

59895

EXISTENCE D'ARTHROTARDIGRADES SEMI-BENTHIQUES DE GENRES NOUVEAUX DE LA SOUS-FAMILLE DES STYRACONYXINAE SUBFAM. NOV.

par

Reinhardt Møbjerg Kristensen

Institute of Cell Biology and Anatomy, University of Copenhagen,
Universitetsparken 15, DK - 2100 Copenhagen, Denmark.

et

Jeanne Renaud-Mornant

Laboratoire des Vers, associé au C.N.R.S.
Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue de Buffon, 75321 Paris Cedex 05.

Résumé

Tholoarctus natans n.g., n.sp., décrit du sable coquillier au large de Roscoff, semble avoir une large répartition surtout dans le sable corallien. Ce remarquable taxon est le premier Tardigrade que l'on ait vu nager au-dessus du sédiment, grâce à une vaste cloche épicuticulaire. Un nouveau genre *Lepoarctus* n.g., possédant des particularités semblables, est créé pour inclure *Pleocola conifera* Renaud-Mornant, 1975 de mer profonde. Les relations phylogéniques des genres de la nouvelle sous-famille Styraconyxinae sont discutées.

Introduction

Depuis une dizaine d'années, la diversité des Hétérotardigrades marins a été mise en relief au niveau générique, principalement dans la famille des Halechiniscidae. Le moment était donc venu de séparer des groupes de genres en des sous-familles nouvelles. Les affinités phylogénétiques de la sous-famille des Tanarctinae Renaud-Mornant, 1980 et celle des Floractinae Renaud-Mornant, 1982 ont déjà été traitées, mais un groupe important de genres restait inclus dans la sous-famille Halechiniscinae Thulin, 1928. Cette sous-famille constitue un ensemble paraphylétique; notre but est donc de mettre en lumière les affinités possibles entre ses membres puis de regrouper les plus proches dans une nouvelle sous-famille, les Styraconyxinae subfam. nov. avec pour genre-type *Styraconyx* Thulin, 1942. La découverte d'un nouveau taxon *Tholoarctus* n. g., avec un système de griffes complexe rappelant celui des *Styraconyx*, et le réexamen de *Pleocola conifera* Renaud-Mornant, 1975, d'allure semblable à *Tholoarctus* mais à griffes simples, nous a permis de penser qu'une lignée évolutive peut

être tracée pour réunir des *Styraconyx* et des espèces affines à griffes composites, à des *Pleocola* Cantacuzène, 1951 à griffes simples. D'autres auteurs (Van der Land, 1975) ont déjà émis l'hypothèse que des relations pouvaient exister entre l'aberrant Tardigrade parasite *Tetrakentron* Cuénot, 1892 et la forme intertidale *Styraconyx*. Des comparaisons entre des critères tels que les types de pédoncule des doigts et les organes des sens céphaliques ou coxaux nous ont permis de vérifier ce postulat et d'utiliser alors plus particulièrement ces caractères pour inclure dans cette nouvelle famille les deux genres aberrants *Angursa* Pollock, 1979 et *Riarctus* Renaud-Mornant, 1981.

Les deux nouveaux taxa *Tholoarctus* et *Lepoarctus* n.g. possèdent une épicuticule plus ou moins développée en forme de cloche qu'ils peuvent utiliser comme stabilisateur ou organe natatoire. Par tous leurs autres caractères, ils sont très proches de *Styraconyx* et de *Pleocola*.

Sous-Ordre ARTHROTARDIGRADA Marcus, 1927

Famille Halechiniscidae Thulin, 1928

Diagnose : Arthrotardigrada sans plaques, appendices céphaliques complets; adultes avec pattes terminées par quatre doigts, chacun portant une griffe.

Genre et espèce-types : *Halechiniscus gutteli* Richters, 1908

Styraconyxinae subfam. nov.

Diagnose

Halechiniscidae à griffes avec pédoncules digitaux dans les quatre doigts ou manquant dans les doigts internes. Si le pédoncule est absent des doigts internes, leurs parties proximales sont cordiformes (un pédoncule n'est pas indiqué chez *Bathyechiniscus* Steiner, 1926 mais est peut-être présent).

Description

Nous postulons que les griffes primitives étaient complexes, un caractère plésiomorphe pour la sous-famille, c'est-à-dire que 3 ou 4 crochets existaient au départ, secondairement réduits à deux pointes puis donnant des griffes simples. Les griffes sont rétractables dans une gaine membraneuse (membrane de griffes).

L'assortiment d'appendices céphaliques est complet, mais il est tout à fait remarquable que les clavas secondaires soient réduites à un dôme ou à un sac plat indistinct et non ponctué chez *Tholoarctus*. D'autres réductions d'organes des sens existent dans les divers genres mais il est à noter que les cirres A et E sont semblables et que les clavas primaires et les papilles P4 sont souvent identiques dans ces genres. L'appareil buccal est muni de supports de stylets (sauf *Tetrakentron*) et de placoides droits (sauf *Tholoarctus* et *Lepoarctus*).

Deux réceptables séminaux sont présents chez les femelles. La cuticule est de morphologie variable, mais les plaques dorsales sont toujours absentes.

Discussion

Les Styraconyxinae constituent un groupe monophylétique mais certaines affinités existent entre *Raiarctus* (Styraconyxinae) et *Actinarctus* (Tanarctinae) au plan du développement de longs piliers dans l'épicuticule.

Les Styraconyxides ancestraux ont des griffes complexes, trifides avec un pédoncule dans tous les doigts : l'évolution s'est effectuée dans le sens d'une réduction des crochets, griffes et pédoncules digitaux. L'étude de ces réductions et spécialisations a permis de dresser l'arbre phylogénétique des genres ou groupes d'espèces de la sous-famille. Des griffes simples existent dans les genres *Pleocola* et *Lepoarctus*. Une série évolutive peut être constatée aussi à l'intérieur du genre *Styraconyx*. Dans le groupe d'espèces affines du groupe *St. sargassi* Thulin, 1942, tous les crochets des griffes sont forts, dans les espèces *St. hallasi* Kristensen, 1977 et *Tholoarctus natans* n. g., n. sp., les crochets accessoires sont très fins, seulement visibles lorsque les griffes sont sorties des gaines. Les éperons secondaires sont déjà plus fins chez *St. sargassi*. Chez un *Styraconyx* non encore décrit, proche de *St. hallasi* et chez un genre en cours de description, voisin de *Raiarctus*, les éperons secondaires sont vestigiaux et peuvent être vus seulement avec les techniques Normaski - interférentiel - contraste de phase.

Les gaines membraneuses des griffes sont présentes chez tous les genres, largement développées seulement dans les taxons présentant une réduction des crochets c'est-à-dire : *Pleocola*, *Lepoarctus* et *Tholoarctus*.

Le type de pédoncule spécialisé présent dans les 4 doigts est uniquement connu de cette sous-famille. Mais un « simple » pédoncule est aussi présent chez les Floractinae. La réduction du nombre de pédoncules de 4 à 2 a probablement eu lieu simultanément avec l'apparition des structures cordiformes de la partie proximale des doigts internes. Celle-ci est présente chez *Pleocola*, *Lepoarctus*, *Angursa*, *Tholoarctus* et certaines espèces de *Styraconyx*. Ce caractère doit être considéré comme une autapomorphie à l'intérieur de la sous-famille.

Les clavas secondaires en forme d'ampoule, les organes des sens sur toutes les pattes, la présence de supports de stylets, de placoïdes et d'une cuticule typiquement halechiniscidienne sont considérés comme des caractères plésiomorphes pour la sous-famille. Le fait qu'*Angursa* et *Tholoarctus* n'ont plus d'épine sur les pattes 2 et 3, et que *Lepoarctus* n'en possède que sous forme réduite, est considéré comme un caractère autapomorphique qui permet de reconnaître les affinités entre les trois genres.

Le manque de placoïdes vraiment longs à la fois chez *Tetrakentron*, *Lepoarctus* et *Tholoarctus* peut être considéré comme un phénomène de convergence ainsi que l'élargissement des clavas secondaires chez certaines espèces. Mais, pour la plupart des autres caractères, il est bien difficile à l'heure actuelle de différencier ce qui est convergent ou autapomorphe.

L'absence de piliers chez *Tetrakentron* est certainement un caractère apomorphique, ainsi que le manque de supports de stylets et de vrais placoïdes dans ce genre ectoparasite. La réduction des organes des sens se trouve aussi dans la forme supralittorale *St. haploceros* Thulin, 1942, qui vit sur les lichens halophiles, et ce caractère peut être considéré comme une adaptation à un mode de vie à tendance aérienne et terrestre.

La série représentée par *Styraconyx* pose d'importants problèmes. Ce genre constitue un ensemble vraiment paraphylétique comprenant : des formes ancestrales du groupe *St. sargassi* (*St. sargassi*, *St. paulae* Robotti, 1971 et *St. kristenseni* Renaud-Mornant, 1981), et deux lignées évolutives différentes : *St. haploceros* et *St. hallasi*. *St. hallasi* présente les mêmes caractères apomorphiques dans la cuticule et les griffes que ceux constatés chez *Pleocola*, *Tholoarctus*, *Lepoarctus* et *Angursa*. Une révision complète du genre *Styraconyx* est nécessaire ainsi que sa restructuration. Le receptaculum seminis pourrait être utilisé comme critère différentiel.

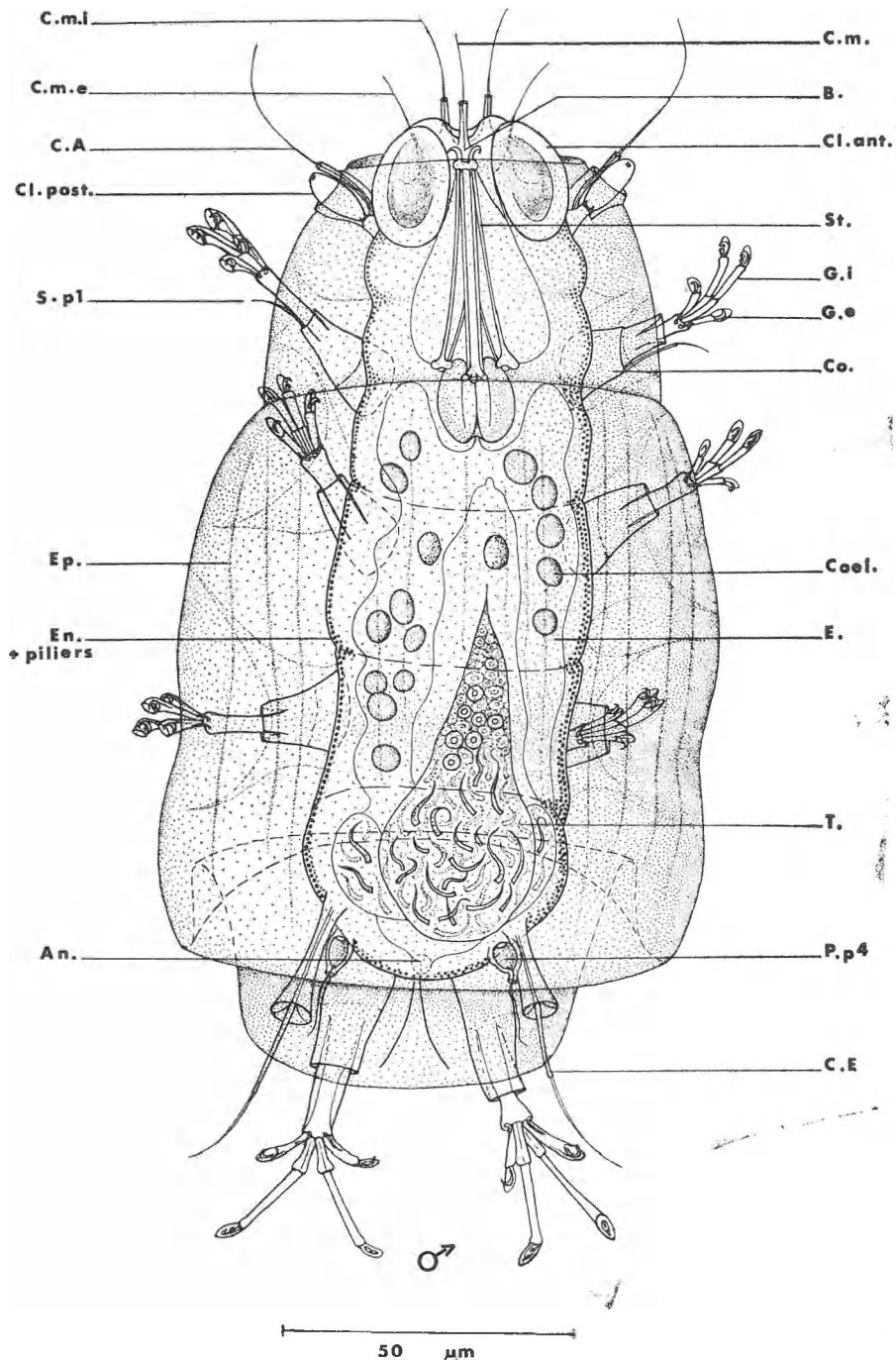


FIG. 1

Tholoarctus natans, n. g., n. sp. Holotype mâle.

An. : anus; B. : bouche; C.A : cirre A; C.E : cirre E; Cl. ant. : clavus secondaires; Cl. post. : clavus primaires; C.m. : cirre médian; C. m. e. : cirre médian externe; C. m. i. : cirre médian interne; Co. : coxa; Coel. : coelomocytes; E. : estomac; En. : endocuticule; Ep. : épicuticule; G. e. : griffe externe; G. i. : griffe interne; P. p4 : papille P4; S. p1 : soie P1; St. : stylet; T. : testicule.

Actuellement, les genres et groupes d'espèces inclus dans la sous-famille de Styraconyxinae sont les suivants : *Raiarctus*, genre voisin de *Raiarctus*, *Bathyechiniscus*, *Styraconyx haploceros*, *Styraconyx sargassi* et espèces affines, *Styraconyx hallasi*, *Pleocola*, *Angursa*, *Tholoarctus* à griffes complexes, *Lepoarctus* à griffes simples et *Tetrakentron*. Une clé utilisant les principaux caractères énoncés plus haut et un arbre phylogénétique ont été dressés.

Tholoarctus nov. gen.

(Fig. 1 et 2)

Étymologie : $\theta\acute{o}\lambda\omicron\varsigma$, *Tholos* = dôme et *arctus*, (grec) = ours, terminaison associée habituellement à de nombreux genres de Tardigrades; la forme en dôme ou en cloche rappelant celle de la cuticule dans laquelle l'animal peut se rétracter.

Diagnose

Epicuticule externe en forme de cloche, corps allongé, mince; tête avec assortiment complet d'appendices céphaliques. Clavas primaires ovoïdes, clavas secondaires élargies ventralement. Soies coxales seulement présentes sur P1; P4 avec papille. Cirres A et E avec cirrophore en entonnoir, dans lequel une partie du scapus peut se rétracter. Griffes à trois crochets, les crochets accessoires très fins; mâles et juvéniles pouvant avoir des griffes simples sur les doigts externes. Tube buccal muni de deux excroissances latérales à mi-longueur. Supports de stylets longs et fins et stylets sans articulation sur le tube buccal. Placoïdes réduits ou manquants; seuls, deux petits apodèmes ronds se trouvent à la partie antérieure du bulbe pharyngien.

Discussion

L'appareil buccal a une grande valeur phylogénétique chez les Tardigrades (Renaud-Mornant, 1982 a) mais, dans la plupart des montages, les stylets, leurs supports et les placoïdes ne sont plus visibles. Cependant, les deux petites excroissances portées par le tube buccal avaient été vues dans le genre voisin *Raiarctus* (Renaud-Mornant, 1981). Le type de support de stylet sans articulation sur le tube buccal n'a pas encore été noté dans un autre genre; chez les animaux observés vivants, les supports de stylets peuvent arriver à être parallèles aux stylets eux-mêmes, ou faire un angle de 45° à 60° avec eux derrière le tube buccal. Une réduction de placoïdes existe aussi chez *Tetrakentron* où les trois placoïdes qui sont rectilignes ne descendent que dans 1/3 du bulbe.

Espèce-type : *Tholoarctus natans* n. sp.

Étymologie : *Natans* = nageant (latin). Le nom spécifique rappelle que les quelques individus observés vivants, nageaient dans l'eau environnante en contractant leur corps dans la cloche cuticulaire qui les recouvre.

Matériel-type : (Fig. 1, 2C et tableaux 1 et 2).

Holotype (Fig. 1) : mâle adulte (long. = 160 μm) récolté par R.M. Kristensen, 15/3/82 à la surface du sable coquillier à *Dentalium* au large de Roscoff (48°43' N — 03°54'10" W), profondeur 25 à 30 m.

Allotype (Fig. 2 A, B) : femelle adulte, (long. 35 μm) dans le même échantillon.

Paratypes : 11 mâles, 8 femelles, et 2 larves, coll. R.M. Kristensen.

Co-types : une femelle, plateau continental au large de Brest (48°01' N — 5°44' W), sable coquillier, prof. 130 m, coll. J. Renaud-Mornant M.N.H.N., Paris, N° AA 225, Campagne « Charcot », 1968.

Une femelle, Roscoff, Pierre Noire (48°42,6' N — 3°53,8' W), prof. 20 m, sable fin, coll. G. Boucher; M.N.H.N. Paris N° AF78.

Deux mâles, au large des Açores (37°13' N — 28°44' W). Prof. 340 m Campagne Barletts.

Trois femelles, au large de la Caroline du Nord (34°07,3' N — 75°57,7' W). Prof. 400 m, à la surface d'un sable fin avec 17 p. 100 de pélites. Coll. B.C. Coull et R.P. Higgins, M.N.H.N., Paris, N°s AH 454, AH 455 et AH 456. Une femelle, Golfe de Gascogne (47°38,3' N — 8°06,3' W), prof. 1 369 m, coll. A. Dinet, Campagne « Charcot - Biogas », M.N.H.N., Paris, N° AP 331.

TABLEAU 1

Mesures en μm et données statistiques sur *Tholoarctus natans* mâle.

	Nombre (N)	taille		Moyenne (x)	Ecart-type (S)	Erreur-type (SE)	Coef. var. (C V)	Holo-type
		(min.)	(max.)					
Longueur (L)	13	110	170	147.1	15.26	4.23	10.37	160
Largeur (l)	13	35	55	44.8	6.75	1.87	15.07	40
Tube buccal	12	27	30	28.4	1.31	0.38	4.61	27
Bulbe pharyngien	12	11	15	13.4	1.31	0.38	9.77	14
Stylet	12	31	37	33.1	2.07	0.60	6.24	31
Support de stylet	12	12	15	13.3	0.97	0.28	7.29	12
Cirre médian	13	13	18	15.9	1.52	0.42	9.59	17
Cirres m. internes	13	21	26	23.6	1.66	0.46	7.03	25
Cirres m. externes	13	20	28	24.5	2.40	0.67	9.82	27
Cirre latéral (A)	13	32	43	37.6	3.75	1.04	9.98	42
Clava primaire (L)	13	12	17	14.2	1.34	0.37	9.50	15
Clava secondaire (L)	13	20	27	23.3	1.70	0.47	7.30	24
Cirre E	11	40	55	47.7	4.34	1.31	9.09	52
Papilles P4 (L)	11	17	24	21.2	2.23	0.67	10.52	23
Papille P4	11	5	8	6.6	0.82	0.25	12.53	7
Soie P4	11	10	17	14.6	2.07	0.62	14.30	14
Soie P3	—	—	—	—	—	—	—	—
Soie P2	—	—	—	—	—	—	—	—
Soie P1	12	14	17	15.5	1.00	0.29	6.45	17
1 ^{er} digitus externus	13	7	11	8.4	1,26	0.35	15.04	9
1 ^{er} digitus internus	13	12	17	14.6	1.45	0.40	9.89	16
4 ^e digitus externus	12	8	14	11,3	1,54	0.45	13.73	11
4 ^e digitus internus	12	16	25	21.0	2.26	0.65	10.74	22
4 ^e pédoncule (L)	12	5	7	6.3	0.62	0.18	9.95	6

Une femelle, Golfe de Gascogne (47°31' N — 8°41' W), prof. 2 087 m, même campagne, M.N.H.N., N° AP 340.

Un mâle, Méditerranée occidentale, Canyon de Cassidaigne, au large de Marseille (43°06,5' N — 05°32,1' W), prof. 245 m à la surface d'une vase bathyale, coll. M.-H. Vivier, M.N.H.N. Paris, N° AE 125.

Un mâle, une femelle, une larve, Grand récif de Tuléar, Madagascar (23°24' S — 43°37,3' E) à la surface du sédiment corallien grossier du platier récifal, coll. B. Thomassin, M.N.H.N. Paris, N°s AF 465, AF 508 et AF 307.

Un mâle à maturité génitale, Polynésie, lagon Tiahura, île de Moorea (17°28,09' S — 149°54,5' W) à la surface du sédiment corallien, coll. J. Renaud-Mornant, M.N.H.N. Paris, N° AH 636 bis.

L'holotype, l'allotype et 10 paratypes sont déposés au Muséum de Zoologie de Copenhague, montages glycérine sur lames, deux paratypes au National Museum of Natural History, Washington D.C. Tous les co-types, sauf les mâles des Açores, sont au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, sous les numéros mentionnés plus haut, montages *in toto*, glycérine sur lames.

TABLEAU 2

Mesures en μm et données statistiques sur *Tholoarctus natans* femelle.

	Nombre (N)	taille		Moyenne (x)	Ecart-type (S)	Erreur-type (S E)	Coef. var. (C V)	Allotype
		(min.)	(max.)					
Longueur (L)	8	200	250	229.9	17.78	6.29	7.73	235
Largeur (l)	8	45	75	63.9	10.16	3.59	15.91	75
Tube buccal	7	35	40	36.0	1.91	0.72	5.32	35
Bulbe pharyngien	7	15	18	16.7	1.11	0.42	6.66	17
Styilet	7	38	42	40.0	1.63	0.62	4.08	40
Support de styilet	7	13	18	15.6	1.81	0.69	11.64	15
Cirre médian	8	16	19	17.5	0.93	0.33	5.29	19
Cirres m. internes	8	25	33	27.9	2.42	0.85	8.67	28
Cirres m. externes	8	26	32	28.4	2.07	0.73	7.28	30
Cirre latéral (A)	8	39	47	42.0	2.62	0.93	6.23	41
Clava primaire (L)	8	12	15	13.0	1.20	0.42	9.19	12
Clava secondaire (L)	8	25	28	26.5	1.31	0.46	4.94	26
Cirre E	8	54	63	57.5	2.98	1.05	5.18	59
Papilles P4 (L)	5	24	28	26.4	1.67	0.75	6.34	28
Papille P4	6	7	9	7.8	0.75	0.31	9.61	8
Soie P4	5	17	21	18.6	1.82	0.81	9.71	20
Soie P3	—	—	—	—	—	—	—	—
Soie P2	—	—	—	—	—	—	—	—
Soie P1	8	17	22	19.3	1.69	0.60	8.70	19
1 ^{er} digitus externus	8	10	13	12.0	1.07	0.38	8.91	13
1 ^{er} digitus internus	8	18	21	19.3	1.16	0.41	6.05	18
4 ^e digitus externus	6	12	17	14.8	1.72	0.70	11.61	16
4 ^e digitus internus	6	25	32	28.5	2.43	0.99	8.52	30
4 ^e pédoncule (L)	6	7	9	7.8	0.75	0.31	9.61	8

Diagnose

Tholoarctus avec dimorphisme sexuel portant sur la taille, la cuticule et les griffes. Cirres céphaliques longs, se terminant abruptement, non effilés. Seuls un scapus épais et un flagellum plus fin sont présents. Clavas primaires ovoïdes et cirres A enveloppés par une gaine commune où ils peuvent se rétracter (Fig. 2E). Adultes portant des pédoncules digitaux seulement dans les doigts externes. Il n'y a pas de jonction entre les griffes et le pédoncule (celui-ci est donc libre comme chez *Florarctus*), et la partie distale des doigts externes est donc flexible, comme le sont

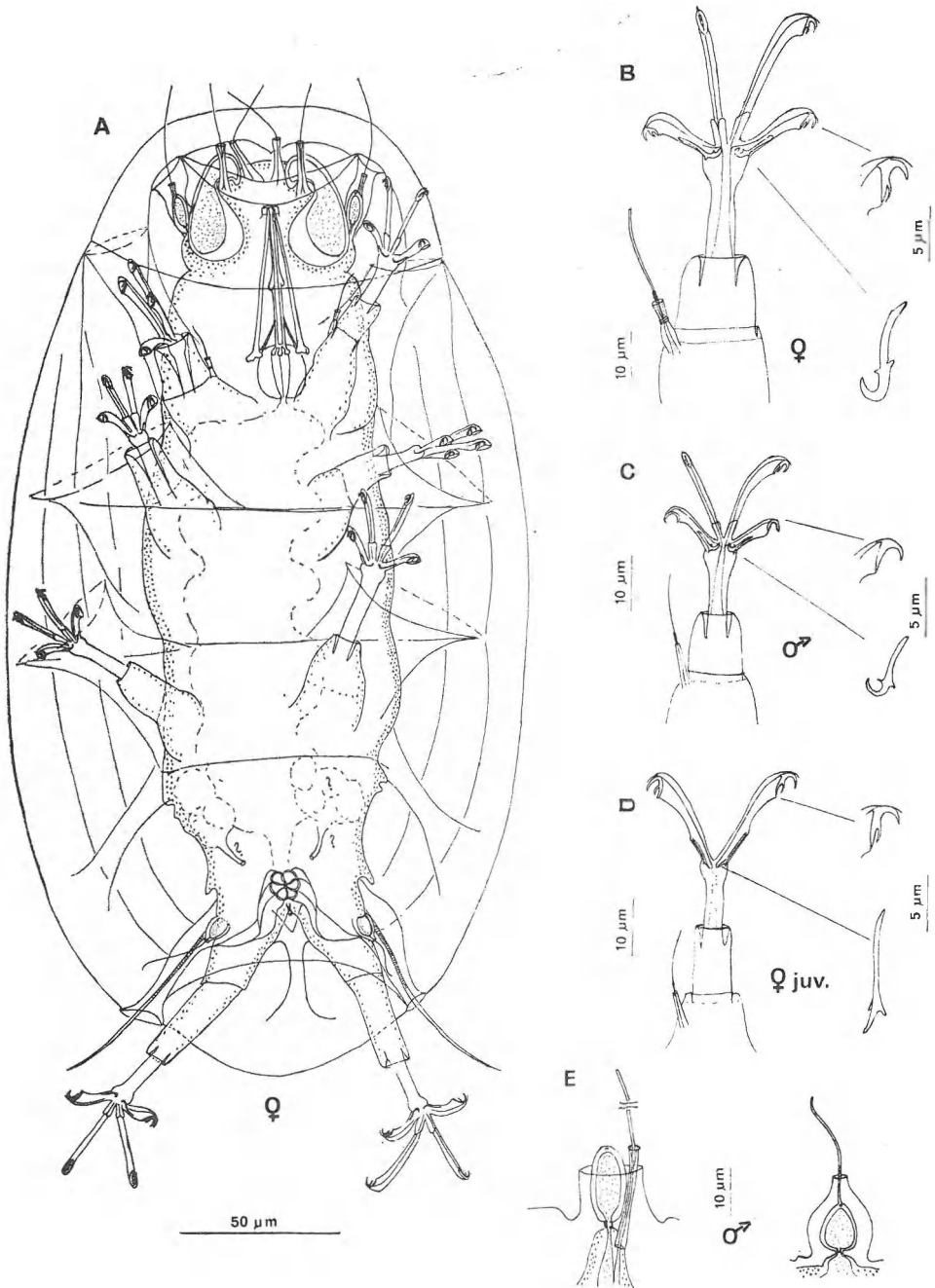


FIG. 2

Tholoarctus natans, n. g., n. sp.

A : femelle adulte. Vue ventrale; B : patte P1, griffe et pédoncule; C : patte P1 du mâle, griffe et pédoncule; D : patte P1 d'un juvénile, griffe et pédoncule; E : clava primaire et cirre A du mâle, papille de la P4.

les griffes plus grandes des doigts médians. Les pattes, la tête et la plupart des organes des sens sont rétractables dans un entonnoir de l'épicuticule. Seule, la partie flagellaire des cirres A et E peut s'étendre au-delà de l'entonnoir. L'appareil sensoriel de la patte 4 consiste en une papille entourée d'une enveloppe cuticulaire arrondie, avec conduit d'où peut émerger la soie papillaire.

Description du mâle : (Fig. 1, 2 C et E, tableau 1).

Tous les mâles examinés étaient adultes, c'est-à-dire contenaient du sperme à maturité. La longueur totale du corps varie de 110 à 170 μm (moy. 147,1 μm) et la largeur 33-55 μm (moy. 44,8 μm). Tous les organes des sens sont relativement plus longs et plus forts chez les mâles que chez les femelles, même chez les juvéniles; cela est surtout caractéristique pour les clavas primaires qui sont nettement plus longues (moy. = 14,2 μm pour les mâles et 13 μm pour les femelles). Les clavas secondaires forment un dôme bien différencié chez les mâles et seulement un sac plat chez les femelles. Les griffes des mâles présentent des structures caractéristiques chez 14 des mâles examinés : les griffes externes sont simples, sans éperons accessoires ni secondaires. Cela est un caractère larvaire typique chez les *Styraconyxinae*. Un mâle de grande taille (170 μm) possédait des éperons sur les griffes externes (voir tableau 2). Le dimorphisme des mâles a été constaté également chez *Tetrakentron* (Kristensen, 1980). Le testicule des mâles de petite taille est relativement réduit et ne s'étend que sur la moitié de la longueur du corps. Celui des mâles les plus grands (170 μm) peut atteindre le bulbe pharyngien, et sa taille est double. Tous les testicules observés contenaient du sperme en forme de « carotte », le flagelle étant réduit, ou manquant.

Le gonopore, en forme de tube évasé, débouche au-dessus de l'anus.

Le mixocoelome des mâles contient peu de coelomocytes libres alors que, chez les femelles, il est toujours rempli de ces corpuscules denses.

Le caractère différentiel du genre *Tholoarctus* est la cuticule élargie.

Chez *T. natans*, un dimorphisme sexuel évident existe à ce niveau, puisque seul le mâle développe une ampoule épicuticulaire, comprenant trois parties plus ou moins nettes : une section céphalique de petite taille, une large enveloppe pour le tronc et une partie postérieure plus étroite au niveau des P4.

Description de la femelle : (Fig. 2 A et B; Planche I; tableau 2).

Quelques femelles seulement (200 à 250 μm de long et 45-65 μm de large) possédaient des gonades complètement développées. Plusieurs, d'une taille voisine de 250 μm , ne montraient pas de gonopore analysable à six cellules en rosette. Ce gonopore est semblable au type normal rencontré chez tous les Hétérotardigrades mais, de plus, il est entouré d'un réseau membranaire complexe (Fig. 2 A et Planche I, interférentiel). Comme chez les mâles, il est en position très proche de l'anus, donc beaucoup plus postérieur que chez les autres Hétérotardigrades, mais dans la même situation que celle notée chez *Lepoarctus* et *Tetrakentron*. Chez l'allotype seul (Fig. 2 A), des conduits génitaux ont été vus. Des réceptacles séminaux, de grande taille et assez diffus, sont situés antérieurement au gonopore et débouchent également au-dessus de celui-ci. Chez les *Styraconyxinae*, une telle localisation n'a été observée que chez *Tetrakentron*. Le mixocoelome des femelles est toujours rempli de corps sphéroïdes et très dense, ce qui rend la femelle très opaque et blanche, à la différence du mâle qui est plus transparent.

L'épicuticule externe est extrêmement développée chez les femelles mais paraît moins structurée que chez les mâles. Les organes des sens sont caractéristiques, avec une clava primaire relativement courte et une clava secondaire aplatie, largement étalée sur la face ventrale; lisse dans sa partie médio-ventrale, elle est ponctuée latéralement.

L'épine de la P1 (Fig. 2 B) est très grande chez les femelles et porte une constriction du scapus formée de deux ou trois anneaux flexibles et d'une ouverture en entonnoir. Le flagellum s'insinue dans le scapus par une structure spiralée. Les mâles et les juvéniles présentent une organisation plus simple de cette soie.

TABLEAU 3

Mesures en μm et données statistiques sur *Tholoarctus natans*,
juvéniles à deux doigts. Stade « simplex » ♀*

	Nombre (N)	taille		Moyen- ne (\bar{x})	Ecart- type (S)	Erreur- type (S E)	Coef. var. (C V)
		(min.)	(max.)				
Longueur (L)	2	152	155	153.5	2.12	1.50	1.38
Largeur (l)	2	40	50	45.0	7.07	5.00	15.71
Tube buccal	1	25	—	25	—	—	—
Bulbe pharyngien	1	8	—	8	—	—	—
Stylet	1	30	—	30	—	—	—
Support de stylet	1	10	—	10	—	—	—
Cirre médian	2	15	15	15	0	0	0
Cirres m. internes	2	16	19	17.5	2.12	1.5	12.12
Cirres m. externes	2	18	22	20.0	2.83	2.0	14.14
Cirre latéral (A)	2	26	30	28.0	2.83	2.0	10.10
Clava primaire (L)	2	10	11	10.5	0.71	0.5	6.73
Clava secondaire (L)	2	19	20	19.5	0.71	0.5	3.63
Cirre E	2	36	40	38.0	2.83	2.0	7.44
Papilles P4 (L)	2	17	18	17.5	0.71	0.5	4.04
Papille P4	2	5	5	5	0	0	0
Soie P4	2	12	13	12.5	0.71	0.5	5.66
Soie P3*	—	—	—	—	—	—	—
Soie P2	—	—	—	—	—	—	—
Soie P1	2	16	17	16.5	0.71	0.5	4.29
1 ^{er} digitus externus	—	—	—	—	—	—	—
1 ^{er} digitus internus	2	11	15	1.3	2.83	2.0	21.76
4 ^e digitus externus	—	—	—	—	—	—	—
4 ^e digitus internus	2	18	19	18.5	0.71	0.50	3.82
4 ^e pédoncule (L)	2	7	8	7.5	0.71	0.50	9.43

Description des larves (juvéniles à deux doigts, Fig. 2 D; tableau 3).

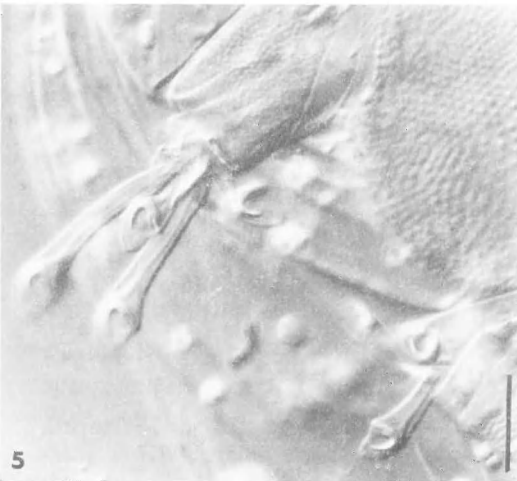
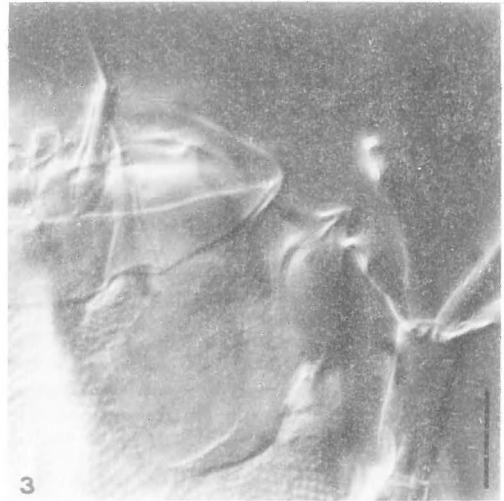
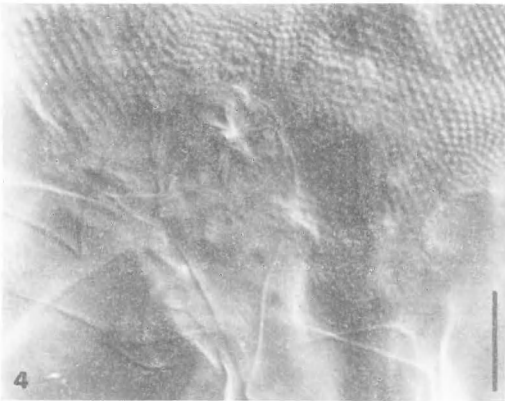
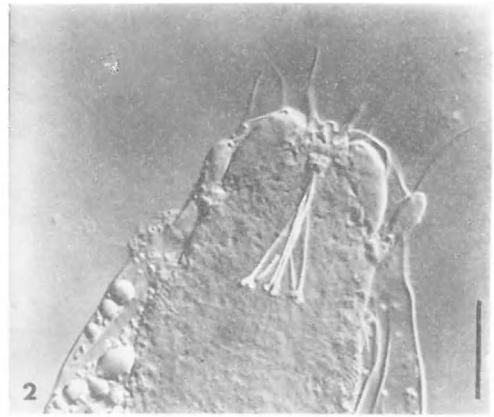
Deux femelles au stade à deux griffes ont été examinées. Elles sont de plus grande taille que les mâles adultes (moy. = 153,5 μm) et possèdent les mêmes caractères que les femelles immatures chez lesquelles le gonopore manque. Le développement de l'épicuticule n'est pas encore extrêmement prononcé et l'épîne de la patte P1 est simple comme celle trouvée chez le mâle. Une larve, probablement mâle, en provenance de Madagascar, a pu être observée. D'une longueur de 110 μm , l'épicuticule ne présente

PLANCHE I

Tholoarctus natans n. g., n. sp.

1 : partie céphalique de la femelle montrant les cirres médians, les clavas secondaires et les replis de l'épicuticule externe; 2 : région antérieure du mâle avec l'appareil buccal. Tube buccal, stylet, supports de stylets, apodèmes sur le bulbe. Clavas primaires et secondaires; 3 : vue des clavas primaires et secondaires, femelles, pédoncules des doigts; 4 : gonopore femelle, anus et formation épicuticulaire; 5 : griffes de la femelle, toutes de type « complexe »; 6 : coupe optique des clavas secondaires du mâle.

Echelle = 10 μm pour 1, 3, 4, 5, 6; 20 μm pour 2.



R.M. KRISTENSEN et J. RENAUD-MORNANT

un renflement notable qu'en arrière de la tête et forme un pli net au-dessus des P4. Les clavas secondaires sont de taille moyenne mais les coelomocytes sont nombreux et denses.

Le caractère larvaire le plus net se manifeste par le complexe doigts-pédoncules-griffes semblables chez les juvéniles à 2 doigts mâles ou femelles. Les deux doigts présents devraient en principe correspondre aux doigts internes; ainsi que l'indiquent la présence de griffes à trois pointes et la longueur importante des doigts eux-mêmes, une longueur moyenne de $18,5\ \mu\text{m}$ est beaucoup trop élevée pour des doigts externes (Fig. 2 D). Or, il est tout à fait surprenant de constater que des pédoncules existent dans des doigts larvaires puisque les adultes ne possèdent pas de pédoncules dans les doigts internes. Ce caractère larvaire, à savoir, présence de pédoncules dans les doigts internes, doit être considéré comme plésiomorphe. On le trouve chez *Styraconyx sargassi* et espèces affines et chez *Tetrakentron*. La forme du pédoncule des larves diffère de celui des adultes. A la place du pédoncule à extrémité recourbée et à crochet des adultes, celui des larves ne présente que deux petites excroissances (Fig. 2 B, C, D). Ce dernier caractère a été vu seulement chez les genres *Styraconyx*, *Pleocola*, *Lepoarctus*, *Angursa* et *Tholoarctus*.

Discussion

L'incorporation du genre *Pleocola* dans la sous-famille des Styraconyxinae et la création du genre *Tholoarctus* nous amène à la révision d'un taxon qui nous paraît directement lié à ces problèmes : *Pleocola conifera* Renaud-Mornant, 1975. Certains traits morphologiques dont l'importance avait été mésestimée lors de la description originale, se révèlent être des critères de diagnose de la sous-famille ou des caractères génériques proches de ceux utilisés pour différencier *Tholoarctus*. Il s'agit d'une part de la présence de pédoncules digitaux, des particularités de l'épicuticule externe décollée de la couche à piliers, de l'appareil buccal (stylets longs et fins, placoïdes réduits) et de la réduction des soies coxales. A cela s'ajoute la mise en évidence de la simplification progressive du complexe ongulaire, allant de *Bathychiniscus* — *Tetrakentron* à *Pleocola*, lors de l'analyse des critères de différenciation chez *Tholoarctus*.

La création d'un nouveau genre s'impose donc pour les exemplaires de l'Océan Indien, classés sous le nom de *Pleocola conifera* et possesseurs de griffes simples semblables à celles des doigts externes des mâles adultes de *Tholoarctus*.

Lepoarctus n. g.

(Fig. 3 A, B)

Étymologie : de $\lambda\epsilon\pi\omicron\varsigma$ = peau, en grec, rappelant les particularités de la cuticule.

Diagnose

Epicuticule très développée formant une cloche autour du tronc, mais non dans la partie céphalique. Appendices céphaliques complets avec scapus cylindrique, clavas secondaires indistinctes. Clavas primaires rétractables dans une gaine épicuticulaire et cirre E localisé dans un entonnoir épicuticulaire. Soies coxales présentes sur P1, de taille réduite sur P2, vestigiale sur P3. Papille P4 terminée par une pointe. Tube buccal long, stylets et supports très fins, placoïdes minces, griffes simples avec gaines.

Espèce-type : *Lepoarctus coniferus* (Renaud-Mornant, 1975) = *Pleocola conifera sensu* Renaud-Mornant, 1975, nov. comb.

Matériel-type : type et paratypes déposés au « Museum der Universität » Kiel, Allemagne Fédérale, et MNHN Paris sous le N° AE512. Provenance Océan Indien (1°20,05' N - 44°57,4' E) Prof. 1 690 m, coll. H. Thiel.

Diagnose (emend.)

Lepoarctus avec cirres céphaliques à flagellum cylindrique, non effilé. Cirres A et E semblables. Doigts externes avec pédoncules digitaux recourbés à leur base et atteignant la griffe dans la partie proximale. Doigts internes souples avec partie basale cordiforme.

Description et discussion

Les émendations à la description originale de 1975 portent principalement sur la structure de la cuticule dont le décollement de la couche externe n'avait pu être interprété correctement sur des animaux fixés.

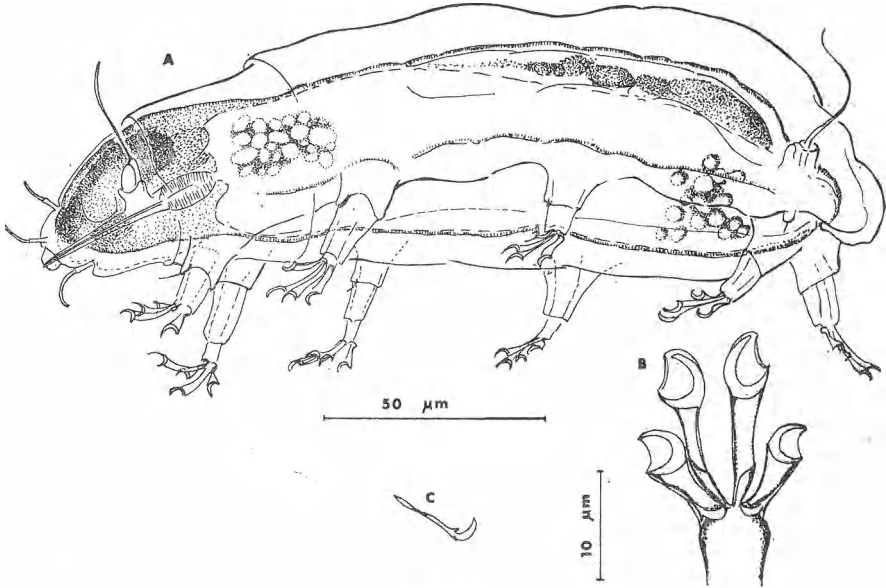


FIG. 3

Lepoarctus coniferus (Renaud-Mornant, 1967).

A : vue de profil; B : patte avec griffe; C : pédoncule.

L'observation des *Tholoarctus* vivants a permis de comprendre que cette structure n'était pas un artefact mais une acquisition permettant un mode de vie semi-benthique à l'interface eau-sédiment. Ici, l'appareil flotteur est moins complet que chez *Tholoarctus* et se présente comme une étape intermédiaire puisqu'il n'y a pas de cuticule lâche dans la partie céphalique. Seul un repli céphalique très important, présent chez tous les spécimens, se situe juste en arrière du socle clava-cirre. Ce repli différencie la région céphalique, où l'épicuticule reste adhérente à la couche à piliers, de la région du tronc où l'épicuticule externe est libre. Cette disposition rappelle celle rencontrée chez les mâles de *Tholoarctus* où l'enveloppe se rapportant à la tête est moins large que chez les femelles. L'épicuticule forme un repli en entonnoir à la hauteur des clavus primaires, ainsi qu'autour du cirre E et de l'anus, d'une manière tout à fait semblable aux replis en entonnoir constatés chez *Tholoarctus*.

En ce qui concerne les pédicules digitaux, ils sont semblables au type décrit chez *Tholoarctus*. Mais ils présentent un degré d'évolution moindre par leur taille. En effet, chez *Lepoarctus*, ils sont rattachés à la griffe et occupent toute la longueur du doigt, alors que chez *Tholoarctus*, ils s'étendent dans les 2/3 inférieurs et que, chez *Pleocola*, ils subsistent seulement à la base du doigt (Fig. 3 B).

Pour les organes des sens coxaux, la situation de *Lepoarctus* est intermédiaire entre les deux autres genres. Pleinement développée chez *Pleocola* la taille des soies coxales s'amenuise de P1 vers P3 chez *Lepoarctus*, pour ne subsister que sur P1 chez *Tholoarctus*. Les papilles P4 sont présentes et toutes munies de courtes soies chez ces genres.

Chez les femelles examinées, le myxocoelome est encombré de coelomocytes qui rendent celles-ci très opaques et de couleur jaune. Une femelle de grande taille (250 μm) portait un ovaire contenant des ovules de 32 et 45 μm de diamètre, l'ovaire lui-même s'étendant antérieurement jusqu'au niveau des P2. Une femelle de 220 μm possédait un ovaire de 55 μm de longueur totale. Enfin, chez un individu de 185 μm , l'ovaire ne contenait que de très petits éléments de moins de 10 μm de diamètre. Le gonopore a la forme classique rencontrée chez les Halechiniscidae mais se trouve en position beaucoup plus postérieure, à 10 μm seulement au-dessus de l'anus. Ce dernier est situé dans un entonnoir de la cuticule à trois lobes.

Remarques éthologiques et écologiques

Tholoarctus natans fut récolté dans la couche de surface d'un sable graveleux et coquillier (« sable à *Dentalium* », appellation locale) à l'aide d'une drague Sanders au large de Roscoff à 25-30 m de profondeur et dans un gravier coquillier à l'aide d'une drague à roches (munie d'un sac de toile), près des Açores à 340 m de profondeur. Ces sédiments étaient « propres », c'est-à-dire non vaseux; il en est de même pour les stations au large de Brest et le sable corallien grossier des récifs de Madagascar et de Polynésie. Les autres localités d'où proviennent les *Tholoarctus* étaient formées de sédiments plus fins : Pierre Noire à Roscoff (dm = 136 μm , Boucher, 1980) Golfe de Gascogne (Dinet et Vivier, 1977), Atlantique Ouest (121 μm , Coull *et al.*, 1977), Méditerranée (204 μm , Vivier, 1978), avec un pourcentage de pérites plus grand.

Dans les échantillons de Roscoff et, fait rare dans les études sur le méiobenthos, les Tardigrades se trouvent être le groupe dominant en nombre d'individus et peut-être même en nombre d'espèces. Plus de 20 espèces différentes ont été recensées et la plupart sont nouvelles. Beaucoup montrent des adaptations à un fort courant, par exemple : développement de disques adhésifs (*Batillipes*), corps aplati avec de longs piliers dans la cuticule (deux espèces d'*Actinarctus*), organes des sens longs et étirés (5 espèces de *Tanarctus*), stabilisateurs en forme d'ailes (3 genres de Floractinae). D'autres groupes du méiobenthos exhibaient des adaptations à la vie en eau courante, comme le Kinorhynque dominant *Echinoderes* n. sp. (Higgins, en préparation) qui possède de très longues épines. Mais il paraît paradoxal que le premier Tardigrade capable de nager ait été découvert au-dessus d'un sédiment balayé par un fort courant. Les mouvements natatoires ont été observés seulement au laboratoire sous le binoculaire, mais les pulsations de la cloche cuticulaire étaient si fortes et régulières qu'elles rappellent absolument la nage. Un mouvement un peu semblable a été constaté chez une nouvelle espèce d'*Actinarctus* de la même station. Dès que les animaux étaient extraits du sédiment coquillier, ils effectuaient un mouvement brutal « en saut de carrelot » de tout le corps, pour revenir très vite dans le sédiment. Le mouvement de nage de *Tholoarctus* est un comportement assez proche mais d'autres observations doivent être faites pour en tirer des conclusions.

**Clé des genres ou des groupes d'espèces
de la sous-famille des Styraconyxinae**

1. Cuticule avec de longs piliers épicuticulaires disposés latéralement autour du corps 2
Cuticule sans longs piliers dans l'épicuticule 3
2. Griffes à trois pointes; clavas primaires rondes ou courtes, clavas secondaires indistinctes (corps aplati dorso-ventralement) *Raiarctus*
Griffes à deux pointes et éperon secondaire vestigial *Rhomboarctus*
3. Piliers totalement absents de la cuticule double et épaissie, (corps aplati dorso-ventralement); parasite de *Leptosynapta gallienae* *Tetrakentron*
Piliers courts présents dans l'épicuticule 4
4. Griffes à quatre pointes, pédoncule digital non décrit, corps allongé, mince avec clavas primaires en forme de lance et organe sensoriel P4 long.
Forme bathyale *Bathyechiniscus*
Griffes avec trois pointes ou moins, pédoncule digital présent 5
5. Réduction des clavas primaires et secondaires et des cirres buccaux, pédoncules digitaux présents dans tous les doigts, griffes à trois pointes; forme supralittorale *Styraconyx haploceros*
et espèces affines 6
Clavas primaires toujours présentes 6
6. Les trois pointes des griffes approximativement de la même taille, pédoncule des doigts internes manquant 7
7. Corps mince avec ou sans épicuticule élargie, organes des sens pédieux de taille réduite ou absents sur P2 et P3 8
Corps typique d'Hétérotardigrade, tous les organes des sens pédieux présents 10
8. Griffes à deux pointes dirigées selon des plans différents, clavas primaires longues, cirres céphaliques médians réduits, placoïdes bien développés dans le bulbe *Angursa*
Epicuticule externe en forme de cloche ou élargie, placoïdes réduits ou manquants 9
9. Griffes à trois pointes, l'éperon 2 très fin, (mâles pouvant avoir des griffes simples sur les doigts externes), clavas secondaires de grande taille *Tholoarctus*
Griffes simples à tous les doigts, clavas secondaires non observées *Lepoarctus*
10. Toutes griffes simples, cuticule de type Halechiniscide primitif, clavas primaires rondes ou ovoïdes *Pleocola*
Griffes à trois pointes avec crochets accessoire et secondaire fins (griffes des doigts externes des mâles et des juvéniles avec griffes simples) *Styraconyx hallasi*
et espèces affines

Dans la figure 4, nous donnons le schéma d'un arbre phylogénique des taxons pour lesquels la clé ci-dessus a été établie. Les mêmes caractères ont été utilisés et les principaux traits évolutifs numérotés à partir d'un ancêtre commun hypothétique (1) à griffes à quatre pointes, soies sensorielles à toutes les pattes, assortiment d'appendices céphaliques complet (Clava secondaire peut être indistincte ou aplatie), supports de stylet et placoïdes bien développés (1 à 1f).

Evolution, soit vers des genres avec structure cuticulaire consistant en de longs piliers dans l'épicuticule, crochet sur le tube buccal (2 à 2a) avec ou sans éperon secondaire sur les griffes (3), soit vers un genre présentant une réduction de l'appareil buccal, de la longueur de tous les appendices céphaliques, sauf des clavas secondaires. Le corps devient aplati dorso-ventralement et la cuticule ne possède plus de piliers, mais présente une couche gélatineuse permettant de

Une évolution très marquée est indiquée en 9 et 10 par l'acquisition d'une couche épicuticulaire en forme de cloche, de clavas secondaires élargies; un appareil buccal avec des stylets longs et flexibles mais sans placoïdes. Les pédoncules digitaux sont présents seulement dans les doigts externes et les griffes complexes peuvent être simplifiées chez les mâles (9a) ou présenter seulement un éperon vestigial (10).

La réduction des griffes se manifeste également à un autre stade (11) où les griffes sont à 3 pointes avec crochets accessoires ou secondaires fins chez les femelles, mais simples chez les mâles et les juvéniles, et en (12) où ce caractère de griffes simples est curieusement associé à une cuticule de type Halechiniscoïde primitif et à des clavas rondes ou ovoïdes.

Le matériel vivant a pu être récolté grâce à l'aimable coopération de la Station biologique de Roscoff. Nous remercions le Dr. J. Knudsen, Zool. Museum, Copenhague pour le matériel de l'Expédition Barletts en Atlantique Nord, ainsi que les Drs. G. Boucher, A. Dinet et M.-H. Vivier pour les spécimens de l'Atlantique Est; les Drs B.C. Coull et R.P. Higgins pour les échantillons de l'Atlantique Ouest; M.-H. Vivier pour ceux de la Méditerranée occidentale, et le Dr. B. Thomassin pour les individus de Madagascar; le C.N.E.X.O. (France) pour la participation à la Campagne « Charcot » 1968 et le Dr. B. Salvat pour avoir permis et facilité un séjour (J.R.-M.) en Polynésie. Le travail (R.M.K.) a été financé par « The Danish Natural Science Research Council » (subvention N° 81-3154).

Summary

A new formtype of semi-benthic Arthrotardigrada, description of two genera and creation of Styraconyxinae (subfam. nov.).

Tholoarctus natans n.g., n. sp. is described from shelly gravel off Roscoff, and seems to be widely distributed chiefly in coralline sand. Prominent new feature is the enlarged bell-shaped epicuticula that the animal was seen to use for swimming above the sediment. *Lepoarctus* n. g. is erected to include a very similar taxon known from the deep-sea as *Pleocola conifera* Renaud-Mornant, 1975. Genera phylogenetic interrelationships are discussed within the new subfamily Styraconyxinae.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUCHER, G., 1980. — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., n. sér., sér. A, Zool.*, 114, 81 pp.
- COULL, B.C., ELLISON, R.L., FLEEGER, J.W., HIGGINS, R.P., HOPE, W.D., HUMMON, W.D., RIEGER, R.P., STERRER, W.E., THIEL, H. and TIETJEN, J.H., 1977. — Quantitative estimates of the meiofauna from the deep sea off North Carolina, U.S.A. *Mar. Biol.* 39 (3), pp. 233-240.
- DINET, A. et VIVIER, M.-H., 1977. — Le méiobenthos abyssal du Golfe de Gascogne. I. Considérations sur les données quantitatives. *Cah. Biol. Mar.*, 18, pp. 85-97.
- KRISTENSEN, R.M., 1977. — On the marine genus *Styraconyx* (Tardigrada, Heterotardigrada, Halechiniscidae) with description of a new species from a warm spring on Disko Island, West Greenland, *Astarte* 10, pp. 87-91.
- KRISTENSEN, R.M., 1980. — Zur Biologie des marinen Heterotardigraden *Tetrakentron synaptae*. *Helgol. Meeres.*, 34, pp. 165-177.
- RENAUD-MORNANT, J., 1975. — Deep-sea Tardigrada from the « Meteor » Indian Ocean Expedition. « Meteor » *Forsch. Ergebnisse. sér. D.*, 21, pp. 54-61.

- RENAUD-MORNANT, J., 1980. — Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959 et création de la sous-famille des *Tanarctinae*, subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (Séries 4) 2 (1A), pp. 129-141.
- RENAUD-MORNANT, J., 1981. — *Raiarctus colurus* n.g., n.sp. et *R. aureolatus* n. sp. Tardigrades (Arthrotardigrada) marins nouveaux de sédiments calcaires. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Sect. A (2), 4 sér., 3, pp. 515-522.
- RENAUD-MORNANT, J., 1982 a. — Species diversity in marine Tardigrada. Proc. 3d Intern. Symp. Tardigrada. East Tennessee State Univ. Press, Johnson City, Tennessee, pp. 149-178, fig. 1-11.
- RENAUD-MORNANT, J., 1982 b. — Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 4, sect. A, n° 1-2, pp. 89-94, fig. 1.
- RENAUD-MORNANT, J.A., 1983. — Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des *Euclavarctinae* n. subfam. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* Sect. A, 4^e Sér. 5 : pp. 201-219.
- POLLOCK, L.W., 1979. — *Angursa bicuspis* n.g., n. sp., a marine Arthrotardigrade from the western North Atlantic. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 98 (4), pp. 558-562.
- THULIN, G., 1928. — Über die Phylogenie und das system des Tardigraden. *Hereditas, Genetiskt Arkiv., Lund.*, 11, pp. 207-266.
- VAN DER LAND, J., 1975. — The Parasitic marine Tardigrade *Tetrakentron synaptae*. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 32, Suppl. pp. 413-423.
- VIVIER, M.H., 1978. — Conséquences d'un déversement de boue rouge d'alumine sur le méiobenthos profond (Canyon de Cassidaigne, Méditerranée). *Tethys* 8 (3), pp. 249-262.
- Les références bibliographiques des descriptions originales se trouvent dans la monographie de Ramazzotti :
- RAMAZZOTTI, G., 1972. — Il phylum Tardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 28, 732 pp.
- RAMAZZOTTI, G., 1974. — Supplemento a Il phylum Tardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 31, pp. 69-179.