

L'évolution des Thermosbénacés de Tulum à El Hama de Gabès.

Philippe Cals* et Théodore Monod**

*Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier 75005 Paris

**Muséum National d'Histoire Naturelle, 43, rue Cuvier 75005 Paris

Résumé : Dans les bassins sédimentaires du Magrheb, les karsts littoraux italo-dinariques et mexicains, au Cambodge, aux Baléares et aux Antilles, de nombreux thermosbénacés ont été découverts. Ils sont activement étudiés aux États-Unis, en France, en Espagne et aux Pays Bas.

Par un hasard intrigant, chaque nouveau genre : *Thermosbaena*, Monod, 1924, *Monodella*, Ruffo, 1949, *Limnosbaena*, Stock, 1976, *Halosbaena*, Stock, 1976, *Theosbaena*, Cals et Boutin, 1985, *Tulumella*, Bowman *et al.*, 1988, présente des caractères primitifs par rapport à ceux des formes précédemment connues.

Nous exposerons la démarche qui conduit à définir deux familles : celle des Thermosbaenidae (Ter+M) et celle des Halosbaenidae (L+(H+Teo+Tu)). Grâce aux *Tulumella grandis* confiés par Jill Yager, auteur de cette espèce, nous avons pu confirmer ou établir trois faits nettement significatifs :

- 1) La nature oculaire des écailles interantennaires pourvues de muscles moteurs et de vestiges ganglionnaires.
- 2) La présence de branchies "péracaridiennes" rudimentaires, comparables à celles de Mysidacés et d'Amphipodes.
- 3) La structure gnathopodiale de la première paire de pattes non céphalisée, particulière par sa musculature et son podomérisme.

L'évolution de l'organisation générale somatique combine des invariances et des évolutions indépendantes de plusieurs sous-ensembles morphogénétiques : appendices et mégasètes nutritiels céphaliques, appendices péreaux et pléonaux, complexe pléotelsonique.

Abstract : Very good collected and preserved *Tulumella grandis* by Jill Yager allowed fine investigations on neuro-muscular anatomy of the ocular scales and thoracic legs.

With peculiar muscular system, podomerism and unguli, the first free thoracopod can be considered as a gnathopod ; this fact can be a general feature of all thermosbaenacean genera dealing with the definition of this group.

The anatomy of the ocular-scale with ganglia and two distinct muscular systems is established only in *T. grandis* but can be true for all the podophthalmous *Thermosbaenacea* (*Halosbaenidae* family).

The occurrence of three pairs of small gills between thoracic pleurae and appendages is established only in one species : *T. grandis*.

Relationships between thermosbaenacean genera and between peracaridan phyla are discussed.

INTRODUCTION

"Tout cela, cependant, le mal de l'âme comme la puissance des mégatonnes, nous vient d'une idée simple : la nature est objective, la vérité de la connaissance ne peut avoir d'autre source que la confrontation de la logique et l'expérience" (J. Monod, 1970, p. 181).

La nature objective de l'existence d'un œil mobile, d'un peraeopode transformé en gnathopode non incorporé à la tête, la présence de branchies basiappendiculaires chez *Tulumella grandis* relève de la logique et d'expériences menant à une succession de d'interventions visant à la mise en évidence de structures dont la présence est suspectée.

Elle relève de la logique prudente avec laquelle l'archétype caridoïde (Calman, 1909) doit être considéré. Après des milliers d'observations intégrées et relativisées par Théodore Monod, la logique rationnelle pour l'exploitation heuristique d'un archétype relatif a été

prédominante et préliminaire. En effet, durant plusieurs mois de discussions espacées régulièrement, Théodore Monod a insisté sur la nécessité de réaliser des observations, nouvelles et nécessairement les plus objectives possibles.

Les difficultés consistent à trouver la séquence des opérations à effectuer. A cet égard, la morphologie n'est pas simple observation ; sans atteindre la complexité des expériences physiologiques ou génétiques significatives, les observations morphologiques nettement significatives sont expérimentales et réfutables. Les observations *in vivo*, *in toto* et sur coupes histologiques ont été associées au début de l'anatomie comparée pour savoir déceler les artefacts. Des efforts doivent être tentés pour réactualiser avec des moyens modernes ces démarches à contrôles multiples, susceptibles par ailleurs dans certains cas d'être combinées avec les méthodes de génie génétique qui, *in fine*, aboutissent souvent à des observations anatomiques visuelles.

Pour les observations des structures dont l'existence est assez bien établie chez *Tulumella grandis*, l'induration des marges mobiles et la finesse et/ou la perméabilité cuticulaires ont été établies par des méthodes que nous avons plusieurs fois, occasionnellement employées chez des Crustacés (Cals, 1987 ; Cals & Usciati, 1986).

Pour la mise en évidence des amas ganglionnaires et des muscles moteurs oculaires, la méthode a consisté à réaliser une hydrolyse au HCl N avant l'emploi d'une excellente coloration nucléaire. Il est actuellement très difficile de l'étendre, à des fins comparatistes, à l'ensemble des Arthropodes. Les *Tulumella grandis* confiés par Jill Yager ont trois avantages, la cuticule est perméable aux réactifs utilisés et, surtout, les individus ont été capturés sans être déformés ou écrasés ; ils ont également été fixés d'une façon exceptionnellement convenable.

En envisageant une vision volontairement simplifiée et tendancieuse de la découverte de la double hélice, les considérations morphologiques ont joué un rôle initiateur primordial. Une activité apparemment simple consistant à assembler des pièces d'un puzzle, une capacité exceptionnelle à combler des ignorances revendiquées en obtenant des données essentielles de théoriciens hautement compétents, un sens des relations publiques développé, auraient permis la découverte fondamentale de la structure moléculaire des doubles hélices nucléiques (Watson, 1981).

Structures de *Tulumella grandis*

a) Système oculaire podoptalme.

C'est chez le *Limnosbaena* yougoslave (Meštrović & Lättinger Penko, 1969) puis chez l'*Halosbaena* antillais (Stock, 1976) que deux expansions quadrangulaires ont été interprétées comme un rostre bilobé. L'utilisation des méthodes de révélations différentielles d'épaisseur et d'induration cuticulaires a permis à l'un d'entre nous (Ph. C.) de réaliser que chez *Theosbaena* une cuticule mince, faiblement colorée, sépare l'extrémité antérieure de la carapace et la base des expansions, toutes deux marquées par un faible épaissement linéaire et que dans tous les cas précédemment cités les expansions devaient être considérées comme des écailles oculaires réduites mais susceptibles d'une mobilité contrôlée.

Les systèmes cuticulaires, musculaires et ganglionnaires sont reproduits ci-dessous (Fig. 1). Un muscle dorsal (élevateur) (8), fortement strié, a son origine sur le bord de la capsule céphalique (1), passe sous une membrane arthroïdale (2) et sous la marge proximale (3) de l'écaille oculaire pour s'insérer par une terminaison effilée et épaisse au voisinage de la masse ganglionnaire (7).

Un autre système musculaire lisse, double (9-10), plus important, occupe le centre de l'écaille, son attache céphalique ne peut être précisée (sectionnée par le prélèvement ou détachée par une surfixation).

Les noyaux épidermiques, espacés, grands et elliptiques, à chromatine éparse (5), se distinguent très bien des noyaux du système nerveux (ou neuro-endocrine) plus petits, cylindriques, très proches les uns des autres, à chromatine dense (6) formant le système ganglionnaire central (7).

Un organe superficiel (11) représenté par quelques noyaux au milieu d'un cytoplasme dense, sans doute sensoriel se situe sous la masse musculaire centrale. Aucune cornéule ommatidienne n'est décelable.

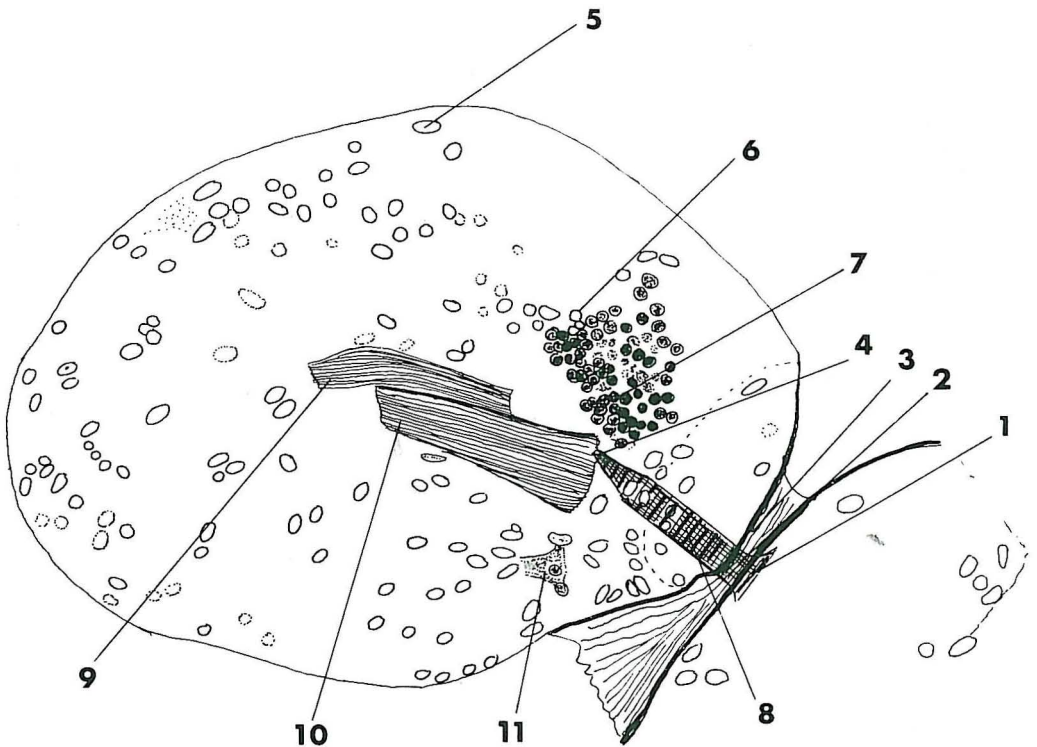


Fig. 1 : Écaille oculaire podophtalme.

Les chiffres correspondent à la multiplicité des structures commentées dans le texte.

b) Podomérisme des thoracopodes. Gnathopodes et Peraeopodes.

Chez *Thermosbaena*, nous avons vérifié l'exactitude des résultats de Siewing (1958, 1963) aboutissant à une singularité des P1, véritables gnathopodes (Monod & Cals, 1988). Dans cet appendice l'ischium réduit n'est jamais individualisé ; par sa musculature, on se rend compte qu'il est soudé soit au basis (P1), soit au merus (P2-P5).

Chez *Tulumella* se retrouve le même schéma (Fig. 2) de lipomérisme appendiculaire, avec un regroupement dans un même complexe articulaire des muscles basiaux et ischiaux ou gnathopode triangulé. Cependant de P2 à P7 (Tableau I, Fig. 3) les préparations tissulaires montrent un endopode plésiomorphe par sa pentamérie, l'ischium et le merus étant séparés.

TABLEAU I

Podomérisme des thoracopodes

P1	P2-PS	P2-P7
Basis + Ischium	Basis	Basis
1 Merus	1 Ischio-Merus	1 Ischium
2 Carpe	2 Carpe	2 Merus
3 Propode	3 Propode	3 Carpe
4 Dactyle	4 Dactyle	4 Propode
Ungulus 1 Ter	Ungulus 1	5 Dactyle
3 Tu		Ungulus

Le problème des rapports des coxas et précoxas avec les pleures et les basis demeure. Cependant, entre pleures et bases des pattes, une aire hémimembraneuse, où s'affrontent antérieurement deux avancées épaissies, existe.

c) Les branchies thermosbénacéennes.

Les branchies n'ont pu, malgré de nombreuses tentatives variées chez *Tulumella bahamensis* Yager (5 mm), être mises en évidence que chez *Tulumella grandis* Yager (15 mm). La partie proximale verticale des basis qui se raccordent au corps est courte ; les branchies, dont l'insertion se situe au dessus de la partie segmentaire, à l'arrière de la zone membraneuse, le sont également ; leur largeur est presque 5 fois moindre que leur longueur, la taille est celle de la partie proximale du basis. Ce sont des arthrobranchies coxales, simples, tubulaires. Par leur position d'insertion, elles se rapprochent de celles des Mysidoïdea Lophogastrides (Sars, M., 1862) ; chez ces derniers, il y a typiquement 3 touffes de dendrobranchies avec des insertions : une antéro-ventrale, une antéro-dorsale, et une 3^e postéro-dorsale qui rappelle celle de *T. grandis*.

Ces branchies ne sont pas recouvertes par la carapace, elle sont libres comme chez les Lophogastrides et les Euphausiacés (tableau récapitulatif, Dahl, 1983).

Elles rappellent aussi, par leur forme et leur emplacement (Fig. 4), les branchies coxales des Amphipodes qui sont fréquemment globulaires.

Le gnathopode en est dépourvu ; à ce niveau, la carapace se rétrécit brusquement dégageant les trois paires sténopodiales suivantes associées aux branchies (thoracomères et thoracopodes 3.4.5., pattes 1.2.3.) (Fig. 3). Les colorants utilisés pour les fins filaments mycéliens colorent préférentiellement les cuticules branchiales, c'est ainsi que celles de *T. grandis* ont été révélées.

L'observation d'une circulation *in vivo*, les ultrastructures, la physiologie sont autant d'investigations restant à faire.

Les problèmes taxonomiques.

Les problèmes sont apparus avec la multiplication récente des genres, ainsi le genre *Tulumella* est placé soit dans les *Monodellidae* soit dans les *Halosbaenidae* (Yager, 1987 ; Bowman & Iliffe, 1988) créés récemment (Monod & Cals, 1988).

On peut retenir deux problèmes principaux, les rapports Ter-M pour savoir si une position propre doit être donnée au genre *Thermosbaena*, et les rapports M-L pour lesquels se pose leur réunion en fonction de la présence supposée commune chez ces deux genres d'un variant sexuel commun : le palpe maxillipédial ♂.

a) Les rapports Ter/M : Ter/M ou E ⊂ (Ter+M)

Le genre *Ter*, seul à être dépourvu des 2 dernières paires de thoracopodes et à avoir un pléotelson à uropodes réduits et munis de fortes épines recourbées, semblait devoir être placé dans une famille à part.

Cependant une approche dans l'analyse des structures scutellaires des mégasètes (Cals & Cals-Usciat, 1986), puis une étude sur le plan d'implantation de celles-ci (Cals, 1987), ont permis de déceler une multiplicité de plans d'organisations communs à Ter + M et absents chez les autres genres. Aussi la famille des *Thermosbaenidae* s.l. a-t-elle été créée pour souligner non pas des ressemblances mais des identités. La solution de créer 2 familles dans une Superfamille est une autre solution valable.

Sur un plan évolutif, on retiendra que trois systèmes morphogénétiques, céphalique - thoracique - abdominal 6 + telson, évoluent de façons disjointes. Un certain type de discontinuité combinatoire doit donc être pris en considération quelque soit le système évolutif préféré du lecteur.

b. Les rapports M-L.

Pendant longtemps, jusqu'en 1976, tout ce qui n'était pas *Thermosbaena* était Monodelle, et jusqu'en 1988, *Monodellidae*.

Un premier grand pas est dû à Stock (1976) qui crée le genre *Halosbaena* pour des formes nouvelles antillaises et le genre *Limnosbaena* pour les *M. finki* yougoslaves. La redéfinition de *Limnosbaena* s'imposait ; elle apporte les faits suivants : l'absence du palpe ♂ qui aurait justifié l'ensemble $E = M \subset L$, l'absence d'épipodite au gnathopode, l'inversion

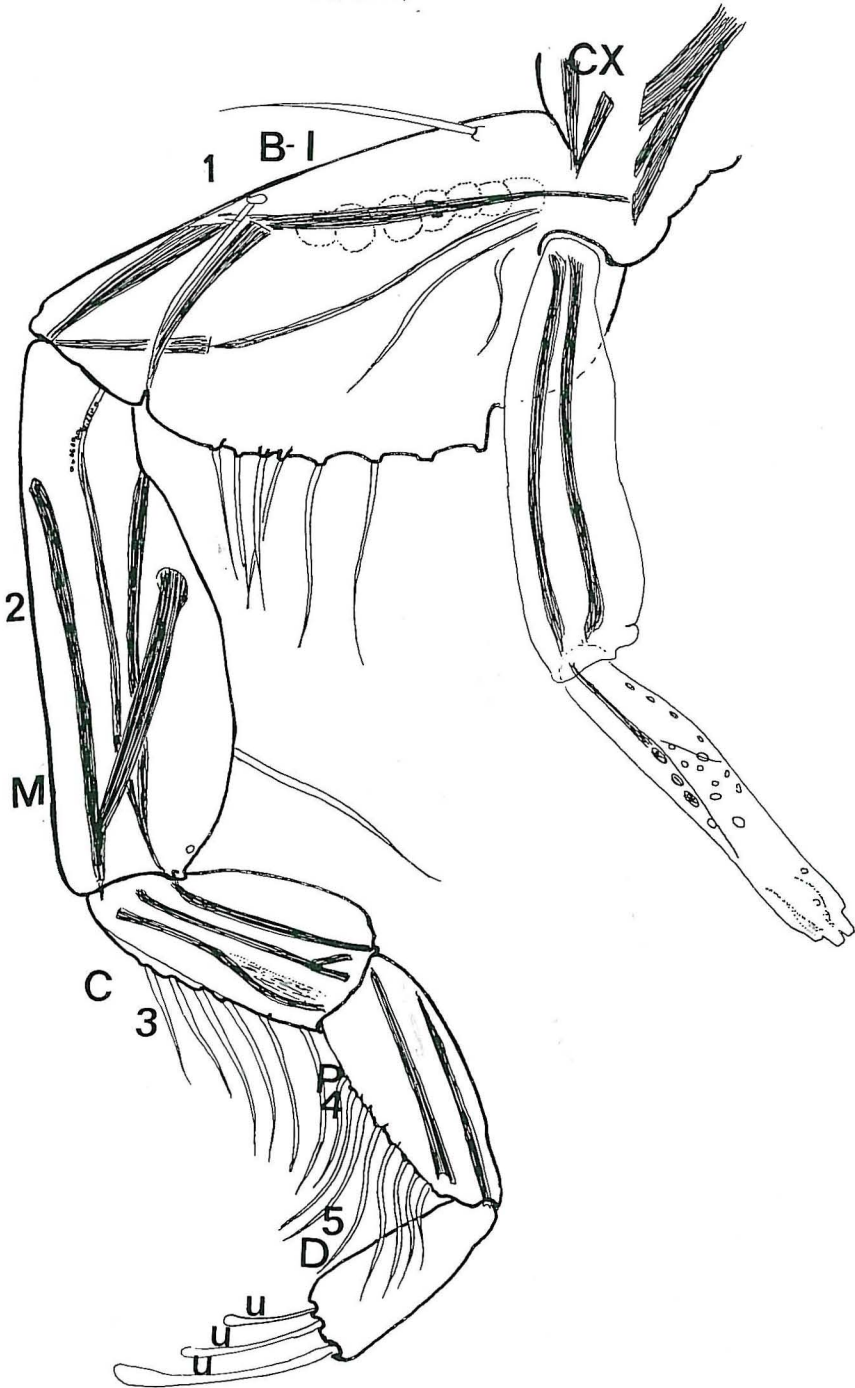


Fig. 2 : Gnathopode. Succession des podomères. CX : coxa ; B-I : basi-ischium ; M : Merus ; C : Carpe ; P : propode ; D : Dactyle ; V : ungulus. L'ordre indiqué par les chiffres est différent de celui des thoracopodes (Fig. 3).

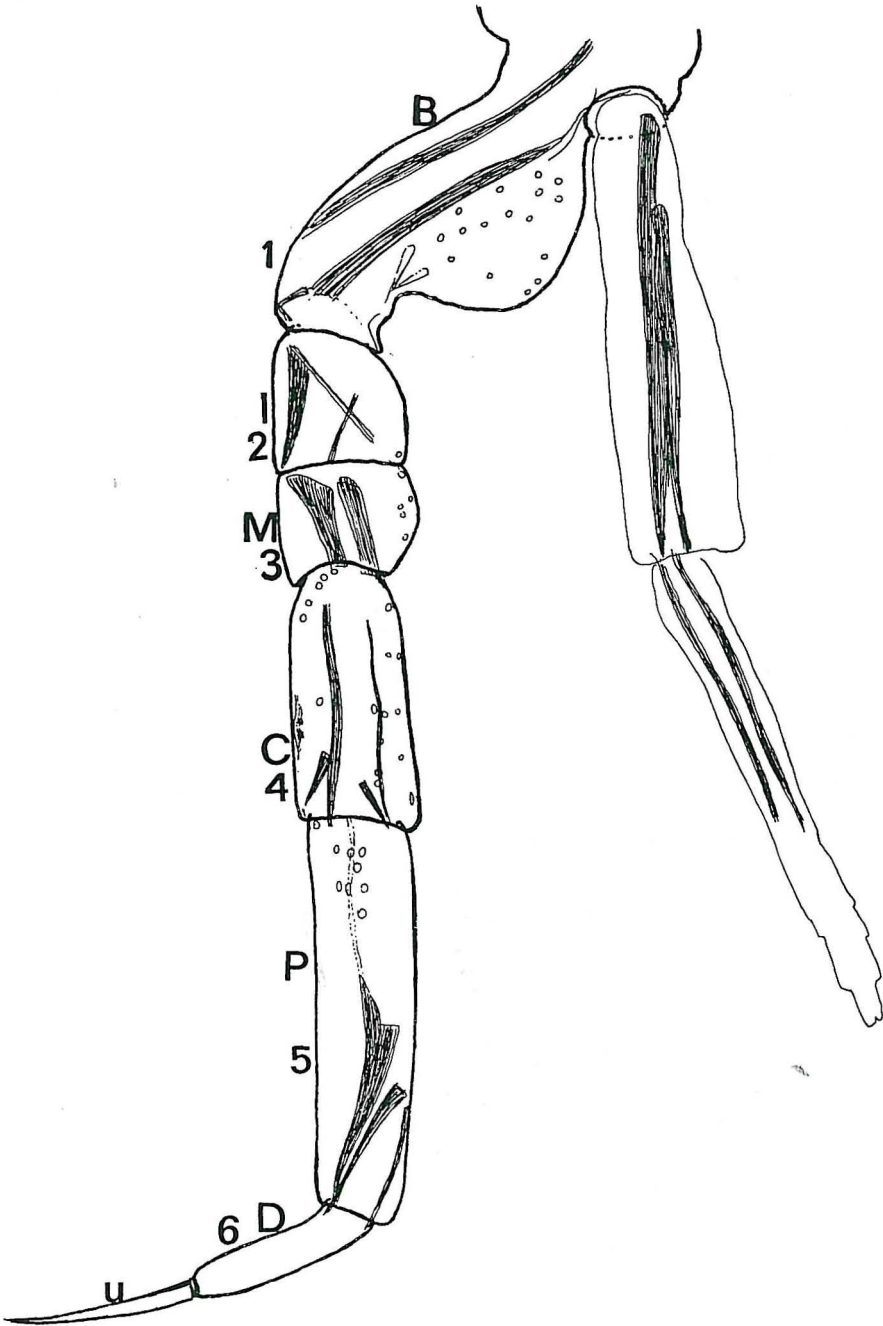


Fig. 3 : Thoracopode.

Correspondance entre le rang des podomères, indiqué par les chiffres, et diversification des fusions des systèmes musculaires (cf Tableau I).

des pl. 1 et pl. 2 dans un schéma qui devient commun à (L+Teo+H+Tu) (Meštrov & Cals, sous presse).

Monod et Cals (1988) avaient conclu que les différences des palpes M et L, L ayant un palpe pédiforme, justifient une opposition L/M. Le palpe pédiforme est sans doute un artefact, un gnathopode superposé à une maxille (Meštrov & Cals). Même typologique, une description n'exclue pas de rechercher un complexe d'organisation morphogénétique ; pour cela, le tableau récapitulatif de Monod et Cals (*loc. cit.*, p. 104) comportait bien, à juste titre, des points d'interrogations dont les réponses sont maintenant connues.

c) *Les réunions taxonomiques (T+M)/(L+Teo+H+Tu).*

Les raisons de créer une famille des *Thermosbaenidae* s.l. ayant été exposées, celle d'ériger la famille des *Halosbaenidae* reste à justifier.

Un ensemble cohérent (des corrélations qui restent à définir ?) est commun à L, Teo, M, Tu ; il s'agit des yeux pédonculés dont l'anatomie connue chez *T. grandis* peut être plus ou moins régressée entre genres et espèces, des brosse râcleuses complexes mx2, du dactyle 3-ongulé des gnathopodes, des pl. 1 et pl. 2 réduits et associés, pour pl. 1, à un organe latéral, de l'éventail caudal de type natatoire.

A quoi peuvent aussi servir les yeux chez des stygobiontes ? Pour les néolamarckiens, le facteur négatif d'obscurité ne peut être un facteur sélectif d'absence oculaire. En fait les crustacés cirripèdes, qui sont de loin les plus soumis à la lumière directe du soleil (chitamales des niveaux littoraux), sont aveugles à l'état adulte.

En fait, milieux obscurs et semi-obscurs, avec des revêtements biologiques épilithiques différents, coexistent au voisinage des regards que peuvent comporter les galeries et tunnels souterrains. La simple perception d'intensité lumineuse sans formation d'image permet de trouver la zone à laquelle chaque animal est adapté. Les thermosbénacés apparaissent autant marcheurs que nageurs, la première forme de locomotion permet l'exploitation des encroûtements et feutrages, sources de nourriture ; la nage permet l'abandon d'une zone exploitée et la recherche d'un nouveau champ d'exploitation.

Hypothèses phylogénétiques

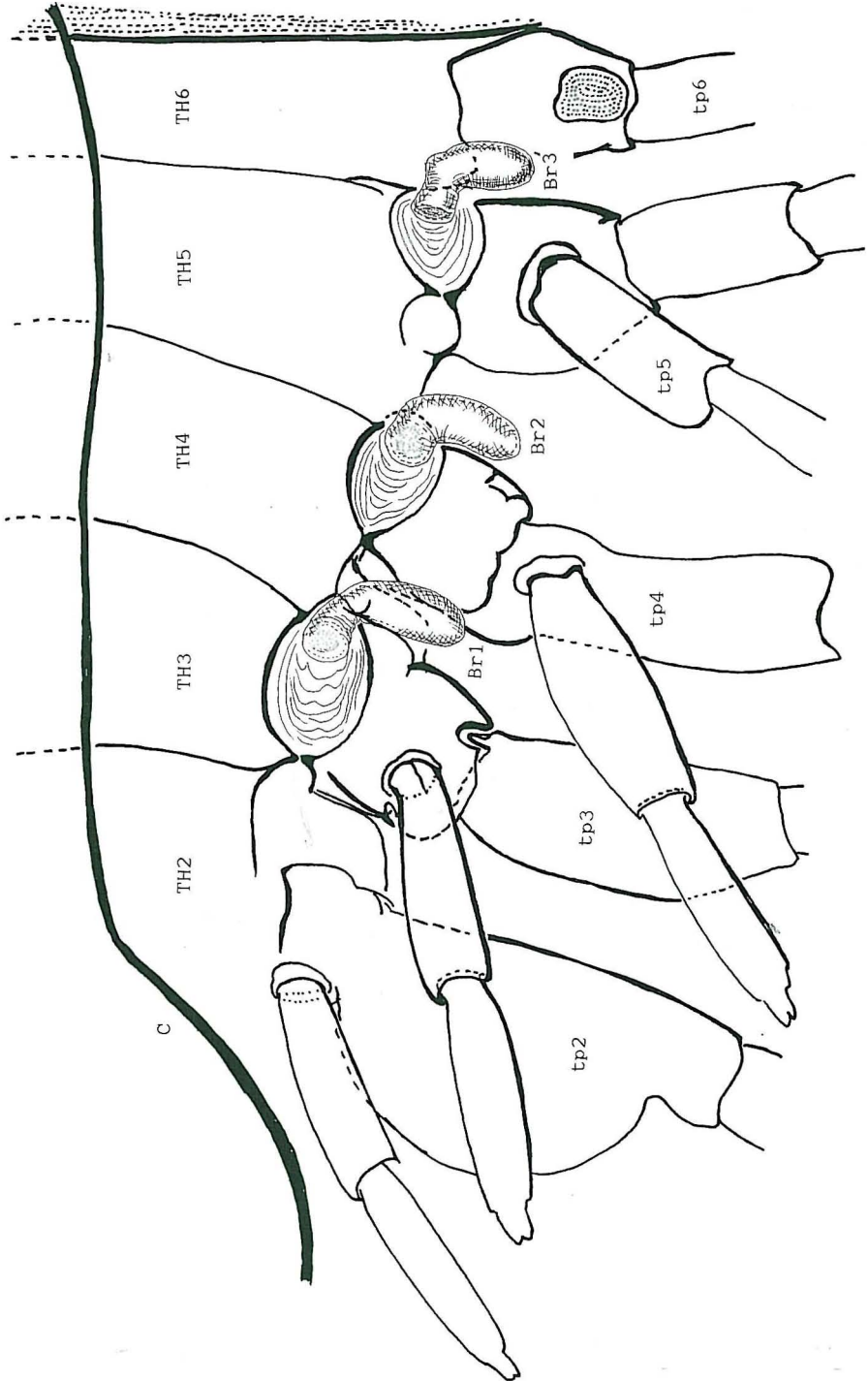
a) *Complexité de la notion de caractères hiérarchiques.*

La présence ou l'absence d'un œil ne justifie pas, dans d'autres ordres que celui des *Thermosbaenidae*, la séparation en familles ; elle peut très bien s'exprimer entre espèces d'un même genre.

Dans une analyse phénétique, ce critère de présence oculaire ne peut avoir la même valeur que la présence ou l'absence d'une soie. L'analyse anatomique de l'œil de *T. grandis* a montré que, pour une analyse numérique, il correspond à, au moins, 10 caractères.

Tant qu'on ne connaît pas de *Thermosbaenidae* oculé ou d'*Halosbaenidae* aveugles, un cladiste ne peut nier qu'une synapomorphie (écaille oculaire -) caractérise les *Thermosbaenidae* et une symplesiomorphie (écaille oculaire +), les *Halosbaenidae*. Sans être

Fig. 4 : Système arthrobranchial des thoracopodes 3, 4 et 5. C : carapace ; Br1 à Br3 : branchies ; TH : thoracomère ; tp : thoracopode.



frères ou cousins, ces familles sont cependant apparentées par un caractère hiérarchique unique des thermosbénacés : la présence d'un marsupium céphalique.

Ce marsupium est un caractère hiérarchiquement prépondérant, comme la possession d'une corde chez les Cordés (cf. Mayr, 1982). La physiologie de l'émission des œufs, les mécanismes neuronaux et éthologiques, permettant à l'œuf d'entrer dans le marsupium, impliquent des systèmes musculaires et nerveux particuliers ; connus et dénombrés, ils pourraient être appréciés comme primitifs ou non, et alors intégrés dans une analyse cladistique ; disjoints entre structures discrètes, ils pourraient être utilisés dans une approche phénétique, ce ne sera peut être possible qu'après de nombreux travaux associant structures et fonctions dans de nombreux domaines.

b) *Faciès caridien et Thermosbaenacés*

La carapace développée, les yeux podophtalmes, l'écaille antennaire, les branchies de *T. grandis* sont autant de caractères caridoïdes (Calman, 1904, 147 ; 1909 ; Hessler, 1983, 146). On note 10 caractères.

1. La carapace enveloppant les thoracomères. La carapace est réduite chez les Thermosbénacés cavernicoles mais aussi chez les Mysidacés stygobiontes. Schram (1981, p. 8), oppose les Brachycarida à carapace courte (Hémicaridea = (Spelaeogriphacea + Tanaïdacea + Cumacea) + (Thermosbaenacea)) aux Eucarida (à carapace complète fusionnée aux thoracomères). Dans ce système les larves mysis et zoes de décapodes ne seraient pas des Eucarides. Le concept de Brachycarida apparaît obsolète avec la présence d'une carapace conséquente chez les *Tulumella* (♂ et ♀ non distingués) et chez les ♀ de Thermosbénacés incubantes.

2. Œil composé podophtalme,
3. A1 biramée,
4. Écaille exopodiale aux A2,
5. Exopodes natatoires aux thoracopodes,
6. Abdomen allongé et flexible,
7. Éventail caudal,
8. Musculature abdominale très développée permettant une flexion forte,
9. Viscères abdominaux réduits,
10. Pléopodes I-IV natatoires et biramés.

Excepté le caractère 9 qui ne s'applique pas aux ♂ de *Thermosbaena* aux longs canaux déférents faisant un coude dans l'abdomen, et le caractère 10 qui ne s'applique pas aux Eucarida Reptantia surtout ♂, on voit que les *Thermosbaenacea* sont bien des Caridoïda sensu Hessler (1983, diagram. 4 p. 152) qui incluent, entre autres, Peracarida (Mysidacea inclus) et Pancarida.

c) *Les Peracarides mysidoïdes*

Depuis la remise en question justifiée de Watling (1983) de la monophylie des Peracarides (cf. Monod, 1984), non seulement les faits nouveaux concernant les

Thermosbaenacés sont apparus mais aussi la découverte de *Mictocaris halope* (Bowman *et al.* (1985, a et b).

La justification de la question de Watling n'admet pas implicitement d'acquiescer à la justesse de sa réponse. (Isopoda - Brachycarida - Eucarida (incluant Mysida et Lophogastrida) - Syncarida Amphipoda. Comme d'autres, ce système n'hésite pas à rassembler des modes d'incubation oostégiales et pléopodales.

Les Mictacea, du moins *Mictocaris*, auraient une carapace de type tanaïdacé, un marsupium thoracoventral péracaridien, des basis maxillipédiaux non fusionnés mais retenus par des rétinacles comme chez les Isopodes. L'œil réduit pyriforme et les écailles antennaires rapprochent les *Mictocaris* des *Tulumella*. Aux niveaux des maxillipèdes, de grandes différences apparaissent : les basis ne forment une pièce unique que chez les Amphipodes, ils sont dépourvus de rétinacles écartés chez les Mysidacés s.l., rapprochés chez les Thermosbénacés.

Sans apporter de réponse définitive qui ne saurait qu'être prématurée, les caractères de *Tulumella grandis* modifiant la définition des Thermosbenacea, on peut se demander si ceux-ci ne pourraient être inclus dans les Mysidacea ou comment une cohorte (ou super-ordre) de Mysidoidea pourrait inclure Mysida, Lophogastrida, Thermosbaenacea et Mictacea.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOWMAN, T.E., S.P. GARNER, R.R. HESSLER, T.M. ILIFFE & H.L. SANDERS, 1985 a. A new order of Crustacea Peracarida. *J. Crust. Biol.* 5 : 74-78.
- BOWMAN, T.E. & T.M. ILIFFE, 1985 b. *Mictocaris halope*, a new unusual peracaridan crustacean from marine caves in Bermuda. *J. Crust. Biol.* 5 : 58-73.
- BOWMAN, T.E. & T.M. ILIFFE, 1988. *Tulumella unidens*, a new genus and species of thermosbaenacean crustacean from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 101.
- CALMAN, W.T., 1904. On the classification of the Crustacea Malacostraca. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7) 13 : 144-158.
- CALMAN, W.T., 1909. Crustacea. in Sir Ray Lankester. A Treatise on Zoology. vol. 7 Appendiculata. Adam & Charles Black edit.
- CALS, Ph., 1987. Niveaux de compartimentation épidermique et spéciation des Crustacés Thermosbénacés (*Thermosbaena mirabilis* Monod et *Monodella atlantomaroccana* Boutin & Cals). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 305 D : 661-666.
- CALS, Ph. & J. CALS-USCIATI, 1986. Distinction des diverses catégories fonctionnelles de mégasètes chez *Thermosbaena mirabilis* (Crustacés), en fonction du concept de compartimentation cellulaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 303 D : 459-464.
- DAHL, E., 1983. Malacostracan phylogeny and evolution. p. 187-209 in Crustacean Phylogeny. Schram edit. Balkema, Rotterdam. (cf. p.194, 208).
- HESSLER, R.R., 1983. A defense of the caridoid facies : wherein the early evolution of the Eumalacostraca is discussed, p.145-164 in Crustacean Phylogeny. Schram edit., Balkema, Rotterdam.
- MAYR, E.J., 1982. Histoire de la biologie. Diversité évolution et hérédité. 894 p. Fayard, Paris.
- MESTROV, M. & Ph. CALS, 1990. Redescription de *Limnosbaena finki* (Mestrov & Lattinger-Penko, 1969), Crustacé thermosbénacé continental de Yougoslavie et redéfinition du genre *Limnosbaena* Stock, 1976. *Stygologia* (sous-presses).
- MESTROV, M. & R. LATTINGER-PENKO, 1969. Sur la présence de Thermosbaenacés (Crustacea, Peracarida) dans les eaux interstitielles continentales de la Yougoslavie (*Monodella finki* n. sp.). *Ann. Spéléol.*, 24 (1) : 111-123.
- MONOD, J., 1970. Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne. Seuil, Paris. 1-197.

- MONOD, Th., 1924. Sur un nouveau type de Malacostracé : *Thermosbaena mirabilis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 49 : 58-68.
- MONOD, Th., 1984. La position systématique des Thermosbaenacea. *Ann Soc. Roy. Belgique*, Suppl. 1 : 204-205.
- MONOD, Th. & Ph. CALS, 1988. Systématique et évolution des Thermosbénacés (Arthropodes Crustacés) d'après l'ordonnance des structures épidermiques superficielles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 306 D : 99-108.
- SARS, M., 1862. Beskrivelse over *Lophogaster typicus*. Universitet sporgram for Andet Halvaar. *Christiana*, 1-37.
- SCHRAM, F.R., 1981. On the classification of the Eumalacostraca *J. Crust. Biol.*, 1 : 1-10.
- SIEWING, R., 1958. Anatomie und Histologie von *Thermobaena mirabilis*. Ein Beitrag zur Phylogenie der Reihe Pancarida (Thermosbaenacea). Abhandl. Mathnaturwis. Kl. Akad Wissench. Lit. Mainz, 1957 (1958), n° 7 : 195-270.
- SIEWING, R., 1963. Studies in malacostracan morphology : results and problems, p. 85-103 in H.B. Whittington & W.D.I. Rolfe (eds), *Phylogeny and evolution in Crustacea*. Cambridge. Mus. Comp. Zool.
- STOCK, J.H., 1976. A new genus and two new species of the crustacean Order Thermosbaenacea from the West Indies. *Bigdragen tot de Dierkunde*, vol. 46 n° 1 : 40-70, fig. 1-56.
- WATLING, L., 1983. Peracaridan disunity and its bearing on eumalacostracan phylogeny with a redefinition of eumalacostracan superorders p. 213-218 in *Crustacean Phylogeny*. Schram edit. Balkema. Rotterdam.
- WATSON, J.D., 1981. The double helix. Text. Commentary. Reviews. Original Papers. G. Stent. edit. Weindenfeld & Nicolson, London.
- YAGER, J., 1987. *Tullumella grandis* and *T. bahamensis* two new species of Thermosbaenacean Crustaceans (Monodellidae) from anchialine caves in the Bahamas. *Stygologia*, 3 (4) : 373-382.