

BEAUFORTIA

INSTITUTE FOR SYSTEMATICS AND POPULATION BIOLOGY
(ZOOLOGICAL MUSEUM) UNIVERSITY OF AMSTERDAM

Vol. 49, no. 11

December 28, 1999

ISOPODES ASELOÏDES STYGOBIES D'ESPAGNE, IV - STENASELLIDAE: TAXONOMIE, HISTOIRE ÉVOLUTIVE ET BIOGÉOGRAPHIE*

GUY MAGNIEZ

Université de Bourgogne, Dépt. Biologie Animale, 6, Bd. Gabriel, 21000 Dijon, France
Fax (33) 3 80 39 63 09; Email: Guy.Magniez@u-bourgogne.fr

Keywords: Active expansion, alluvial channels, ancient and quaternary settlements, Douro, Ebro, Guadalquivir and Garonne Rivers, paleobiogeography, spanish groundwaters, superspecies *Stenasellus virei*, thalassoid stygobites.

ABSTRACT

The entire family Stenasellidae Dudich, 1924 is composed of ancient stygobitic strains sharing a thalassoid and thermophilic origin. Its presence in Europe is dependent on two factors, the permanent existence of emerged continental shields during long geological periods (at least Tertiary + Quaternary), and its conservation in favourable areas during the different glacial crises. The iberian peninsula seems to have been the most suitable european region for the survival of this stygofauna. Some 119 samples from 116 different localities -scattered over 19 Spanish provinces- have been studied. All aquitanian and iberian stenasellids belong to the traditional genus *Stenasellus* Dollfus, 1897. We must notice that the stenasellids seem to be absent in the betic region as well as in coastal North Africa, lending to the conclusion that the continental evolutive histories of the ibero-aquitania and of the West African strains are entirely independent. Two multispecific lineages are recognised in the ibero-aquitania region: an Atlantic strain (*S. breuili* group), restricted to the iberian Meseta shield, and a tyrrhenian one (*S. virei* group), typically limited to the early Tertiary shield Catalonia-Corbières-Corsica-Sardinia. In each strain, we can note the existence of two types of forms: one being rather ancient, endemic, and stenotope, the other more recent, rather interstitial, eurytope and very expansive. Consequently, the original distribution areas of the two strains grew secondarily, with the active colonisation of the alluvial channels of four large hydrographic systems: the Ebro, the Douro and the Garonne-Dordogne systems for the '*virei*' group, the Guadalquivir system for the '*breuili*' group. The quaternary phases of coarse alluvial deposition that followed each low sea-level glacial phase are obviously responsible for these secondary expansions. This explains, for example, the presence of *Stenasellus virei nobrei* in the lower basin of the Douro River basin, far away from the middle Ebro settlement.

*Groundwater Crustaceans of Spain, 16

These expansions seem to be responsible for the differentiation of non-contemporaneous geographical forms inside the 'virei' phyletic cluster, some at the level of independent species, some others as subspecies. So, it would be appropriate to consider *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 the status of a superspecies, two endemic new forms of which: *S. virei margalefi* and *S. virei rouchi*, are described herein.

RÉSUMÉ

La famille Stenasellidae Dudich, 1924, est entièrement composée de lignées de stygobies anciens, partageant une même origine thalassoïde et thermophile. Leur maintien actuel en Europe est tributaire de deux facteurs: existence permanente de blocs continentaux émergés durant de longues périodes géologiques (au moins Tertiaire + Quaternaire), maintien en vie durant les différents épisodes glaciaires quaternaires. La péninsule ibérique semble avoir été l'aire européenne la plus favorable à la persistance de cette stygofaune. Quelques 119 prélèvements provenant de 116 stations souterraines réparties dans 19 provinces d'Espagne ont été étudiés. Les Stenasellidae ibériques et aquitains appartiennent tous au genre traditionnel *Stenasellus* Dollfus, 1897. Il faut noter que les Sténasellides semblent absents aussi bien de la région bétique que de l'Afrique du Nord littorale, ce qui confirme le fait que les phases continentales de l'histoire évolutive des lignées ibéro-aquitaines d'une part, et des lignées d'Afrique occidentale d'autre part, sont totalement indépendantes. Deux lignées évolutives plurispécifiques peuvent être reconnues dans la région ibéro-aquitaine: une lignée atlantique (groupe de *Stenasellus breuilii*), inféodée à l'ancienne Meseta ibérique et une lignée tyrrhénienne (groupe de *Stenasellus virei*) caractéristique de l'ancienne aire continentale Catalogne-Corbières-Corse-Sardaigne. Dans chacune de ces lignées, on remarque l'existence, d'une part, de formes anciennes, plutôt endémiques et sténotopes et d'autre part, de variants plus récents, plutôt interstitiels, eurytopes et très expansifs. De ce fait, les aires de répartition originelles de chaque lignée se sont accrues secondairement par la colonisation des chenaux alluviaux de quatre grands systèmes hydrographiques: Ebre, Douro, Garonne-Dordogne, pour le groupe 'virei', Guadalquivir pour le groupe 'breuilii'. Les phases quaternaires d'épandages d'alluvions grossières suivant immédiatement les crises glaciaires, en période de bas niveau marin, sont, de toute évidence, responsables de ces expansions secondaires. Elles permettent d'expliquer par exemple, la présence de *Stenasellus virei nobrei* dans le bassin inférieur du Douro, très loin des peuplements de l'Ebre moyen. Ces expansions semblent elles-mêmes responsables de différenciations non-contemporaines de nouveaux variants géographiques à l'intérieur du buisson évolutif 'virei', certains ayant déjà les caractéristiques d'espèces à part entière, d'autres n'étant encore que des sous-espèces. Ainsi, il serait judicieux de considérer désormais *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 comme une super-espèce, dont deux variants endémiques nouveaux: *S. virei margalefi* et *S. virei rouchi*, sont décrits ici même.

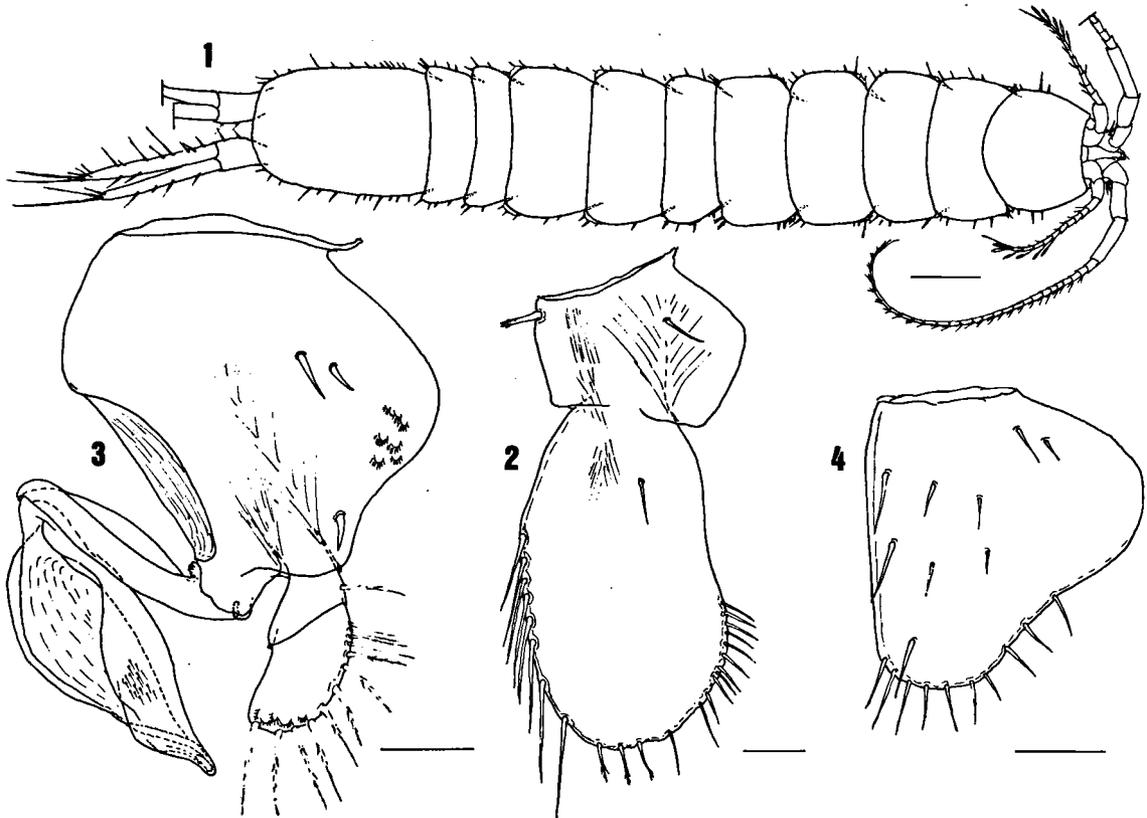
GÉNÉRALITÉS

Malgré la création d'une famille indépendante (Stenasellidae Dudich, 1924), les Sténasellides ont été longtemps, à tort, confondus avec les Asellidae. Il s'agit en fait d'un groupe indépendant d'Asellotes beaucoup plus anciens, ayant conservé nombre de caractères plésiomorphes: pléonites I et II libres et n'ayant subi aucune réduction de taille (Fig. 1), antennes conservant une squama, maxillipèdes de la femelle ovigère conservant un oostégite membraneux fonctionnel, pléopodes II mâles à endopodite copulateur biarticulé et géniculé (Fig. 3), comme chez les Stenetrioidea, chromosomes nombreux et ponctiformes, etc. (Magniez, 1974a).

Tous ces caractères séparent parfaitement les Stenasellidae des Asellidae qui, eux, montrent des caractères plus évolués. Il n'est pas impossible que, au sein des Asellota, l'ensemble Gnatho-

stenetroidoidea + Stenetrioidea + Microcerberidae + Stenasellidae représente un ensemble ayant eu un ancêtre commun exclusif (Magniez, 1974a).

Par ailleurs, malgré une très large répartition mondiale: Europe méridionale, Afrique, Asie et Amérique tropicales (Magniez, 1983), les Stenasellidae actuels sont uniquement représentés par des genres et espèces anophtalmes et sans pigmentation tégumentaire (la coloration rose ou rouge de la plupart des espèces étant due à la présence d'un pigment, à rôle vraisemblablement respiratoire, en solution dans l'hémolymphe), alors que les Asellidae actuels comprennent, à côté des stygobies, des espèces pigmentées-oculées dulcicoles et également des microphtalmes plus ou moins dépigmentées, ce qui permet d'affirmer que les Stenasellidae sont certainement des stygobies d'origine thalassoïde directe, c'est-à-dire des lignées dont les ancêtres marins,

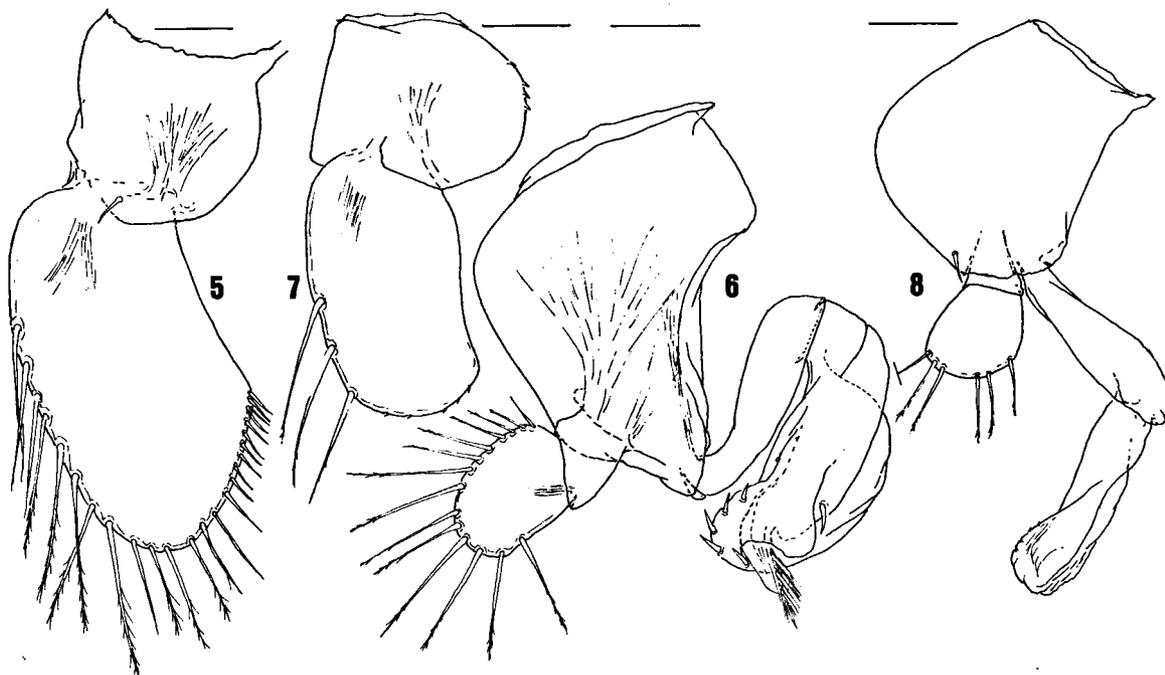


Figs 1-4. 1, *Stenasellus virei margalefi* du Rio Mijares, femelle adulte à oostégites réduits de 6 mm, $\epsilon = 500 \mu\text{m}$; 2, un pléopode I d'un mâle de 8 mm, *Stenasellus virei buchneri* de la Cueva Cullalvera, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 3, un pléopode II d'un mâle adulte de 6,75 mm, *Stenasellus virei buchneri* de la Cueva de Altamira, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 4, un pléopode II d'une femelle adulte à oostégites réduits de 10,75 mm, *Stenasellus virei buchneri* de la Cueva de la Estación de Santa Isabel de Quijas, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$.

déjà anophtalmes et sans pigmentation tégumentaire, ont donné une descendance qui s'est disséminée dans les eaux souterraines continentales, sans aucun passage par les eaux douces de surface; leur statut est donc très semblable à celui des Microcerberidae, minuscules Asellotes qui leur sont d'ailleurs étroitement apparentés. Ce mode de peuplement des eaux souterraines continentales semble commun pour les Crustacés (cf. Notenboom, 1991, par exemple pour les Amphipodes).

La biogéographie originelle des deux familles est également très différente, boréale pour les Asellidae, Nord-tropicale pour les Stenasellidae (le genre *Stenasellus* inclut des espèces inféodées aux eaux souterraines du Kenya, Somalie, Bornéo, Cambodge, Sumatra, Thaïlande, cf. Magniez, 1983, 1991). Remarquons qu'il n'existe

aucune parenté immédiate entre les Stenasellidae ibériques et les quelques espèces d'Afrique du Nord, ces dernières, appartenant à des genres purement africains (*Magniezia*, *Metastenasellus*, *Parastenasellus*) dont l'aire principale s'étend du Sénégal au Zaïre, ne dépassent d'ailleurs pas les régions subsahariennes (Magniez, 1984). Dans l'état actuel des prospections, il n'a pas été découvert de Stenasellidae dans la zone bétique de la péninsule ibérique ou dans la zone littorale du Maghreb, ce qui tend à prouver qu'il s'agit de stocks anciens de stygobies liés aux vieux boucliers continentaux émergés (bouclier ouest africain, bloc ibérique) et non aux zones d'émergence générale récente liées à l'orogénèse alpine. Au contraire, les Asellidae stygobies régionaux, genre *Proasellus* du S.E. de la péninsule ibérique et du Maghreb méditerranéen, sont étroitement



Figs 5-8. 5, un pléopode I d'un mâle adulte de 6 mm, *Stenasellus breuili* de la Cueva de Aitzquirri, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 6, un pléopode II du même, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 7, un pléopode I d'un mâle immature de 5,2 mm, *Stenasellus galhanoae* d'Almonaster de la Real, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 8, un pléopode II du même, la morphogénèse de l'article II de l'endopodite est inachevée, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$.

apparentés, l'expansion périméditerranéenne de leurs formes oculées n'étant certainement pas antérieure à la crise messinienne et leurs stygogénèses locales postérieures à cette crise, voire récentes.

Ainsi, les particularités biologiques des Stenasellidae montrent que leur adaptation aux eaux souterraines continentales est très ancienne et, bien que des représentants des deux familles cohabitent souvent dans des biotopes hypogés karstiques ou interstitiels, il n'est pas possible d'établir une relation de filiation entre les Stenasellidae et les Asellidae.

Les grands peuplements de Stenasellidae se trouvent dans les régions Nord-tropicales, ce qui montre l'origine et le caractère thermophiles de cette faune (Magniez, 1989). La péninsule ibérique est la région d'Europe la plus riche en espèces et il ceci semble dû à la conjonction de deux faits:

- La péninsule ibérique, de par sa situation, a été relativement épargnée par les périodes

glaciaires quaternaires, si bien que les éventuelles faunes stygobies antéquatennaires y ont été davantage conservées qu'ailleurs.

- La persistance d'une riche stygofaune actuelle (Henry et al., 1986) permet de postuler l'existence de faunes stygobies antéquatennaires abondantes dans la péninsule ibérique. Or, on sait qu'il s'agit d'un bloc continental ancien, ayant conservé en permanence des surfaces émergées depuis le Mésozoïque (Dercourt et al., 1993). C'est donc un site privilégié pour le maintien de lignées stygobies au cours des ères géologiques, alors que de nombreuses régions d'Europe ont subi des transgressions marines parfois récentes (Pliocène en Italie péninsulaire par exemple). Ainsi, dans la péninsule ibérique, des associations fortuites entre des stygobies d'origine thalassoïde ancienne (les Stenasellidae) et des limnostygobies beaucoup plus récentes (les Asellidae) se rencontreront fréquemment.

Les Sténasellides sont par ailleurs des organismes fouisseurs très actifs, si bien que certaines

espèces très eurytopes se rencontrent aussi bien dans les eaux libres du karst (depuis les suintements de la zone supérieure de percolation, les dépôts argileux des gours, jusqu'aux cavités noyées, cf. Magniez, 1974a) que dans les interstices des alluvions grossières (sables grossiers, graviers, galets) et même dans les alluvions fines (argiles, limons) où ils vont creuser des réseaux de galeries (Magniez, 1974b). Leur aptitude à se disséminer dans les milieux souterrains et à vivre dans les nappes phréatiques profondes est donc plus grande que celle d'autres Isopodes de taille similaire (Cirolanides, Sphéromiens, Janiroïdes, Asellides). Leur capture par les techniques de sondage dans les nappes phréatiques est, de ce fait, plus aléatoire que pour les Asellidae: un appâtage, au moyens d'appâts carnés facilite leur capture par la technique des sondages Bou-Rouch.

Les nombreux échantillons examinés ici ont été récoltés par N. Gourbault, F. Lescher-Moutoué et R. Rouch (1976, 1977), R. Rouch (1978), J. Notenboom et I. Meijers (1983, 1984, 1985, 1986), P. van den Hurk et R. Leys (1985, noté A85); il s'y ajoute quelques échantillons isolés. Les stations prospectées se répartissent dans 19 provinces (Alava, Albacete, Barcelona, Burgos, Castellón, Cuenca, Gerona, Guadajajara, Guipuzcoa, Huelva, Huesca, Lerida, Jaén, Navarra, Santander, Sevilla, Tarragona, Teruel et Vizcaya). Les deux premiers chiffres du numéro désignant chaque station correspondent toujours au millésime et permettent de reconnaître l'identité des prospecteurs. Nous les remercions tous très vivement de la confiance qu'ils nous ont témoignée en nous confiant cet abondant matériel destiné au Zoölogisch Museum d'Amsterdam (ZMA).

PARTIE TAXONOMIQUE

Dès 1924, Racovitza a reconnu que l'ensemble bassin aquitain + péninsule ibérique abritait deux espèces de Stenasellidae très différentes par la structure de leurs pléopodes: *S. virei* Dollfus, 1897, car.emend. Racovitza, 1924 et *S. breuili* Racovitza, 1924. Les découvertes plus récentes ont confirmé ce fait et il semble bien exister dans la péninsule deux lignées évolutives du genre

Stenasellus, l'une et l'autre plurispécifiques: le groupe '*breuili*' et le groupe '*virei*'.

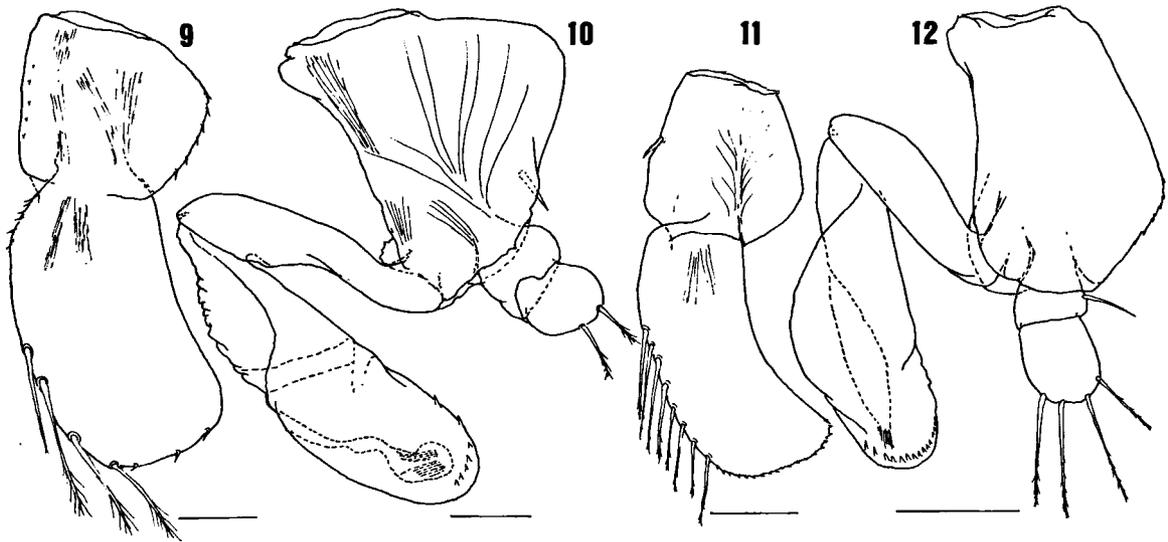
STENASELLUS DU GROUPE '*BREUILI*'

Les espèces de ce groupe présentent plusieurs caractères distinctifs: protopodite du pléopode I mâle sans rétinacle (Fig. 5), ou celui-ci représenté par une unique petite épine de forme simple (Fig. 11); endopodite du pléopode II mâle avec article distal (organe copulateur) cylindroïde, peu ou pas vrillé, très allongé et armé d'une couronne d'épines autour de l'orifice efférent subterminal (Fig. 6); exopodites du pléopode IV et du pléopode V ovales, très larges et plus grands que leur endopodite respectif, etc. Ce groupe semble purement ibérique et lié à la façade atlantique de la péninsule (Pays basque, Algarve, bassin du Guadalquivir).

Stenasellus breuili Racovitza, 1924

Cette robuste espèce rose-vif, bien différente de *S. virei*, était considérée comme très endémique, avec seulement 2 stations découvertes à l'origine et très proches l'une de l'autre: la Cueva de Alli (=Cueva Akelar, station-type), Larraun, Navarra et la Cueva de Aitzkirri, Oñate, Guipuzcoa. Elle fut décrite à partir d'un seul mâle de 8 mm de la Cueva Akelar et d'une femelle adulte à marsupium vide de 8 mm de la seconde grotte. Sa présence fut observée par H. J. Stammer (1936) dans les deux cavités et en 1966, G. Magniez et R. Rouch capturèrent à la station-type 7 adultes, les mâles atteignant 9 mm et les femelles 9,5 mm (Magniez, 1974a). Les pléopodes I et II du mâle (Figs 5 et 6) ont un aspect très caractéristique qui permet une identification facile.

Les récentes prospections étendent son aire jusqu'aux karsts littoraux de la région de Guernica, Vizcaya. Néanmoins, *S. breuili* reste nettement endémique, cantonné au pays basque et géographiquement très isolé des autres espèces de son groupe phylétique qui sont installées au Portugal méridional et en Andalousie. On pourrait considérer *S. breuili* comme une espèce relativement sténotope, surtout cantonnée dans l'ambiance karstique et n'ayant pas tendance à s'étendre dans l'interstitiel alluvial, ce qui permettrait



Figs 9-12. 9, un pléopode I d'un mâle de 2,9 mm, *Stenasellus bragai* de la station-type, $\epsilon = 50 \mu\text{m}$; 10, un pléopode II du même, $\epsilon = 50 \mu\text{m}$; 11, un pléopode I d'un mâle de 3,5 mm, *Stenasellus escolai* de Las Pajares, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 12, un pléopode II du même, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$.

d'expliquer la faible extension de l'aire. Les altitudes des stations vont de 10 à 630 m et leurs températures de 10,2 à 13,9°C, l'espèce semble donc adaptée à des eaux souterraines fraîches, comme c'est le cas pour le *Stenasellus virei hussoni* du karst nord-pyrénéen. Il est probable que les populations de l'espèce se développent dans les karsts noyés et profonds, les stations connues ne fournissant que quelques individus erratiques.

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

- 84-6/36 (19/06/1984). Puits, casa Echaocoa, Berezano, Oñate, Guipuzcoa, alt. 320 m, temp. 13,6°C: un jeune.

- 84-6/40 (19/06/1984). Cueva de Aitzkirri, Aranzazu, Oñate, Guipuzcoa, alt. 600 m, temp. 10,7°C: un mâle adulte de 6,0 mm et une femelle adulte à oostégites réduits de 7,5 mm.

- 84-6/33 (18/06/1984). Cueva de Alli, Alli, Larraùn, Navarra, alt. 630 m, temp. 10,2°C: une femelle ovigère de 11,0 mm.

- 83-11/49 (30/11/1983). Exsurgence pérenne, Cueva de San Pedro, Axpe de Busturia, Busturia, Viscaya, alt. 40 m, temp. 13,3°C: un mâle adulte de 7,7 mm.

- 83-12/2 = 84-6/41B (01/12/1983 et 20/06/1984). Exsurgence pérenne, Cueva

Argatxa, Argatxa, Gautégui de Arteaga, Viscaya, alt. 10 m, temp. 13,2 et 13,9°C: 3 + 1 jeunes.

- 83-12/3 (01/12/1983). Exsurgence captée, Manantial Rekalde 3, Celayetas, Gautégui de Arteaga, Viscaya, alt. 40 m, temp. 13,1°C: deux jeunes.

- 84-6/42 = 83-11/50 (20/06/1984 et 30/11/1983). Exsurgence pérenne, Manantial de Iturgoyen, Altamira de San Cristobal, Busturia, Viscaya, alt. 20 m, temp. 12,2 et 12,5°C: un jeune.

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoölogisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 677.

Stenasellus galhanoae Braga, 1962

S. galhanoae est une robuste espèce (jusqu'à 10 mm pour le mâle et 13 mm pour la femelle à la localité-type), de couleur rouge-pourpre sur le vivant. Les pléopodes sexuels, pléopode II femelle, pléopode I mâle (Fig. 7) et pléopode II mâle (Fig. 8) sont très caractéristiques, en particulier l'article distal de l'endopodite du Pl. II mâle, de forme tubulaire, légèrement élargi distalement et armé de quelques épines marginales, plus grêles que

celles de *Stenasellus brevili*.

L'aire précédemment connue pour l'espèce était lusitanienne: puits obscurs des régions de S. Brás de Aportel (localité-type), de Lagos et de Tavira; elle s'étend donc à l'Est, au delà de la vallée du Rio Guadiana, vers l'Andalousie. Les individus capturés en milieu interstitiel à la station A85/6-31 sont notablement plus petits que ceux vivant en eau libre dans les puits de l'Algarve, mais ce fait est courant chez toutes les espèces de Stenasellidae qui habitent à la fois les deux types de milieu souterrain.

LOCALITÉ ET MATÉRIEL

Numéro de collection pour cette station: Zoölogisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 678.

- A85/6-31 (25/06/1985). Sondage Bou-Rouch Embalse de los Asturianos, Almonaster de la Real, Huelva, alt. 220 m, temp. 23,5°C: trois mâles de 5,2; 4,8 et 3,8 mm; une femelle à marsupium vide de 5,8 mm; six femelles adultes de 6,0; 5,1; 5,0; 5,0; 4,2; 4,0 mm, plus deux fragments d'adultes et 13 jeunes de 2,9 à 2,2 mm. Cohabitation avec le minuscule (2 mm) *Synasellus hurki* Henry & Magniez, 1995, qui pourrait constituer une proie pour le Sténasellide beaucoup plus robuste (Henry & Magniez, 1995).

Stenasellus bragai Magniez,

La station-type de ce Sténasellide interstitiel très gracile (mâle de 3,2 et femelle de 3,4 mm) se trouve dans le sous-écoulement du Guadalquivir, à 10 km en amont du confluent avec le rio Guadiana Menor (il y cohabite avec *Stenasellus escolai* Magniez, 1977, espèce beaucoup plus robuste). Une seule nouvelle station de l'espèce a été mise en évidence, dans le même type de milieu, à une vingtaine de km en amont. Par ailleurs, des stations nouvelles, où l'espèce cohabite avec *Stenasellus escolai*, existent très loin en aval, jusqu'aux environs de Séville. L'aire reconnue pour l'espèce comprend donc maintenant la plus grande partie de la vallée alluviale moyenne et inférieure du Rio Guadalquivir mais, pour l'instant, ses biotopes connus sont uniquement psamiques. Le pléopode I mâle est démuné de rétina-cle (Fig. 9); l'article distal de l'endopodite du pléopode II mâle est oblong et montre une série

d'environ 7 courtes épines submarginales dans la région distale (Fig. 10).

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

- 84/1-4 (24/01/1984): SBR dans le Guadalquivir, région de Mogón, Jaén, alt. 450 m, temp. 9,6°C: un individu immature de 2 mm environ.

- A85/6-41 (28/06/1985) SBR Rio Guillema, Guillema, Sevilla, alt. 25 m, temp. 26,8°C: 4 individus de 1,5 à 2,9 mm (cohabitation avec *S. escolai*).

- A85/6-51 (30/06/1985). Puits, Los Pajares, Cantillana, Sevilla, alt. 30 m, temp. 19,8°C: 1 mâle de 2,9 et 1 femelle de 3 mm (cohabitation avec *S. escolai*).

- A85/7-3 (01/07/1985). SBR, pont de la route C431 sur Rio Guadalvarcar, Lora del Rio, Sevilla, alt. 35 m, temp. 23,6°C: 6 immatures de 2 à 2,2 mm (2 mâles et 4 femelles), (cohabitation avec *S. escolai*).

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoölogisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 679.

Stenasellus escolai Magniez, 1977

La station-type de cette espèce est la même que celle de la minuscule espèce *Stenasellus bragai*, étudiée plus haut. Les nouvelles stations indiquent que l'interstitiel du Guadalquivir, ainsi que celui de certains de ses affluents de rive Nord, y compris les nappes phréatiques attenantes, sont colonisés par *Stenasellus escolai* depuis la région de Mogón jusqu'à Séville et même plus en aval, car la localité la plus littorale est aux environs de Huelva. L'espèce est beaucoup plus grande que *S. bragai*, puisque le plus grand individu capturé atteint 7,5 mm. Le protopodite du pléopode I mâle porte, au milieu de sa marge médiale, une épine simple faisant fonction de rétina-cle (Fig. 11); l'article distal de l'endopodite du pléopode II mâle est relativement grêle (Fig. 12), mais sa marge distale porte une rangée de courtes épines beaucoup plus nombreuses que dans les autres espèces (17 à 20 sur les exemplaires examinés).

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

- 84/1-3 (24/01/1984). Puits, barrio San Pedro Lope, Mogón, Jaén, alt. 450 m, temp.

14,1°C: 1 jeune de 1,8 mm.

- 84-7/17 (24/07/1984). Puits, au S de la route C431, O de Las Pajares, Sevilla, alt. 75 m, temp. 22,2°C: 3 mâles de 3,5; 2,9 et 2,6 mm, 2 femelles de 2,5 et 2,3 mm, des jeunes de 1,5 mm.

- 84-7/18 (24/07/1984). Puits, au S de la route C431, au N du Rio Galapagual, Villanueva del Rio, Sevilla, alt. 75 m, temp. 20,2°C: 1 mâle jeune de 2,9 mm et 1 jeune de 2,1 mm.

- 84-7/19 (24/07/1984). Puits, au S d' Alcolea del Rio, Sevilla, alt. 75 m, temp. 19,7°C: 1 jeune de 2 mm.

- A85/6-20 (24/06/1985). Puits, Urbanización Fuente Aroche, Gibraleon, Huelva, alt. 45 m, temp. 20,8°C: 1 mâle adulte de 6,0 mm, 1 femelle sans oostégites de 4,2 mm et 15 jeunes de 1,5 à 2,9 mm.

- A85/6-39 (27/06/1985). Puits, La Zarzuela, Zufre, Huelva, temp. 17,6°C: fragments de 2 individus.

- A85/6-41 (28/06/1985) SBR, Rio Guillema, Guillema, Sevilla, alt. 25 m, temp. 26,8°C: 2 jeunes de 2,4 et 2,9 mm. Cohabitation avec *S. bragai*.

- A85/6-44 (29/06/1985). SBR, Embalse de la Minilla, El Ronquillo, Sevilla, alt. 120 m, temp. 26,0°C: 6 jeunes de 1,5 à 1,8 mm.

- A85/6-50 (30/06/1985). Puits, Los Pajares, Cantillana, Sevilla, alt. 30 m, temp. 20,6°C: 1 mâle de 5,9 mm, 5 jeunes de 1,5 mm.

- A85/6-51 (30/06/1985). Puits, Los Pajares, Cantillana, Sevilla, alt. 30 m, temp. 19,8°C: 1 mâle de 7,5 mm. Cohabitation avec *S. bragai*.

- A85/6-52 (30/06/1985). Puits, Los Pajares, Cantillana, Sevilla, alt. 30 m, temp. 20,6°C: 1 jeune de 1,7 mm environ.

- A85/6-53 (30/06/1985). Puits, carretera de Brenes, Cantillana, Sevilla, alt. 35 m, temp. 19,6°C; 1 jeune de 1,5 mm.

- A85/7-2 (01/07/1985). SBR, Retortillo, Peñafior, Sevilla, alt. 55 m, temp. 21,0°C: 4 mâles de 3,3 à 4,2 mm, 1 femelle à marsupium vide de 6 mm, 4 femelles sans oostégites de 4 à 5 mm et 34 jeunes de 1,5 à 3,1 mm.

- A85/7-3 (01/07/1985). SBR, pont de la route C431 sur Rio Guadalvarcar, Lora del Rio, Sevilla, alt. 35 m, temp. 23,6°C: 15 mâles de 5 à 3,6 mm, 4 femelles à marsupium vide de 5,3 à 4,2 mm, 9 femelles immatures et matures de 4,9 à 3 mm et environ 30 jeunes de 1,5 à 1,7 mm.

Cohabitation avec *S. bragai*.

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoölogisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 680.

REMARQUE

Relations de *Stenasellus escolai* avec *Stenasellus magniezi* Escolá, 1976: la localité-type de cette dernière forme se situe dans le bassin hydrographique du Rio Guadalete, au Sud de celui du Rio Guadalquivir (Cueva de los Bermejales, Arcos de la Frontera, Cádiz), mais nous n'avons aucun prélèvement provenant de la partie Sud de la vallée du Rio Guadalquivir ou de celle du Rio Guadalete. *S. magniezi* et *S. escolai* semblent morphologiquement très proches l'un de l'autre et il serait nécessaire de disposer d'individus de grande taille, à chétotaxie complète afin de comparer les deux formes et de préciser leur relation phylétique. S'il s'avère qu'il s'agit de deux variants géographiques de la même espèce, celui du bassin du Rio Guadalete devrait prendre le nom de *Stenasellus magniezi magniezi* et celui du Guadalquivir *S. magniezi escolai* en application de la règle d'antériorité.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS SUR LE GROUPE 'BREUILI'

Alors que son espèce-type vit au pays basque, le groupe '*breuili*' apparaît surtout cantonné dans la partie S.O. de la péninsule (Algarve, bassins des Rios Guadalquivir et Guadalete), ce qui souligne son caractère thermophile originel (les températures des stations de *S. escolai*, par exemple, sont comprises entre 14,1°C et 26,8°C). Cette répartition présente, d'une part, un caractère résiduel, par suite de l'immense hiatus existant entre l'aire principale sévillanne et l'aire basque de *S. breuili* et, d'autre part, l'indice d'une expansion récente (vraisemblablement quaternaire), de l'aval vers l'amont, dans les alluvions de la moyenne vallée du Guadalquivir. En effet, les sous-écoulements des hauts bassins du Guadalquivir et de ses affluents de montagne, aux eaux plus fraîches, ont fourni uniquement des *Proasellus stygobies*, qui seront étudiés par ailleurs (Groundwater Crustaceans of Spain, 17) et aucun *Stenasellus*.

Une question se pose également: la basse vallée du Rio Guadiana se trouve incluse dans l'aire

du groupe (plus précisément celle de *S. galhanae*); les eaux souterraines de ce vaste bassin hydrographique sont-elles peuplées par des Sténaselles de ce groupe? On remarquera enfin qu'il n'a pas été rencontré de cohabitation entre *Stenasellus* du groupe 'breuili' et du groupe 'virei', alors que les cohabitations entre deux Sténasellides sont possibles, lorsqu'il s'agit d'espèces aux caractéristiques différentes (exemples des *Stenasellus bragai* et *escolai* du Rio Guadalquivir, des *Parastenasellus* et *Magniezia* africains, des *Mexistenasellus* d'Amérique): les deux groupes ibériques 'breuili' et 'virei' sont deux entités biogéographiquement indépendantes, l'une atlantique, l'autre méditerranéenne (Figs 39 à 42).

STENASELLUS DU GROUPE 'VIREI'

Ce groupe constitue un ensemble homogène au sein du genre *Stenasellus* Dollfus, 1897. Les espèces et sous-espèces qui le composent se distinguent par le protopodite du pléopode I mâle avec un crochet rétinaculaire complexe à extrémité denticulée (Fig. 2) et dont l'insertion sur la marge interne est très basale; l'endopodite de leur pléopode II mâle présentant un article distal fusôïde, plus ou moins vrillé, démuné de couronne d'épines distales et à extrémité aiguë (Fig. 3); les exopodites du pléopode IV et du pléopode V, initialement lamellaires et larges (Figs 33 et 34), tendent à devenir étroits ou même styliformes (Figs 16 et 27), (cf. Henry & Magniez, 1983).

La répartition générale est manifestement tyrrhénienne (bassin de l'Ebre et zones voisines, Catalogne, Bassin aquitain, Languedoc, bloc corso-sarde). La présence de *Stenasellus racovitzai* Razzauti, 1925 (forme étroitement apparentée à *S. virei* et au *S. buili* Remy, 1949 du Languedoc) en Corse, Sardaigne et également dans une petite écaille continentale de Toscane occidentale, géologiquement liée au bloc corso-sarde, semble montrer en effet que la souche commune à ces trois lignées devait vivre dans les eaux souterraines du continent catalano-provençal avant sa rupture de l'Éocène moyen; cette rupture ayant provoqué l'ouverture du bassin de la Méditerranée occidentale et la migration vers l'Est de la masse continentale corso-sarde (cf. Magniez, 1983).

Stenasellus virei Dollfus, 1897

Décrite sommairement en 1897 à partir d'un seul exemplaire du gouffre de Padirac (Lot, France), l'espèce fut redécrite en grand détail par Racovitz (1924, 1950) à partir de populations cavernicoles des Pyrénées (Grotte du Mont-de-Chac, *Biospeologica* n° 152 et 556). Dès 1911, elle avait été capturée en Espagne (Solencio de Morrano, prov. Huesca, *Biospeologica* n° 460, 28/06/1911). En 1936, Stammer nomma *S. buchneri* des individus issus de la Cueva de Altamira (Santander) et en 1942, Braga désigna sous le nom de *S. nobrei* ceux capturés dans un puits de Foz do Douro dans la banlieue de Porto (Portugal).

A la suite de la mise en évidence de nombreuses nouvelles localités, une révision systématique se révélait indispensable: tous les Sténaselles du bassin aquitain, des karsts des Pyrénées centrales, des Pyrénées Orientales, de Catalogne, de la région cantabrique et du bassin inférieur du Douro présentent des affinités extrêmement fortes entre eux (identité de structure des pléopodes mâles en particulier), alors que les autres espèces du groupe (*S. buili* du Languedoc et *S. racovitzai* de Corse et Toscane) s'en distinguent aisément; leur parenté est donc plus étroite. Il fut ainsi proposé (Magniez, 1968), de considérer *S. virei* comme une espèce polytypique, incluant 5 sous-espèces géographiques: *S. v. virei* de la localité-type de Padirac et des nappes alluviales du bassin aquitain, *S. v. hussoni* des karsts des Pyrénées Centrales, *S. v. boui* de l'hyporrhéique du haut bassin du Salat, *S. v. angelieri* de l'interstitiel des fleuves côtiers du Roussillon (Têt, Tech) et *S. v. buchneri* des karsts de Santander; les individus de Foz do Douro restant dans l'attente d'un réexamen.

Les récentes prospections (Gourbault, Lescher-Moutoué et Rouch, 1977, 1978; Notenboom, 1983-1984, 1985, 1986, plus quelques prélèvements isolés), montrent que des populations de Sténaselles appartenant à la "nébuleuse *virei*", sont présentes dans les eaux souterraines des bassins hydrographiques de tous les fleuves côtiers entre Perpignan et le sud de la prov. Castellón (de la Têt au Rio Palancia), de nombreux affluents Nord et Sud de l'Ebre, dans la région cantabrique et même dans le haut bassin

du Tage (Cuenca). La station la plus méridionale se situe aux confins des bassins du Rio Jucar et du Rio Segura (Riópar, Albacete). La plupart de ces peuplements appartiennent aux entités systématiques déjà nommées (*virei virei*, *virei angelieri*, *virei buchneri* et *virei nobrei*), mais certaines, endémiques de la prov. Castellón, méritent de constituer des coupures systématiques nouvelles au sein du complexe '*Stenasellus virei*' auquel nous proposons plus loin d'attribuer le statut de super-espèce.

Stenasellus virei virei Magniez, 1968

Ce variant a été défini pour les populations du gouffre de Padirac et des nappes phréatiques du bassin aquitain (Garonne et ses affluents). Pourtant, Racovitza (1950, p.60) déclarait à propos des Sténaselles du Solencio de Morrano (Huesca): 'Je n'ai pu trouver aucune différence essentielle entre ces exemplaires et ceux recueillis en France...'. Il existe donc, au Sud des Pyrénées, des peuplements de *S. virei* morphologiquement très similaires aux formes aquitaines désignées comme *S. virei virei*. Nous les désignons ici comme *S. virei virei*. Ainsi, en 1978, Escolà publie des dessins de pléopodes de Sténaselles de la Cova del Conill, Horta de Sant Joan, Baix Ebre qui correspondent à l'aspect connu chez *S. virei virei* au Nord des Pyrénées.

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

Prov. Alava:

- 83-11/32 (16/11/1983). Exsurgence, Artzegi'Ko Goba, Sierra de Gorbea, Cigoitia, alt. 820 m, temp. 8,2°C. (3 mâles de 7,0; 6,5 et 5,1 mm, 1 jeune).

- 84-4/26 A,B (12/04/1984). Exsurgence, Cueva de Mairuelegorreta 1, Sierra de Gorbea, Cigoitia, alt. 880 m, temp. 6,3 et 7,2°C. (4 mâles de 5,8; 4,9; 4,7 et 3,8 mm; 1 femelle adulte de 6,2 mm et 1 femelle immature de 4,0 mm. [lot A]; 1 mâle de 4,5 mm, 1 jeune plus 1 petite femelle de 2,1 mm de *Proasellus chappuisi* [lot B]).

Prov. Huesca:

- 11-06/28 (28/06/1911). Solencio de Morrano, Morrano (R. Jeannel et E. G. Racovitza leg.: 1 mâle adulte, 1 femelle à marsupium vide et 2 femelles à oostégites réduits, Biospeologica n° 460).

- 78-09/04 (12/09/1978) SBR, Rio Vero

(Cinca/Ebro), en amont d' Huerta de Vero (1 jeune de 1,6 mm).

- 78-09/05A (13/09/1978). SBR, Rio Vero (Cinca/Ebro) Barbastro (7 jeunes de 1,6 à 2 mm, plus 2 *Proasellus stygobies*).

- 78-09/05B (13/09/1978). SBR, Rio Vero (Cinca/Ebro), Barbastro, en amont du village, sous le pont (3 mâles jeunes de 4, 4,7 et 4,9 mm, 2 femelles sans oostégites de 4,8 et 5,5 mm, 1 jeune de 2,8 mm, plus des fragments).

- 78-09/08 (13/09/1978). SBR, Rio Alcanadre (Cinca/Ebro), Bierge, au pied du barrage (des fragments plus 3 jeunes de 1,9 à 2,1 mm).

- 78-09/12 (14/09/1978). SBR, Rio Aragon (Ebro), Sta. Cilia de Jaca (1 jeune de 3,2 mm).

- 80-09/18 (18/10/1980). Cova dels Graners, Saravilla, (X. Bellés leg.: 1 femelle à marsupium vide de 11,5 mm et 1 femelle à oostégites réduits de 10 mm).

- 84-6/4 (08/06/1984). SKC, Rio Guatizalema (Cinca, Ebro), pont près de Sipán, alt. 530 m, temp. 12,7°C. (1 femelle de 5,9 mm avec une dizaine d'oeufs dans le marsupium).

Prov. Lerida:

- 72-09/18 (??/09/1972). SBR, E.11, affluent de rive gauche du Rio Noguera Ribagorzana au barrage de Pont de Suert (C. Bou leg.: 1 jeune de 2,1 mm).

- 72-09/18 (??/09/1972). SBR, E.13, Rio Noguera Pallaresa au défilé des Collegats (C. Bou leg.: 1 femelle sans oostégites de 4,4 mm et 15 jeunes de 1,6 à 2,5 mm).

- 76-09/04 (10/09/1976). SBR, Rio Noguera Ribagorzana entre Arén et Puente de Monta-ana. (8 jeunes de moins de 2 mm).

- 81-01/10 (10/01/1981). Forat de l' Or, Portell dels Terradets, Lerida (C. Hernando leg.: 2 femelles à oostégites réduits de 11,8 et 10,9 mm).

Prov. Tarragona:

- 69-08/18 (18/08/1969). Cueva de Can Masiet, La Riba, (F. Fadrique leg.: 1 mâle de 5,3 mm).

- 74-09/23 (23/09/1974). Cueva de Capçanes, Capçanes (J. Comas leg.: 1 jeune de 2,4 mm).

- 78-09/18 (16/09/1978). SBR, Rio Gaya, Santes Creus (4 mâles de 5; 4,8; 4,4 et 4,1 mm, 3 femelles sans oostégites de 6; 5,1 et 4,1 mm, 30 jeunes de 1,8 à 3,9 mm).

- 86-8/2 (07/08/1986). Exsurgence temporaire, Cova de la Fou, 5 km S.E. de Capçanes, Tarragona, alt. 200 m. (2 femelles à oostégites réduits de 9 et 8,9 mm, 1 femelle à marsupium vide de 9 mm et 1 jeune de 2,1 mm).

- 86-8/6 (08/08/1986). SBR, Fuente Llodriga, 2 km S.E. Capafonts, alt. 700 m. (2 jeunes de 3,5 et 2,9 mm).

- 86-8/11 (10/08/1986). Puits à 50 m S. de Riu Corb, Nalec, alt. 500 m. (4 mâles de 6,9; 6,3; 6 et 5,3 mm, 2 femelles sans oostégites de 6,1 et 5,5 mm, 1 jeune de 2 mm).

Prov. Teruel:

- 84-5/12 (05/05/1984). Puits à l'E. de la route Valderrobres-Arnès à 0,8 km de Valderrobres, alt. 520 m, temp. 13,4°C. (1 femelle ovigère de 7,7 mm, 3 femelles à oostégites réduits de 8; 6,8 et 6,5 mm et 5 jeunes de moins de 2 mm).

Prov. Guadalajara:

-73-04/20 (20/04/1973). Cueva del Tornero, Checa (Tajo) (J. Muniesa leg.: 1 femelle sans oostégites de 5,7 mm; cette grotte est également la station-type de *Bragasellus lagari* Henry & Magniez, 1973).

Prov. Cuenca:

- 76-09/28 (16/09/1976). SBR, résurgence de Huete (Rio Mayor/Tajo), entre Cerrascosa del Campo et Huete (1 femelle sans oostégites de 4 mm).

- 84-8/6 (05/08/1984). Exsurgence temporaire (Tajo), Cueva del Royo Malo, Poyatos, alt. 1120 m, temp. 11,2°C. (1 jeune de 2,4 mm).

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoologisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 683.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La forme *S. virei virei* est caractérisée morphologiquement par ses exopodites des pléopodes IV et V relativement grêles et styliformes, l'article distal du IV étant bien plus court que le proximal et ne portant que quelques soies distales (Figs 13 à 19). Elle semble très largement répandue, aussi bien au Nord qu'au Sud des Pyrénées, ceci étant dû à sa dispersion dans l'hyporhéique de deux grands bassins hydrographiques, celui de l'Ebre et celui de la Garonne. On pourrait l'interpréter comme une étape évolutive de la réduction des exopodites IV et V et admettre que cette évolu-

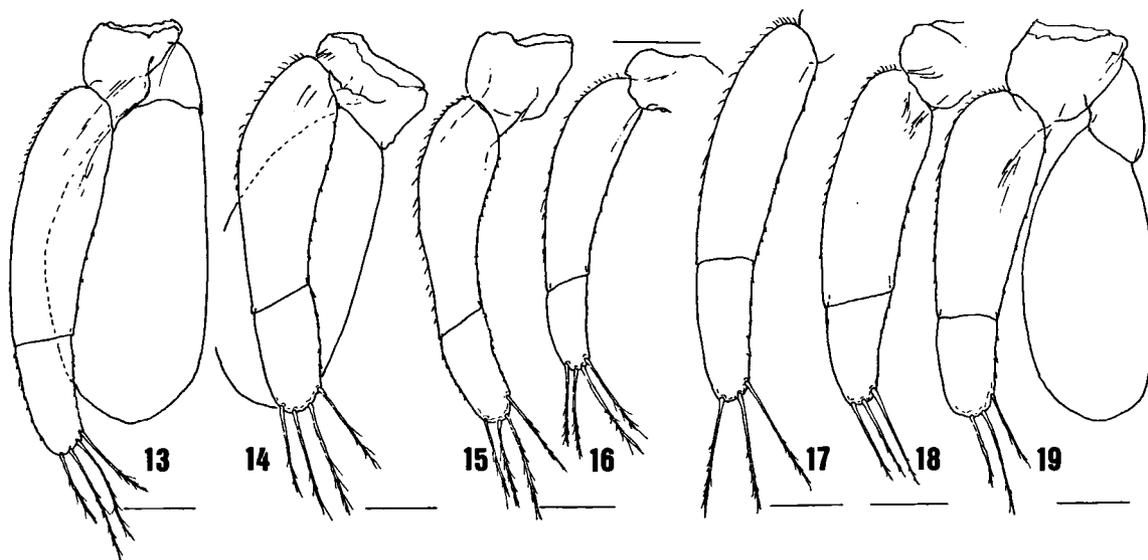
tion s'est produite indépendamment de part et d'autre de l'axe pyrénéen; mais si cette forme *virei* correspond à une seule entité systématique monophylétique, sa présence de part et d'autre de l'axe pyrénéen implique l'existence de communications aquifères entre les deux versants au moins lors d'épisodes climatiques favorables (on peut rappeler à cette occasion l'existence d'un Asellide stygobie endémique transpyrénéen: *Proasellus aquaealidae* (Racovitza, 1922), présent à la fois dans les hautes vallées des Gaves, versant Nord et de l'Aragon, versant Sud). Dans ce cas, le peuplement aquitain doit être considéré comme secondaire par rapport au peuplement Sud-pyrénéen.

Certains *S. virei virei* aquitains ont eux-mêmes poursuivi plus loin l'évolution régressive de leurs exopodites IV et V, pour donner le variant montagnard *S. virei boui* Magniez, 1968 du haut bassin du Salat, sur le versant Nord-pyrénéen. Un autre indice de la mobilité de *S. virei virei* est la présence de représentants dans l'hyporhéique du Rio Gaya (78-09/18), en compagnie de *Bragasellus lagarioides* Afonso, Henry & Magniez, 1996, ce qui est la preuve de communications entre ce petit bassin méditerranéen et celui de l'Ebre, ayant permis les migrations de ces deux Asellotes.

La pérennité de populations isolées au Sud de l'Ebre (en Guadalajara, Cuenca), le système hyporhéique de l'Ebre et de ses affluents Sud étant envahi par un autre variant, semble prouver que l'aire de *S. virei virei* a subi des alternances d'expansions et de retraits, sans doute liées aux alternances climatiques du Quaternaire. Au Nord des Pyrénées, nous avons déjà indiqué que l'aire de *S. v. virei* est, pour l'essentiel, une aire de conquête récente, par migration active dans les chenaux alluviaux (Postglaciaire): cas de l'hyporhéique des affluents Nord de la Garonne et de la Dordogne (Magniez, 1978).

Stenasellus virei angelieri Magniez, 1968

Ce variant de *S. virei* a été défini d'après les seules populations connues en 1968, celles des nappes phréatiques des rivières Tech et Têt, dépt. Pyrénées-Orientales, France. Ces populations interstitielles ne comportant pas de très grands mâles adultes, la plupart des caractères différentiels ont été donnés sous réserve de rectifications



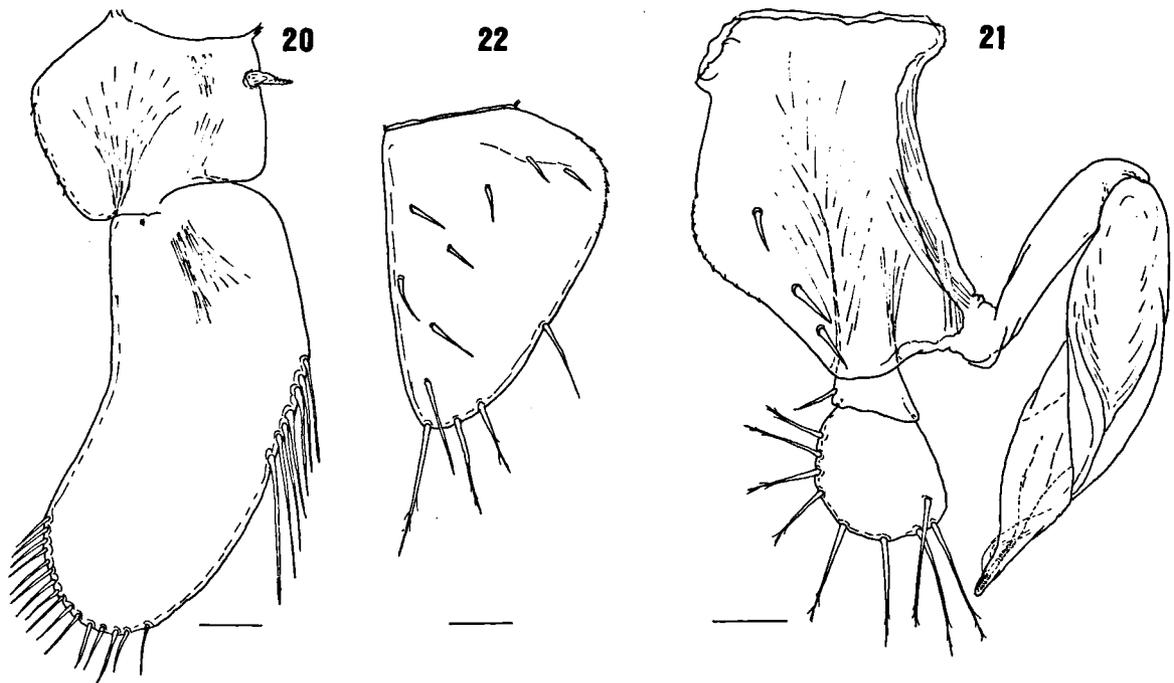
Figs 13-19. Aspect du pléopode IV de *Stenasellus virei virei*. 13, femelle à marsupium vide de 9,5 mm du Solencio de Morrano, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 14, femelle de 9 mm à oostégites réduits de Toulouse, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 15, mâle de 8 mm du Gouffre de Padirac, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 16, femelle adulte de 6,2 mm de la Cueva de Mairruelegorreta, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 17, femelle sans oostégites de 5,7 mm de la Cueva del Tornero, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 18, femelle à oostégites réduits de 8 mm de Valderrobres, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 19, mâle de 5 mm du Rio Gaya, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$.

ultérieures. L'un d'eux cependant, heureusement observable aussi bien sur les mâles que sur les femelles, a retenu particulièrement l'attention: la forme en croissant relativement large de l'exopodite des pléopodes IV, rappelant un peu celle de *S. nobrei* et *S. v. buchneri* et s'opposant à l'aspect styloforme de cette rame chez *S. virei virei*, *S. v. boui* et *S. v. hussoni* (Magniez, 1968, fig. 5E).

Pourtant, cet exopodite de *S. v. angelieri* se distingue de celui de tous les autres variants par la position de sa suture interarticulaire très médiane, ménageant deux articles de longueur presque identique (la longueur de l'article distal représente 0,46 à 0,48 fois celle de la rame entière) (Figs 23, 25, 26), alors que, partout ailleurs, l'article distal est bien plus court que le proximal. Par contre, l'exopodite V (Figs 24 et 27) est grêle comme chez *S. virei virei*.

En 1978, Escolà publie des dessins de pléopodes de Sténaselles provenant de la Cova Simanya (el Montcau), Sant Llorenç del Munt, Mura, Barcelona et ils sont exactement de type 'angelieri'. Il en est de même pour les captures provenant d'autres grottes que nous avons examinées: Avenc dels Pouetons, Montserrat,

Barcelona (N. Garcia leg. 25/10/1970: 1 femelle à marsupium vide de 7,2 mm et 1 femelle à oostégites réduits de 7,9 mm); Bofia de San Jaime, Avià, Barna, Barcelona (F. Fadrique leg., 02/06/1974: 1 femelle intersexuée de 7,6 mm, avec des oostégites réduits, des pléopodes I de type mâle et des pléopodes II en voie de morphogenèse mâle - ce prélèvement comprenant en outre 2 Amphipodes stygobies et un Oniscoïde troglobie); Cova de la Torre, Sant Feliu de Pallarols, Gerona (X. Bellés leg., 20/03/1976: 1 mâle de 4,15 mm); Cueva de Beuda, EGE.20, Gerona (L. Deharveng leg. ??/07/1982: 1 mâle de 8 mm; Avenc de la Cabana d'en Garrava (karsts du haut bassin du Rio Segre), Toloriu, Lerida (F. Fadrique leg.: 1 mâle de 5,5 mm, 3 femelles à oostégites réduits de 7,9; 6,9 et 6 mm et 1 femelle à marsupium vide de 7,9 mm). Ainsi, l'aire principale de *S. v. angelieri* se limite étroitement à la Catalogne littorale (le bassin de l'Ebre étant totalement exclu) et cette forme est présente aussi bien en milieu karstique (où l'on trouve plus facilement de grands individus, morphologiquement plus typiques) que dans les nappes alluviales des fleuves méditerranéens (où les captures ren-



Figs 20-22. 20, un pléopode I d'un mâle adulte de 8 mm de la Cueva de Beuda, *Stenasellus virei angelieri*, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 21, un pléopode II du même, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 22, un pléopode II d'une femelle ovigère de 6 mm de Sant Miquel de Fluvia, *Stenasellus virei angelieri*, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$.

ferment souvent des juvéniles et de jeunes adultes). Les présentes prospections montrent sa présence exclusive dans l'interstitiel des bassins hydrographiques des Rios Mugo, Fluvià, Ter, Llobregat et leurs affluents, où il cohabite souvent avec des *Proasellus stygobies* (*P. lescherae* Henry & Magniez, 1978 ou son variant *P. phreaticus* Sabater & De Manuel, 1988). L'aire de répartition de *S. v. angelieri* paraît donc restreinte et bien délimitée, isolée des grands bassins hydrographiques. On peut en déduire qu'il s'agit d'un variant ancien et endémique de *S. virei*. Pourtant, des individus extrêmement semblables à ceux de Catalogne ont été découverts dans la province d'Albacete (n° 74-06/02), (Figs 26 et 27) et on peut se demander si la répartition actuelle ne correspond pas à une aire résiduelle ?

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

Aire catalane:

- 78-09/24B (17/09/1978). SBR, Rio Cardoner (Llobregat), Lerida: 1 femelle à oostégites réduits de 7,4 mm, 1 femelle sans oostégites

de 4 mm et 3 jeunes de 2 à 3,8 mm.

- 78-09/27A (15/09/1978). SBR, Rio Burro (Fluvia), Gerona: 1 femelle sans oostégites de 4 mm et 8 jeunes de 1,5 à 3 mm.

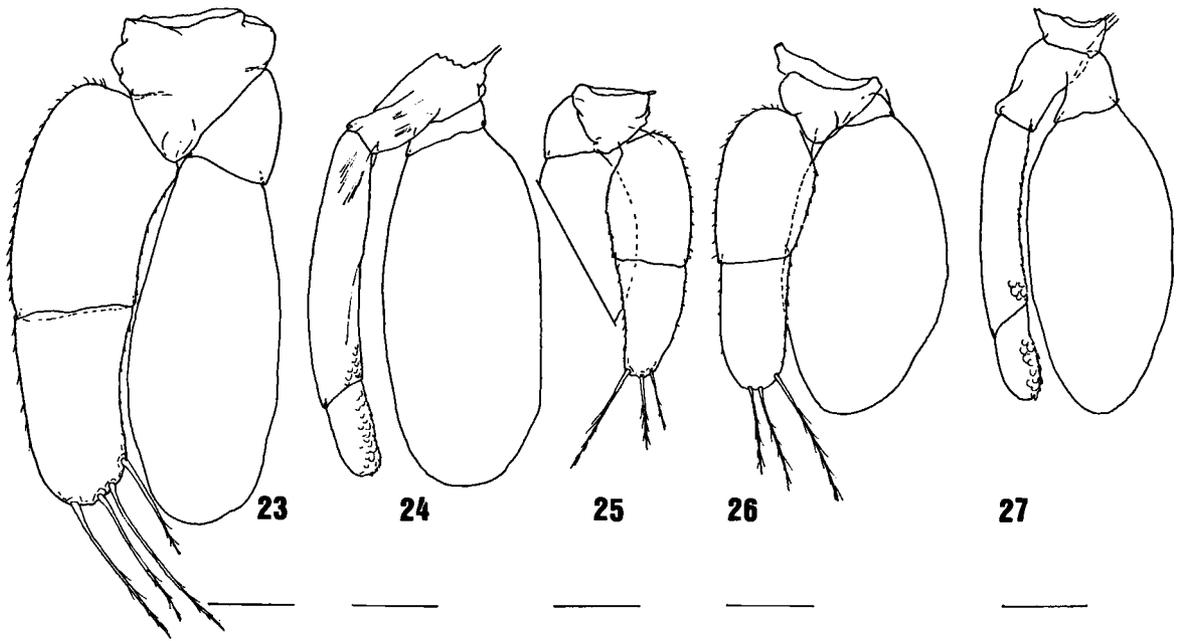
- 78-09/27B (15/09/1978). SBR, Rio Burro (Fluvia), Gerona: 1 femelle sans oostégites de 6,3 mm et 3 jeunes de 1,8 à 2,7 mm.

- 78-09/28B (19/09/1978). SBR, Rio Muga, Albaña, Gerona: 2 jeunes de 2,9 et 3,5 mm.

- 78-09/30 (21/09/1978). SBR, Rio Fluvia, Gerona: 3 mâles de 5,4 ; 5,2 et 5,1 mm, 2 femelles à marsupium vide de 7 et 5,8 mm, 1 femelle à oostégites réduits de 5,1 mm, 2 femelles sans oostégites de 5,2 et 5,1 mm, 34 jeunes de 1,6 à 3,9 mm.

- 86-8/20 (12/08/1986). Puits, à environ 1,5 km d'Anglès, Gerona, alt. 200 m: 1 femelle sans oostégites de 6,5 mm.

- 86-8/30 (13/08/1986). SBR, Rio Fluvia, pont de chemin de fer au SW de Sant Miquel de Fluvia, Gerona, alt. 50 m: 8 mâles de 7,0 à 4,7 mm (moyenne: 5,5), 1 femelle à marsupium vide de 6 mm, 5 femelles à oostégites réduits de 6,9 à



Figs 23-27. *Stenasellus virei angelieri*. 23, un pléopode IV d'un mâle de 6 mm de Garriguella, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 24, un pléopode V d'un mâle de 8 mm de la Cueva de Beuda, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 25, exopodite d'un pléopode V d'un mâle de 5,4 mm de Sant Miquel de Fluvia, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 26, un pléopode IV d'une femelle adulte de 7,1 mm de la Cueva de Los Chorros, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 27, un pléopode V de la même, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$.

5,3 mm (moyenne 6,2), 7 femelles sans oostégites de 6 à 4,6 mm (moyenne 5,1) et 21 jeunes de 1,6 à 4 mm.

- 86-8/31 (13/08/1986). SBR, Rio Fluvia près Orfes, Gerona, alt. 50 m: 1 mâle de 4,5 mm; 11 femelles à marsupium vide de 5 à 6 mm (moyenne 5,7) et 1 jeune de 2 mm.

- 86-8/33 (14/08/1986). Puits, Parets d'Empurda, 13 km SSW Figueres, Gerona, alt. 50 m: 1 jeune de 2 mm environ.

- 86-8/40 (14/08/1986). Puits, à env. 2 km de Garriguella, 12 km NE Figueres, Gerona, alt. 50 m: 1 mâle de 6 mm, 1 femelle ovigère de 7,5 mm avec larves marsupiales, 1 femelle à oostégites réduits de 6,5 mm et 1 femelle sans oostégites de 5,2 mm.

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoologisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 681.

Prov. Albacete:

- 74-06/02 (02/06/1974). Cueva de Los Chorros (ou Los Corros), Riópar (R. Solanas leg.: 3 mâles de 6; 5,7 et 5,5 mm, 1 femelle à marsupi-

um vide de 7,1 mm). Les pléopodes de ces spécimens sont identiques à ceux de Catalogne, cependant, il serait utile de vérifier par de nouvelles captures dans cette grotte, que *S. v. angelieri* y est bien présent et qu'il ne s'agit pas d'une erreur d'étiquetage des tubes ou d'une homonymie de grottes.

Numéro de collection pour cette station: Zoologisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 681.

DISCUSSION ET CONCLUSION

S. virei angelieri apparaît comme un variant morphologiquement bien individualisé de *S. virei*, mais les différences sont surtout appréciables sur les grands mâles adultes, qui ne se rencontrent pas toujours dans les prélèvements de l'interstitiel. Le pléopode I mâle (Fig. 20), présente un exopodite nettement plus allongé que celui de la forme-type; sa forme l'apparente assez nettement à celui de *S. buili* ou de *S. racovitzai*, bien que la sétation soit moindre. De la même façon, le pléopode II mâle (Fig. 21), porte un article distal

de l'exopodite plutôt arrondi qu'allongé: l'organe copulateur est légèrement plus long, plus grêle et plus acéré que chez le type. Le pléopode II femelle (Fig. 22) est subtriangulaire comme dans les autres formes, mais peut-être légèrement plus allongé. Par ailleurs, *S. v. angelieri* est relativement endémique, mais localisé dans une aire que l'on peut considérer comme originelle pour l'espèce. On peut donc l'interpréter comme un rameau ancien du 'complexe *virei*'.

Stenasellus virei nobrei Braga, 1942

S. nobrei a été décrit comme une espèce indépendante bien que les pléopodes I et II mâles soient identiques à ceux des *S. virei* types. L'exopodite des pléopodes IV est très large et riche en soies distales, tandis que l'exopodite V présente une forme primitive en massue.

La station-type est un puits obscur de Foz do Douro, près de Porto, mais plus tard il fut retrouvé dans un puits de Freixo de Numão, district de Guarda, dans une région granitique, totalement dépourvue de karst. Son aire initiale comprend donc les nappes alluviales du cours inférieur du Douro. Remy (1949) considère que *S. nobrei* est "étroitement apparenté, sinon identique" aux Sténaselles de la région de Santander, c'est-à-dire *S. virei buchneri* (Stammer, 1936), ce qui revient à l'inclure de fait dans l'espèce *S. virei*. Les spécimens provenant des stations énumérées ci-dessous sont extrêmement semblables à la description de ceux du Douro inférieur, malgré la distance considérable qui sépare ces deux peuplements, c'est pourquoi nous les rapportons à la forme '*nobrei*'.

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

- 84-6/2 (07/06/1984). SBR, Rio Cinca (Ebro), pont à Barbastro, Monzón, Huesca, alt. 250 m, temp. 14°C: 2 mâles de 8 et 7 mm, 3 femelles à oostégites réduits de 10,5; 7,5 et 6,5 mm plus 20 jeunes de moins de 3,2 mm.

- 84-5/13 (05/05/1984). SBR, Rio Algas (Matarraña/Ebro), pont de la route Valderrobres-Arnès, Tarragona, alt. 470 m; temp. 13,4°C: 2 mâles de 8,3 et 7,9 mm, 4 femelles sans oostégites de 9,5; 9,4; 9 et 8,1 mm plus 7 jeunes de moins de 3 mm.

- 76-09/50 (21/09/1976). SBR, Rio

Guadalope (Ebro) à Mas de Las Matas, Alcañiz, Teruel: 4 jeunes de 2,2 à 3 mm.

- 84-5/8 (04/05/1984). SBR, Rio Guadalope (Ebro), pont à 3 km S d' Alcañiz, Teruel, alt. 450 m, temp. 13,7°C: 5 mâles de 9,0; 8,5; 7,8; 7,6 et 6,5 mm.

- 84-5/9 (04/05/1984). SBR, Rio Matarraña (Ebro) au pont de la route Torre del Compte-La Fresneda, Teruel, alt. 420 m, temp. 16,6°C: 10 mâles de 5,9 à 4,2 mm, 13 femelles sans oostégites de 6,2 à 3,8 mm et 37 jeunes de 1,8 à environ 3,5 mm.

- 84-5/11 (05/05/1984). SBR, Rio Tastavins (Matarraña/Ebro) au pont de la route La Fresneda-Valderrobres, Teruel, alt. 450 m, temp. 14,6°C: 2 mâles de 6,6 et 5,5 mm, 1 femelle à oostégites réduits de 6,7 mm, 4 femelles sans oostégites de 5 à 3,7 mm et 14 jeunes de 1,8 à 3,2 mm.

Prov. Castellón:

- 76-09/48 (21/09/1976). SBR, Rio Bergantes (Guadalope/Ebro) entre Ortélis et Zorita del Maestrazgo, Castellón: 1 mâle de 5,1 mm, 1 femelle à marsupium vide de 8 mm, 6 femelles sans oostégites de 6 à 7,1 mm et environ 110 jeunes de 1,6 à 2,1 mm.

- 77-09/45 (01/10/1977). SBR, même site que 76-09/48: 3 mâles de 10; 5,8 et 4 mm, 1 femelle à marsupium vide de 8 mm, 3 femelles sans oostégites de 7; 4,8 et 3,9 mm et environ 55 jeunes de 1,6 à 2,2 mm.

- 84-5/15 (06/05/1984). SBR, Rio Bergantes (Guadalope/Ebro) au pont de Villores, Castellón, alt. 660 m, temp. 13,6°C: 9 mâles de 9,1 à 5,5 mm (moyenne 6,4), 4 femelles à oostégites réduits de 8,9 à 8 mm, 9 femelles sans oostégites de 6,9 à 4,7 mm (moyenne 5,5) et 75 subadultes et jeunes de 4,5 à 2 mm.

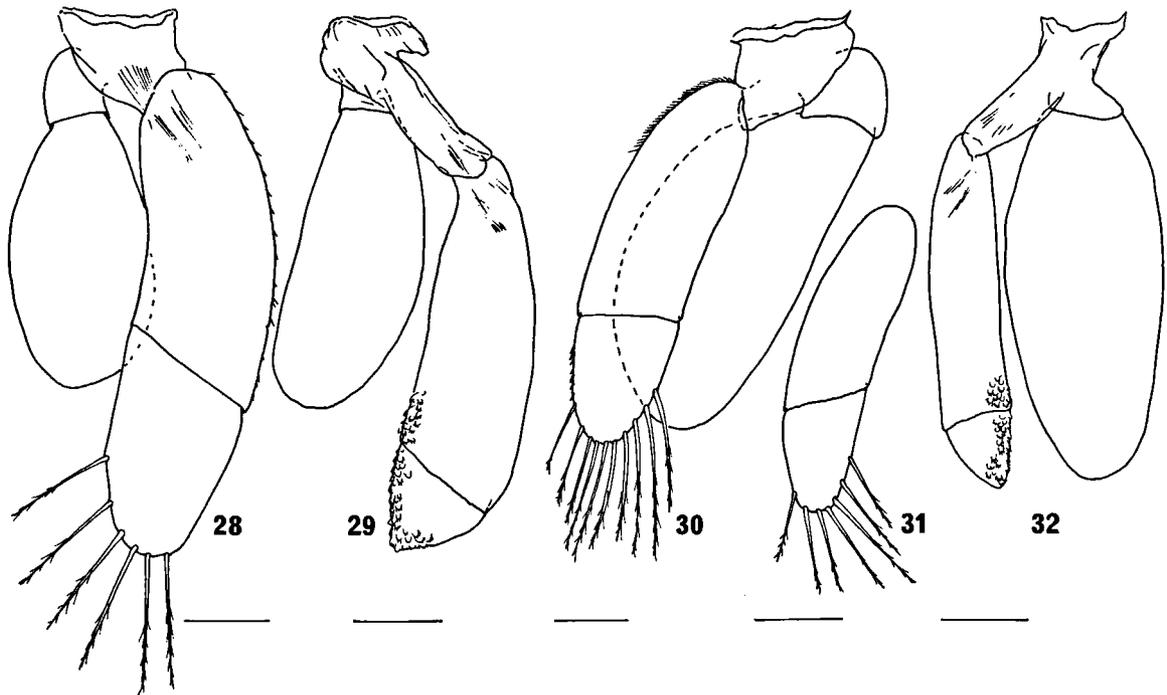
- 84-5/16 (06/05/1984). SBR Rio Bergantes (Guadalope/Ebro) à l'E de la route Zorita-Aguaviva, Aguaviva, Castellón, alt. 540 m, temp. 16,2°C: 1 jeune de 3,1 mm.

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoologisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 684.

REMARQUES SUR CETTE FORME

Répartition géographique:

Ces prélèvements correspondent pour l'essentiel à des populations vivant dans l'hyporhéique de



Figs 28-32. 28, un pléopode IV d'une femelle adulte de 8,9 mm, *Stenasellus virei nobrei* du Rio Bergantes, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 29, un pléopode V de la même, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 30, un pléopode IV d'une femelle adulte de 9 mm, *Stenasellus virei buchneri* de la Cueva Cullalvera, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 31, exopodite d'un pléopode IV d'un mâle de 7,5 mm, *Stenasellus virei buchneri* de la Cueva Cullalvera, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$; 32, un pléopode V d'une femelle adulte de 8,2 mm *Stenasellus virei buchneri* de la Cueva de Cudón, $\epsilon = 200 \mu\text{m}$.

deux affluents de rive Sud de l'Ebre: les Rios Guadalope et Matarraña et leurs affluents. La station 84-6/2 correspond par contre au cours inférieur du Rio Cinca, affluent pyrénéen, ce qui indique que l'aire doit inclure une portion du cours de l'Ebre moyen lui-même.

Aspect systématique:

Il s'agit d'un variant de grande taille puisque le mâle atteint 10 mm et que la femelle dépasse cette taille (ces tailles restent néanmoins inférieures aux maximales indiquées par Braga, 1942, pour les spécimens lusitaniens (11 mm pour le mâle et 13 mm pour la femelle)). Les pléopodes II mâles sont conformes à la structure d'ensemble décrite pour *S. virei*. Plusieurs caractères montrent une très étroite similitude avec les *Stenasellus nobrei* des nappes phréatiques du Douro inférieur: exopodite des pléopodes I mâles avec de très nombreuses soies marginales, exopodite des pléopodes IV et V (Figs 28 et 29) rigoureusement identiques dans les deux formes.

Ancienneté de ces peuplements:

Les observations réalisées sur *S. virei* dans le bassin aquitain (Magniez, 1978) nous ont appris que les différents peuplements de Sténaselles ne sont pas contemporains: une espèce stygobie très ancienne peut parfaitement développer des peuplements d'installation beaucoup plus récente, en particulier dans les alluvions Quaternaires. Ainsi, les peuplements de *S. virei virei* qui se développent dans l'hyporhéique et les nappes phréatiques des alluvions récentes de la Garonne, de la Dordogne, du Tarn et leurs affluents, résulteraient d'une très importante colonisation (ou recolonisation) intervenue au Postglaciaire. Il en est certainement de même pour les chenaux d'alluvions récentes de l'Ebre et de ses affluents. Les populations de *S. virei nobrei* des stations énumérées ci-dessus correspondent donc à une vague de colonisation récente, venue se surimposer à des peuplements plus anciens. Deux observations peuvent appuyer cette thèse:

Au sein de l'aire de *S. virei nobrei*, nous trouvons une station de *S. virei virei* (84-5/12), mais il s'agit d'un puits creusé dans les nappes éluviales de l'interfluve et non d'une station de l'hyporhéique; elle est donc relativement isolée des grandes circulations aquifères et propice à la conservation d'une forme plus ancienne.

Dans le bassin du Rio Cinca et de ses affluents, tous les prélèvements effectués en amont de Barbastro montrent la présence constante de *S. virei virei*, jusque dans les hautes vallées pyrénéennes et non de *S. virei nobrei*: tout se passe comme si, au niveau de Barbastro, un peuplement plus récent, issu du chenal alluvial de l'Ebre, venait affronter un peuplement des affluents pyrénéens, autochtone et plus ancien.

Dans des travaux récents (Henry & Magniez, 1988, Afonso et al., 1996), consacrés aux Asellidae stygobies du genre *Bragasellus* (originaire du bassin du Douro), nous avons montré que deux espèces jumelles, extraordinairement expansives (*B. lagari* Henry & Magniez, 1973 et *B. lagarioides* Afonso et al., 1996) sont venues s'étendre, depuis le haut bassin du Tage jusqu'aux bassins méditerranéens de l'Ebre, d'une part, des Rios Turia et Jucar, d'autre part. On ne doit donc pas s'étonner de la présence actuelle d'un même variant de *S. virei*, à la fois dans le bassin inférieur du Douro et dans des affluents de l'Ebre: *S. virei* et *B. lagarioides*, qui cohabitent souvent dans les mêmes stations ont pu utiliser les mêmes voies souterraines pour assurer leur expansion, celle-ci s'étant effectuée de l'Est à l'Ouest pour le Sténasellide, mais en sens inverse pour l'Asellide. Ainsi, la présence constatée de *Stenasellus virei nobrei* dans le bassin inférieur du Douro pourrait résulter d'une expansion récente, par le chenal alluvial du fleuve, de cette forme originaire du versant méditerranéen.

CONCLUSION

S. virei nobrei apparaît comme un variant de *S. virei* essentiellement lié à l'interstitiel des réseaux hydrographiques actuels, donc extrêmement mobile et dont l'aire a pu fluctuer de manière très importante et très rapide, en fonction des facteurs climatiques favorables ou défavorables. Pour expliquer sa présence dans les environs de Porto, il faut faire appel à l'existence de migrations actives à longue distance le long des chenaux allu-

viaux de l'Ebre et du Douro, la migration s'étant effectuée de l'Est vers l'Ouest, ce qui a permis aux *S. virei nobrei* lusitaniens de se trouver dans une aire biogéographiquement assignée au groupe *brevili*. Si des prospections permettaient de mettre en évidence *S. v. nobrei* dans les nappes phréatiques du bassin moyen de l'Ebre, ainsi que des haut et moyen bassins du Douro, cette hypothèse pourrait être confortée.

Stenasellus virei buchneri (Stammer, 1936)

Cette forme est caractérisée par l'exopodite du pléopode IV en forme de croissant très large (Figs 30, 31), avec un article distal beaucoup plus court que le proximal et porteur de nombreuses soies ramifiées (parfois jusqu'à 11 pour les plus grandes femelles, seulement 8 chez les mâles dont la taille maximale est inférieure d'environ 2 mm). Par contre, l'exopodite V est déjà styliforme (Fig. 32) et ressemble beaucoup à celui des variants français comme *S. virei hussoni*.

La localité-type de cette forme, d'abord décrite comme une espèce indépendante, est la Cueva de Altamira (Stammer, 1936) et elle fut découverte en même temps à la Cueva de la Estación de Santa Isabel. Elle a été réétudiée à partir des importantes populations de la Cueva de la Cullalvera, Ramales de la Victoria, ainsi que des prélèvements de la Cueva del Molino, Arredondo, de la Cueva La Castañera, Saron, la Cueva La Clotilde, voisine d'Altamira et la Cueva de la Estación de Santa Isabel, toutes dans la province de Santander (Magniez, 1966). Des stations supplémentaires ont ensuite été répertoriées, toujours des grottes dénoyées (gours, laisses de cours de rivières souterraines temporaires) où l'observation et la capture sont faciles (Magniez, 1974b, Escolá, 1980). Les nouvelles prospections montrent la présence de *S. v. buchneri*, non seulement dans de nouvelles stations karstiques, mais dans l'interstitiel de nombreux cours d'eau adjacents ou pénétrant le massif karstique cantabrique: fleuves côtiers, hauts bassins des affluents cantabriques du Douro et de l'Ebre (partie orientale de la prov. Oviedo, toute la prov. Santander et Nord de la prov. Burgos). Il faut noter qu'à l'Est de la prov. Santander existe un hiatus biogéographique: les Sténaselles observés en Vizcaya sont des *S. brevili*, d'origine

toute différente, tandis qu'en Alava (Sierra de Gorbea) apparaissent les premiers *S. virei virei* que l'on rencontrera jusqu'en Huesca et Lerida; aucun point de cohabitation entre deux de ces formes n'a été observé.

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

Prov. Oviedo:

- 83-10/6 (07/10/1983). SBR, Rio Covadonga, Covadonga, Cangas de Onis, alt. 150 m, temp. 13,2°C: 1 mâle de 3,9 mm, 2 femelles de 4,0 et 3,8 mm sans oostégites, 4 jeunes.

- 83-10/7 (09/10/1983). SBR, Rio Sella, Tornin, Cangas de Onis, alt. 90 m, temp. 15°C: 2 femelles à oostégites réduits de 8,1 et 7 mm, 1 femelle immature de 5,2 mm, 3 jeunes.

- 83-10/18 (16/10/1983). SBR, Rio Fuente Santa, Fuente Santa, Nava, alt. 235 m, temp. 12,7°C: 1 femelle immature de 3,6 mm.

- 83-10/43 (21/10/1983). SBR, Rio Sella, Vega de Sella, Amieva, alt. 250 m, temp. 11,8°C: 1 jeune.

- 83-10/45 (21/10/1983). SBR, Rio Ponga, Cirieño, Amieva, alt. 175 m, alt. temp. 11,9°C: 1 mâle de 3,2 mm et 9 jeunes.

- 84-2/43A (16/02/1984). Perte El Covaron, La Pereda, Llanes, alt. 40 m, temp. 9,7°C: 4 jeunes.

- 84-4/28 (18/04/1984). SBR, Rio Sella, Fries, Cangas de Onis, alt. 15 m, temp. 10,9°C: 1 jeune.

- 85-7/2 (13/07/1985). SBR, Rio Sella près Junco, Ribadesella, temp. 19,5°C: 1 femelle immature de 5 mm, 1 jeune.

- 85-8/2 (06/07/1985). Exsurgence, Cueva de la Huerta, Monte Merodio, Rio Segadal, Peñamellera Alta, temp. 11,2°C: 3 jeunes de 1,5 à 2,5 mm.

- 86-9/1 (11/09/1986). SBR, Concha de Artedo, 3,5 km W Cudillero, alt. 0 m, station-type de *Bragasellus stocki* Henry & Magniez, 1988: 1 jeune à péreïopodes VII rudimentaires (cf. ZMA Is. 105.411).

Prov. Burgos:

- Station 84-3/31 (29/03/1984). SBR, Pozo Azul, Covanera, Tubilla del Agua, alt. 700 m, temp. 10,9°C: 1 jeune mâle de 3,9 mm, 1 jeune.

- 84-3/32 = 84-4/38 (30/03/1984 et 28/04/1984). Source au N de San Martin de

Ubierna, Merinda de Rio Ubierna, alt. 900 m, temp. 12,0°C et 12,9°C: 2 mâles de 6,9 et 5,6 mm, 1 femelle à marsupium vide de 6,8 mm, 1 femelle à oostégites réduits de 6,7 mm (lot 3/32), puis 5 jeunes (lot 4/38).

- 84-3/34 (30/03/1984). SBR, source au SO de Fuente-Urbel, Basconcillos del Tozo, alt. 1000 m, temp. 12,1°C: 1 jeune plus la moitié postérieure d'un autre.

- 84-4/6 (07/04/1984). Puits, au N.O. de Nofuentes, Aforados de Moneo, alt. 600 m, temp. 10,6°C: 1 jeune.

- 84-4/11 (07/04/1984). SBR, source de Quintanilla de Valdebrodes, Merindad de Sotoscueva, alt. 700 m, temp. 9,9°C: 1 mâle de 5,5 mm, 1 femelle à oostégites réduits de 6,0 mm et 1 femelle immature de 4,1 mm.

- 84-4/33 (23/04/1984). SBR, Cueva La Torcona, Hornillayuso, Merindad de Sotoscueva, alt. 700 m, temp. 11,9°C: 1 jeune.

- 84-7/12 (13/07/1984). Rivière souterraine, Cueva Cubio de Berelucho, Las Machorras, Espinosa de los Monteros, alt. 900 m, temp. 9,8°C: 5 jeunes.

- 84-7/?? (14/07/1984). Exsurgence de Ojo Guarena: 1 mâle de 6,5 mm, 2 femelles à marsupium vide de 7,1 et 6,9 mm, 1 femelle à oostégites réduits de 6,4 mm.

- 83-10/57 (26/10/1983). Exsurgence, Cueva la Cubera, Asón, Arredondo, alt. 200 m, temp. 10,5°C: 1 femelle sans oostégites de 4 mm et 4 jeunes de 3 à 3,2 mm.

- 83-10/59 (27/10/1983). SBR, rio Asón, Arredondo, alt. 170 m, temp. 11,3°C: 1 femelle sans oostégites et 1 jeune de 2 mm.

- 83-10/65 (28/10/1983). Exsurgence captée au N de la route Solórzano-Riaño, 1,5 km de Riaño, Solórzano, alt. 155 m, temp. 14,1°C: 1 femelle sans oostégites et 5 jeunes de 2,5 à 3,2 mm.

- 83-10/66 (28/10/1983). SKC, Rio Aquanaz, San Antonio, Entrambasaguas, alt. 60 m, temp. 14,5°C: 3 mâles de 4,7; 4,2 et 4,0 mm, 1 femelle ovigère de 4,1 mm avec 3 larves, 1 femelle à marsupium vide de 5,0 mm et 2 femelles à oostégites réduits de 6,5 et 5,0 mm.

- 83-11/4 (05/11/1983). Perte, Cueva de la Cuevona, Jumijar, Quijas, Reocin, alt. 73 m, temp. 12,3°C: 1 jeune de 3,2 mm.

- 83-11/36 (06/11/1983). Exsurgence

pérenne, Cueva de la Carretera (Fuente Encalada), Mortesante, Miera, alt. 200 m, temp. 11,2°C: 1 femelle sans oostégites de 4,0 mm et 2 jeunes de 2,1 et 2,9 mm.

- 83-12/4 (03/12/1983). Exsurgence pérenne, Cueva del Valle, Rasines, alt. 80 m, temp. 12,0°C: 1 jeune de 3,0 mm.

- 83-12/6 (25/12/1983). Rivière souterraine, Cueva de Cudón, Cudón, Miengo, alt. 20 m: 3 mâles adultes de 7,0; 6,9 et 6,6 mm, 4 femelles à marsupium vide de 8,4; 8,1; 8,0 et 7,1 mm, 2 femelles à oostégites réduits de 8,2 et 8,1 mm et 1 femelle sans oostégites de 6,5 mm.

- 83-12/9 (27/12/1983). Source El Rescano, Mirones, Miera, alt. 170 m, temp. 11,4°C: 3 jeunes de 1,7 à 3,2 mm.

- 83-12/10 (27/12/1983). Source, Puente Nuevo, Miera, alt. 240 m, temp. 12,3°C: 2 jeunes de 1,5 et 2,1 mm.

- 83-12/11 (28/12/1983). Cueva del Sapo, Linto, Miera, alt. 500 m, temp. 10,3°C: 1 femelle à marsupium vide de 6,5 mm.

- 84-1/2 = 84-2/47 (02/01/1984 et 18/02/1984). Rivière souterraine, Cueva Honda, La Aparecida, Ampuero, alt. 200 m, temp. 11,7 et 13,0°C, puis 11,6 et 12,8°C: 1 jeune de 2,1 mm, puis 1 mâle de 8,1 mm et 2 femelles à oostégites réduits de 7,9 et 6,5 mm.

- 84-2/45 (17/02/1984). Perte, Cueva de la Virgen, barrio de la Virgen, Udias, alt. 140 m, temp. 10,9°C: 2 femelles à oostégites réduits de 10,0 et 9,0 mm, 2 jeunes de 2,2 mm.

- 84-8/12 (26/08/1984). Puits au S du barrio San Juan, Castañeda, alt. 40 m, temp. 17,9°C: 1 femelle à oostégites réduits de 8,0 mm.

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoölogisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 682.

DISCUSSION ET CONCLUSION

S. virei buchneri est un variant dont les pléopodes I (Fig. 2), II (Fig. 3) mâles et II femelles (Fig. 4) présentent une structure extrêmement typique, semblable à celle rencontrée chez les formes françaises, comme *S. v. hussoni*, *S. v. virei* ou *S. v. boui*. Il en est de même pour l'exopodite du pléopode V, devenu très styliforme. Par contre, l'exopodite du pléopode IV conserve une largeur importante et une sétation abondante, surtout chez les très grands individus. On pourrait le con-

sidérer comme un rameau évolutif dérivé du type *nobrei*, ce qui va de pair avec le fait que son aire cantabrique est certainement une aire de peuplement secondaire liée à une colonisation du système de l'Ebre par l'espèce.

Stenasellus virei margalefi sous-espèce nouvelle

Les eaux souterraines (aussi bien interstitielles que karstiques) du bassin hydrographique du Rio Mijares (Sud de la prov. Castellón) et de ses affluents abritent des Sténaselles devant être rapportés au complexe *Stenasellus virei*.

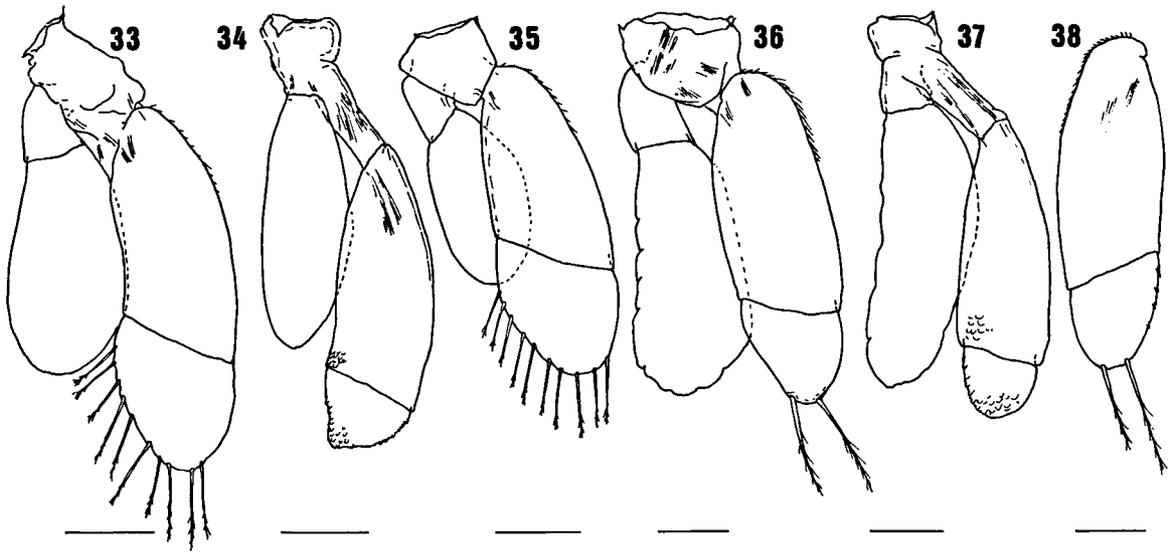
Ces Sténaselles, très semblables d'aspect (Fig. 1) à la forme-type *S. v. virei*, n'appartiennent pas à l'un des 5 variants définis en 1968. Si les pléopodes sexuels mâles I et II sont manifestement de type '*virei*', on observe que l'exopodite des pléopodes IV (Figs 33 et 35) est d'une largeur beaucoup plus importante que pour les variants connus de *St. virei*. Son aspect est intermédiaire entre celui connu pour les deux autres espèces du groupe, *Stenasellus buili* et *S. racovitzaei* et celui de *S. virei*. La même observation peut être faite pour l'exopodite des pléopodes V (Fig. 34), qui est extraordinairement massif, comme chez *S. buili* ou *S. racovitzaei*. Le peuplement du Rio Mijares apparaît ainsi comme le plus proche morphologiquement de la souche des trois espèces. Malgré le caractère endémique de ce variant, il est donc nécessaire de lui accorder une attention particulière, car il s'agit peut-être de la forme de base de la 'nébuleuse *virei*'.

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

- 84-3/3 (01/03/1984). Exsurgence pérenne, Cueva del Toro, Alcludia de Veo, Castellón, alt. 480 m, temp. 15°C: 1 femelle sans oostégites de 7,5 mm et 1 jeune de 2,7 mm.

- 84-5/35 (09/05/1984). SBR, Rio Mijares à 0,2 km en aval d'Espadilla, Castellón, (station-type), alt. 255 m, temp. 15,5°C: 12 mâles de 4,9 à 6,2 mm (moyenne : 5,3), 1 femelle à oostégites réduits de 5,7 mm, 1 femelle sans oostégites de 5 mm et 1 jeune de 3,1 mm. Holotype: un mâle de 5,2 mm; allotype: la femelle de 5 mm.

- 84-5/36 (09/05/1984). SBR, Rio Pequeño, pont à Onda, Espadilla, Castellón, alt. 260 m, temp. 15,7°C: 2 mâles de 5 et 4,8 mm, 5 femelles



Figs 33-38. 33, un pléopode IV d'une femelle à oostégites réduits de 7,9 mm, *Stenasellus virei margalefi* du Rio Pequeño, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 34, un pléopode V de la même, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 35, un pléopode IV d'un mâle de 5,8 mm, *Stenasellus virei margalefi* du Rio Mijares, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 36, un pléopode IV d'un mâle de 4,8 mm, *Stenasellus virei rouchi* du Rio Palancia, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 37, un pléopode V du même, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$; 38, exopodite d'un pléopode IV d'une femelle à oostégites réduits de 5,1 mm, *Stenasellus virei rouchi*, $\epsilon = 100 \mu\text{m}$.

à oostégites réduits de 8; 7,9; 7,1; 6,2 et 6 mm, 4 femelles sans oostégites de 4,9 à 5,2 mm et 6 jeunes de 2,8 à 3,9 mm. Présence d'un jeune de *Proasellus* sp. de 1,6 mm dans ce lot.

- 84-5/37 (09/05/1984). SBR, Rio Mijares, pont à l'O d' Aranuel, Castellón, alt. 400 m, temp. 17,5°C: 1 mâle de 5 et 1 femelle à oostégites réduits de 5,5 mm. Les trois stations hyporhéiques ci-dessus renferment de très denses populations du petit Aselle anophtalme *Proasellus lescherae* Henry & Magniez, 1978, qui doit y servir de nourriture aux Sténaselles (cf. Groundwater Crustaceans of Spain, 17).

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoologisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 685.

DISCUSSION

Le bassin hydrographique du Rio Mijares est contigu avec celui d'affluents méridionaux de l'Ebre, dont le sous-écoulement est peuplé par *S. virei nobrei*. L'existence de communications aquifères souterraines entre ces deux sites est attesté par la présence, de part et d'autre de l'interfluve, du petit Aselle stygobie *Proasellus lescherae*

Henry & Magniez, 1978 qui cohabite souvent avec différentes formes de *Stenasellus virei*. Il n'est donc pas absurde de voir en *S. nobrei* un peuplement dérivé de *S. v. margalefi* et qui se serait étendu très largement dans l'interstitiel des affluents de l'Ebre, puis dans celui de ce fleuve et enfin dans celui du Douro.

Stenasellus virei rouchi sous-espèce nouvelle

Le Rio Palancia et ses affluents constituent un petit bassin hydrographique inclus entre celui du Rio Mijares, au Nord (domaine de *S. virei margalefi*) et celui du Rio Turia, au Sud. Comme ce dernier n'a pas encore fourni de Sténaselles, il s'agit donc du peuplement le plus méridional de la façade méditerranéenne.

Les individus appartiennent manifestement au complexe '*virei*', mais se distinguent par une conformation originale de leurs pléopodes IV et V. Si l'exopodite V (Fig. 37) est très massif, donc primitif, l'exopodite IV est très large, mais rectiligne (Fig. 36), son article distal étant très court, mais surtout pourvu d'une sétation très réduite, qui rappelle celle de *S. virei angelieri* (2 soies, très

rarement 3, l'aspect étant identique dans les deux sexes) (Figs 36 et 38).

LOCALITÉ ET MATÉRIEL

- 77-09/44 (29/09/1977): SBR, Rio Altura (affl. Rio Palancia), près Segorbe, Castellón (3 mâles adultes de 4,9; 4,7 et 4,2 mm (holotype); 2 mâles immatures de 2,9 et 3,0 mm; 1 femelle à marsupium vide de 4,1 mm; 2 femelles à oostégites réduits de 5,1 (allotype) et 4,7 mm; 8 femelles sans oostégites de 2,7 à 4,1 mm; 11 jeunes de 1,8 à 2,5 mm plus les fragments de 3 individus).

Numéro de collection pour cette station: Zoologisch Museum Amsterdam ZMA Is. 201 686.

DISCUSSION

S. virei rouchi apparaît comme un variant relativement primitif, resté endémique et qui ne semble pas avoir participé au peuplement expansif des grands bassins hydrographiques de la péninsule.

Stenasellus virei subsp. indet. de la Cueva del Beccero.

LOCALITÉ ET MATÉRIEL

Numéro de collection pour cette station: Zoologisch Museum Amsterdam, ZMA Is. 201 687.

- 84-8/5B (05/08/1984). Exsurgence temporaire (Tajo), Cueva del Becerro, Herreria de Sta Cristina, Cuenca, alt. 900 m, temp. 12,7°C (3 femelles à oostégites réduits de 11,4; 10 et 9,8 mm).

- Les individus de cette station relativement isolée se distinguent par leur très forte taille. L'exopodite des pléopodes IV est relativement étroit, comme chez *S. virei virei*, mais garni de soies distales nombreuses, comme chez *S. virei nobrei*; l'exopodite V reste assez massif. Il convient d'attendre la capture de nouveaux spécimens, mâles en particulier, pour attribuer cette population à l'une ou l'autre des formes déjà étudiées ou pour établir un nouveau variant de *S. virei*.

Stenasellus virei subsp. indet.

Certains prélèvements ne contiennent que des stades jeunes. Les *Stenasellus virei* libérés du mar-

supium maternel ont une taille d'environ 1,5 mm, leur péréionite VII est incomplètement développé et les péréiopodes VII sont absents. Le stade suivant (env. 1,75 mm), comporte des ébauches de péréiopodes VII, tandis qu'au stade III (1,9-2,1 mm), les péréiopodes VII sont complets. Les pléopodes IV et V n'ont pas encore acquis leur forme caractéristique et il est prématuré de rapporter ces jeunes individus à une sous-espèce donnée lorsque la localité ne se trouve pas dans une zone géographique peuplée exclusivement par une de ces formes.

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

Numéro de collection pour toutes ces stations: Zoologisch Museum Amsterdam, ZMA Is. 201 687.

- 75-03/30. Cueva Palomeres, situation non précisée, (J. Comas leg. 2 jeunes de 1,9 mm).

- 78-09/16. SBR Rio Montsant (Ebro), Tarragona. (4 jeunes de 1,6 à 1,9 mm, vraisemblablement *S. virei* aff. *virei*).

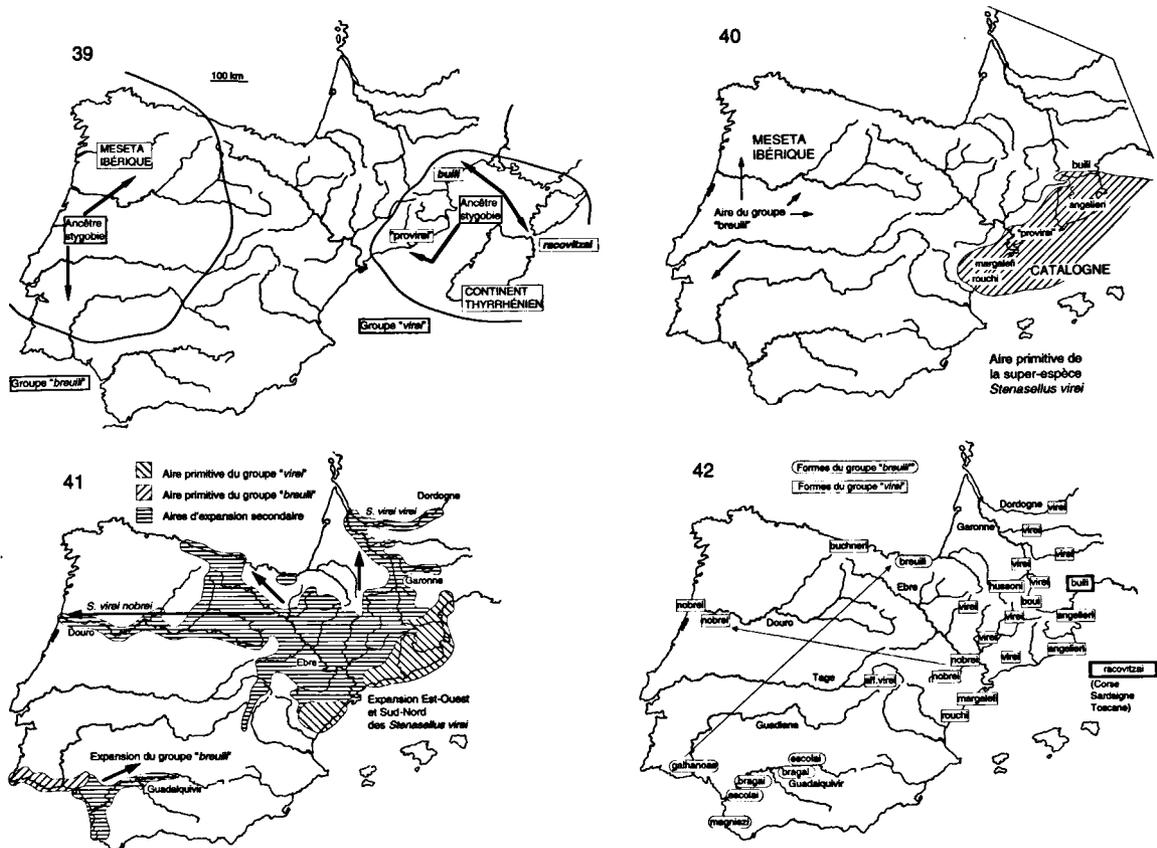
- 84-5/20 (07/05/1984). Puits près du transformateur, Masia Torreta Gargallo, Vega del Moll, Morella, Castellón, alt. 910 m, temp. 9,9°C. (2 jeunes à péréiopodes 7 rudimentaires de 1,7 mm env., *S. virei* aff. *virei* ou *S. virei* aff. *nobrei*).

- 86-8/4 (08/08/1986). Puits à env. 1 km E de l'Argentera, 7 km E de Falset, Tarragona, alt. 200 m. (1 jeune de 1,6 mm environ, probablement *S. virei* aff. *virei*).

- 86-8/12 (10/08/1986). Puits à Llorac, juste au S de Riu Corb, Tarragona, alt. 700 m. (2 jeunes de 1,6 mm environ, probablement *S. virei* aff. *virei*).

- 83-11/3 (04/11/1983). Exsurgence pérenne, Cueva de Recueva, Hoznayo, Entrambasaguas, Santander, alt. 30 m, temp. 12,8°C: échantillon non retrouvé; selon toute vraisemblance, il s'agirait de *S. virei buchneri*.

- 84-8/14 (26/08/1984). Puits au barrio San Juan, Castañeda, Santander, alt. 40 m, temp. 16,7°C: échantillon non retrouvé. Cette station se trouve à 30 m au N.E. de 84-8/12, puits abritant *S. virei buchneri* et devrait donc contenir cette même forme.



Figs 39-42. Paléobiogéographie et biogéographie des Sténasellides ibéro-aquitains. 39, aires continentales assignées à l'ancêtre stygobie du groupe 'virei' et à celui du groupe 'breuili' avant migration de l'écaille continentale corso-sarde (les limites sont très approximatives); 40, aire initiale catalane de la super-espèce *Stenasellus virei*; 41, extensions secondaires et récentes des aires du groupe 'breuili' et du groupe 'virei' liées aux grands réseaux hydrographiques ibéro-aquitains; 42, répartition présente des espèces et sous-espèces des groupes 'breuili' et 'virei'.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS SUR LE GROUPE 'VIREI'

Les récentes reconstitutions paléogéographiques (Dercourt et al., 1993) rendent compte de l'existence permanente de deux blocs continentaux émergés au niveau de ce qui sera plus tard la péninsule ibérique. Les cartes concernant la période Toarcien-Aptien (184 à 112 MY BP) prouvent la permanence, avec une étendue et des limites très variables, de ces territoires continentaux. Du Cénomaniens au Lutétien (92 à 40 MY BP), le territoire oriental exondé inclut l'aire corso-sarde et la paléogéographie du Maastrichtien (69-65 MY BP) montre même une disposition idéale pour expliquer la répartition des Sténasellides: un

bloc occidental 'atlantique', la Meseta ibérique (pouvant représenter le territoire initial du groupe 'breuili'), séparé par un chenal lagunaire d'un bloc oriental Catalogne-Corbières-Corse-Sardaigne, territoire assigné originellement au groupe 'virei' (Fig. 39). La reconstitution du Rupélien (30-28 MY BP) montre le début de la dislocation du bloc tyrrhénien, ouverture du bassin occidental de la Méditerranée et migration de la plaque corso-sarde vers le S.E., celle-ci devant emporter, dans ses eaux souterraines, l'ancêtre du *Stenasellus racovitzai* actuel (déjà très semblable au *S. buili* et au *S. racovitzai* actuels). Cette séparation s'accroît dans les deux dernières reconstitutions (Burdigalien, 18-16 MY BP et enfin Tortonien, 11,5-6 MY BP).

Dans ces documents, on notera également que la région bétique ne s'intègre que très tardivement au bloc ibérique, ce qui n'est peut être pas sans rapport avec l'absence de peuplement sténasellidien observée jusqu'à présent. De la même façon, un domaine marin téthysien plus ou moins développé sépare de manière pratiquement continue les blocs ibérique et tyrrhénien du grand bouclier continental africain, domaine des genres *Johannella*, *Magniezia*, *Metastenasellus*, *Parastenasellus*, bien différents des *Stenasellus* Sud-européens et surtout diversifiés au Sud du Sahara.

L'étude des populations françaises et cantabriques de *Stenasellus virei* (Magniez, 1966, 1974a) a montré une grande stabilité morphologique des caractères sexuels et de la plupart des caractères somatiques, sauf ceux concernant les pléopodes respiratoires IV et V et avait conduit à considérer *S. virei* comme une espèce polytypique.

Les récentes prospections dans le quart Nord-Est de la péninsule ibérique permettent d'améliorer la connaissance de cette forme:

-La variabilité sélective des exopodites des pléopodes IV et V est confirmée et se révèle encore plus importante que prévu. En effet, le variant *S. virei margalefi* montre cet exopodite IV dans un état de développement plus important que chez tous les variants précédemment connus, donc plus proche de *S. buili*, de *S. racovitzai* et par conséquent de la souche de la lignée '*virei*'. Ainsi, *S. virei margalefi* représente peut-être la forme de base de l'ensemble *Stenasellus virei*.

-*Stenasellus virei* Dollfus désigne donc maintenant un complexe évolutif très diversifié. Il apparaît vraisemblable que certains de ses variants les plus caractérisés (*S. virei angelieri*, *S. virei margalefi*, *S. virei rouchi*), ont acquis leur indépendance génétique, alors que d'autres pourraient ne représenter que des races géographiques d'émergence plus récente (*S. virei boui*, par exemple). Il serait donc justifié de proposer le rang de super-espèce pour l'ensemble ou la nébuleuse '*virei*' décrite ici.

-Les variants les plus voisins de *S. buili* et *S. racovitzai*, occupant la position la plus ancienne dans le schéma évolutif de l'ensemble, se montrent relativement endémiques et confinés sur le versant méditerranéen, dans de petits bassins hydrographiques (*S. virei angelieri*, *S. virei margalefi*,

S. virei rouchi). Cette région pourrait donc représenter l'aire initiale (Fig. 40) ou ancienne de l'ensemble '*virei*', les diversifications s'étant produites chez des lignées "mobiles" et expansives, au cours de leurs colonisations de nouveaux territoires. Ces colonisations apparaissent liées à l'existence de plusieurs grands bassins hydrographiques (Ebre + Douro, Garonne-Dordogne), où les populations ont pu se disséminer à grande distance dans les chenaux alluviaux et les karsts des interfluvés; c'est le cas en particulier de *S. virei nobrei* et *S. v. virei* (Fig. 41).

Pour ces raisons, on peut admettre que l'aire actuelle de la super-espèce *S. virei* comporte une portion ancienne relativement restreinte, dont la situation correspond à la paléogéographie du début du Tertiaire (pratiquement, les bassins des petits fleuves côtiers entre la Têt, dépt. Pyrénées-Orientales et le Rio Mijares, prov. Castellón, mais le bassin de l'Ebre étant totalement exclus), et une autre portion, beaucoup plus étendue, résultant d'expansions successives plus récentes, entrecoupées de restrictions temporaires (Fig. 41). Ces fluctuations datent essentiellement du Quaternaire et la plus récente expansion est à l'évidence post-glaciaire (Magniez, 1968), ce qui explique l'immense répartition actuelle (Fig. 42).

-*Stenasellus virei virei* (station-type de Padirac) a été désigné comme forme-type de l'ensemble '*virei*' pour des raisons d'antériorité de découverte. En réalité, c'est une branche relativement récente, morphologiquement très évoluée et écologiquement très eurytope et expansive de l'ensemble. Du point de vue phylétique, c'est le variant morphologiquement le plus primitif (*Stenasellus virei margalefi* pour les variants connus) qui devrait figurer la forme actuelle la plus proche de l'ancêtre commun de la super-espèce *S. virei*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les Stenasellidae ibéro-aquitains représentent bien une faune stygobie ancienne. Les observations réalisées ici ne permettent pas de dater l'installation de leurs ancêtres marins dans les eaux souterraines du bloc continental ibérique, installation qui semble bien être anté-Tertiaire; elles permettent par contre d'apporter quelques lueurs sur l'histoire ultérieure de ces stygobies en milieu

continental.

Les Sténasellides ibéro-aquitains appartiennent tous au genre *Stenasellus* Dollfus. Leurs peuplements sont totalement indépendants de ceux de l'Afrique occidentale (les espèces de Sténasellides présents dans le Sud algérien et le Sud marocain appartiennent en effet à des genres sud-sahariens dont les centres de peuplement se situent à la périphérie du golfe de Guinée); les régions géographiquement intermédiaires (Maghreb littoral et majeure partie de la région bétique), d'émersion générale plus récente, sont, dans l'état actuel de nos connaissances, dépourvues de Sténasellides, mais peuplées d'Asellidae (genre *Proasellus*), limnostygobies d'origine plus récente (contemporaine ou postérieure à la crise messinienne).

Les *Stenasellus* ibéro-aquitains se répartissent en deux ensembles plurispécifiques, indépendants l'un de l'autre depuis fort longtemps (groupe 'virei' et groupe 'breuili') et leurs histoires évolutives, en milieu continental, doivent être étudiées séparément. Chacun de ces groupes est initialement inféodé à un territoire continental différent:

- L'ancêtre stygobie du groupe 'virei' devait vivre dans les eaux souterraines du bloc continental Catalogne-Corbières-Corse-Sardaigne, probablement dès le début de l'ère tertiaire. La rupture de ce bloc à partir de l'Éocène moyen et l'ouverture du bassin occidental de la Méditerranée ont éloigné géographiquement l'espèce *Stenasellus racovitzai* (Corse-Sardaigne) de ses congénères catalans.

- L'ancêtre stygobie du groupe 'breuili' devait vivre dans les eaux souterraines d'un bloc continental plus occidental: la Meseta ibérique.

Pour chacun des deux groupes, la répartition géographique actuelle montre les mêmes particularités:

- Existence d'un noyau géographique ancestral de peuplement, où se cantonnent les formes les plus anciennes, souvent endémiques, sténopes, thermophiles, sténothermes. Pour le groupe 'virei', ce noyau, relativement petit, est constitué par la zone littorale de la région Corbières-Catalogne; pour le groupe 'breuili', par la Meseta.

- Existence d'une vaste aire d'expansion secondaire colonisée par quelques formes très eurytopes et eurythermes, très adaptées à la vie en

milieu interstitiel. Ces formes, pour diffuser activement à grande distance dans les eaux souterraines, ont profité de l'existence des nappes alluviales quaternaires de grands systèmes hydrographiques: 1 - Système Ebre-Douro, plus système Garonne-Dordogne et leurs affluents, pour le groupe 'virei'; 2 - Système du Guadalquivir, pour le groupe 'breuili'.

Le rôle très important joué par les chenaux d'alluvions des grands réseaux hydrographiques dans la vaste répartition actuelle des *Stenasellus* ibéro-aquitains permet d'affirmer que de nombreux peuplements, dans l'interstitiel alluvial en particulier, sont des peuplements récents, d'âge Quaternaire et même souvent postglaciaire.

Les *Stenasellus* ibéro-aquitains sont donc des stygobies anciens, ayant différencié tardivement des variants fortement eurytopes. Profitant de l'existence de grands systèmes hydrographiques contigus à leurs aires originelles, ils ont pu essaimer de nombreuses populations récentes, voire très récentes, ce qui explique leur vaste répartition actuelle.

RÉFÉRENCES

- AFONSO, O., J-P. HENRY & G. MAGNIEZ, 1996. Groundwater Crustaceans of Spain, 18: Nouvelles données sur le genre *Bragasellus* (Crustacea, Isopoda, Asellidae). *Bijdr. Dierk.*, **66** (2): 109-118.
- BRAGA, J. M., 1942. Un Isopode nouveau du Portugal, *Stenasellus nobrei* n. sp. *Mem. Mus. zool. Univ. Coimbra*, **132**: 1-11.
- BRAGA, J. M., 1946. Quelques Asellides nouveaux du Portugal. *Mem. Mus. zool. Univ. Coimbra*, **173**: 1-25.
- BRAGA, J. M. 1962. Sur la distribution géographique des *Stenasellus* de la péninsule ibérique et description d'une espèce nouvelle de ce genre. *Ann. Fac. Ciên. Porto*, **44**: 9-28.
- DERCOURT, J., L. E. RICOU & B. VRIELYNCK, 1993. Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. CCGM, Paris, 1993.
- ESCOLÀ O., 1978. Noves localitzacions de *Stenasellus virei* a la península ibèrica, especialment a Catalunya. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.* **42** (Sec. Zool.), 2: 118-122.
- ESCOLÀ, O., 1980. Contribución al conocimiento de la fauna cavernícola del País Vasco - Crustacea. *Kobie, Bilbao*, **10**: 539-541.
- HENRY, J-P. & G. MAGNIEZ, 1983. Crustacés Isopodes (principalement Asellotes). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **52** (10): 319-357.
- HENRY, J-P. & G. MAGNIEZ, 1987. Isopodes Aselloïdes stygobies d'Espagne récoltés par J. Notenboom et I.

- Meijers. I - Le genre *Synasellus* et description de trois nouvelles espèces. *Stygologia* **3**: 331-344.
- HENRY, J-P. & G. MAGNIEZ, 1988. Isopodes Aselloïdes stygobies d'Espagne récoltés par J. Notenboom et I. Meijers. II - Le genre *Bragasellus* et description de sept nouvelles espèces. *Stygologia* **4**: 332-362.
- HENRY, J-P. & G. MAGNIEZ, 1992. Isopodes Aselloïdes stygobies d'Espagne récoltés par J. Notenboom et I. Meijers. III - Le genre *Proasellus*: A - Espèces oculées ou microphthalmes. *Bijdr. Dierk.*, **62** (1): 37-54.
- HENRY, J-P. & G. MAGNIEZ, 1995. Présence de *Synasellus* (Crustacea, Isopoda, Asellidae, stygobies) dans la province de Huelva (Espagne). *Beaufortia* **45** (4): 51-60.
- HENRY, J-P., J. J. LEWIS & G. MAGNIEZ, 1986. Isopoda: Asellota: Aselloidea, Gnathostenetroidoidea, Stenetroidea. In : L. Botosaneanu, ed.: *Stygofauna Mundi*. Brill, Leiden: 434-464.
- HURK, P. VAN DEN & R. LEYS, 1986. Descriptions of the localities visited during a stygofauna collecting trip to southern Spain (Andalusia), June-July 1985, with preliminary results of collected taxa: 1-14. (unpublished Report, Institute of Taxonomic Zoology, University of Amsterdam).
- MAGNIEZ, G., 1966. Les Sténaselles (Crustacés, Isopodes, Troglobies) de la province de Santander (Espagne). *Ann. Spéléol. Fr.*, **21** (4): 827-837.
- MAGNIEZ, G., 1968. L'espèce polytypique *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 (Crustacé, Isopode, Hypogé), *Ann. Spéléol. Fr.*, **23** (2): 363-407.
- MAGNIEZ, G., 1974a. Données faunistiques et écologiques sur les Stenasellidae. *Int. J. Speleol.*, **6**: 1-80.
- MAGNIEZ, G., 1974b. Observations sur *Stenasellus virei* dans ses Biotopes Naturels. *Int. J. Speleol.*, **6**: 115-171.
- MAGNIEZ, G., 1978. Les Sténasellides de France (Crustacés Isopodes souterrains). Faune ancienne et peuplements récents. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **103** (3): 255-262.
- MAGNIEZ, G., 1983. Biogéographie et paléobiogéographie des Sténasellides (Crustacés Isopodes Asellotes des eaux souterraines continentales). *Mém. Biospéol.*, **10**: 187-191.
- MAGNIEZ, G., 1984. Sur la biogéographie des Sténasellides africains (Crustacés Isopodes stygobies). *Mém. Biospéol.*, **11**: 51-54.
- MAGNIEZ, G., 1985. Regressive evolution in Stenasellids (Crustacea Isopoda Asellota of underground waters). *NSS Bull.*, **47** (2): 118-122.
- MAGNIEZ, G., 1989. Les Stenasellidae (Crustacés Isopodes) et la vie insulaire. *Mém. Biospéol.*, **16**: 87-90.
- MAGNIEZ, G., 1991. Bons et mauvais caractères taxinomiques; Exemple des Sténasellides d'Extrême-Orient. *Mém. Biospéol.*, **18**: 99-104.
- MARGALEF, R., 1953. Los Crustaceos de las aguas continentales ibericas. *Inst. Forest. Invest. exp. Minist. Agr.*, Madrid, **10**: 1-243.
- NOTENBOOM, J., 1986. Research on the groundwater fauna of Spain : List of stations visited in 1986: 1-6 (unpublished Report, Institute of Taxonomic Zoology, University of Amsterdam).
- NOTENBOOM, J., 1991. Marine regressions and the evolution of groundwater dwelling amphipods (Crustacea). *J. Biogeogr.*, **18**: 437-454.
- NOTENBOOM, J. & I. MEIJERS, 1985. Investigaciones sobre la fauna de las aguas subterranas de España: lista de estaciones y primeros resultados. *Versl. techn. geg. Univ. Amsterdam*, **42**: 1-93.
- NOTENBOOM, J. & I. MEIJERS, 1985a. Groundwater stations sampled in Spain during summer 1985: 1-3. (unpublished Report, Institute of Taxonomic Zoology, University of Amsterdam).
- RACOVITZA, E. G., 1922. Description de trois *Asellus* (Isopodes) cavernicoles nouveaux (Note préliminaire). *Bull. Soc. Sci. Cluj*, **1**: 401-410.
- RACOVITZA, E. G., 1924. Diagnose des genres *Asellus* et *Stenasellus* et description de deux *Stenasellus* nouveaux. *Bull. Soc. Sci. Cluj*, **2**: 81-92.
- RACOVITZA, E. G., 1950. Asellides: Première série: *Stenasellus*. *Arch. Zool. exp. gén.*, **87**: 1-94.
- RAZZAUTI, A., 1925. Sopra un nuovo Crostacea troglobio italiano (*Stenasellus racovitzai* sp. n.). *Att. Mem. Accad. Petrarca, Arezzo*, **5**: 27-28.
- REMY, P., 1949. *Stenasellus buili* n. sp. de la grotte de la Giraudasso à Soulatgé, Aude (Crust. Isopode). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **18** (7): 153-157.
- SABATER, F. & J. DE MANUEL, 1988. Interstitial Isopoda of the river Ter (Catalonia, N.E. Spain) and descriptions of two new species, *Microcharon margalefi* n. sp. and *Proasellus phreaticus* n. sp. *Stygologia* **4** (3): 267-278.
- STAMMER, H. J., 1936. Eine Höhlenwasserassel aus Spanien, *Stenasellus buchneri* und die Verbreitung der Gattung *Stenasellus*. *Zool. Anz.*, **114**: 137-141.

Received: November 4, 1999