaliser la seconde partie de cette étude. Le travail a été réalisé dans le cadre du Programme 1, Projet 1 de l'Institut de Spéologie „Émile Racovitza” de l'Académie Roumaine.

BIBLIOGRAPHIE

Note. La bibliographie contient seulement les ouvrages cités qui ne figurent pas dans la bibliographie de la première partie de cette étude (TABACARU & DANIELOPOL, 2011).

- AHYONG, S. T., *Revision of the Australian Stomatopod Crustacea*. Records of the Australian Museum, Suppl. **26**, 1–326, 2001.
- AHYONG, S. T. & JARMAN, N. S., *Stomatopod interrelationships: Preliminary results based on analysis of three Molecular loci*. Arthropod Systematics & Phylogeny, **67**, 91–98, 2009.
- ANDERSON, G., *Mysida Classification*, January 20, 2010, [http://peracarida.usm.edu/Mysida Taxa.pdf](http://peracarida.usm.edu/Mysida_Taxa.pdf), 2010a.
- ANDERSON, G., *Stygiomysida Classification*, January 20, 2010, [http://peracarida.usm.edu/Stygiomysida Taxa.pdf](http://peracarida.usm.edu/Stygiomysida_Taxa.pdf), 2010b.
- ANDERSON, G., *Lophogastrida Classification*, January 20, 2010, [http://peracarida.usm.edu/Lophogastrida Taxa.pdf](http://peracarida.usm.edu/Lophogastrida_Taxa.pdf), 2010c.
- ANDERSON, G., *Cumacea Classification*, January 20, [http://peracarida.usm.edu/Cumacea Taxa.pdf](http://peracarida.usm.edu/Cumacea_Taxa.pdf), 2010d.
- ANDERSON, G., *Tanaidacea Classification*, February 2, 2012, [http://peracarida.usm.edu/Tanaidacea Taxa.pdf](http://peracarida.usm.edu/Tanaidacea_Taxa.pdf), 2012.
- AX, P., *Systematik in der Biologie*. UTB 1502. Fischer, Stuttgart, 1988.
- BACESCU, M., *Cumacea*. In: Fauna R. P. R., **IV** (1), Editura Academiei, București, 1–95, 1951.
- BACESCU, M., *Misidacea*. In: Fauna R. P. R., **IV** (3), Editura Academiei, București, 1–126, 1954.
- BACESCU, M., *Decapoda*. In: Fauna R. P. R., **IV** (9), Editura Academiei, București, 1–353, 1967.
- BALSS, H., *Stomatopoda*. In: SCHELLENBERG, A. (Ed.) Dr. H.G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierrechs. **5**, 1 Abt., 6. Buch, Akad. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig, 1938.
- BALSS, H., *Decapoda*. In: SCHELLENBERG, A. (Ed.) Dr. H.G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierrechs. **5**, 1 Abt., 7. Buch, Akad. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig, 1940–1944.

- BELLAN-SANTINI, D. *Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816)*. In: J. FOREST, (Ed.) *Traité de Zoologie.*, **VII**, III A, Mém. Ins.Océanogr. Monaco, **19**, 93–176, 1999.
- BROOKS, H. K., *The Paleozoic Eumalacostraca of North America*. Bull. Amer. Paleont., **44**, 161–338, 1962.
- CALMAN, W. T., *On the Classification of Crustacea Malacostraca*. Magazine of Natural History, **7**, 144–158, 1904.
- CARAUSU, S., DOBREANU, E. & MANOLACHE, C., *Amphipoda. Forme salmastre și de apă dulce*. In: Fauna R. P. R., **IV** (4), Editura Academiei, București, 1–410, 1955.
- CASANOVA, J.-P., DE JONG, L. & FAURE, E., *Interrelationships of the two families constituting the Lophogastrida (Crustacea: Mysidacea) inferred from morphological and molecular data*. Marine Biology, **132**, 59–65, 1998.
- CHRISTOFFERSEN, M. L., *Phylogenetic systematics of the Eucarida (Crustacea Malacostraca)*. Revista Bras. Zool., **5**, 325–351, 1988.
- DELAMARE –DEBOUTTEVILLE, C., *Crustacés*. In: Zoologie, Encyclopedie de la Pléiade, **15**, Gallimard, Paris, 259–409, 1963.
- DAVIE, P. J. F., *Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida, Hoplocarida, Eucarida (Part I)*. In: A. WELLS, & W.W.K. HOUSTON (Eds.), *Zoological Catalogue of Australia*. CSIRO Publishing House, Melbourne, **19. 3A**, 2002.
- GROBEN, K., *Lehrbuch der Zoologie, begründet von C.Claus neubearbeitet von Dr. Karl Groben*. Marburg in Hessen, Bd. **1**, 1–480, 1904.
- HANEY, T.A., HESSLER, R.R. & MARTIN, J.W., *Nebalia schizophthalma, a new species of Leptostracan (Malacostraca) from deep waters of the East Coast of the United States*. Journal of Crustacean Biology, **21**, 192–201, 2001.
- HANEY, T. & MARTIN, J.W., *A new genus and species of leptostracan (Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida) from Guana Islands, British Virgin Islands, and a review of leptostracan genera*. Journal of Natural History, **38**, 447–469, 2004.
- HAYE, P.A., KORNFELD, I. & WATLING L., *Molecular insights into Cumacea family relationships (Crustacea, Cumacea)*. Molecular Phylogenetics and Evolution, Elsevier **XXX**, 1–11, 2004.
- HENNIG, W., *Systematik und Phylogenese*. In HANNEMAN, H.-J. (Ed.) Bericht über Hundertjahrfeier der Deutschen Entomologischen Gesellschaft Berlin, Akademie-Verlag, Berlin, 50–71, 1957.
- HENRY, J.-P. & MAGNIEZ, G., *Crustacés Isopodes (Principalement Asellotes)*. Bull. Soc. Linn. Lyon, **52**, 319–357, 1983.
- HOLSINGER, J., *Amphipoda*. In: JUBERTHIE, C. & DECU, V., (Eds.) *Encyclopaedia Biospeologica*, Moulis, Bucuresti, **1**, 147–163, 1994.
- MILNE EDWARDS, H., *Histoire naturelle des Crustacés*. Paris, Librairie Encyclopédique, **III**, 1–638, 1840.
- MONOD, T., *Sur un type nouveau de Malacostraca: Thermosbaena mirabilis nov. gen. nov. sp.* Bull. Soc. Zool. France, **49**, 58–68, 1924.
- MONOD, T., *Thermosbaenacea*. In: SCHELLENBERG, A. (Ed.): Dr. H. H. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. **5**, 1 Abt., 4. Buch, Akad. Verlagsges. Leipzig, 1–24, 1940.
- OLESEN, J., RICHTER, S. & SCHOLTZ, G., *The evolutionary transformation of phyllopodous to stenopodous limbs in Branchiopoda (Crustacea) – Is there a common mechanism for early limb development in arthropods ?* Int. J. Dev. Biol., **45**, 869–876, 2001.

- PESCE, G.L., JUBERTHIE-JUPEAU, L. & PASSELAIGUE, F., *Mysidacea*, In: JUBERTHIE, C. & DECU, V., (Eds.), *Encyclopaedia Biospeologica*, Moulis, Bucuresti, **1**, 113–119, 1994.
- RACOVITZA, É.-G. & SEVASTOS, R., *Proidotea haugi n. g. n. sp.*, *Isopode oligocène de Roumanie et les Mesidoteini nouvelle sous-famille des Idotheidae*. Arch. Zool. exp. gén. 5^e Série, **VI**, 175–200, 1910.
- RAJAKUMAR, R., SAN MAURO, D., DIJKSTRA, M.B., HUANG M.H., WHEELER, D.E., HIOU-TIM, F., KHILA, A., COURNOYEA, M. ABOUHEIF, E., *Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in ants*. Science, 335, 79–82, 2012.
- SCHMALFUSS, H., *World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscides)*. Stuttg. Beitr. Naturk., Ser A, Stuttgart, **654**, 1–341, 2003.
- SCHMINKE, H.K., *Syncarida*. In: PARKER, S.P. (Ed.), *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw-Hill, Inc., New York, **2**, 233–237, 1982.
- SCHMINKE, H.K., *Syncarida*. In BOTOSANEANU, L. (Ed.), *Stygofauna Mundi*. Brill/Backhuys, Leiden, 389–404, 1986.
- SCHOLTZ, G., Evolution of the nauplius stage in malacostracan crustaceans. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **38**, 175–187, 2000.
- SHIMOMURA, M., FUJITA, Y. & NARUSE, T., *First record of the genus Thetispelecaris Gutu & Iliffe, 1998 (Crustacea : Peracarida: Bochusacea) from a submarine cave in the Pacific Ocean*. Zootaxa, **3367**, 69–76, 2012.
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K., *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1–219, 1992.
- TABACARU, I. & DANIELOPOL, D. L., *Essai d'analyse critique des principales hypothèses concernant la phylogénie des Malacostracés (Crustacea, Malacostraca)*. Trav. Inst. Spéol. „Émile Racovitza”, **50**, 87–119, 2011.
- VANDEL, A., *Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopoda terrestres)*. Bull. Biol. Fr. Belgique, Paris, Supl. **XXX**, 1–136, 1943.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., *Cambrian „Orsten”-type arthropods and the phylogeny of Crustacea*. In FORTEY, R.R. & THOMAS, R. (Eds.), *Arthropod Relationships*. Systematics Association, Chapman & Hall, London, Special Volume **55**, 139–153, 1997.
- WILSON, G.D.F., *Global diversity of isopod crustaceans (Crustacea; Isopoda) in freshwater*. Hydrobiologia, **595**, 231–240, 2008.
- ZIMMER, C., *Cumacea* In: SCHELLENBERG, A. (Ed.) Dr H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5**, A I., Abt. Crustacea, 4. Buch, Geest & Portig, Leipzig, 1–222, 1941.

(1) Institut de Spéologie «Émile Racovitza»
de l'Académie Roumaine
Calea 13 Septembrie Nr. 13, Sect. 5
Ro-050711, Bucarest
E-mail: igtabacaru@yahoo.com

(2) 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