

Phylogénie des Hexapodes et implications pour l'hypothèse de leur origine aquatique

par Cyrille A. D'Haese

FRE 2695 CNRS, Département Systématique et Évolution, Muséum National d'Histoire Naturelle (case 50), 45, rue Buffon, 75005 Paris, France. E-mail : dhaese@mnhn.fr

Reçu le 23 juin 2004

RÉSUMÉ

L'émergence du milieu aquatique pour coloniser le milieu terrestre est une des transitions majeures au sein des Arthropodes. Il est souvent considéré que les premiers Hexapodes, et plus particulièrement les premiers Collemboles, étaient semi-aquatiques, sortant du milieu marin en passant par un environnement d'eau douce pour finalement coloniser le milieu terrestre. La question de l'origine écologique des Hexapodes est traitée à travers un cadre phylogénétique. En optimisant les attributs écologiques sur la phylogénie, il est montré que les Hexapodes ont colonisé le milieu terrestre directement à partir du milieu marin sans transition par le milieu dulçaquicole. Un mode de vie édaphique est inféré comme étant le mode de

vie ancestral des Collemboles, et plus généralement des Hexapodes dans leur ensemble. Le mode de vie aquatique est un changement évolutif secondaire acquis indépendamment dans plusieurs lignées, en particulier dans certains groupes de Collemboles et de Ptérygotes. La réponse est ambiguë pour les Ptérygotes : soit les premiers Ptérygotes ont eu des larves aquatiques et auraient réversé vers une vie pleinement terrestre chez les Néoptères, soit des larves aquatiques sont apparues indépendamment chez les Odonates et les Ephéméroptères. Dans les deux cas, différents groupes ont acquis des larves aquatiques secondairement (par exemple les Plécoptères, les Trichoptères et les Coléoptères).

SUMMARY Hexapoda phylogeny: implications for an aquatic origin hypothesis

Emergence from an aquatic environment to the land is one of the major evolutionary transitions within the arthropods. It is often considered that the first hexapods, and especially the first Collembola, went from the sea through intermediate freshwater environments to colonize fully terrestrial ecosystems. To understand the ancestral ecology of hexapods, a phylogenetic framework is used. By mapping ecological attributes onto the phylogeny, it is shown that hexapods colonized terrestrial environments directly from marine environment without a transition through freshwater. An edaphic life-style is the basal state for Collembola and

more generally for hexapods as a whole. Aquatic ecology is inferred to be a secondary change that occurred several times independently, particularly in some group of Collembola and Pterygota. The answer is ambiguous for Pterygota, whether the first Pterygota had aquatic larvae and reversed toward fully terrestrial in Neoptera, or aquatic larvae appeared independently in Odonata and Ephemeroptera. Subsequently, aquatic larvae were secondarily acquired in various groups independently (e.g. Plecoptera, Trichoptera, Coleoptera).

INTRODUCTION

Avec plus d'un million d'espèces décrites, les Hexapodes comprennent tous les Arthropodes avec trois paires de pattes : Collemboles, Protoures, Diploures et Insectes *sensu stricto* comprenant eux-même les Archéognathes, les Zygentomes et les Ptérygotes. Ils représentent près de 80 % de la diversité terrestre et ont colonisé presque tous les milieux terrestres et dulçaquicoles. L'écologie des premiers Hexapodes, et en particulier des

premiers Collemboles, a été l'objet de débats importants dans la littérature. Certains auteurs considèrent que les premiers Hexapodes étaient terrestres (Manton, 1977; Wootton, 1972; Ghilarov, 1958; Wigglesworth, 1972; Little, 1983, 1990; Pritchard *et al.*, 1993), ayant évolué directement à partir d'ancêtres marins. Dans cette hypothèse, le mode de vie dulçaquicole observé chez certaines espèces représente une adaptation secondaire. Cependant, un nombre croissant d'articles privilégie l'hypothèse d'une origine aquatique ou semi-aquatique.



Cette hypothèse est fondée sur plusieurs idées ; l'une s'enracine dans l'hypothèse d'une évolution progressive du vol à partir d'une origine aquatique (e.g. Thomas *et al.*, 2000), plus précisément, les ailes des Insectes auraient évolué à partir de branchies mobiles (Kukalová-Peck, 1978, 1991 ; Averof & Cohen, 1997). Certains auteurs considèrent que les habitats terrestres n'existaient pas quand les premiers Hexapodes sont apparus, ils auraient ainsi obligatoirement vécu dans un environnement semi-aquatique (Kukalová-Peck, 1987 ; Shear & Kukalová-Peck, 1990). Des arguments phylogénétiques ont aussi été utilisés pour défendre l'idée de l'origine aquatique pour les Hexapodes : Kukalová-Peck (1987) considérait que l'ancêtre de la lignée Myriapodes + Hexapodes (les Atélocerates) avait des juvéniles aquatiques, à l'instar des Ptérygotes basaux actuels (Éphémères et Odonates). Ainsi les différentes lignées seraient devenues terrestres indépendamment (voir par exemple Averof & Cohen, 1997, Figure 4, p. 630). Plus récemment, l'hypothèse d'une relation de parenté étroite des Hexapodes avec les Crustacés (Ballard *et al.*, 1992 ; Boore *et al.*, 1998 ; Giribet *et al.*, 2001 ; Lavrov *et al.*, 2004 ; Mallatt *et al.*, 2004 ; Regier & Shultz, 1997 ; Shultz & Regier, 2000) tend aussi à accréditer l'hypothèse d'une origine aquatique. On voit donc que le scénario d'une origine aquatique pour les Collembolés et plus généralement pour les Hexapodes est largement répandu et défendu depuis longtemps (e.g. Riek, 1971). De plus, une origine dulçaquicole est implicite pour la plupart des hypothèses défendant l'origine aquatique (Thomas *et al.*, 2000 ; Shear, 1991 ; Tom, 1984 ; Kukalová-Peck, 1978, 1991 ; Averof & Cohen, 1997).

On peut donc se poser les questions suivantes : *i*) l'eau douce a-t-elle été un environnement intermédiaire permettant le passage du milieu marin au milieu terrestre ? *ii*) si cela n'est pas le cas, quel serait l'environnement de transition entre le milieu marin et le milieu terrestre ? Et enfin, *iii*) y a-t-il eu une ou plusieurs transitions du milieu aquatique au milieu terrestre ?

Theodosius Dobzhansky (1900-1975) affirmait « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution ». Je pense que les avancées méthodologiques de ces deux dernières décennies nous montrent bien la position centrale que tient la Systématique, et plus particulièrement la Phylogénie, dans toute la Biologie. Un Dobzhansky dirait probablement aujourd'hui « Nothing in evolution makes sense except in the light of a tree ». C'est pourquoi la résolution des relations phylogénétiques des lignées basales des Hexapodes est absolument cruciale pour répondre à la question de leur origine. Pour comprendre l'histoire écologique des Hexapodes, il faut donc déterminer les relations de parenté entre les Hexapodes entognathes (à pièces buccales internes) d'une part, comprenant les Protoures, les Diploures et les Collembolés, et les Hexapodes ectognathes (à pièces buccales externes) d'autre part, comprenant les Archéognathes, les Zygentomes (poissons d'argent) et les Ptérygotes (insectes ailés). En particulier, il faut déterminer la position des Collembolés (considérés comme primitivement semi-aquatiques dans la littérature, voir D'Haese, 2002b, pour

une revue de la question) par rapport aux autres « Aptérygotes » ainsi que la position des groupes de Ptérygotes dits « basaux » (Éphéméroptères, Odonates et Plécoptères).

Jusqu'à présent, aucune hypothèse satisfaisante et argumentée n'a été proposée pour les relations à la base des Hexapodes, et en particulier pour les formes primitivement aptères (les « Aptérygotes »). En dépit de nombreuses tentatives pour élucider cette partie de la phylogénie, les relations à la base des Hexapodes restent ambiguës et très controversées (Boudreaux, 1979 ; Hennig, 1981 ; Kristensen, 1991 ; Dallai, 1991 ; Koch, 1997 ; Kraus, 1997 ; Kukalová-Peck, 1991 ; Wheeler *et al.*, 2001 ; Bilinski, 1993 ; Stys *et al.*, 1993 ; Bitsch & Bitsch, 2000 ; Bach de Roca *et al.*, 1999 ; Stys & Bilinski, 1990 ; Bilinski, 1993 ; Stys *et al.*, 1993 ; Bitsch & Bitsch, 1998 ; Kristensen, 1981 ; Bitsch & Bitsch, 2000 ; Dallai, 1980). La plupart des hypothèses phylogénétiques existantes dans la littérature sont basées sur la morphologie, sans réelle analyse cladistique. Quand des analyses cladistiques sont effectuées, l'échantillonnage taxinomique est biaisé et extrêmement limité, avec seulement 11 à 19 taxa pris en compte (Bitsch & Bitsch, 2000 ; Carapelli *et al.*, 2000 ; Nardi *et al.*, 2003). Les résultats de ces analyses restent ambigus et méthodologiquement discutables pour les analyses issues des données moléculaires (voir les remarques de Bitsch *et al.*, 2004 ; Delsuc *et al.*, 2003 ; D'Haese, 2004a).

L'objectif de la présente étude est de confronter l'hypothèse d'une origine terrestre à celle d'une origine aquatique pour les Collembolés et les Hexapodes, en optimisant les attributs écologiques « marin », « eau douce » et « terrestre » dans un cadre phylogénétique rigoureux fourni par les études les plus récentes (D'Haese, 2002b, a, 2003). Le cadre phylogénétique permet d'apprécier l'évolution des attributs macroévolutifs selon la méthodologie des « tests phylogénétiques de scénarios évolutifs » (e.g. Coddington, 1988 ; Carpenter, 1989 ; Miller & Wenzel, 1995 ; Grandcolas, 1997 ; D'Haese, 2000). Dans ce travail, nous allons essayer de répondre à la question de l'origine aquatique ou terrestre en deux temps : tout d'abord la question traitée spécialement au sein des Collembolés et, dans un deuxième temps apporter un éclairage sur le problème plus général de l'origine écologique de l'ensemble des Hexapodes.

LES PREMIERS COLLEMBOLÉS ÉTAIENT-ILS AQUATIQUES ?

Les Collembolés sont les premiers hexapodes à apparaître dans les archives fossiles avec *Rhyniella praecursor* (Hirst & Maulik, 1926), au début du Dévonien dans la faune de Rhynie (plus précisément au Siegenien, il y a 397 à 391 millions d'années, Westoll, 1977). L'ancienneté des fossiles de Collembolés atteste de la précocité de l'émergence de ce groupe au sein des Hexapodes. Cette ancienneté fournit un éclairage fondamental sur la diversification de la base des Hexapodes qui s'est effec-

tuée très tôt (entre le début du Dévonien et le Carbonifère, Boudreaux, 1979).

Les arguments avancés en faveur d'une origine aquatique

La proposition concernant l'origine aquatique des premiers Collembolés semble être une idée assez communément admise :

« It is likely that the majority of families that we recognize today had evolved by the time *Rhyniella* was jumping over the surface of primeval swamps during the Devonian period 400 million years ago. » (Hopkin, 1997).

Dans cette phrase, Hopkin exprime, mais non de manière explicite, la vision classique d'une origine semi-aquatique d'eau douce pour les Collembolés primitifs. Il met en scène une image poétique de *Rhyniella praecursor* sautillant à la surface des mares primitives, milieu dont le groupe ne se serait pas encore affranchi au Dévonien. Cette proposition a été formulée de façon plus explicite par d'autres auteurs qui se sont intéressés plus précisément à l'écologie des Arthropodes terrestres paléozoïques :

« Morphological and analogical evidence suggests that early Collembola lived in a semiaquatic environment. Since the soil or litter habitat may not have been available yet, perhaps collembolans lived in algal mats and later on low, emergent vegetation. » (Shear & Kukalová-Peck, 1990).

Dans un travail ultérieur, Kukalová-Peck (1991) expose cette position avec plus de fermeté : « Early Collembola were semi-aquatic ». D'après elle, au moment de l'apparition des Collembolés, les habitats du sol et de la litière n'auraient pas existé (voir aussi Kukalová-Peck, 1987). Shear & Kukalová-Peck (1990) considèrent ainsi que les premiers Arthropodes « terrestres » étaient aptes à se développer dans des tapis d'algues émergeant de l'eau puis ils se seraient adaptés à vivre dans des substrats terrestres trempés et, seulement après, ils auraient colonisé la terre ferme. Les caractéristiques de la forme du corps des Collembolés, la présence de la furca et l'entognathie très poussée seraient des adaptations pour échapper aux prédateurs, en sautant à la surface de l'eau, et pour se nourrir de champignons, d'algues et de débris dans des espaces étroits, avant la colonisation des habitats du sol, avant la fin du Silurien (Kukalová-Peck, 1987).

La raison d'une telle affirmation est évidente : les fossiles de *Rhyniella praecursor* sont associés à un milieu aquatique. D'après les restes de plantes du dépôt dans lequel *Rhyniella* a été trouvée (Tasch, 1957), cette espèce vivait dans un environnement semi-aquatique comparable à une tourbière actuelle (donc un milieu dulçaquicole). Il faut remarquer que la faune de Rhynie comprend en plus du Collembolé *Rhyniella*, un acarien *Protacarus*, une araignée *Palaeoecteniza*, et deux trigonotarbidés *Palaeocharinus* et *Palaeocharinoides*. Ces Chélicérates ne sont pas associés à l'eau, ils auraient été apportés

dans ce milieu après leur mort (Rolfe, 1980), il pourrait en être de même pour *Rhyniella*. Il faut cependant reconnaître que les arguments morphologiques vont dans le sens d'une vie aquatique pour *Rhyniella*. Les longues griffes observées chez ces fossiles (Massoud, 1967) sont caractéristiques des espèces de Collembolés vivant dans des milieux semi-aquatiques (Greenslade, 1988), comme on peut l'observer chez les espèces actuelles.

Il faut ajouter à ces arguments en faveur de l'origine aquatique, la vision emblématique que les systématiciens ont de *Podura aquatica* : cette espèce a toujours été considérée comme « primitive ». Comme elle est aquatique, l'association d'idée aquatique = primitif était donc évidente.

Un autre argument, d'ordre phylogénétique, a été avancé par Kukalová-Peck (1983). Cet auteur considère que l'ancêtre de l'ensemble des Myriapodes et des Hexapodes avait déjà des juvéniles aquatiques et que, de manière indépendante, les lignées sont devenues graduellement terrestres. Il faut bien comprendre que cette hypothèse ne se limite pas à deux apparitions de la vie terrestre, une fois chez les Myriapodes et une fois chez les Hexapodes. L'auteur affirme que « Most generalized pterygote orders retained aquatic juveniles ». Cette hypothèse de l'origine aquatique des Hexapodes est assez répandue. Elle s'enracine dans le fait que les groupes d'ectognathes (*Insecta sensu stricto*) plus ou moins considérés comme « primitifs » ont des larves aquatiques : les Epheméroptères, les Odonates, les Plécoptères, les Mégaloptères et les Trichoptères. D'autres auteurs (Averof & Cohen, 1997) partagent l'idée que les premiers Hexapodes étaient aquatiques et vont même plus loin en considérant des sorties des eaux multiples et indépendantes. La figure 4 (Averof & Cohen, 1997, p. 630) est assez explicite de ce point de vue, elle montre cinq ou six apparitions indépendantes de la vie terrestre chez les Hexapodes en plus de celle chez les Myriapodes. La figure d'Averof et Cohen présente, en particulier, la colonisation du milieu terrestre indépendamment pour chacune des lignées d'Aptérygotes.

L'apport de la phylogénie des Collembolés

La phylogénie des Collembolés a été abordée d'un point de vue moléculaire (régions D1 et D2 de l'ADNr 28S totalisant 800 pb pour 58 taxa, D'Haese, 2002b) et morphologique (131 caractères pour 64 taxa, D'Haese, 2003). L'échantillonnage taxonomique pour le jeu de données moléculaires est un sous-ensemble de celui utilisé pour le jeu de données morphologiques ; dans les deux cas, une analyse cladistique a été menée en utilisant le même type de stratégie d'analyse et d'algorithmes (voir D'Haese, 2002b, 2003).

Dans l'établissement de l'échantillonnage taxonomique pour effectuer la phylogénie des Collembolés, je me suis efforcé d'inclure un maximum d'espèces semi-aquatiques : *Podura aquatica*, *Sminthurides* sp., *Pseudanurida sawayana*, *Anurida maritima*, *Spinactaletes bellingeri*, *Isotogastrura* sp. et *Anuridella calcarata* (D'Haese, 2003, 2002b). Les deux premières sont inféo-

dées à la surface des mares d'eau douce (habitat supposé des premiers Collembolés dans la première hypothèse), la troisième s'observe dans les mangroves, la quatrième et la cinquième sont communes dans les faciès rocheux de la zone de balancement des marées, et les deux dernières vivent dans les sables littoraux. Il faut préciser qu'il n'existe aucune espèce à proprement parler aquatique. Celles dont l'inféodation à l'eau est la plus poussée vivent à la surface des eaux, pas dans l'élément liquide. Très peu d'espèces sont associées aux milieux réellement aquatiques. Joosse (1976) dénombre 35 espèces marines réparties en 14 genres, mais la plupart de ces espèces sont en fait associées au sable, au substrat rocheux ou au varech, en tous les cas à des substrats solides et stables (Christiansen & Bellinger, 1988); Waltz & McCafferty (1979) comptent 10 espèces, en Amérique du Nord, exclusivement liées aux milieux aquatiques d'eau douce.

Les résultats des analyses morphologique et moléculaire sont très largement concordants et mènent aux mêmes conclusions. Ici, seuls les résultats de l'analyse morphologique sont montrés (échantillonnage taxinomique plus complet, voir Figure 1). Les relations phylogénétiques entre les différents groupes ne seront pas commentés ici (voir pour cela D'Haese, 2002b et surtout D'Haese, 2003), pour se focaliser sur la question posée : les premiers Collembolés étaient-ils aquatiques ?

La répartition des taxa hydrophiles dans la phylogénie est sans aucune ambiguïté : la vie aquatique n'est pas ancestrale chez les Collembolés. Au contraire, les espèces aquatiques sont réparties dans l'ensemble de l'arbre, la vie aquatique est une acquisition secondaire rare. *Podura aquatica*, avec son statut d'espèce « primitive », était l'archétype parfait du Collembolé ancestral et aquatique représentant l'origine du groupe, aussi bien du point de vue écologique que phylogénétique. Mais les analyses montrent que c'est une espèce éloignée de la base des Collembolés, les données morphologiques et moléculaires soutiennent clairement un positionnement relativement dérivé pour *Podura*. Son écologie représente donc une spécialisation secondaire.

Il est intéressant d'observer les convergences morphologiques corrélées à cette niche écologique. Elles représentent probablement des adaptations au milieu aquatique. Tout d'abord, la griffe présente un allongement tout à fait caractéristique chez les espèces semi-aquatiques (*Podura*, *Pseudanurida*, *Spinactaletes*...) qui permet de marcher à la surface de l'eau. Cette modification morphologique se retrouve chez les espèces cavernicoles qui vivent dans des milieux très humides, sur un film d'eau permanent (Christiansen, 1965). C'est, par exemple, le cas d'*Ongulonychiurus* qui présente des griffes exceptionnellement longues. Le deuxième aspect morphologique remarquable, et qui ne concerne que les espèces exclusivement aquatiques, est le développement de la furca (organe de saut caractéristique des Collembolés). On observe chez *Podura*, *Pseudanurida*, *Sminthurides* et *Spinactaletes* une furca très allongée, terminée par un mucron dont les lamelles sont élargies de manière à fournir une surface d'appui plus importante sur

l'eau pour sauter (Massoud, 1971). Il est très intéressant de noter que ces élargissements sont totalement différents dans ces genres. Chez *Podura*, les élargissements du mucron sont constitués de larges expansions dans le sens de la longueur alors que, dans le genre *Sminthurides*, ce sont de petits plissements dans le sens de la largeur qui augmentent la surface d'appui. Chez *Pseudanurida*, la surface du mucron est augmentée par des expansions peu développées dans le sens de la longueur. Ces observations plaident, une fois de plus, pour la convergence évolutive, et pas pour une origine commune.

LES PREMIERS HEXAPODES ÉTAIENT-ILS AQUATIQUES ?

Aucune analyse moléculaire ou combinée significative n'a été proposée pour élucider la phylogénie de la base des Hexapodes alors que ce type d'étude a été entrepris avec succès pour les Insectes holométaboles (Insectes à métamorphoses complètes) (Whiting *et al.*, 1997), pour d'autres groupes d'Arthropodes comme les Chélicérates (Giribet *et al.*, 2002) et pour les Arthropodes dans leur ensemble (Wheeler *et al.*, 1993; Giribet *et al.*, 2001). Récemment, une hypothèse phylogénétique robuste a été proposée pour la phylogénie des Hexapodes (Wheeler *et al.*, 2001). Cependant, leur échantillonnage taxinomique pour les lignées les plus basales est insuffisant pour tester sérieusement les relations de parenté basales et donc insuffisant pour répondre à la question de l'origine écologique du groupe.

Phylogénie

Des représentants de nombreuses familles couvrant la diversité des « Aptérygotes », c'est-à-dire des Collembolés, des Protoures, des Diploures, des Archéognathes, et des Zygentomes ont été retenus. Au sein des Ptérygotes, un effort a été fait pour échantillonner la majorité des lignées les plus précoces et plus particulièrement les ordres ayant des premiers stades aquatiques : éphémères (Ephéméroptères), libellules et demoiselles (Odonates), perles (Plécoptères), et phryganes (Trichoptères). Les extragroupes ont été choisis parmi les trois lignées restantes d'Arthropodes : un Chélicérate (la limule), un Myriapode (la scutigère), et un Crustacé (le homard). Au total, 89 taxa ont été retenus.

Pour cet échantillonnage taxinomique, six gènes ont été amplifiés : régions D1, D2 et D3 de l'ADNr 28S, ADNr 18S, Histone H3 et ADNr mitochondrial 16S. Les séquences ont été analysées par Optimisation Directe (Wheeler, 1996; D'Haese, 2004b) telle qu'elle est exécutée dans le logiciel POY (Wheeler *et al.*, 2002). Cette approche de la parcimonie évite l'étape intermédiaire de l'alignement en considérant directement le nombre d'événements évolutifs, c'est-à-dire le nombre de transformations des séquences d'ADN. Ceci est accompli par la généralisation des procédures d'optimisation existantes aux insertions, délétions (indels) et substitutions. Les

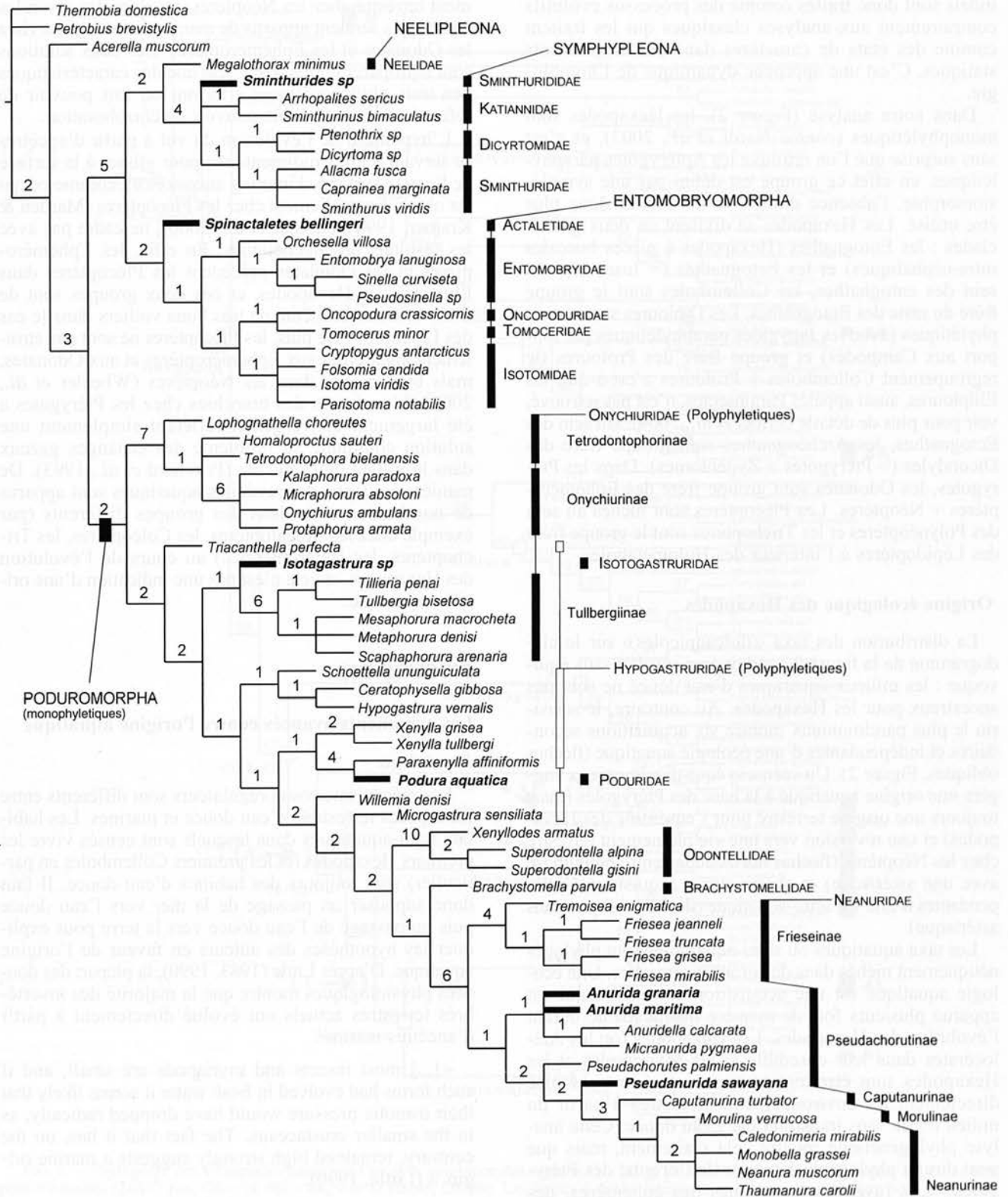


FIG. 1. – Phylogénie des Collemboles basée sur l'analyse de 131 caractères morphologiques (adapté de D'Haese, 2003). Consensus strict de 32 arbres équiparcimonieux (395 pas; CI = 44; RI = 86) Les indices de Bremer sont donnés au dessus de chaque branche. Les familles et sous-familles traditionnellement reconnues sont indiquées par des barres; noires, grises et blanches pour monophylétique, paraphylétique et polyphylétique respectivement. Les taxa semi-aquatiques sont en gras et l'optimisation de l'attribut semi-aquatique est marquée par les branches épaissies. L'écologie semi-aquatique est dérivée et apparue plusieurs fois indépendamment.

indels sont donc traités comme des processus évolutifs contrairement aux analyses classiques qui les traitent comme des états de caractères dans des alignements statiques. C'est une approche dynamique de l'homologie.

Dans notre analyse (Figure 2), les Hexapodes sont monophylétiques (*contra* Nardi *et al.*, 2003), et c'est sans surprise que l'on retrouve les Aptérygotes paraphylétiques, en effet ce groupe est défini par une simplésiomorphie, l'absence d'ailes, et ne devrait donc plus être utilisé. Les Hexapodes se divisent en deux grands clades : les Entognathes (Hexapodes à pièces buccales intra-céphaliques) et les Ectognathes (= Insectes). Au sein des entognathes, les Collembolés sont le groupe frère du reste des Entognathes. Les Diploures sont monophylétiques (avec les Japygidés paraphylétiques par rapport aux Campodés) et groupe frère des Protoures (le regroupement Collembolés + Protoures c'est-à-dire les Elliploures, aussi appelés Parainsectes, n'est pas retrouvé, voir pour plus de détails Giribet *et al.*, 2004). Au sein des Ectognathes, les Archéognathes sont groupe frère des Dicondyles (= Ptérygotes + Zygentomes). Dans les Ptérygotes, les Odonates sont groupe frère des Ephéméroptères + Néoptères. Les Plécoptères sont nichés au sein des Polynéoptères et les Trichoptères sont le groupe frère des Lépidoptères à l'intérieur des Holométaboles.

Origine écologique des Hexapodes

La distribution des taxa «dulçaquicoles» sur le cladogramme de la figure 2 conduit à un résultat sans équivoque : les milieux aquatiques d'eau douce ne sont pas ancestraux pour les Hexapodes. Au contraire, le scénario le plus parcimonieux montre six acquisitions secondaires et indépendantes d'une écologie aquatique (flèches obliques, Figure 2). Un scénario équi-parcimonieux suggère une origine aquatique à la base des Ptérygotes (mais toujours une origine terrestre pour l'ensemble des Hexapodes) et une réversion vers une vie pleinement terrestre chez les Néoptères (flèches horizontales entre parenthèse avec une astérisque) et quatre autres acquisitions indépendantes d'une vie semi-aquatique (flèches obliques sans astérisque).

Les taxa aquatiques ou semi-aquatiques sont phylogénétiquement nichés dans des groupes terrestres. Une écologie aquatique est une acquisition secondaire qui est apparue plusieurs fois de manière indépendante durant l'évolution des Hexapodes. Les Hexapodes (ou les Atélocérates dans leur ensemble si les Myriapodes et les Hexapodes sont étroitement apparentés) ont colonisé directement les environnements terrestres à partir du milieu marin sans transition par l'eau douce. Cette analyse phylogénétique montre cela clairement, mais que peut dire la phylogénie à propos de l'origine des Ptérygotes ? Les juvéniles aquatiques des éphémères, des Libellules, des Demoiselles et des Perles représentent-ils une écologie ancestrale ? L'analyse ne permet pas de trancher : la présence de juvéniles aquatiques pourrait être ancestrale pour les Insectes ailés et secondairement il y aurait eu une réversion vers un mode de vie pleine-

ment terrestre chez les Néoptères, ou alors des juvéniles aquatiques seraient apparus de manière convergente chez les Odonates et les Ephéméroptères. Les deux solutions sont équi-parcimonieuses. C'est une des caractéristiques des tests phylogénétiques : ils ont un fort pouvoir de réfutation mais un faible pouvoir de corroboration.

L'hypothèse de l'évolution du vol à partir d'ancêtres se servant d'ailes rudimentaires pour glisser à la surface de l'eau (« surface-skimming ancestors »), comme ce qui est observé actuellement chez les Plécoptères (Marden & Kramer, 1994 ; Thomas *et al.*, 2000), ne cadre pas avec les résultats phylogénétiques. En effet, les Ephéméroptères et les Odonates précèdent les Plécoptères dans l'histoire des Hexapodes, et ces deux groupes sont de vrais voiliers (et même de très bons voiliers dans le cas des Libellules). De plus, les Plécoptères ne sont pas étroitement apparentés aux Ephéméroptères et aux Odonates, mais bien nichés dans les Néoptères (Wheeler *et al.*, 2001). L'évolution des branchies chez les Ptérygotes a été largement convergente, reflétant simplement une solution commune au problème des échanges gazeux dans le milieu dulçaquicole (Pritchard *et al.*, 1993). De manière évidente, des juvéniles aquatiques sont apparus de nombreuses fois dans des groupes différents (par exemple chez les Mégaloéptères, les Coléoptères, les Trichoptères, les Hétéroptères...) au cours de l'évolution des Hexapodes, et cela n'est pas une indication d'une origine aquatique.

DISCUSSION

Les arguments avancés contre l'origine aquatique

Physiologie

Les mécanismes osmorégulateurs sont différents entre les espèces terrestres, d'eau douce et marines. Les habitats semi-aquatiques dans lesquels sont censés vivre les premiers Hexapodes (et les premiers Collembolés en particulier) sont toujours des habitats d'eau douce. Il faut donc supposer un passage de la mer vers l'eau douce puis un passage de l'eau douce vers la terre pour expliquer les hypothèses des auteurs en faveur de l'origine aquatique. D'après Little (1983, 1990), la plupart des données physiologiques montre que la majorité des invertébrés terrestres actuels ont évolué directement à partir d'ancêtres marins :

«[...] most insects and myriapods are small, and if such forms had evolved in fresh water it seems likely that their osmotic pressure would have dropped radically, as in the smaller crustaceans. The fact that it has, on the contrary, remained high strongly suggests a marine origin.» (Little, 1990).

Les Chélicérates, pour lesquels il n'y a pas de discussion sur l'origine marine, présentent le même type de composition de leurs fluides corporels. Pour les Collembolés, plus précisément, l'hémolymph présente de hautes pressions osmotiques (de l'ordre de la moitié de

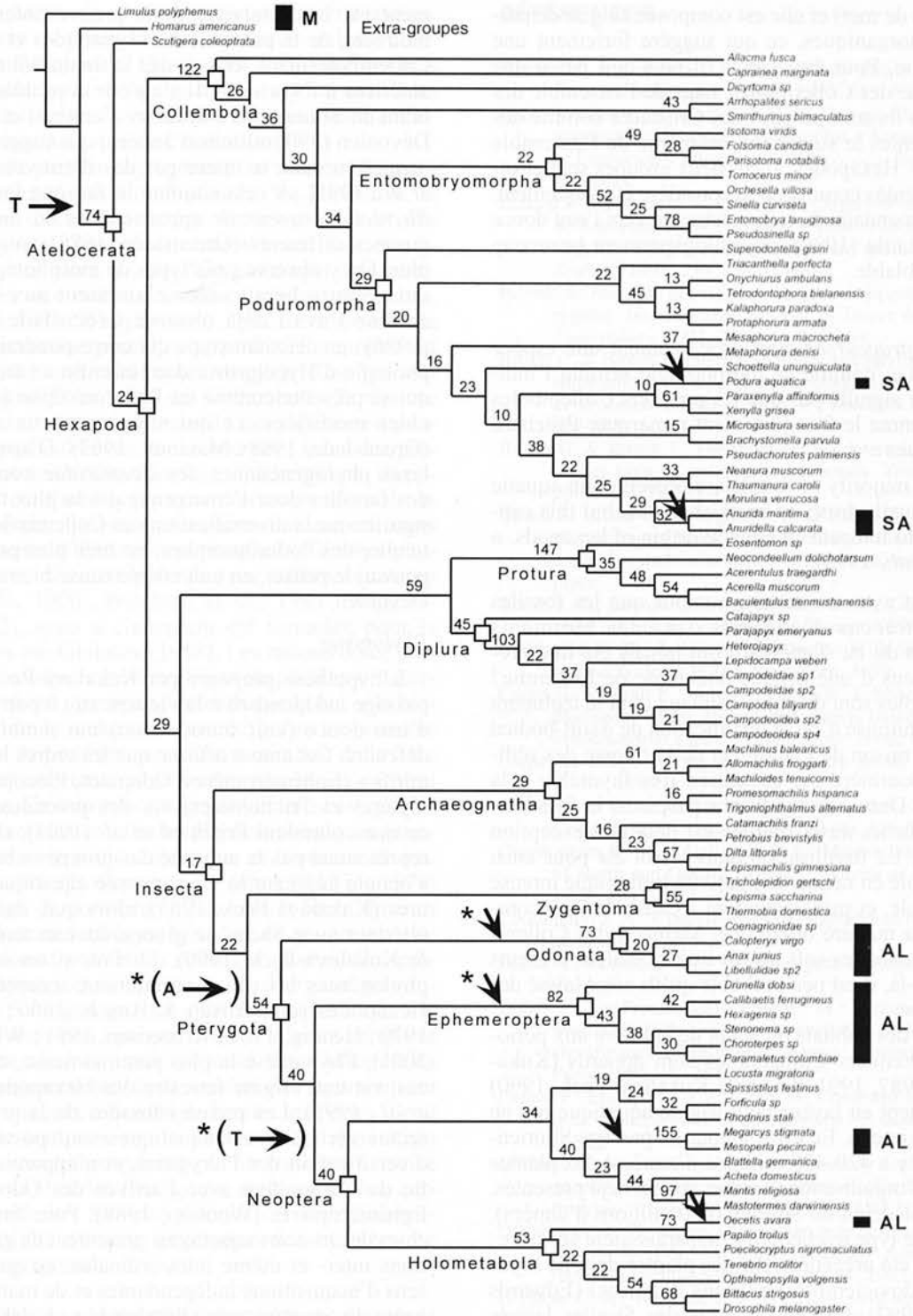


FIG. 2. – Phylogénie des Hexapodes basée sur l'analyse combinée des régions D1, D2 et D3 du 28S, du 18S, de l'Histone H3 et du 16S pour 89 taxons (26897 pas, CI = 14, RI = 84, voir D'Haese, 2002b). Les barres à droite indiquent une écologie aquatique pour les taxons correspondants, M : marin ; T : terrestrialisation ; SA : semi-aquatique ; LA : larves aquatiques. Le scénario le plus parcimonieux montre 6 acquisitions indépendantes et secondaires d'un mode de vie aquatique (flèches obliques). Une ambiguïté subsiste concernant l'origine des Ptérygotes : un scénario équi-parcimonieux montre une origine aquatique pour les Ptérygotes (flèche horizontale entre parenthèses marquée d'un A) et une réversion vers une vie pleinement terrestre (flèche horizontale entre parenthèses marquée d'un T) chez les Néoptères (flèches marquées d'un astérisque, horizontales versus obliques). Ce scénario est compatible avec l'hypothèse d'une origine des ailes à partir des branchies. Les deux scénarios impliquent une seule transition du milieu marin au milieu terrestre à la base des Atélocérates (Hexapodes + Myriapodes) avec une écologie de transition par les milieux édaphiques.

celle de l'eau de mer) et elle est composée en grande partie de sels inorganiques, ce qui suggère fortement une origine marine. Pour être précis, il ne s'agit pas d'une origine marine des Collembolés, mais de l'ensemble des Hexapodes, s'ils sont proches des Crustacés comme des analyses récentes le suggèrent, ou même de l'ensemble Myriapodes + Hexapodes, si ces deux groupes sont étroitement apparentés comme on le considère classiquement. Le passage secondaire du milieu terrestre vers l'eau douce est, d'après Little (1990), physiologiquement beaucoup plus vraisemblable.

Fossiles

Rhyniella praecursor était probablement une espèce semi-aquatique, comme sa morphologie semble l'indiquer. Cela ne signifie pas que les premiers Collembolés l'étaient. Comme le font justement remarquer Pritchard et ses collègues :

« The vast majority of fossils are preserved in aquatic situations, usually fresh or brackish water, but this cannot be taken to indicate an aquatic origin of hexapods. » (Pritchard *et al.*, 1993).

Ils ajoutent avec un certain humour que les fossiles d'*Australopithecus* découverts dans des sédiments lacustres près du lac Turkana n'ont jamais été interprétés dans le sens d'une origine aquatique de l'Homme ! Les Collembolés sont de petits animaux dont le tégument est très peu chitinisé d'où la qualification de « soft-bodied insects ». En raison de l'acidité et de la finesse des sédiments, une tourbière est un milieu très favorable à la fossilisation. Dans ces conditions propices, la fossilisation d'organismes aussi fragiles est déjà une exception remarquable. La fossilisation dans le sol est pour ainsi dire impossible en raison de l'activité biologique intense qui s'y déroule, et principalement à cause de la décomposition de la matière organique. Même si des Collembolés vivant dans les sols ou les litières étaient présents à ce moment-là, il est peu probable qu'ils aient laissé des traces fossiles.

L'absence des habitats du sol et de la litière aux périodes où les premiers Collembolés sont apparus (Kukalová-Peck, 1987, 1991 ; Shear & Kukalová-Peck, 1990) est un argument en faveur de l'origine aquatique qui ne doit plus être retenu. En effet, autour du passage Silurien-Dévonien (il y a 420-400 millions d'années) des plantes vasculaires d'organisations variées étaient déjà présentes. Avant cela, au début du Silurien (430 millions d'années), des plantes de type trachéophyte apparaissaient sur terre ; elles avaient été précédées par des plantes de type bryophyte à l'Ordovicien (460 millions d'années) (Edwards & Selden, 1992). Les découvertes des fossiles laissés par ces plantes donnent un âge minimal à la colonisation de la terre ferme par les végétaux. La précocité de la colonisation du milieu terrestre par toutes ces plantes atteste de la présence des sols modifiés par l'activité biologique (présence de litière, etc.) avant l'apparition des Hexapodes.

Les deux points que je viens de traiter (absence de fossiles et présence de plantes) se sont éclairés mutuelle-

ment par la découverte de la preuve potentielle, mais indirecte, de la présence de Myriapodes et peut-être de Collembolés dans les sols dès la fin du Silurien (et donc antérieur à *Rhyniella*). Il s'agit de coprolithes datant de la fin du Silurien (412 millions d'années) et du début du Dévonien (390 millions d'années) qui suggèrent une alimentation dans la litière par des détritivores (Edwards *et al.*, 1995). À cela s'ajoute le fait que les fossiles de *Rhyniella praecursor* appartiennent au moins à deux groupes différents (Greenslade, 1988) voire à trois ou plus. On y observe trois types de morphologie : un type qui se rattacherait assez clairement aux Isotomidae, comme l'avait déjà observé Greenslade & Whalley (1986) ; un deuxième type qui correspondrait à une morphologie d'Hypogastruridae ; et enfin un troisième type qui se présente comme un Poduromorphe à pièces buccales modifiées, ce qui suggérerait un *Neanuridae* (Greenslade, 1988 ; Massoud, 1967). D'après mes analyses phylogénétiques, les *Neanuridae* constituent une des familles dont l'émergence est la plus tardive. Cela signifie que la diversification des Collembolés, et en particulier des Poduromorphes, est bien plus précoce qu'on pouvait le penser, en tout état de cause bien antérieure au Dévonien.

Phylogénie

L'hypothèse proposée par Kukalová-Peck (1983) du passage indépendant à la vie terrestre à partir de lignées d'eau douce (voir introduction) me semble difficile à défendre. Cet auteur affirme que les ordres les plus « primitifs » (Ephéméroptères, Odonates, Plécoptères, Mégaloptères et Trichoptères) ont des juvéniles aquatiques, ce que contestent Pritchard *et al.* (1993), ces ordres ne représentant pas la majorité des groupes « basaux ». Elle s'appuie aussi sur la vie supposée aquatique des Monoures (Kukalová-Peck, 1983), alors que, dans un travail ultérieur avec Shear, ce groupe devient terrestre (Shear & Kukalová-Peck, 1990). En fait, si on se réfère aux phylogénies les plus couramment acceptées pour les Hexapodes (*e.g.* Bitsch & Bitsch, 2000 ; Boudreaux, 1979 ; Hennig, 1981 ; Kristensen, 1991 ; Wheeler *et al.*, 2001), l'hypothèse la plus parcimonieuse, dans tous les cas, est une origine terrestre des Hexapodes (Pritchard *et al.*, 1993). Les preuves fossiles de la présence d'insectes véritablement aquatiques sont postérieures à la diversification des Ptérygotes, et n'apparaissent qu'à la fin du Carbonifère avec l'arrivée des Odonates et des Ephéméroptères (Wootton, 1988). Pour finir, les branches des insectes aquatiques présentent de grandes variations inter- et même intra-ordinales, ce qui va dans le sens d'acquisitions indépendantes et de manière convergente de ces structures (Pritchard *et al.*, 1993).

Quelle est l'origine des Collembolés et de l'ensemble des Hexapodes ?

Il est maintenant évident que les ancêtres des Hexapodes, ou même de l'ensemble Myriapodes + Hexapodes, sont sortis du milieu marin pour directement coloniser le milieu terrestre, sans passer par un milieu « intermédiaire »

d'eau douce. Mais cela ne répond pas totalement à la question. Quels ont été précisément les premiers milieux colonisés par les Hexapodes ? Quelle a été l'écologie des premiers Collembolés ? En d'autres termes, quelles ont été les voies de transition de la vie marine à la vie terrestre réellement aérienne au cours de l'évolution ?

Une fois de plus, la phylogénie peut trancher la question de manière nette. Les Protoures, les Diploures, la majorité des Collembolés, des Archéognathes et des Zygentomes sont typiquement inféodés aux sols et substrats similaires, alors que les Ptérygotes sont plus généralement liés aux milieux terrestres aériens (Ghilarov, 1958 ; Little, 1983 ; Wigglesworth, 1972). L'hypothèse la plus parcimonieuse pour l'origine des Hexapodes est sans ambiguïté une origine qui se place dans les sols (vie édaphique). Dans le cas des Collembolés, la réponse est aussi claire : la grande majorité des espèces est édaphique, en particulier les Poduromorphes issus des premières dichotomies (Onychiurinae, Tullbergiinae, Hypogastruridae, etc.) sont typiquement associés aux sols, la vie épigée étant apparue secondairement comme dans certains groupes d'Entomobryomorphes et de Symphypléones. Cette idée a été défendue par différents auteurs (Little, 1983, 1990 ; Pritchard *et al.*, 1993 ; Wigglesworth, 1972), mais a clairement été formulée pour la première fois par Ghilarov (1958). Les raisons de ce passage par les sols peuvent s'expliquer de plusieurs manières. Tout d'abord, les sols (j'entends par là les sols biogéniques et non la roche mère) ont été parmi les premiers écosystèmes disponibles, avec la colonisation de la terre ferme par les végétaux, pour fournir nourriture, substrat et protection. La raison avancée par Ghilarov est que les sols présentent des conditions physico-chimiques intermédiaires entre le milieu aquatique et le milieu aérien. Cette idée a été développée par Vannier (1973, 1978) avec la notion de porosphère. Les sols et leurs annexes sont généralement saturés en humidité, ce qui préserve de la dessiccation et permet les échanges gazeux. Les premiers Hexapodes étaient dépourvus d'organe respiratoire, et les échanges gazeux s'effectuaient à travers la cuticule qui était peu épaisse. C'est d'ailleurs ce qui se passe encore chez la vaste majorité des Collembolés actuels. L'augmentation de la solidité des téguments au cours de l'évolution a permis de limiter les pertes d'eau et en même temps a rendu nécessaire l'apparition d'organes respiratoires spécialisés : les trachées. C'est ce qu'on observe chez les Ptérygotes, mais aussi chez certains Collembolés Symphypléones ou Entomobryomorphes épigés qui ont développé des trachées de manière convergente.

Remerciements. – Je remercie Felipe SOTO-ADAMES de la « Vermont University » pour m'avoir fourni la séquence de 18S de *Eosentomon*. Les séquences d'éphémères ont été obtenues en collaboration avec Heath OGDEN de la « Brigham Young University ». Philippe GRANDCOLAS, Taran GRANT, et Ward WHEELER doivent être remerciés pour leurs commentaires et leurs conseils. Enfin, j'exprime toute ma gratitude à Hervé LE GUYADER pour m'avoir invité à présenter mes résultats devant la Société de Biologie, et surtout je le remercie pour sa patience.

Cette étude a été financée par la NASA (postdoctoral fellowship à l'AMNH).

RÉFÉRENCES

- Averof M. & Cohen S. M., Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature*, 1997, 385, 627-630.
- Bach de Roca C., Gaju-Ricart M. & Compte-Sart A., Recientes aportaciones filogenéticas sobre los « Apterygota ». Vol. 26 of *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. Boletín de la SEA, Zaragoza.
- Ballard J. W., Olsen G. J., Faith D. P., Odgers W. A., Rowell D. M. & Atkinson P. W., Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science*, 1992, 258, 1345-1348.
- Bilinski S., Structure of ovaries and oogenesis in entognathans (Apterygota). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1993, 22 (2-4), 255-269.
- Bitsch C. & Bitsch J., Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insect clades (Hexapoda). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 1998, 34 (4), 339-363.
- Bitsch C. & Bitsch J., The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. *Zoologica Scripta*, 2000, 29 (2), 131-156.
- Bitsch J., Bitsch C., Bourgoïn T. & D'Haese C., The phylogenetic position of basal hexapod lineages : morphological data contradict molecular data. *Systematics Entomology*, 2004, in press.
- Boore J. L., Lavrov D. V. & Brown, W. M. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, 1998, 392, 667-668.
- Boudreaux H. B., *Arthropod Phylogeny*. With Special Reference to Insects. John Wiley, New York, 1979.
- Carapelli A., Frati F., Nardi F., Dallai R. & Simon C., Molecular phylogeny of the apterygotan insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Pedobiologia*, 2000, 44, 361-373.
- Carpenter J. M., Testing scenarios: wasp social behaviour. *Cladistics*, 1989, 1, 131-144.
- Christiansen K. A., Behavior and form in the evolution of cave Collembola. *Evolution*, 1965, 19 (4), 529-537.
- Christiansen K. A. & Bellinger P. F., Marine littoral Collembola of North and Central America. *Bulletin of Marine Science*, 1988, 42 (2), 215-245.
- Coddington J. A., Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics*, 1988, 4, 3-22.
- Dallai R., Considerations on Apterygota phylogeny. *Bollettino di Zoologia*, 1980, 47, 35-48.
- Dallai R., Are Protura really insects? In : Simonetta, A., Conway Morris, S. (Eds.), *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge University Press, 1991, pp. 263-269.
- Delsuc F., Phillips M. J. & Penny D., Comment on "hexapod origins: monophyletic or paraphyletic?". *Science*, 2003, 301, 1482d.
- D'Haese C., Is psammophily an evolutionary dead end? A phylogenetic test in the genus *Willemia* (Collembola : Hypogastruridae). *Cladistics*, 2000, 16 (3), 255-273.
- D'Haese C. A., Phylogeny of the apterygote hexapods. In : Judd D., Brower A. (Eds.), *Abstracts of the 20th Annual Meeting of the Willi Hennig Society*. *Cladistics*, 2002a, 18, p. 220.
- D'Haese C. A., Were the first springtails semi-aquatic? A phylogenetic approach by means of 28S rDNA and Optimization Alignment. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2002b, 269 (1496), 1143-1151.
- D'Haese C. A., Morphological appraisal of Collembola phylogeny with special emphasis on Poduromorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. *Zoologica Scripta*, 2003, 32 (6), 563-586.
- D'Haese C. A., Are hexapods monophyletic? Or why would anyone spend so much money to sequence complete genomes and finally discard 97 % of it? In : Stevenson D. W. M. (Ed.),



- Abstracts of the 22th Annual Meeting of the Willi Hennig Society. *Cladistics*, 2004a, 20, p. 81.
- D'Haese C. A., Les principes de l'Optimisation Directe. *Biosystema*, 2004b, 22, 49-57.
- Edwards D. & Selden P. A., The development of early terrestrial ecosystems. *Botanical Journal of Scotland*, 1992, 46, 337-366.
- Edwards D., Selden P. A., Richardson J. B. & Axe L., Coprolites as evidence for plant-animal interaction in Siluro-Devonian terrestrial ecosystems. *Nature*, 1995, 377, 329-331.
- Ghilarov M. S., L'importance du sol dans l'origine et l'évolution des Insectes. Vol. I of Proceedings Tenth International Congress of Entomology. Mortimer Limited, Ottawa, 1958.
- Giribet G., Edgecombe G. D., Carpenter J. M., D'Haese C. A. & Wheeler W. C., Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. *Organisms, Diversity and Evolution*, 2004, in press.
- Giribet G., Edgecombe G. D. & Wheeler W. C., Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 2001, 413, 157-161.
- Giribet G., Edgecombe G. D. & Babbitt C., Phylogeny of the arachnida and opiliones: a combined approach using morphological and molecular sequence data. *Cladistics*, 2002, 18, 5-70.
- Grandcolas P., The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios. Vol. 173. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 1997.
- Greenslade P. J. M., Reply to R. A. Crowson's "Comments on Insecta of the Rhynie Chert" (1985 Entomol. Gener. 11 (1/2): 097-098). *Entomologia Generalis*, 1988, 13 (1/2), 115-117.
- Greenslade P. J. M. & Whalley P., The systematic position of Rhyniella praecursor Hirst and Maulik (Collembola), the earliest known hexapod. Second International Seminar on Apterygota. University of Siena, Siena, 1986.
- Hennig W., Insect phylogeny. John Wiley, New York, 1981.
- Hirst S. & Maulik S., On some Arthropod remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geological Magazine*, 1926, 63, 69-71.
- Hopkin S. P., Biology of the Springtails (Insecta: Collembola). Oxford University Press, New York, 1997.
- Joose E. N. G., Littoral apterygotes (Collembola and Thysanura). Marine Insects. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 1976.
- Koch M., Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia*, 1997, 41 (1-3), 9-12.
- Kraus O., Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. Arthropod Relationships. Chapman & Hall, London, 1997.
- Kristensen N. P., Phylogeny of insects orders. *Annual Review of Entomology*, 1981, 26, 135-157.
- Kristensen N. P., Phylogeny of extant hexapods. In : of Entomology, C. D. (Ed.), The Insects of Australia, 2nd Edition. Vol. I. Melbourne University Press, Melbourne, 1991, pp. 125-140.
- Kukalová-Peck J., Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology*, 1978, 156, 53-126.
- Kukalová-Peck J., Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Canadian Journal of Zoology*, 1983, 61, 1618-1669.
- Kukalová-Peck J., New carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology*, 1987, 65, 2327-2345.
- Kukalová-Peck J., Fossil history and the evolution of hexapod structures. In : of Entomology, C. D. (Ed.), The Insects of Australia. Vol. I. Melbourne University Press, Melbourne, 1991, pp. 141-179.
- Lavrov D. V., Brown W. M., Boore J. L., Phylogenetic position of the pentastomida and (pan)crustacean relationships. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2004, 271, 537-544.
- Little C., The colonisation of land. Origins and adaptations of terrestrial animals. Cambridge University Press, Cambridge, 1983.
- Little C., The terrestrial invasion. An ecophysiological approach to the origins of land animals. Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- Mallatt J. M., Garey J. R. & Shultz J. W., Ecdysozoan phylogeny and bayesian inference: first use of nearly complete 28s and 18s rna gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, 31, 178-191.
- Manton S. M., The Arthropoda. Habits, functional morphology, and evolution. Clarendon Press, Oxford, 1977.
- Marden J. H. & Kramer, M. G., Surface-skimming stoneflies: a possible intermediate stage for insect flight evolution. *Science*, 1994, 266, 427-430.
- Massoud Z., Contribution à l'étude de Rhyniella praecursor Hirst et Maulik 1926, Collembola fossile du dévonien. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 1967, 4 (3), 497-505.
- Massoud Z., Un élément caractéristique de la pédofaune : les Collemboles. La Vie dans les Sols. Aspects nouveaux. Etudes expérimentales. Gauthier-Villars, Paris, 1971.
- Miller J. S. & Wenzel J. W., Ecological characters and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 1995, 40, 389-415.
- Nardi F., Spinsanti G., Boore J. L., Carapelli A., Dallai R. & Frati F., Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic? *Science*, 2003, 299, 1887-1889.
- Pritchard G., McKee M. H., Pike E. M., Scrimgeour G. J. & Zloty J., Did the first insects live in water or air? *Biological Journal of the Linnean Society*, 1993, 49, 31-44.
- Regier J. C. & Shultz J. W., Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of Hexapods. *Molecular Biology and Evolution*, 1997, 14 (9), 902-913.
- Riek E. F., The origin of insects. *Proceedings of the XIII International Congress of Entomology*, 1971, 1, 292-293.
- Rolfe W. D. I., Early invertebrate terrestrial faunas. The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. Academic Press, New York, 1980.
- Shear W. A., The early development of terrestrial ecosystems. *Nature*, 1991, 351, 283-289.
- Shear W. A. & Kukalová-Peck J., The ecology of paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology*, 1990, 68, 1807-1834.
- Shultz J. W. & Regier J. C., Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2000, 276, 1011-1019.
- Stys P. & Bilinski S., Ovariole types and the phylogeny of Hexapods. *Biological Reviews*, 2000, 65, 401-429.
- Stys P., Zrzavý J. & Weyda F., Phylogeny of the hexapoda and ovarian metamerism. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1993, 68 (3), 365-379.
- Tasch P., Flora and Fauna of Rhynie chert: a paleoecological reevaluation of published evidence. *University of Wichita Bulletin*, 1957, 32, 3-23.
- Thomas M. A., Walsh K. A., Wolf M. R., McPherson B. A. & Marden J. H., Molecular phylogenetic analysis of evolutionary trends in stonefly wing structure and locomotor behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97 (24), 13178-13183.
- Tom R., Were the first insects terrestrial or aquatic? *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap*, 1984, 80, 319-323.
- Vannier G., Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence de l'eau : importance thermodynamique et biologi-

- que de la porosphère. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 1973, 103 (1), 157-167.
- Vannier G., La résistance à la dessiccation chez les premiers arthropodes terrestres. *Bulletin de la Société d'écophysiologie*, 1978, 3, 13-42.
- Waltz R. D., & McCafferty W. P., Freshwater springtails (Hexapoda: Collembola) of North America. *Station bulletin - Purdue University, Agricultural Experiment Station*, 1979, 960, 1-32.
- Westoll T. S., Northern Britain. Vol. 8 of A Correlation of the Devonian Rocks of the British Isles. *Geol. Soc. Lond. Spec. Rep., London*, 1977.
- Wheeler W. C., Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics*, 1996, 12, 1-9.
- Wheeler W. C., Cartwright P. & Hayashi C. Y., Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, 1993, 9 (1), 1-39.
- Wheeler W. C., Gladstein D. S. & De Laet J., Poy version 3.0. program and documentation available at ftp.amnh.org/pub/molecular/poy/. American Museum of Natural History, New York, 2002.
- Wheeler W. C., Whiting M. F., Wheeler Q. D. & Carpenter J. C., The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 2001, 17 (2), 113-169.
- Whiting M. F., Carpenter J. M., Wheeler Q. D. & Wheeler W. C., The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, 1997, 46 (1), 1-68.
- Wigglesworth V. B., The life of insects. Weidenfeld and Nicolson, London, 1972.
- Wootton R. J., The evolution of insects in fresh water ecosystems. Essays in hydrobiology. University Press, Exeter, 1972.
- Wootton R. J., The historical ecology of aquatic insects: an overview. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 1988, 62, 477-492.

RÉSUMÉ

Les aspects moléculaires et morphologiques ont traditionnellement été abordés dans les sciences de la vie, en raison de divergences d'objectifs et de méthodes. La taxonomie, l'évolution, et les autres disciplines moléculaires et morphologiques pour le moment ont la réputation de travailler séparément. La morphologie souffre d'un manque de standardisation de résultats et de personnel. La taxonomie a été considérée comme moins performante, car elle nécessite une grande spécialisation et beaucoup de temps. Mais ces résultats

ont été très importants qui ont fait la phylogénie et des caractères morphologiques. Une manière d'attirer la recherche en taxonomie comparative pourrait être la création de l'utilisation de bases de données combinant l'information quantitative d'informations morphologiques jusqu'à l'exemple des Acanthamoebae, groupe rassemblant un flux des espèces de Vertébrés, permet d'explorer les possibilités d'une telle base de données et son utilisation future. La nouvelle alliance qui pourrait résulter de ces modifications d'impenses opportunités potentielles.

SUMMARY

Reviews of the molecular and morphological approaches to molecular phylogenies and databasing can be found in journals of anatomy. The example of Ichneura

Molecular and morphological aspects are traditionally separated in life sciences. Systematics, however, has long used molecular tools for evolutionary purposes and might be the place to unify these two disciplines of biology, even though up until recently, such morphologies were incompatible and unusual. Morphological studies suffer from a lesser recognition and a largely inferior access to results and removal of personnel, because of the length of time and level of specialisation required to produce morpho-anatomy

based work. Databasing might be a way to unify and speed up morphological studies. The use of databasing is spreading in systematics, from bibliography to collection catalogs and localisation, to sequence banks. The example of Acanthamoebae exemplifies this with the construction of a database gathering bibliographical and annotation data in order to avoid repeating previous work. Molecular phylogenies can now be explored alone they need to be compared with morphological analyses.

Des travaux moléculaires et morphologiques ont traditionnellement été abordés séparément dans les sciences de la vie, en raison de divergences d'objectifs et de méthodes. La taxonomie, l'évolution, et les autres disciplines moléculaires et morphologiques pour le moment ont la réputation de travailler séparément. La morphologie souffre d'un manque de standardisation de résultats et de personnel. La taxonomie a été considérée comme moins performante, car elle nécessite une grande spécialisation et beaucoup de temps. Mais ces résultats

ont été très importants qui ont fait la phylogénie et des caractères morphologiques. Une manière d'attirer la recherche en taxonomie comparative pourrait être la création de l'utilisation de bases de données combinant l'information quantitative d'informations morphologiques jusqu'à l'exemple des Acanthamoebae, groupe rassemblant un flux des espèces de Vertébrés, permet d'explorer les possibilités d'une telle base de données et son utilisation future. La nouvelle alliance qui pourrait résulter de ces modifications d'impenses opportunités potentielles.