Les origines des Panarthropodes 1 (xenusiides et autres)

Outre les trois embranchements présentés dans le document « présentation des panarthropdoes », le groupe englobe également le taxon lobopodia qui contient des espèces fossiles dont les ancêtres des embranchements actuels. Il existe plusieurs définitions de ce taxon :

Lobopodia (super embranchement monophylétique) :
Englobe de manière monophylétique les groupes de panarthropodes actuels et éteints.

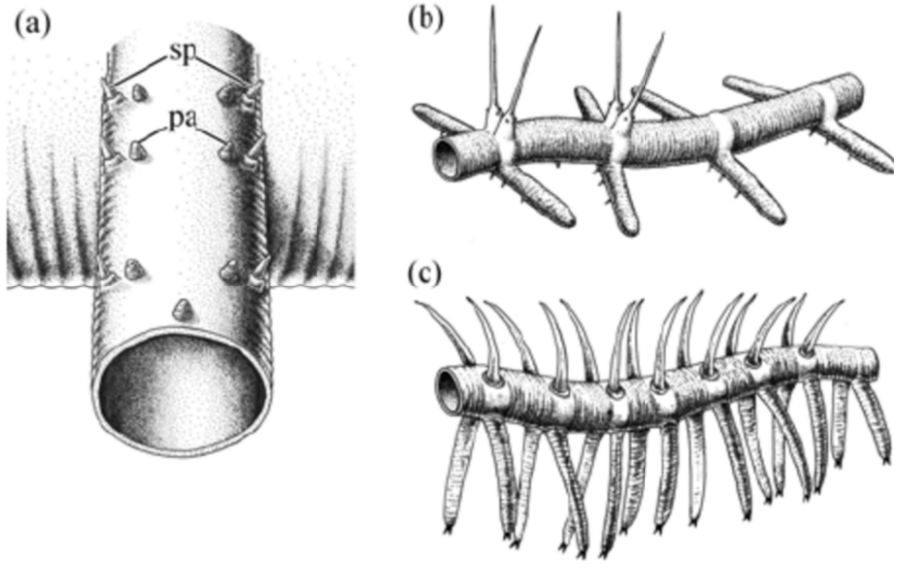
Lobopodia (lato sensu) :
Englobe les lobopodiens vrai (stricto sensu) et les deux embranchements de panarthropodes actuels que sont les tardigrades (tardigrada) et les Onychophores (onychophora). Ce groupe est paraphylétique les Onychophores étant sans doute plus proches des Euarthropodes (formant le clade des **lobopédiés**) que des tardigrades.

Lobopodia (stricto sensu) :
Regroupement de panarthropodes éteints à membres non segmentés et souvent flexibles. Ce groupe paraphylétique comprend notamment les ancêtres des tardigrades, des onychophores et des euarthropodes (soit tout les groupes de panarthropodes actuels). Il s'agit d'animaux marins vermiformes possédant généralement des griffes et parfois des plaques ou des épines bio minéralisées nommées sclérites. Ils sont apparus au Cambrien où leur diversité était maximale. Ils sont présents au Dévonien et au Silurien mais leur nombre y est moins important. Ils disparurent au milieu du carbonifère. La plus part ont une longueur de l'ordre du pouce. Ils sont annelés même si ces annelures peuvent être difficile à distinguer du fait de leur faible espacement (environ 0,2 mm) et de leur faible relief. Le corps et les pattes sont divisés en sections transversales (segmentation). Les pattes ont vaguement une forme de cône partant de la base vers les griffes (s'il y en a). Techniquement appelés lobopodes, ces appendices locomoteurs sont plus long et plus robustes vers le milieu du corps, les pattes aux extrémités antérieur et postérieur étant plus courtes et frêles. Les griffes, si elles sont présentes, sont légèrement incurvées et leur longueur est approximativement proportionnelle à la longueur de la patte qui les porte. Les yeux, parfois absents, sont similaires à ceux des arthropodes modernes. Le tube digestif est droit se présentant sous la forme d'un tube centrale traversant le corps sur toute sa longueur. La largeur du tube est généralement la même sur toute sa longueur sauf pour quelques cas. Des diverticules réniformes répétés en série peuvent entourer l'intestin. Certains fossiles sont biens conservés et ont permit un diagnostique précis du tube digestif. Ainsi, celui-ci serait relativement flexible par son faible attachement à la cavité corporelle. Cet état de conservation permet parfois de rendre visible les muscles des lobopodiés.

Ce groupe se subdivise généralement en 2 sous-clades. Le premier est celui des Xenusiides (**Xenusia**). Le premier inclus sans doute les ancêtres des 3 embranchements actuels de panathropodes. Leur corps cylindrique et annulaire est relativement grand. Le second groupe (celui des dinocarides) est développé dans le document « les origines des panarthropdoes 2 (dinocarides) ».

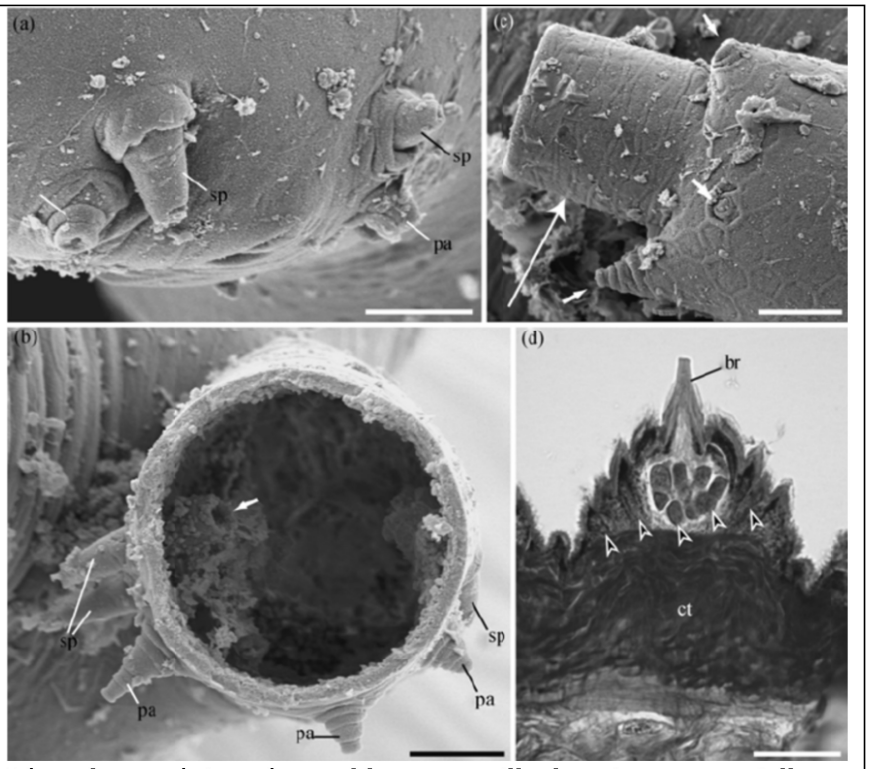
Les relations des tardigrades avec le clade lobopodia au sens strict sont incertaines. Les plus anciens fossiles de tardigrades remontent seulement au jurassique (- 90 millions d'années) ce qui suggère une apparition plus tardive, tendis que onychophores et euarthropodes sont présents dès le cambrien voir avant. Les tardigrades sont de petits animaux délicats impliquant une fossilisation rare. Cependant, une espèce de xenusiide semble se rapprocher des tardigrades : ***Orstenotubulus evamuellerae*** découvert dans les schistes suédois du guzhangien (milieu du cambrien, de - 500,5 à - 497 millions d'années).

L'unique fossile découvert couvrant une partie du corps sans les extrémités antérieurs ni postérieur mesure environ 1 mm de long. Cet animal tubulaire présentait des pattes dépourvues de griffes à leurs extrémités mais possédant de courtes épines rétractables sur leur face ventrale. Chaque paire de patte est associée à une paire de bosses dorsales portant chacune une épine. Le corps est annelé et recouvert d'un motif cuticulaire hexagonale. Combinés avec la présence de papilles dermiques sensorielles, l'anatomie *Orstenotubulus* le rapprocherait des onychophores. Cependant, certains scientifiques pensent qu'il ferait partie de la lignée des tardigrades. En effet, ce type d'anatomie semble rependue chez les xenusiides : les onychophores seraient les seuls panarthropodes actuels à avoir conserver ces caractères « primitifs ». Actuellement, *Orstenotubulus* est classé parmi les xenusiides mais sa systématique par rapport aux autres membres du groupe n'est toujours pas résolue. *Hadranax* est un autre genre présentant des similitudes avec les tardigrades (voir page 23).

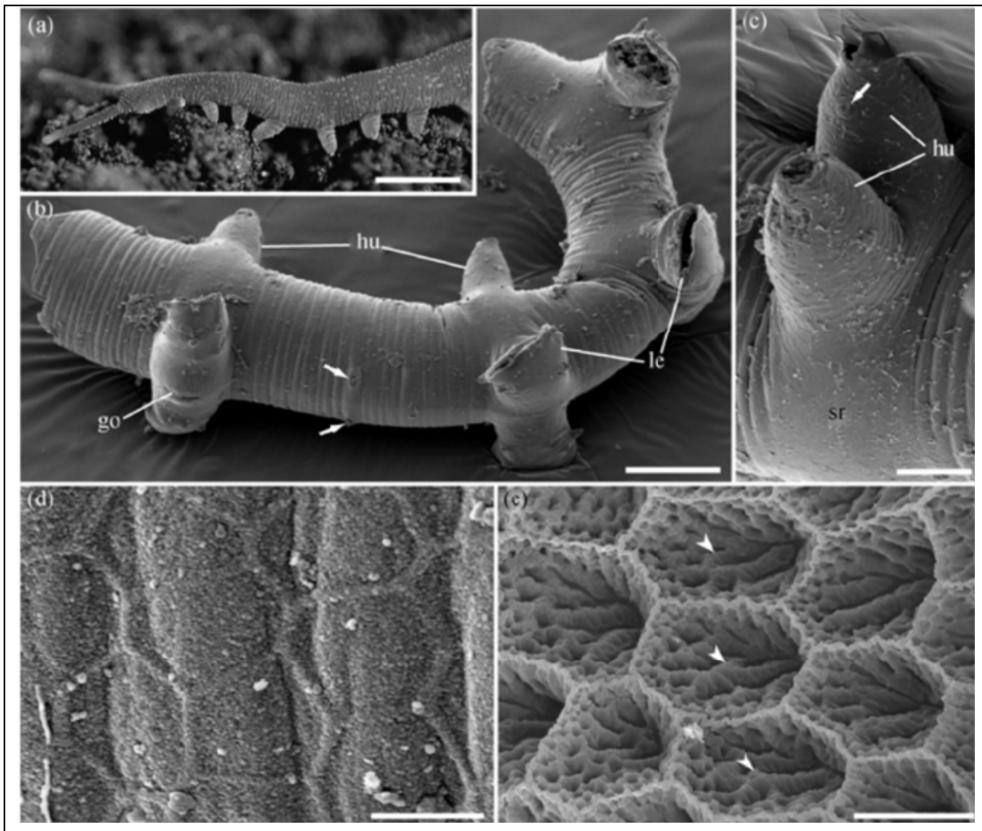


< Reconstitution de *Orstenotubulus evamuellerae* : partie proche du corps (proximale) d'une patte (image A), illustration du corps avec épines reconstituées (image B). L'image C représente le corps d'un autre xénusiide mieux connu : *Hallucigenia fortis* (voit pages 13 et 14).
Légende : pa, papille dermique sensorielle ; sp, épines rétractables.

> L'image A présente les épines rétractables présentent sur la surface ventrale des pattes de *Orstenotubulus evamuellerae* (échelle : 20 µm). L'image B montre l'intérieur d'une patte du même fossile (échelle : 30 µm). La partie dorsale est en haut de la photo. La flèche blanche montre une épine rétractée à l'intérieure de la patte. L'image C est une vue postérieure d'une bosse dorsale montrant l'épine terminale brisée à sa base (grande flèche). Les petites flèches indiquent la position des papilles dermiques. On voit bien le motif hexagonal recouvrant la cuticule (échelle : 20 µm). Enfin, l'image D présente une coupe de la papille sensorielle de l'onychophore actuel *Metaperipatus blainvillei* (famille des peripatopsidae). Les flèches pointent les noyaux des cellules de la papille (échelle : 30 µm).



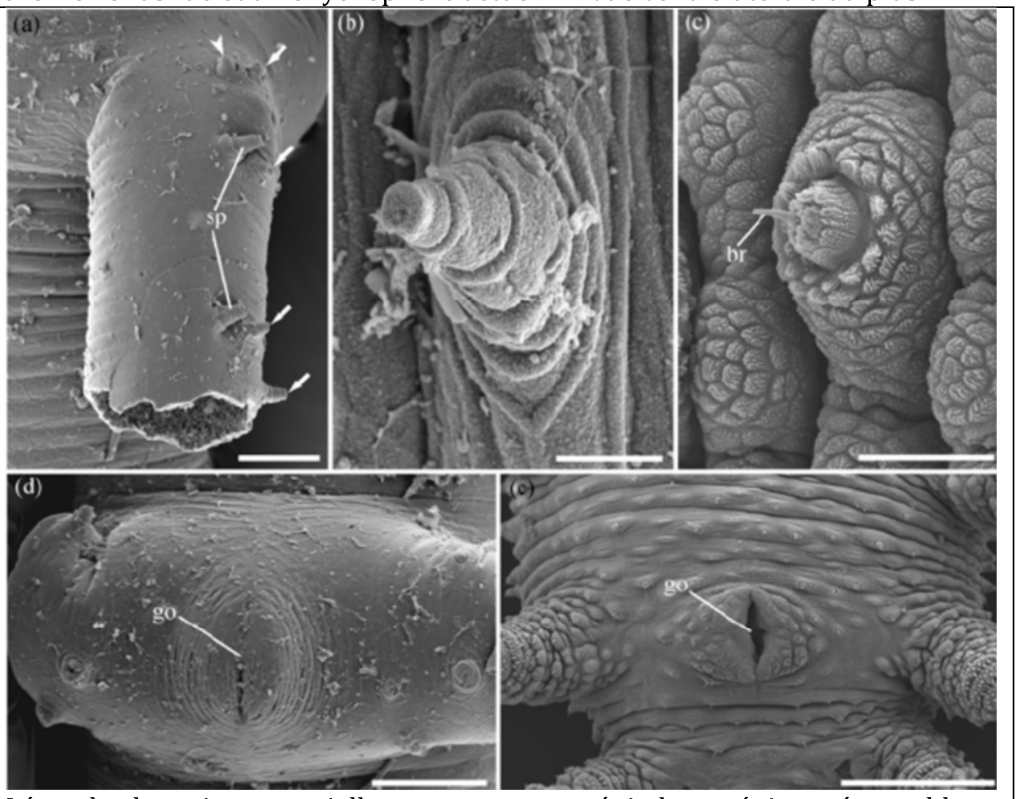
Légende : sp, épine rétractable ; pa, papille dermique sensorielle ; br, soie sensorielle ; ct, tissu conjonctif.



Légende : go, ouverture génitale (image B) ; hu, bosses dorsales porteuses d'épines ; le, patte ; sr, anneau lisse et voûté portant les bosses épineuses appariées (image E). Les flèches blanches aux images B et C indiquent la position des papilles dermiques. La flèche image E montre une microtexture dans un hexagone cuticulaire.
< La photo A est celle d'un onychophore actuel : *Metaperipatus blainvillei* de la famille des Peripatopsidae (échelle : 10 mm). La photo B présente un fossile de *Orstenotubulus evamuellerae* (échelle : 150 µm).

Les deux spécimen ont été soumis à des micrographies électroniques à balayage afin de les comparés. L'image E est un détaille de deux épines dorsales cassées du xenusiide (échelle : 50 µm). L'image D présente le motif hexagonale couvrant le corps du fossile (échelle : 10 µm). Par comparaison, l'image C montre le motif hexagonal dans la cuticule de l'onychophore actuel vu de l'intérieur (échelle : 10 µm).

Ci-dessous : voici des micrographies électroniques à balayage sur le fossile de *Orstenotubulus evamuellerae* et sur *Epiperipatus biolleyi* (un onychophore actuel de la famille des Peripatidae) réalisées afin de comparer le xenusiide et un onychophore actuel. A : vue ventrolatérale du plus long fragment de jambe conservé chez *O. evamuellerae* (échelle : 50 µm). On distingue l'annulation fine de la patte à gauche. B : un détaille d'une papille dermique provenant d'une région annulaire du même spécimen (échelle : 10 µm). C : par comparaison, une papille cutanée à la surface du corps d'*E. biolleyi* (échelle : 50 µm). D : l'ouverture génitale du xenusside en vue ventrale (échelle : 50 µm). E : par comparaison, l'ouverture génitale d'un jeune de *E. biolleyi* en vue ventrale (échelle : 500 µm).



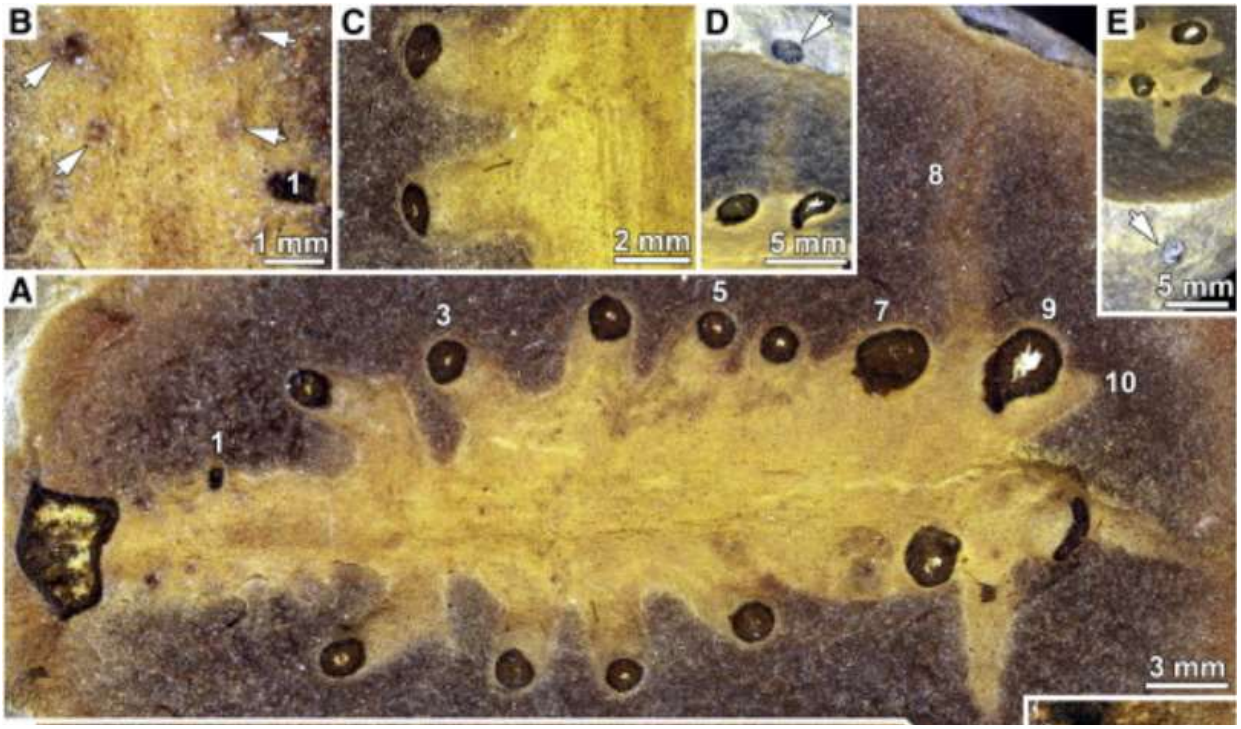
Légende : br, soies sensorielles; go, ouverture génitale; sp, épines rétractables. Les flèches blanches en A indiquent les papilles sur la surface ventrale.



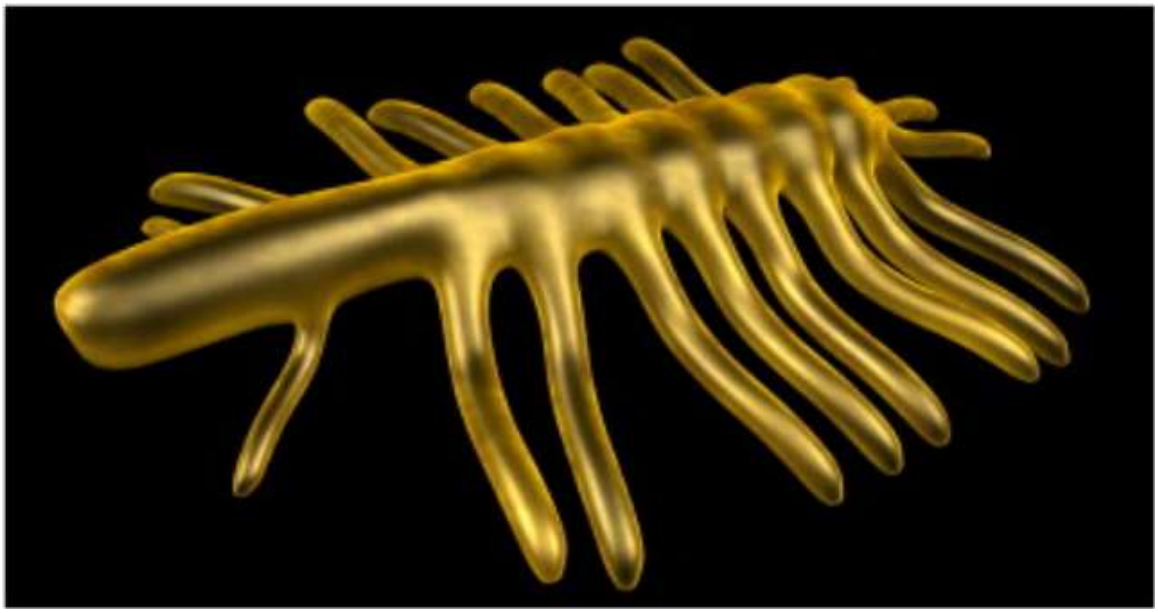
^ Fossile de *Carbotubulus waloszeki* en vue dorso-latérale (modélisation en 3 D).

Outre les deux espèces *Mureropodia apae* et *Orstenotubulus evamuellerae*, un troisième fossile de xenusiide n'a pas encore de position exacte dans le groupe. ***Carbotubulus waloszeki*** a été découvert dans l'Illinois (USA) dans une formation géologique datée du carbonifère. Il s'agit donc de l'un des tous dernier lobopodien. La tête de l'animal est cylindrique et saillante représentant un tiers de la longueur du corps. Les appendices locomoteurs sont au nombre de 9 paires, chaque lobopode étant plus de deux fois plus long que le diamètre maximal du corps. Une dixième paire de petits appendices (notée en tant que paire n° 1 à cause de sa position antérieure par rapport aux autres) est associée à la tête. La surface du corps est lisse et sans annulation mais laisse entrevoir des rides longitudinales le long du corps entre les pattes.

Le corps tubulaire fait 35 mm de long pour un diamètre de 4,8 mm, mais il est sans doute légèrement plus long la tête n'étant pas complète. Le lobopode le plus long est le n° 8 avec ses 11 mm de long. Tous les appendices semblent avoir un diamètre de 2 mm et sont généralement plus de 5 fois plus longs que larges. La région antérieure n'est pas complètement incorporée dans le fossile mais est interprétées comme une tête par comparaison avec les genres *Aycheaia* (voir pages 20 et 21) et Xenusion (voir page 22), les pattes étant entassées dans la région postérieure du corps de ces xenusiides. Quatre tâches circulaires et réparties en deux paires se trouvent dans la région antérieure au-delà de la paire n° 1 d'appendices. Les taches de la paire la plus en avant est plus grande que les taches postérieures. Interprétées comme des formations biologiques vu leur symétrie, ces taches n'ont cependant pas été identifiées et leur nature reste encore obscure. En ce qui concerne la région postérieure, le tronc fusionne avec la dernière paire de membres et les bases des trois paires postérieures sont plus rapprochées que celles des autres lobopodes. Les extrémités distales (les plus éloignées du corps) des membres forment des disques plats dépourvus de griffes, sauf pour les paires n° 8 et 10 pour lesquelles les parties distales ne sont pas conservées.



^ La photo A montre le fossile de *Carbotubulus waloszeki* dans son ensemble. On voit l'absence d'annulation et la présence de rides longitudinales. La photo B est un détaille de la partie antérieure de l'animale. Les flèches désignent quatre taches circulaires dont la position rappelle les deux paires d'appendices antérieurs à fonction nutritionnelle d'*Hallucigenia* (voir pages 13 et 14). Ces taches ne sont pas identifiées comme tel chez *Carbotubulus waloszeki* qui semble n'avoir qu'une paire ventrolatérale d'appendices antérieurs numérotée 1. La photo C est un gros plan des lobopodes n° 3 et 4 montrant las surface lisse des appendices locomoteurs. Les photo D et E désignent avec des flèches des empreintes pouvant être interprétées comme étant des traces de pas laissées par le spécimen avant sa mort.


^ Reconstitution de *Carbotubulus waloszeki.*

Il est confirmé que *Carbotubulus waloszeki* soit un xenusiide à longs lobopodes (voir page suivante). Ce morphotype ne se rencontrait que chez des espèces du cambrien, le spécimen le plus récent étant *Orstenotubulus evamuellerae* (voir pages 1 à 3). La découverte de cette espèce carbonifère en 2012 a prouvée que ce morphotype a survécu durant 200 millions d'années, laissant un vide conséquent dans les archives fossiles. Il est cependant fort probable que les distinctions des morphotypes « longs lobopodes » et

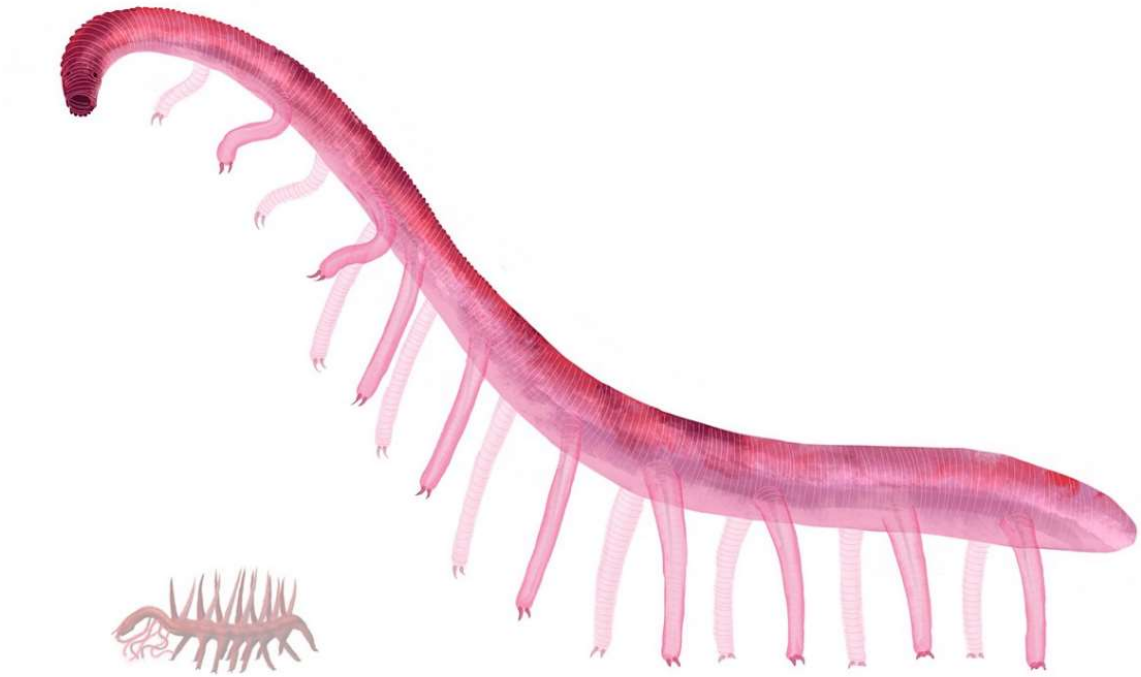
« lobopodes courts » soient paraphylétiques, ne confirmant ainsi aucun lien de parenté entre les espèces du même morphotype de *Carbotubulus waloszeki*. C'est une des raisons de l'irrésolution de la classification de l'espèce au sein des xenusiides. De manière générale, la survie de ce morphotype s'inscrit dans un phénomène récemment étudié : la persistance des morphologies cambriennes durant les époques antérieures comme l'ordovicien (taxons ressemblant à la faune cambrienne de Burgess au Maroc), le dévonien (présence d'arthropodes du type anomalocaris en Allemagne) et, comme le montre *Carbotubulus waloszeki*, le carbonifère. Durant cette période, cet animal cohabitait seulement avec des lobopodiens à morphologie d'onychophore.

La classification des xenusiides est une tâche difficile. En effet, ce clade paraphylétique rassemble des espèces semblables et toutes disparues. Or, les fossiles peuvent être mal interprétés ou les animaux partiellement conservés ce qui n'autorise une systématique basée que sur une poignée de caractères. Il a d'abord été proposé l'utilisation des deux principaux morphotypes identifiables basés sur la caractéristique fondamentalement commune à tous les xenusiides : les lobopodes ou pattes. Le premier morphotype est la présence de lobopodes courts, trapus et coniques ; le second morphotype est la présence de lobopodes tubulaires longs dépassant le diamètre du corps. Le premier concerne des fossiles allant du cambrien (*Antennacanthopodia gracilis*, voir pages 17 et 18) au carbonifère (*Helenodora inopinata*, voir document « présentation des panarthopodes »), le second se concentre surtout au cambrien (*Aysheaia pedunculata,* voir pages 20 et 21) avec un seul fossile au carbonifère (*Carbotubulus waloszeki*, voir pages 4 et 5). La première lignée aurait donné naissance aux onychophores et, selon certains, aux tardigrades. Elle serait également proche des euarthropodes. La seconde lignée quant à elle serait peut être liée aux tardigrade (*Orstenotubulus evamuellerae,* voir pages 1 à 3) et aux arthropodes (*Aysheaia pedunculata,* voir pages 20 et 21).
Une autre classification menée sur la morphologie des griffes, épines et sclérites (s'il y a présence de ces caractères) ainsi que sur la forme et la longueur de la tête, de la queue et du corps sans oublier le nombre de pattes et d'appendices nourriciers a été menée. Ainsi, les xenusiides ont été divisés en 4 ordres comprenant 8 familles avec 3 espèces à la systématique irrésolue : *Mureropodia apae* (incertain, voir document « origines des panarthropodes 2 (dinocaride) »), *Orstenotubulus evamuellerae* et *Carbotubulus waloszeki* (voir pages 1 à 5). Cette nouvelle classification rend paraphylétique la classification par morphotype. Tous les ordres et leurs représentants sont détaillés dans les pages suivantes avec la possible ascendance de certains d'entre aux avec les onychophores, les euarthropodes et/ou les dinocarides (voir les autres documents sur les panarthropodes).

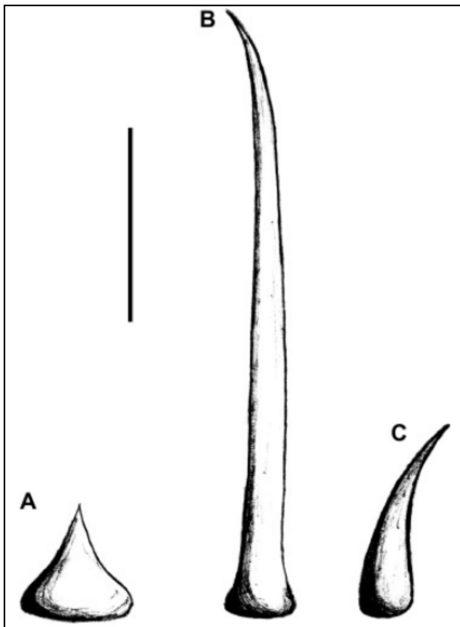


^ Fossile de *Paucipodia inermis.*

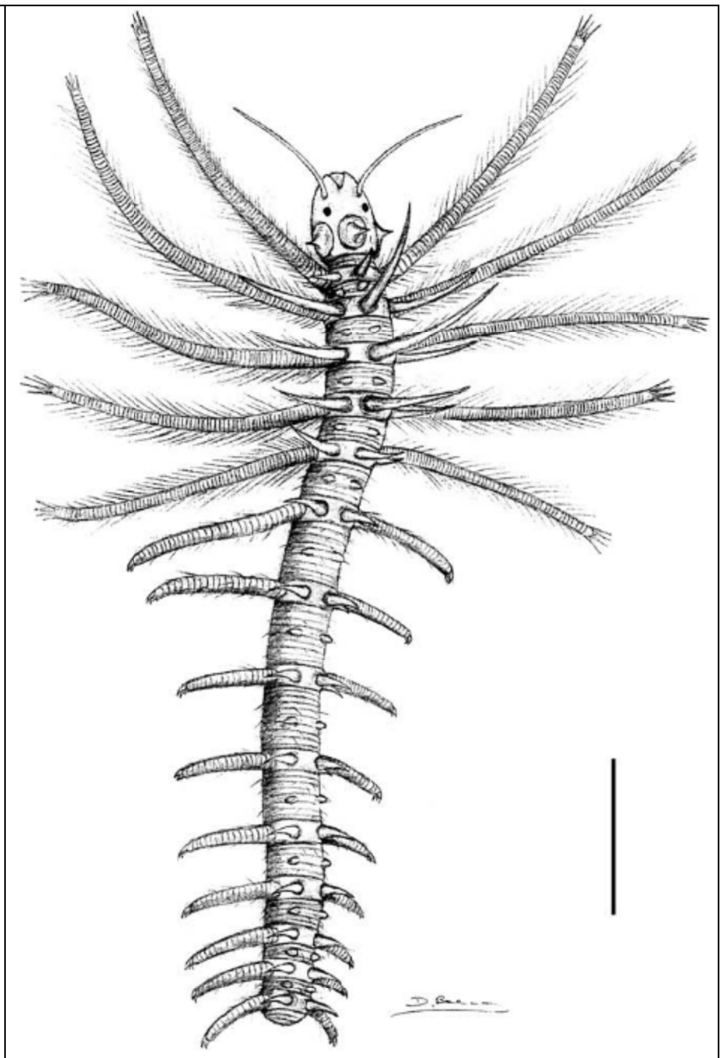
L'ordre des archonychophores (**Archonychophora**) rassemble 2 familles de xenusiides simples avec des appendices indifférenciés et des segments tous identiques. Ils sont également munis de griffes. Les membres de la famille des **Paucipodiidae** sont dépourvus de sclérites mais présentent une paire de griffes par lobopode avec peu de segment et une annulation fine. Le seul membre de la famille est ***Paucipodia inermis***. Découvert dans la province de Chengjiang (Chine), l'animal est daté de l'étage trois du cambrien (cambrien inférieur, de - 521 à - 514 millions d'années). Ce lobopodiens possède une taille relativement grande par rapport aux autres xenusiides tel *Hallucigenia sparsa* (voir ci-dessous et pages 13 et 14). Ses griffes lui permettaient peut-être de s'accrocher à d'autres organismes comme le montre l'association de *Paucipodia inermis* avec un « vers » tubicole *Eldonia*. Son tube digestif, conservé sur certains fossiles, était rempli de sédiments à certains endroits mais plat à d'autres. Son corps est très simple par rapport à la plus part des xenusiides ce qui suggère que *Paucipodia inermis* occuperait une position basale dans le groupe.



^ Reconstitution de *Paucipodia inermis* (à droite) avec un *Hallucigenia sparsa* (en bas à gauche, voir pages 13 et 14). Les deux animaux sont à l'échelle.

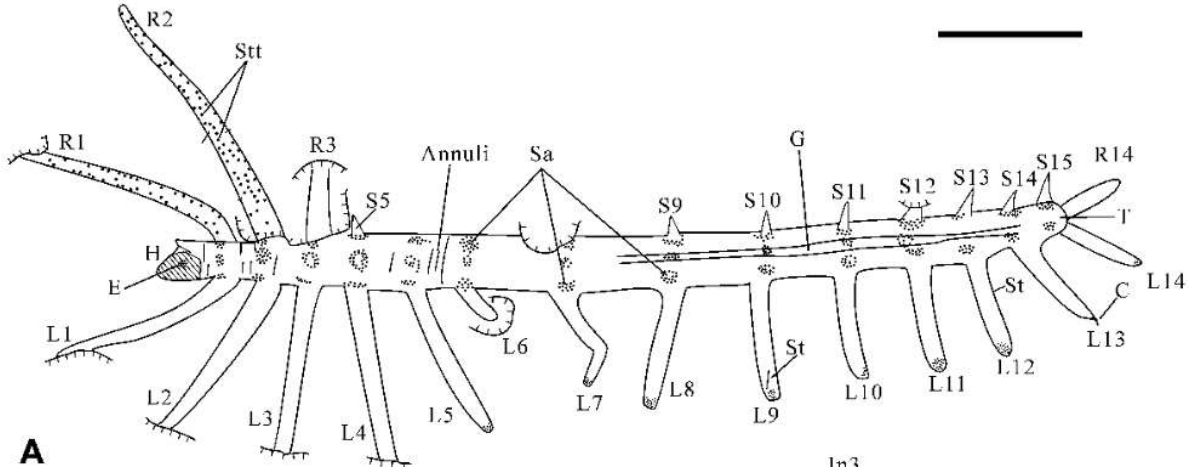


^ Les trois types de sclérites de *Luolishania longicruris* : sclérite « cornu » de la tête (S1, A), long sclérite épineux du tronc (S3 à S5, B), et sclérite épineux courbe (S2 et S6 à S5, C). Echelle : 0,125 mm.



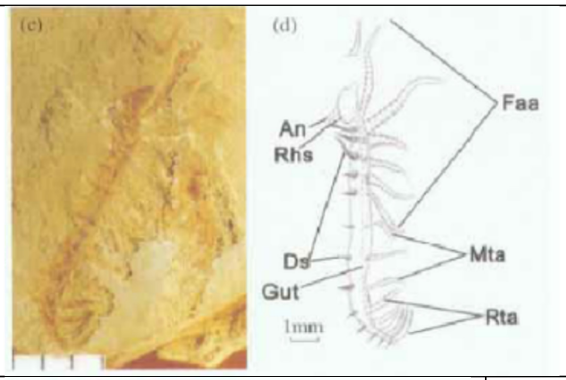
Reconstitution de *Luolishania longicruris* (échelle : 0,5 mm) découvert dans le Chengjiang (Chine) du cambrien inférieur (de - 541,0 à - 509 millions d'années). >

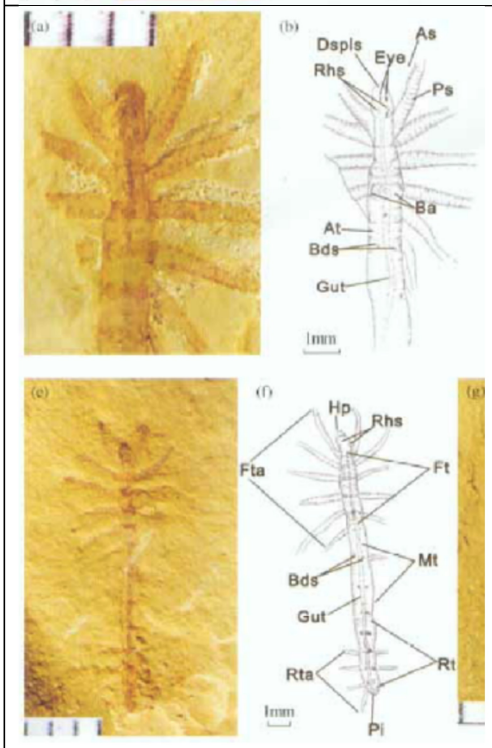
Dans le même ordre se trouve la famille des **Luolishaniidae**. Les deux espèces de cette famille possèdent une queue très réduite et trois petits sclérites dorsaux épineux par segment et sur la tête. L'espèce type de la famille est ***Luolishania longicruris***. Ses membres sont plus espacés au centre du tronc. Parmi ses 15 paires de lobopodes, les plus long se trouvent sur le tiers antérieur de l'animal. Les sclérites sont regroupés en 15 ensembles de trois et possèdent des formes différentes selon leur emplacement (voir ci-dessus). L'animal annelé possède une paire d'yeux. Son corps est parsemé de microscopiques poils sensitifs ou setae surtout sur les 5 premières paires de pattes.



^ Dessin d'un fossile de *Luolishania longicruris* (échelle : 0,5 mm). Légende : C, griffe ; E, yeux ; G, intestin ; H, tête ; L, appendices gauches (dénombrés de L1 à L14 de l'avant vers l'arrière) ; R, appendices droits (de R1 à R14) ; S, ensemble de sclérites (dénombrés de S1 à S15) ; Sa, zones de fuxation de sclérites ; St, setae ou seta au singulier (poils microscopiques sensitifs) ; Stt, traces de setae ; T, queue ; Annuli, annelure.

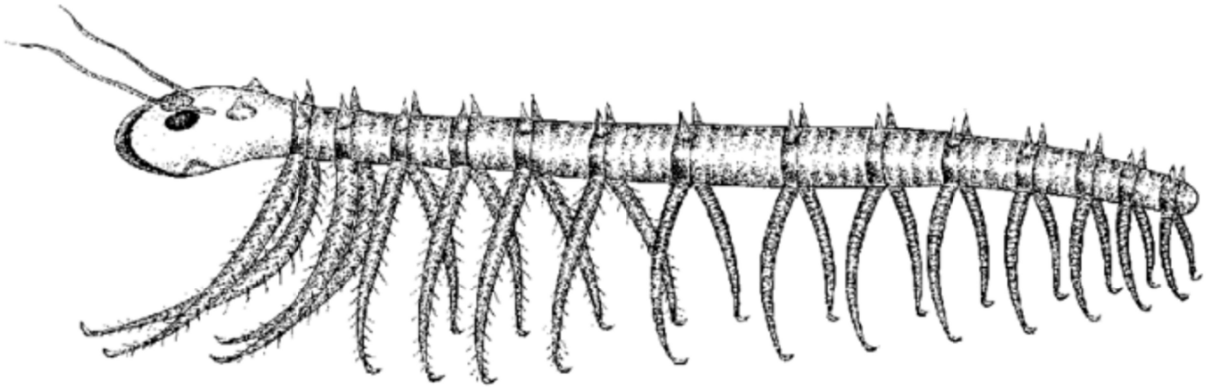
Miraluolishania haikouensis de la famille des Luolishaniidae fut découvert dans le Chengjiang (Chine) du cambrien inférieur (de - 541,0 à - 509 millions d'années). Elle est connue par de nombreux fossiles. Possédant 14 paires de lobopodes et une paire d'antennes sur le dessus de la tête, l'animal présente de nombreux caractères en commun avec *Luolishania longicruris,* l'espèce type de la famille (voir page précédente). En effet, comme celle-ci, présente des lobopodes plus longs vers l'avant du corps et plus espacés vers le centre du corps. De plus, ces membres antérieurs son plus densément recouvert de setae sensitifs que le reste du corps. Un trio de sclérites épineux dorsaux équipe chaque segment du corps ainsi que la tête (formant des « cornes »). La segmentation est visible ainsi que des annelures. Les yeux sont bien préservés sur certains fossiles où ils apparaissent en relief. La tête possède également une structure en forme de bouclier composée de deux sclérites situés au-dessus des yeux.





Gut, intestin ; Eye, yeux ; Pj, protection ; Ps, épine postérieure ; Rhs, sclérites de la tête (« cornes ») ; Rt, tronc postérieur ; Rta, appendice du tronc postérieur. Echelle : 1 mm.

<^ Fossiles de *Miraluolishania haikouensis*.
<u>Légende :</u> An, antennes ; As, épine antérieure ; Al, annulation du membre ; At, annulation du tronc ; Bds, base des
épines dorslaes ; Ds, épine dorsale ; Dspls, structure en forme de plaque à deux sclérites ; Faa, appendices antérieurs ; Fta, appendices du tronc antérieur ; Ft, tronc antérieur ; Hp, pharynx ; Mt, milieu du tronc ; Mta, appendices du milieu du tronc.



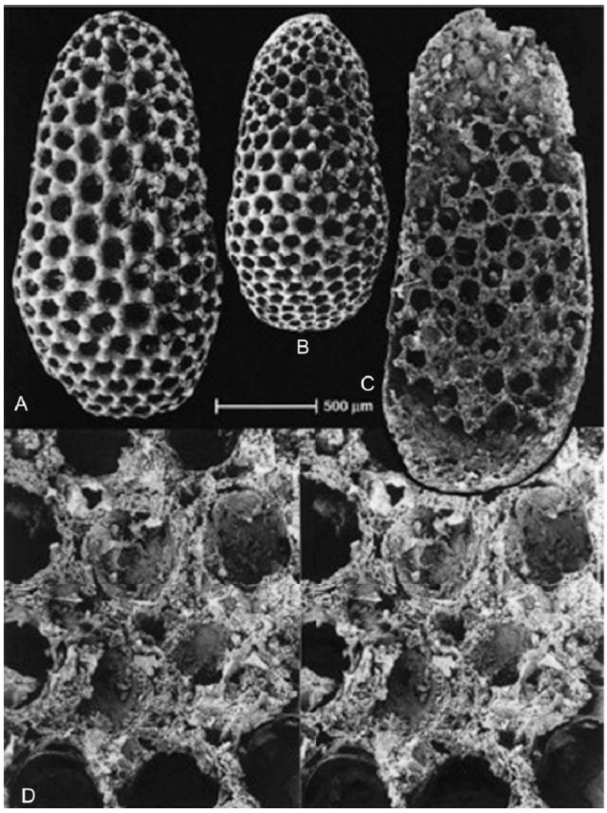
^Reconstitution de *Miraluolishania haikouensis.*

La longueur et la présence de nombreux setae sur les membres antérieurs de *Luolishania longicruris* et de *Miraluolishania haikouensis* suggèrent une utilisation lors de la quête de nourriture. Ces membres ne sont cependant peu modifiés comparé à des xenusiides plus dérivés tel *Aysheaia* (voir pages 20 et 21). *Miraluolishania* serait proche des euarthropodes.



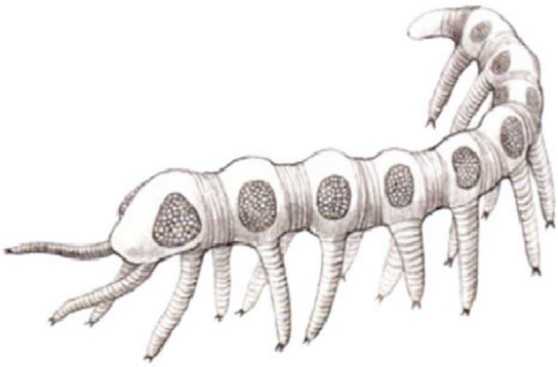
^ A gauche : fossile bien conservé de *Microdictyon* sp. A droite : maquette de l'animal au musée de la faune de Chengjiang situé en Chine.

L'ordre des scleronychophores (**scleronychophora**) regroupe des xenusiides possédant des griffes ainsi que des sclérites jumelés (souvent en forme d'épines ou de plaques) et qui sont allongés sur la tête. Parmi les 3 familles que compte l'ordre, celle des **Eoconchariidae** est la plus primitive. Elle est basée sur un assez grand nombre de caractéristiques : environ 9/10 segments portent des pattes annelées pourvues de griffes incurvées, petite tête, bouche et anus en situation terminale, et sclérites poreuses (comme des « tamis ») de formes variable le long du corps. Le genre le mieux connu de la famille est ***Microdictyon***. Comprenant une grande diversité d'espèces (jusqu'à 14 selon les sources), ce genre peuplait la région du Yunnan en Chine. Ses nombreux fossiles retrouvés dans les schistes de Maotianshan datent de l'étage 3 du cambrien (de - 521 à - 514 millions d'années). Cependant, des sclérites isolées ont étés retrouvés dans d'autres gisements du cambrien inférieur (de - 541 à - 514 millions d'années) comme en Russie, en Amérique du nord, en Australie, en Grande-Bretagne et en Suède. Il semble que certaines d'entre eux seraient des exuvies (des mues) de *Microdictyon*, et l'un des sclérite semble s'être fossilisée lors de l'ecdysis (la mue) de l'animal. Le corps de m'espèce type ***M. sinicum*** sert de référence pour la description du genre. La tête et la queue sont tubulaires et sans relief. Les 9 segments pourvus de pattes annelées présentent en situation dorsale une paire de sclérites. Ceux-ci sont bombés et large leur conférant une forme de bouclier plus ou moins circulaire selon les espèces. Ils sont également poreux avec une constellation de petites cavités hexagonales. La ressemblance entre ces cavités et les ommatidies des yeux composés des arthropodes conduit certains scientifiques à considérer ces sclérites comme étant des yeux. L'animal serait alors pourvu d'une paire d'yeux par segment (en plus de la tête si elle est effectivement pourvue d'yeux). Cette interprétation très douteuse reste rejetée par la plus part des paléontologues.



^ Sclérite de *Microdictyon effusum* avec ses multiples cavités hexagonales rappelant vaguement les ommatidies des yeux composés des arthropodes (A à C). L'image D montre les détailles des cavités d'un sclérite exuviés (mue) avec des formations que certains scientifiques interprètent comme étant des corps lenticulaires (ou des restes d'yeux).

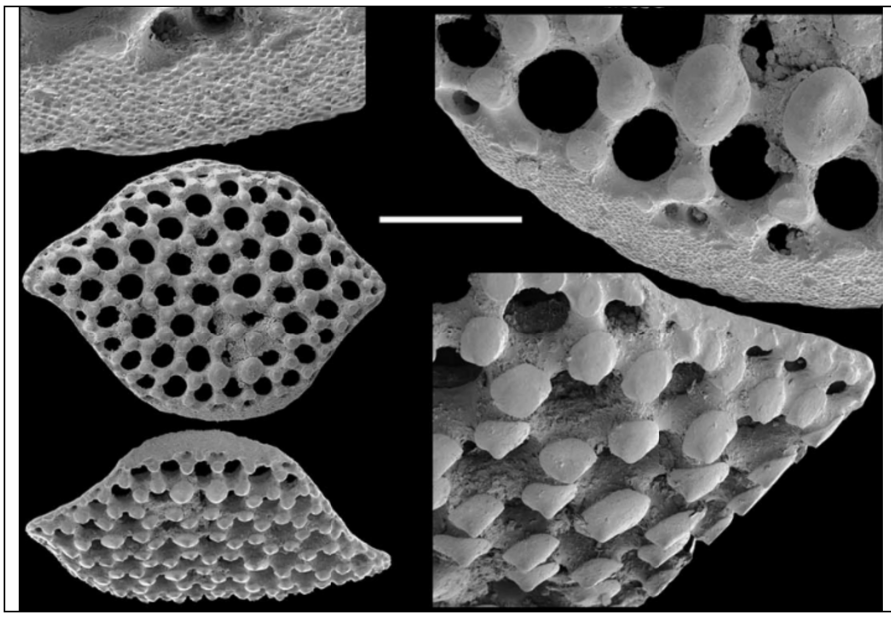
Pour plus de détaille concernant les ommatidies et les yeux composés, consulter l'article « des photorécepteurs à l'œil humain » des pages 11 à 14.





^ Représentation très contreversée de avec interprétation des sclérites en yeux composés. A droite : fossile de *Microdictyon sinicum* avec ses sclérites/yeux ovales.

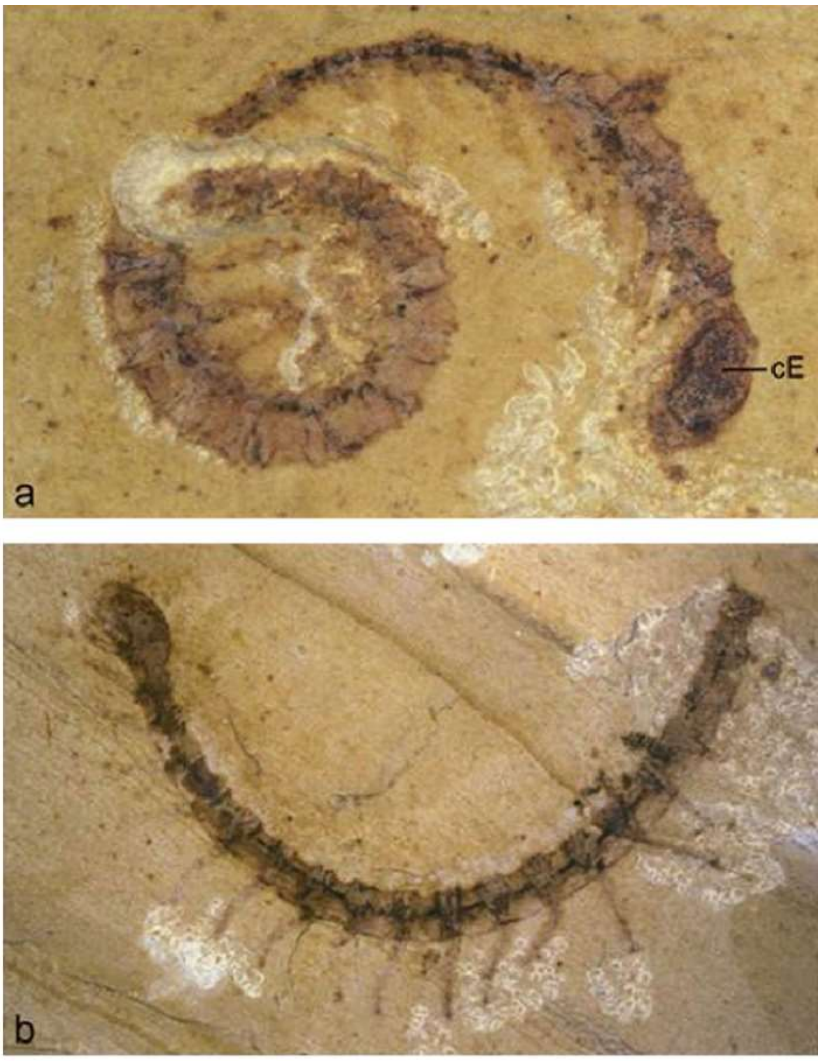
Le corps de *Microdictyon* possède une annulation sans doute hétéronome (comme les tardigrades, voir document « présentation des panarthropodes ») avec de petites annelures séparant les segments porteurs de pattes également annelées. Celles-ci, longues et fines, sont munies d'une paire de griffes courtes et incurvées. Aucun œil n'a clairement été identifié sur la tête qui est parfois interprétée comme très courte ou plus allongée. Il est possible qu'une paire d'appendices préhenseurs équipes l'extrémité antérieure de l'animal, mais cette théorie n'a pas encore fait consensus.



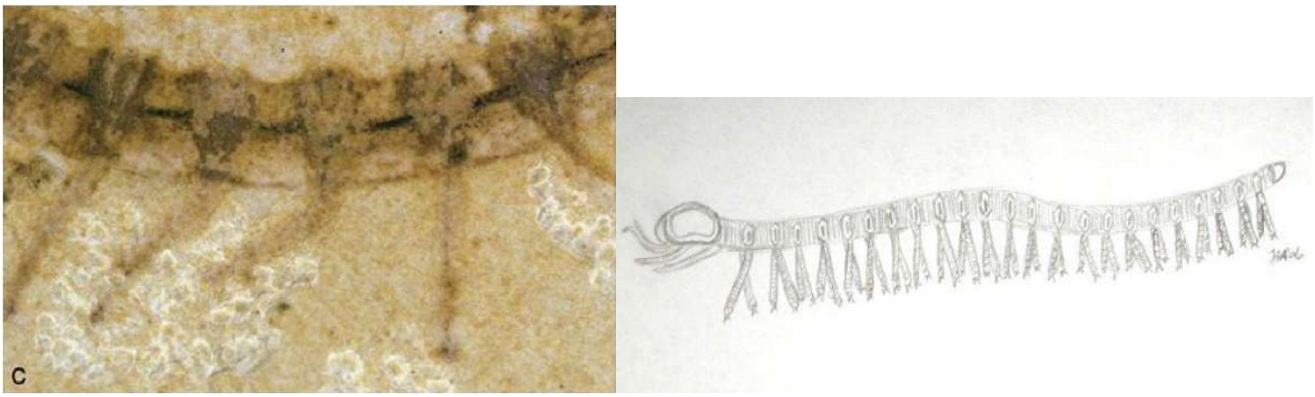
< Sclérite de *Microdictyon rhomboidale.*

Les deux autres genres de la famille des Eoconchariidae ne sont connus que par leurs plaques scléritiques dorsales qui ressemblent à celles de *Microdictyon*. Ils pourraient peut-être représenter des synonymes de ce dernier qui est l'un des genres de lobopode les plus répandus durant le début du cambrien. Il existe très peu d'information au sujet de ces deux genres. Ainsi, le premier est *Quadratapora*. Connu par deux espèces (*Q. zhenbaensis* et *Q. tenuiporatum*), le genre à été retrouvé dans le Tommotien (soit la série 2 du cambrien de - 521 à - 509 millions d'années). Le second est *Fusuconcharium* connu par une seule espèce, *F. typicum*. Il est également daté de la série 2 du cambrien.

La seconde famille de l'ordre des scleronychophores est celles des **Cardiodictyidae**. Ses représentants possèdent de nombreux segments (environ 23) avec de grands sclérites couvrant la tête et des sclérites hexagonales sur chaque segment du corps. La seule espèce de la famille est ***Cardiodictyon caetenulum***. Découvert dans la province de Chengjiang (Chine), les fossiles de l'animal remontent au cambrien quelque part entre - 530 et -585 millions d'années (sans plus de précision concernant la datation). Il possédait entre 23 et 25 longs lobopodes annelés et équipés d'une paire de griffes. Sa tête était complètement recouverte par deux grands sclérites (ou plaques céphaliques) en forme de bouclier. Cependant, certains les interprètent comme étant deux grands yeux composés. Chaque segment porte 2 sclérites hexagonaux en position verticale. Les espaces entres ceux-ci sont finement annelés. Il avait sans doute 2 paires de membres plus couts sous la tête ce qui le rapproche d'*Hallucigenia*. C'est pourquoi *Cardiodictyon caetenulum* est considéré comme un intermédiaire entre les Eoconchariidae plus primitifs (dont *Microdictyon* présenté aux pages précédentes) et les Hallucigeniidae plus dérivés (dont *Hallucigenia* présenté aux pages suivantes).



^ Deux fossiles de *Cardiodictyon caetenulum*. Le cE désigne les « yeux composés » couvrant la tête, interprétation non consensuelle.

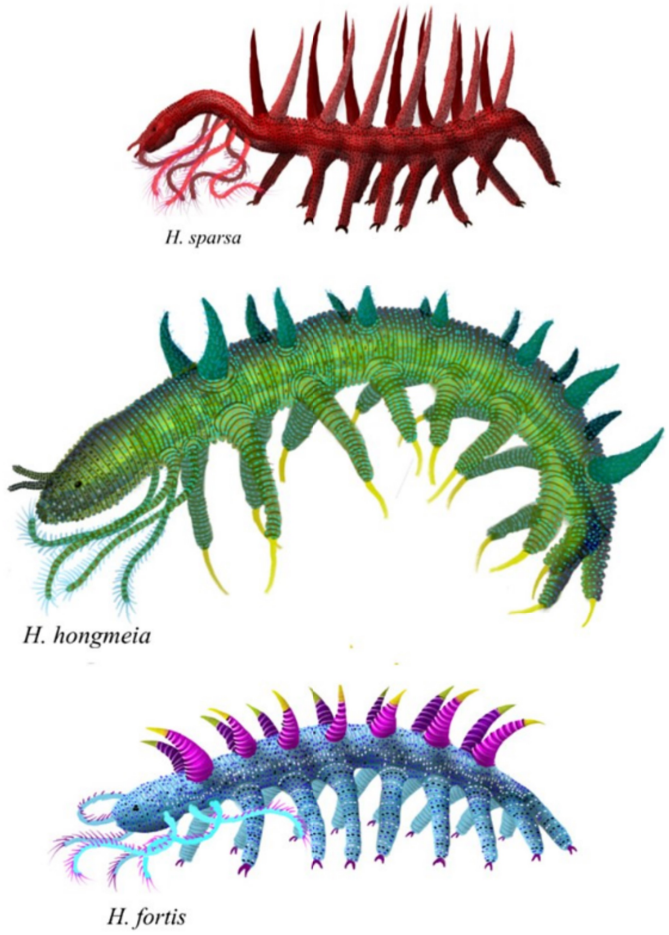


^ A gauche : détail d'un fossile de *Cardiodictyon caetenulum* montrant les détails du tronc. A droite : dessin de *Cardiodictyon caetenulum* avec des plaques céphaliques.



^Fossile d'*Hallucigenia sparsa* (à gauche) et reconstitution de l'animale (à droite).

La famille des **Hallucigeniidae** est la plus dérivée de l'ordre des scleronychophores. Ses représentants possèdent environ 7 segments porteurs de pattes ainsi que 2 à 3 paires de membres antérieurs peut-être recouverts de soies filtrant le plancton, et d'une paire d'antenne située en avant de petits yeux simples non composés. Une paire de sclérites dorsaux en formes d'épines parfois courbes plus ou moins longues et torsadées ou ornementées était associée à chaque paire de lobopodes. De gros sclérites céphaliques couvraient également la tête. La bordure de la bouche présente de petites épines et le pharynx semble être équipé de petites dents en forme d'aiguilles.



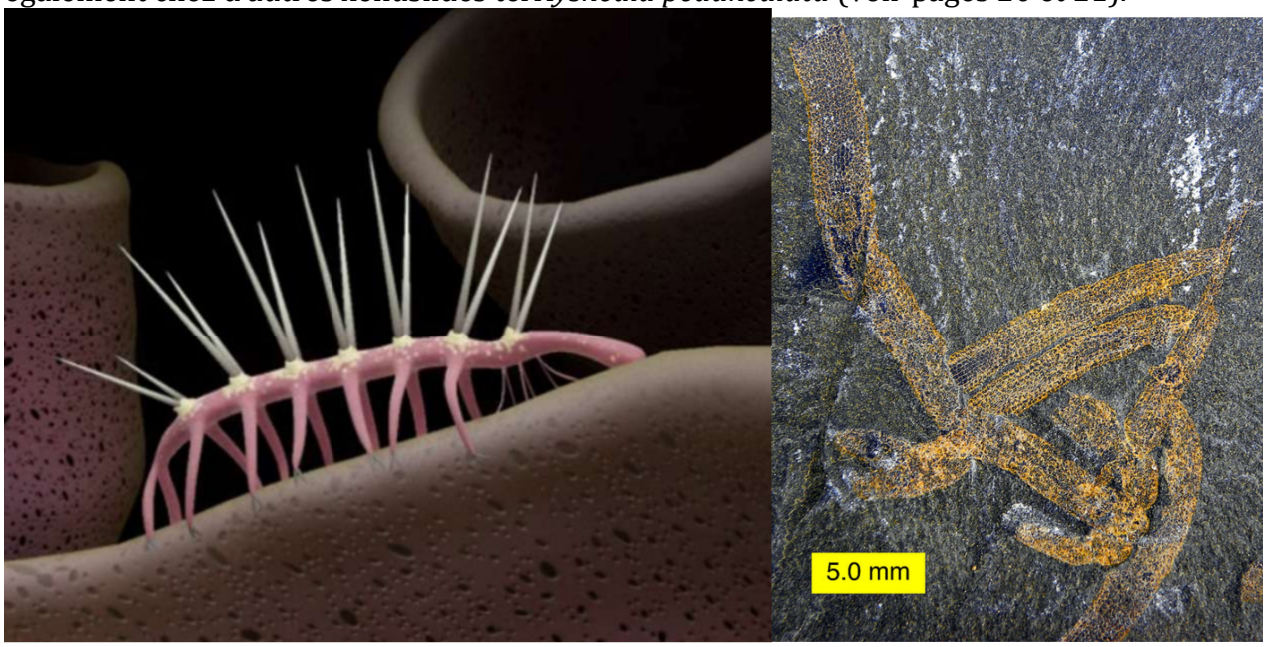
^ Les trois espèces officielles d'*Hallucigenia* à l'échelle. D'autres sont encore à décrire.

Le seul genre de la famille est ***Hallucigenia***. Trois espèces (voir plus si on considère certaines découvertes en Chine) ont été découvertes dont l'espèce type est ***H. sparsa***. L'animal était plutôt abondant durant le cambrien moyen (Miaolingien de -504,5 à - 497 millions d'années) puisque de nombreux fossiles assez complets ont été retrouvés dans les schistes de Burgess (Canada) et de Chine, ainsi que des épines isolées découvertes partout dans le monde. Le nom de l'animal dérivé du latin illustre bien son apparence : il est qualifié « d'hallucinant » avec ses étranges épines dorsales. Certains pensaient même que *Hallucigenia* se déplaçait sur ces épines. Aujourd'hui, il est admis qu'il utilisait ses lobopodes griffus pour la locomotion benthique sur le fond marin ou sur des éponges. Autre fois, la tête avait été placé sur la partie postérieure de l'animale, mais une révision de 2011 confirmée en 2015 identifie la tête comme étant l'extension mince et molle qui avait été prise par erreur pour la queue.

Le corps tubulaire mesure de 0,5 à 3,5 cm de long et pourrait être annelé. Il était dépourvu de segments apparents (comme les onychophores) seulement mis en évidence par les paires d'appendices et de sclérites, et il était peut-être recouvert de papilles sensorielles à l'image

des onychophores actuels. La queue est très courte une paire de pattes terminale couvrant la partie postérieure du corps. Cette morphologie n'est pas visible sur le premier fossile d'*Hallucigenia* découvert au Canada en 1977, une tâche autre fois interprétée comme une tête recouvrant la partie postérieure de l'animal. Les épines sont composées de 1 à 4 éléments imbriqués. Celles de *H. sparsa* étaient recouvertes d'un ornement en minuscules « écailles » tendis que celles de *H. hongmeia* présentent des filets d'ouvertures circulaires interprétables comme étant des papilles sensorielles. Des épines isolées pourraient représenter de nouvelles espèces. Certains suggèrent l'existence d'un dimorphisme sexuel avec des différences physiques entre mâles et femelles. Ainsi, il existerait des individus au tronc « rigide », au cou robuste et à la tête globuleuse ; et des individus plus minces avec une petite tête.

En ce qui concerne le mode de nutrition, la possible présence de soies sur les appendices antérieurs a conduit les paléontologues à supposer une alimentation par filtration du plancton. Cependant, la récente découverte de « dents » autour de la bouche et dans le pharynx d'*Hallucigenia* pourrait invalider cette hypothèse. De plus, de nombreux fossiles ont été retrouvés en association avec des éponges du genre *Vauxia* ce qui pourrait représenter un indice pour comprendre le régime alimentaire de ce lobopodien. La nutrition par « broutage » d'éponge pourrait être une piste intéressante d'autant plus que ce régime se retrouve également chez d'autres xenusiides tel *Aysheaia pedunculata* (voir pages 20 et 21).

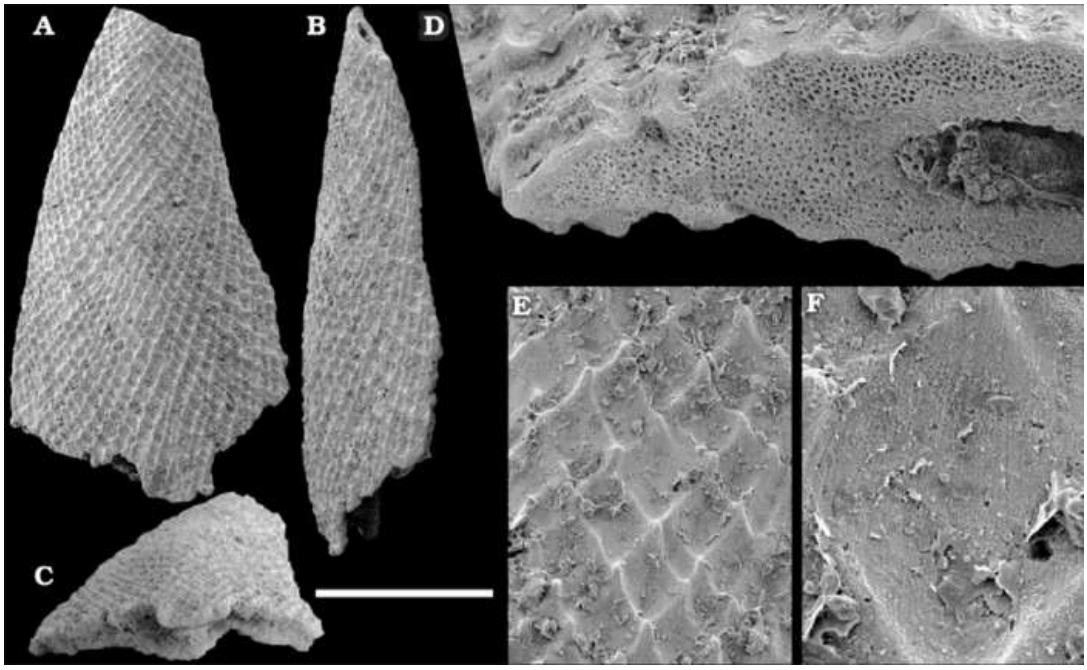


^ A gauche : reconstitution de *Hallucigenia sparsa* en train de « brouter » une éponge.
A droite : fossile d'une éponge du genre *Vauxia* contemporaine à *Hallucigenia*.

La systématique de *Hallucigenia* au sein des xenusiides scleronychophores est relativement certaine. Ainsi, *Microdictyon* (voir pages 10 et 11) représente le genre le plus primitif de l'ordre. Ensuite, de *Cardiodictyon caetenulum* (voir page 12) est placé en tant qu'espèce sœur du genre *Hallucigenia*. Cependant, *Hallucigenia* semble être un genre paraphylétique. En effet, selon certains paléontologues, l'espèce *H. hongmeia* est plus proche des xenusiides archonychophores de la famille des Luolishaniidae (voir pages 8 et 9). Toutefois, cette interprétation reste à être attestée.

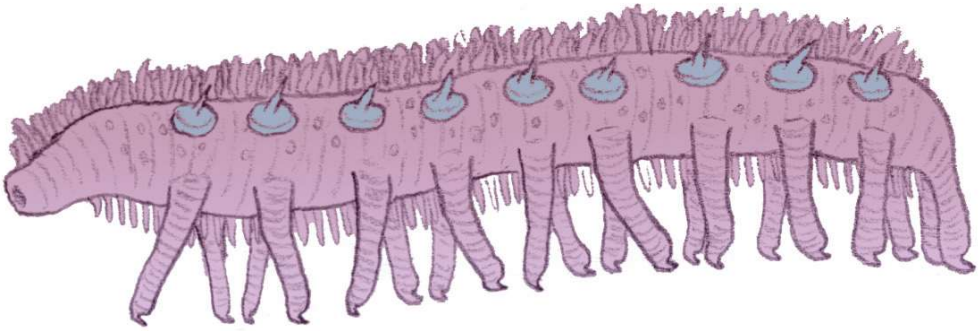
Les affinités d'*Halluciogenia* par rapport aux panarthropodes actuels sont discutées. Il est généralement considéré comme étant un onychophore ou un proche parent du groupe. C'est pourquoi il est souvent représenté avec des papilles sensorielles à la surface de sa peau lui donnant un aspect granuleux. Cependant, la présence de ces papilles dermiques n'est pas confirmée. De plus, se caractère est parfois considérer comme étant partagé par les ancêtres de tous les panarthropodes actuels. Ainsi, certains scientifiques places *Hallucigenia* plus proches des euarthropodes que des onychophores. Une interprétation plus prudente place l'animale en tant que groupe frère des lobopédiés (groupe formé par les onychophores et les euarthropodes), donc aussi proche des euarthropodes que des onychophores.

Un genre fossile pourrait représenter des sclérites de xenusiides Hallucigeniidés (voir pages précédentes). Il s'agit de ***Rhombocorniculum***. Les trois espèces appartenant à ce genre se rencontres dans les couches de l'atdabanien et du botomien (début du cambrien, de à millions d'années), l'espèce ***R. cancellatum*** chevauchant la limite entre ces deux couches, ***R. insolutum*** étant au-dessus et ***R. spinosus*** étant en dessous. Il s'agit de fossiles dures et creux (comme des coquilles) et plus ou moins torsadés et ornés. L'interprétation en sclérites attribue à l'extrémité la plus large des fossiles une position ventrale et proximale (proche du corps) par rapport à l'extrémité fine voir pointue qui serait distale (loin du corps). Ces sclérites seraient des épines de lobopodiens proches d'*Hallucigenia*. La structure de la couche interne de ces épines suggère que les fibres phosphatées qui les composent se sont formées dans une matrice organique flexible, d'où la présence d'une lumière centrale qui creuse les fossiles sur toute leur longueur et qui abritait sans doute ladite matrice.



^ Fossile de *Rhombocorniculum insolutum* provenant de Sibérie (Russie). Description des images : A, vue dorsale ; B, vue latérale ; C, vue de l'extrémité proximale (proche du corps) avec la lumière traversant le fossile (échelle images A à C : 300 µm) ; D, vue apicale (du sommet) avec microstructures tubulaires et la lumière centrale (échelle : 30 µm) ; E, ornementation externe (échelle : 60 µm) ; F, détail de l'image E montrant des fibres longitudinales (échelle : 15 µm).

Collinsium ciliosum est quant à lui un lobopodien sans doute proche d'*Hallucigenia* du début du cambrien (étage 3 de - 521 à - 514 millions d'années). Présentant des épines dorsales, il se caractérise par la présence de 9 paires d'appendices locomoteurs et de 4 paires d'appendices antérieurs fins. Son corps était recouvert de papilles ressemblant à des cils et ses fins appendices antérieurs étaient tapissés de soies (setae) probablement utilisées pour s'alimenter par filtration de l'eau de mer. Certains le considèrent au même titre qu'*Hallucigenia* comme un onychophore basal.

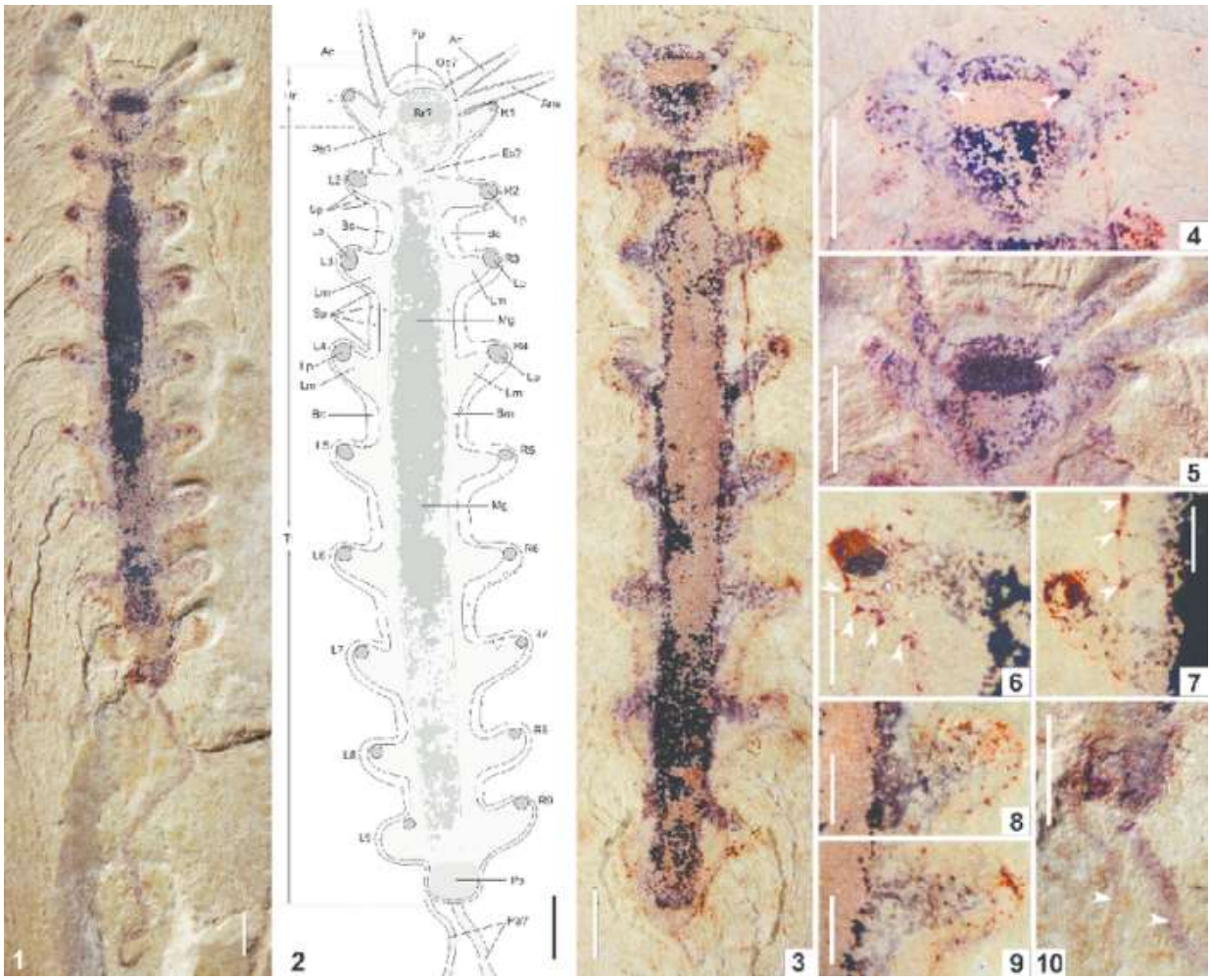


^ Reconstitution de *Onychodictyon sp.*

Le dernier ordre de xenusiide actuellement reconnu par la communauté scientifique est celui des Paronychophores (**Paronychophora**). Les représentants du groupe possèdent une tête courte et tournée vers le bas, des papilles sur le corps et les pattes, une « armure dorsale » constituée de larges sclérites, des lobopodes annelés et des mâchoires semblables à des griffes. L'ordre ne comprend qu'une seule famille : les **Onychodictyidae**. Le seul genre est ***Onychodictyon*** connu par deux espèces : *O. ferox* possédant de onze paires de pattes et une paire d'antennes placée sur le dos ; et *O. gracilis* possédant 12 paires de pattes et sans structures visibles sur la tête. Les fossiles de l'animal ont été retrouvés dans les roches de Chengjiang (Chine) datant du cambrien inférieur il y a environ 520 millions d'années avant notre ère. Le corps possède environ 9/10 paires de plaques dorsales larges et pourvues d'un pic à fonction défensive (d'où le surnom de « lobopode en armure »). L'espèce la mieux connue, *O. ferox*, mesurait jusqu'à 7 cm de long et possédait 10 paires de boucliers chacune associée à une paire de pattes équipées de griffes incurvées. Ces griffes lui aurait permis se s'accrocher et de ramper sur d'autres organismes comme c'était le cas pour *Aysheaia pedunculata* (voir pages 20 et 21) et peut-être pour *Hallucigenia* (voir pages 13 et 14) qui vivaient probablement sur des éponges. Une paire d'antennes à fonction probablement sensorielle était également présente sur la partie antérieure du corps au moins chez *O. ferox.* Les similitudes de celles-ci avec les antennes de *Miraluolishania haikouensis* (voir page 9) ont conduits les scientifiques à considérer ces appendices comme étant homologues chez les deux animaux. Ces antennes sont supposées être homologues aux antennes des euarthropodes et des onychophores.



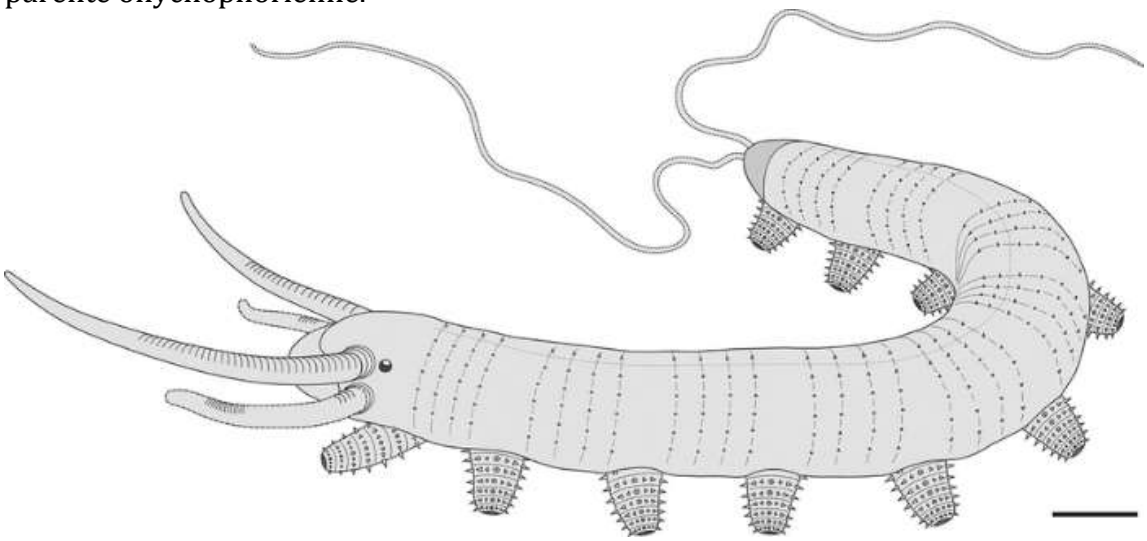
^ Fossile de *Onychodictyon sp.*



^ 1 : fossile holotype de *Antennacanthopodia gracilis* (tête en haut). On distingue un intestin gros et droit en noir ainsi que les appendicules circulaires en bas. 2 : dessin d'interprétation du fossile (les zones sombres représentent des restes organiques). 3 : vue d'ensemble de la contre empreinte du fossile. On voit l'intestin moyen, la cavité corporelle et la musculature segmentée des pattes. 4–5 : détails de la région de la tête respectivement de la contre empreinte et de l'empreinte du fossile. On voit la partie frontale voûtée, les antennes frontale et secondaires, et les ocelles latéraux potentiels pointés par des flèches. 6–7 : détails des lobopodes L2 et L4 (une partie), montrant respectivement des structures terminales ressemblant à des coussinets fortement sclérotisés et des épines fortement pointues (ou écailles) à la fois sur les pattes et le tronc (flèches). 8 –9 : détails des lobopodes L5 et L6 (contre empreinte), respectivement, développées avec des tissus musculaires internes et armées avec des anneaux d'épines fortement sclérotisées et disposées radialement (disposition en quinconce montrée en 9). 10 : détail de la partie postérieure du tronc montrant une extrémité durcie attachée à une paire de structures circulaires (têtes de flèches) interprétés comme étant des appendices. Abréviations : An, antenne frontale ; Ans, seconde antenne ; Bc, cavité corporelle ; Bm, musculature du tronc ; Br, cerveau ; Es, œsophage ; Fp, partie frontale ; Hr, tête ; L1 – L9, lobopodes gauche 1–9 ; Lm, musculature des pattes ; Lp, « coussinet » ; Mg, intestin moyen ; Oc, ocelle ; Pa, appendice terminal antérieur ; Ph, pharynx ; Pp, projection postérieure (appendices postérieurs) ; R1 – R9, lobopodes droit 1–9 ; Sp : épine (écaille) ; Tr :tronc. Les barres d'échelle représentent 1 mm pour 1-5 et 10 ; 500 mm pour 6–9.

La transition lobopodien/onychophore a toujours posé un problème de phylogénétique. En effet, aucun xenusiide n'as été confirmé comme étant le groupe frère des onychophores même si des animaux comme *Hallucigenia* sont parfois inclus dans le groupe. Jusqu'en 2011, l'ordre des Paronychophores (*Onychodictyon*) semblait être le plus proche des onychophores. Cependant, une espèce semble pouvoir occuper cette place :

Antennacanthopodia gracilis. Ce lobopodien découvert dans le biotope de Chengjiang et du Yunnan (Chine) du milieu du cambrien (environ - 520 millions d'années) présente de nombreux caractères partagés avec les onychophores. Ainsi, l'animal possède une paire d'antennes frontales, des organes visuels latéraux ressemblant à des ocelles, une seconde paire d'antenne peut-être homologue aux papilles visqueuses des onychophores actuels, un intestin droit et volumineux, de minuscules écailles recouvrent les pattes et le corps, pas de segmentation externe évidente autrement que par la disposition des pattes, annulation du tronc et des membres, … L'animal possède également une musculature des pattes très développée et une paire d'appendices postérieurs à fonction inconnue. Les lobopodes sont également et terminés par des formations circulaires ressemblant à des coussinets fortement sclérotisés dépourvus de griffes, ce qui est un argument contre sa parenté onychophorienne.

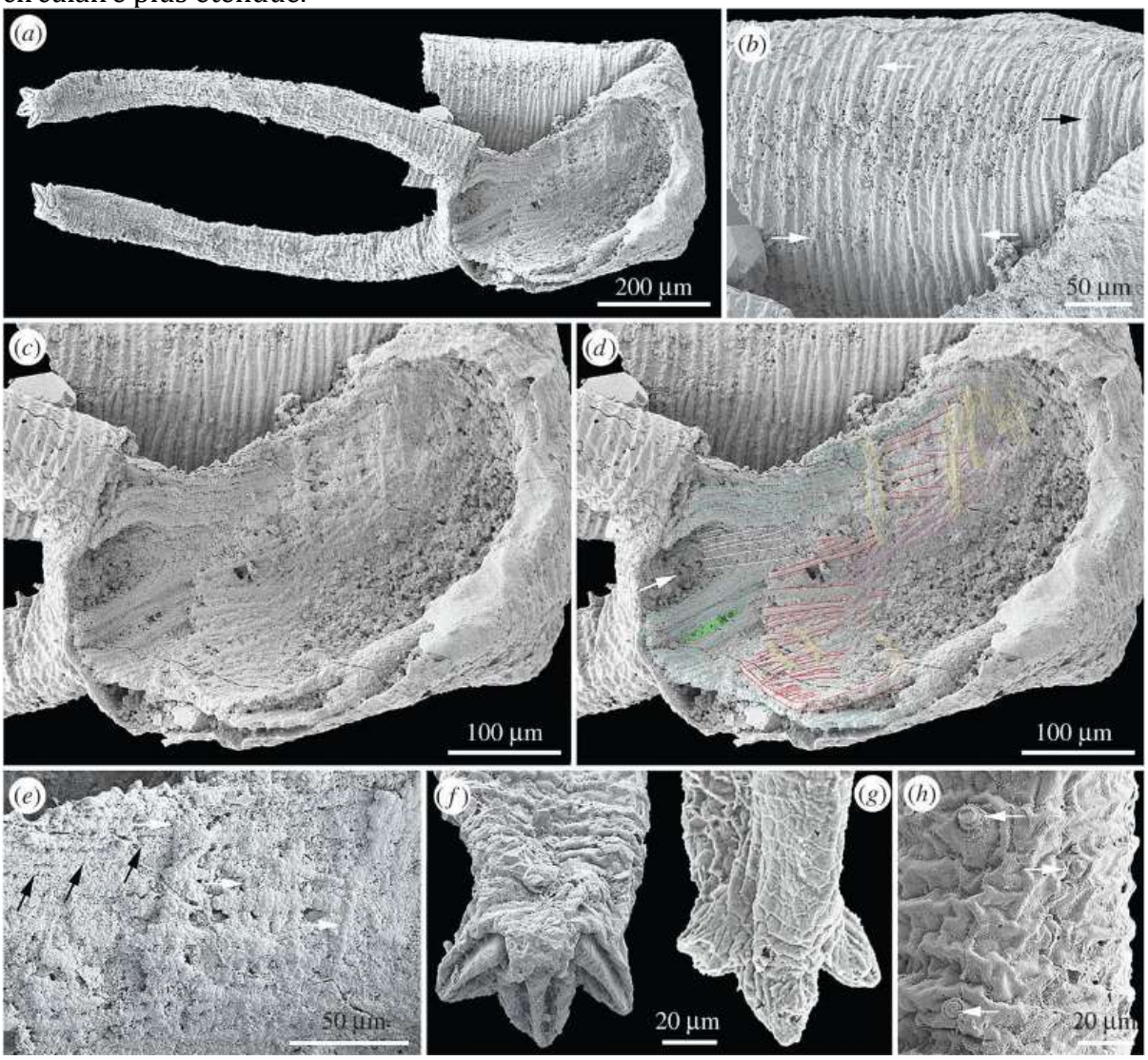


^ Reconstitution de *Antennacanthopodia gracilis* tête vers la gauche (échelle : 51 mm).

Tritonychus phanerosarkus en un autre lobopodien représentant peut-être le premier représentant de la lignée souche des onychophores. En effet, certains caractères dont notamment sa peau le rapprochent du groupe. Découvert dans le Yunnan (Chine), l'unique fossile de l'animal date de l'étage 3 du cambrien (soit de - 521 à - 514 millions d'années). Les caractères onychophoriens de *Tritonychus phanerosarkus* sont principalement dermiques : découverte de rides circonférentielles bifurquantes (annelure) espacées de 10 µm, la présence sur les lobopodes de papilles sensorielles montées sur des bases solides (base de 5 µm et hauteur de 7 µm), et la mise en évidence de motifs dermiques hexagonaux sur certaines parties de l'animal (notamment les pattes). La présence de griffes devrait également le rapprocher des onychophores mais celles de *Tritonychus phanerosarkus* sont au nombre de 3 par pattes (contre 2 chez les onychophores) ce qui lui a valu le nom de « *Tritonychus* ».

Le fossile est minuscule : il ne comporte qu'un seul segment d'un millimètre de long plié à mi-longueur. Le segment possède également une paire de pattes d'une longueur de 800 µm et d'un diamètre uniforme de 80 µm. Ces lobopodes portent à leur extrémité distale trois griffes de 30 µm avec un angle de 45° entre elles. Le fossile est supposé être dans la portion postérieure de l'animal avec les griffes pointant vers l'avant comme c'est le cas chez de nombreux xenusiides. Malgré la faible portion de corps fossilisée, les restes de *Tritonychus phanerosarkus* sont exceptionnellement bien conservés puisque la musculature interne de l'animal est visible ! L'absence d'une partie du dos a facilité l'étude de cette musculature, la plus ancienne jamais documentée chez les panathropodes. Les priapuliens (**priapulida**) forment un groupe de vers ecdysozoaires présents dès le début du cambrien il y a environ 540 millions d'années avant notre ère. Ils représentent le statut primitif de la musculature par rapport aux panarthropodes. Les priapuliens possèdent ainsi deux types de muscles du tronc : une couche externe circulaire et une couche interne longitudinale. La présence de muscles périphériques est commune aux tardigrades, aux

onychophores et aux euarthropodes primitifs. Les deux couches priapuliennes se retrouvent chez les onychophores, mais ceux-ci possèdent une troisième couche de muscles obliques entrelacés les uns entre les autres située entre les couches externe et interne. L'évolution pour passer du stade bicouche au stade tricouche est incertaine. Et *Tritonychus phanerosarkus* ne facilite pas la tâche. En effet, celui-ci possède trois couches musculaires. Mais les couches internes et externes sont inversées par rapport aux onychophores : l'externe est longitudinale et l'interne est circulaire. Les fibres de la couche externe faisaient environ 5 à 10 µm d'épaisseur et laissent un écart de 60 µm entre les lobopodes, zone où se situerait un gonopore. La couche intermédiaire est beaucoup plus fine et constituée de fibres obliques entrelacées à la manière des onychophores. La couche interne n'est visible que par quelques fibres perpendulaires à l'axe antéro-postérieure du corps, mais celles-ci laisse suggérer la présence d'une musculature circulaire plus étendue.



^ (a) : l'unique fossile de *Tritonychus phanerosarkus*. (b) : ornementation cutanée avec des rides circonférentielles qui bifurquent et se confondent de manière irrégulière (flèches blanches). Elles portent des papilles (flèche noire). (c) : détail de la musculature du tronc visible de l'intérieure de l'animale en raison de l'absence partielle du dos. (d) : mise en évidence des trois couches musculaires préservées sous forme de microfibriles en 3 dimensions : longitudinaux en blancs et cyan, les cyan représentent la couche externe se séparant pour laisser un espace (flèche) où s'inséraient peut-être les muscles des pattes (en vert ?), couche intermédiaire de muscles obliques entrelacés en pourpre et mauve, les jaunes forment les restent de la couche interne circulaire. (e) : détail des fibres linéaires subparallères (flèches noires) et perpendiculaires (flèches blanches) à l'axe du corps. (f) : griffes au bout du lobopode gauche portant un motif hexagonal à son revers (g). (h) : papilles de différentes tailles (flèches blanches) à la surface du lobopode droit.



^ Fossile de *Aysheaia pedunculata*.

L'ordre des protonychophores (**protonychophora**) se compose de deux familles de xenusiides présentant des épines sur leurs pattes ainsi qu'une queue très réduite. Il semble être proche des dinocarides et euathropodes (voir autres articles sur les panarthropdoes). La famille des **Aysheaiidae** se caractérise par la présence de nombreuses griffes au bout des pattes ainsi que par la différentiation de la première paire de pattes transformée en une paire d'appendices épineux antérieurs de préhension. La seule espèce de la famille est ***Aysheaia pedunculata***. Les 19 fossiles de l'animal actuellement découverts ont été retrouvés dans les schistes de Burgess (Canada) et datent du Cambrien moyen (de - 509 à - 497 millions d'années). Cependant, de nouveaux fossiles chinois semblent ressembler aux spécimens canadiens. D'une longueur atteignant de 1 à 6 cm en moyenne, ce xenusiide possède un corps annelé subdivisé en 10 segments porteurs d'une paire de lobopodes chacun. Ces pattes sont annelées et présentent, sauf pour la première paire, des épines sur leur face antérieure (pour les paires 2 à 8) ou sur leur face postérieure (pour les paires 9 et 10). Enfin, 7 petites griffes occupent leur extrémité distale. La dixième paire de pattes marque l'extrémité postérieure du corps induisant un anus en position ventrale. La tête dépourvue d'yeux, d'antennes et de mâchoires se trouve dans la continuité du corps. Une paire d'appendices antérieurs est fixée à la base de celle-ci. Ces membres vraisemblablement préhenseurs sont annelés et épineux comme les pattes mais placés plus haut et dirigés latéralement par rapport au corps. Ces membres sont équipés de 3 pointes épineuses terminales et de 3 épines pointant vers l'avant. La bouche terminale est entourée de 6 ou 7 projections en forme de doigts interprétables comme étant des papilles sensitives.



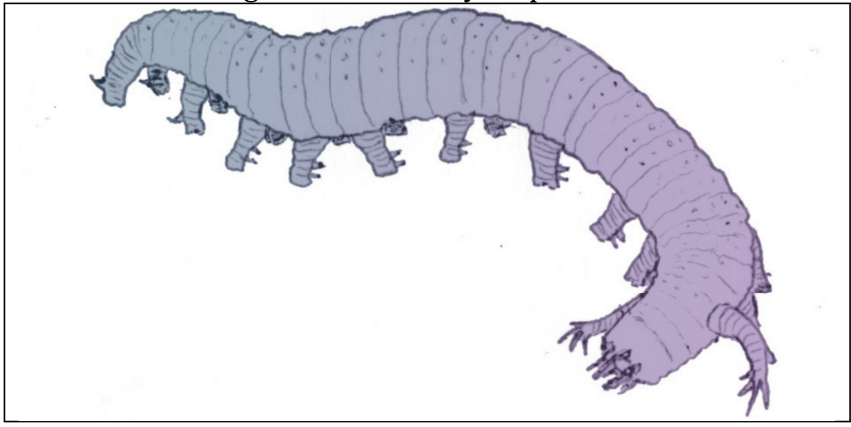
^ Reconstitution en 3D de *Aysheaia pedunculata*. On distingue les membres antérieurs à gauche et les multiplespetites griffes au bout de ses pattes épineuses.

Aysheaia pedunculata a été retrouvé en associations avec des éponges. Ainsi, on pense que l'animal vivait sur les éponges et se réfugiait à l'intérieur afin de se protéger des prédateurs. Ses pattes épineuses lui aurait alors permis de s'accrocher aux spongiaires. Il est possible que soit aussi un parasite des éponges utilisant ses membres antérieurs pour lacérer leur chaire et sucer par la suite leur liquide nutritif. Cependant, une bouche terminale a été observée chez les tardigrades omnivores ou carnivore mais jamais chez les détritivores ou les brouteurs. Cela pourrait constituer un indice sur le régime alimentaire d'*Aysheaia pedunculata.*



^ Paysage du cambrien moyen. On voit deux *Aysheaia pedunculata* en train de « brouter » des éponges à droite.

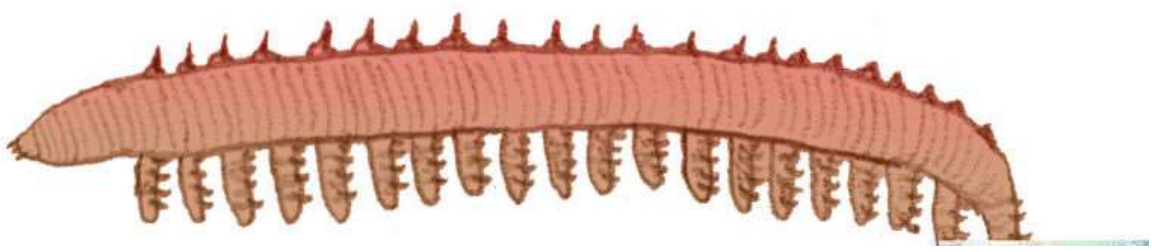
En ce qui concerne les affinités de l'animal, l'absence de nombreux caractères communs à tous les onychophores (antennes, « yeux », bouche ventrale, anus terminale) éloigne *Aysheaia pedunculata* de cet embranchement. Par contre, il partage un caractère important avec *Siberion lenaicus* : une paire d'appendices antérieurs préhenseurs et épineux. Cette caractéristique est unique chez les xenusiide mais repandue chez les dinocarides. En effet, ces lobopodiens proches des euarthropodes sont pour la plus part équipés d'une paire de membres saisisseurs ou filtreurs en avant de leur bouche. C'est pourquoi *Aysheaia pedunculata* pourrait être lié aux euarthropodes contrairement aux théories de la première moitié des années 1970 à 1980 qui le plaçait dans le groupe souche des tardigrades et des onychophores.

	< Représentation de *Aysheaia pedunculata.*



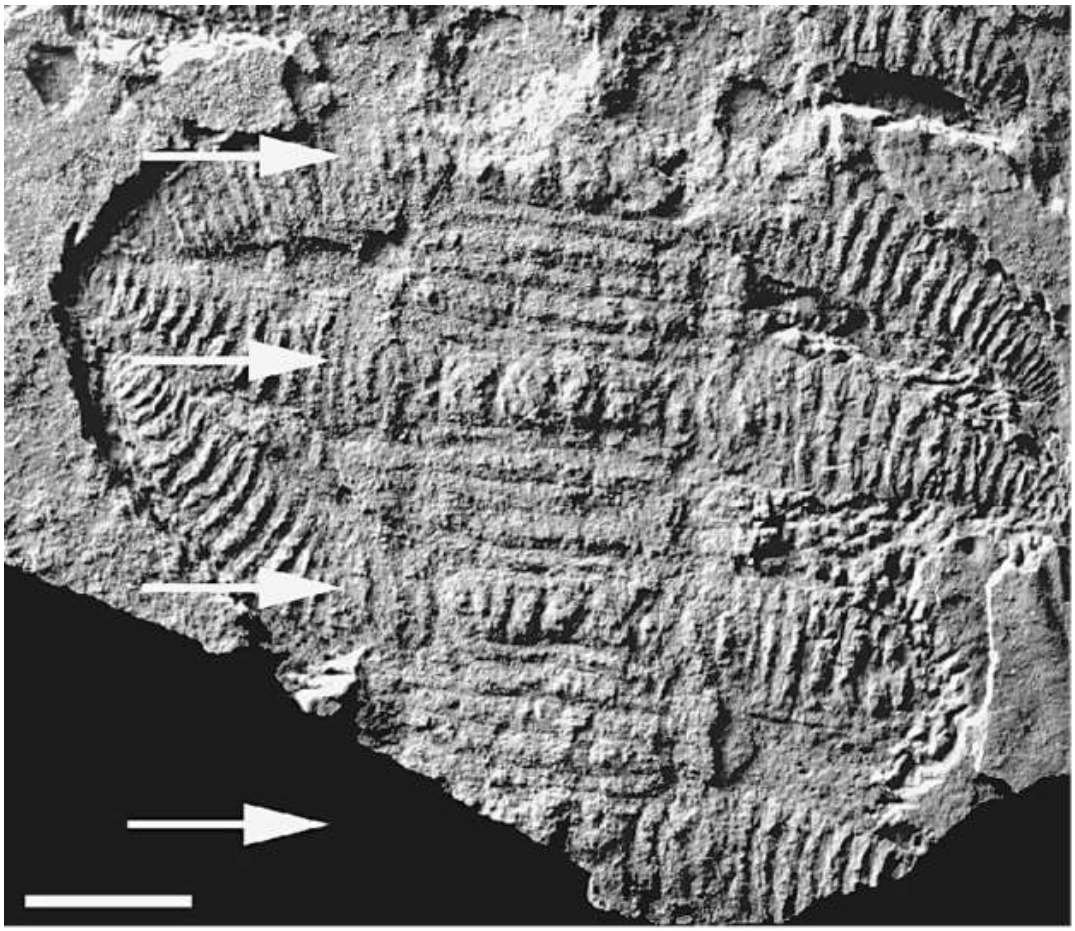
< En haut : fossile de *Xenusion auerswaldae* qui vivait entre - 529 et - 514 millions d'années en Suède (biotope de Kalmarsund). En bas : fossile de *Spriggina floundersi*, un organisme mou proarticulé qui vivait entre 700 et 600 millions d'années en Autralie (biotope d'Ediacara). Son fossile ressemble au fossile de *Xenusion auerswaldae* ce qui pousse certains paléontologues à classer ce dernier dans le groupe des proartoculés.

La seconde famille de l'ordre protonychophora est celle des **Xenusiidae**. Les membres de cette famille possèdent 20 segments présentant à leur sommet des sclérites appariés et arrondi ainsi que des paires de lobopodes dépourvus de griffes mais épineux ou tuberculés de forme conique. L'espèce type de la famille est ***Xenusion auerswaldae***. Les deux seuls fossiles de l'espèce ont été découverts dans des dépôts glaciaires en Allemagne mais ils proviennent surement du grès de Kalmarsund du sud de la Suède formé au cours du cambrien inférieur, plus précisément du Tommotien supérieur à l'Atdabien inférieur (soit les étages 2 et 3 de - 529 à - 514 millions d'années). Le plus gros spécimen mesure environ 10 cm de long. La tête est manquante, seul les 9 segments postérieurs étant préservés sur les fossiles. La longueur totale de l'animale est estimée à 20 cm. Le corps est étroit, faiblement segmenté et annelé. Une dépression traverse le sommet de chaque segment sauf les plus postérieurs. Chaque segment possède deux bosses dorsales présentant chacune 2 sclérites épineux. Ces segments sont chacun équipés d'une paire de pattes annelées épineuses dépourvues de griffes. De légères stries transversales parallèles sont présentes sur les anneaux des lobopodes. La queue est légèrement bulbeuse mais certains pensent qu'il s'ait de la tête déformée lors de la fossilisation. Si cette hypothèse est plausible, la tête aurait pu être équipée d'une trompe, à moins que la trace fossile interprétée comme tel ne soit une déformation géologique du dépôt qualifiée d'artefact de la roche conservatrice. D'autres encore pensent que le fossile est en réalité d'affiliation édiacariennes (de - 700 à - 500 millions d'années) s'apparentant aux formes d'animaux de la faune d'édiacara provenant d'Australie et de Russie tel *Spriggina floundersi* (photo ci-dessus).

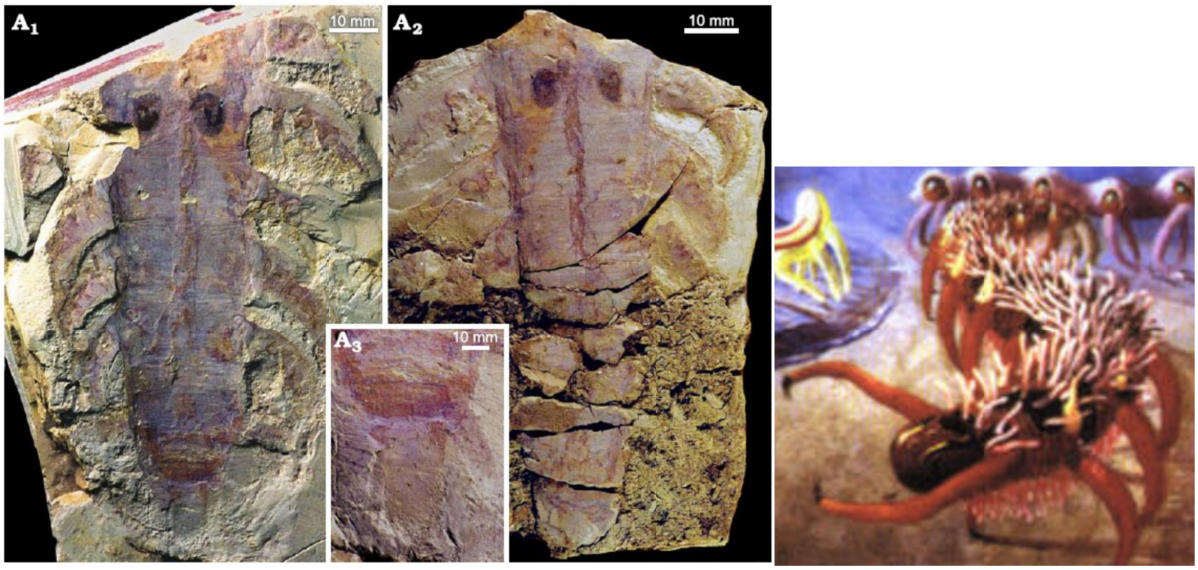


^ Représentation de *Xenusion auerswaldae*.

La troisième espèce de la famille des xenusiidae est ***Hadranax augustus***. Découvert dans la formation de Sirius Passet au Groenland, l'animal est daté du Montezuman à l'Adabanien correspondant aux deux premiers tiers de la série 2 du cambrien (soit l'étage 3 et l'extrême début de l'étage 4 de - 521 à environ - 513 millions d'années). Ses fossiles fragmentaires limitent les informations disponibles sur lui. On sait par la préservation de quelques segments du corps qu'il possédait des lobopodes annelés coniques et courts dépourvus de griffes. La présence de tubercule sur les lobopodes n'est pas attestée et les segments ne portaient pas de sclérites dorsaux évidents. Cependant, la structure des pattes et la présence de 4 « nœuds » ou annelures (selon les interprétations) pourrait soutenir sa classification dans la famille des xenusiidae. En effet, les grandes zones intermédiaires entre les quartets peuvent peut-être présenté une structure scléritique. Par contre, s'il s'avère que les zones intermédiaires soient des annelures, cela correspondrait à une annulation hétéronome avec des annelures larges et des plus fines. Or, ce type d'annulation ne se retrouve actuellement que chez les tardigrades. Autant d'informations qui brouillent les pistes quant à la systématique d'*Hadranax augustus* …

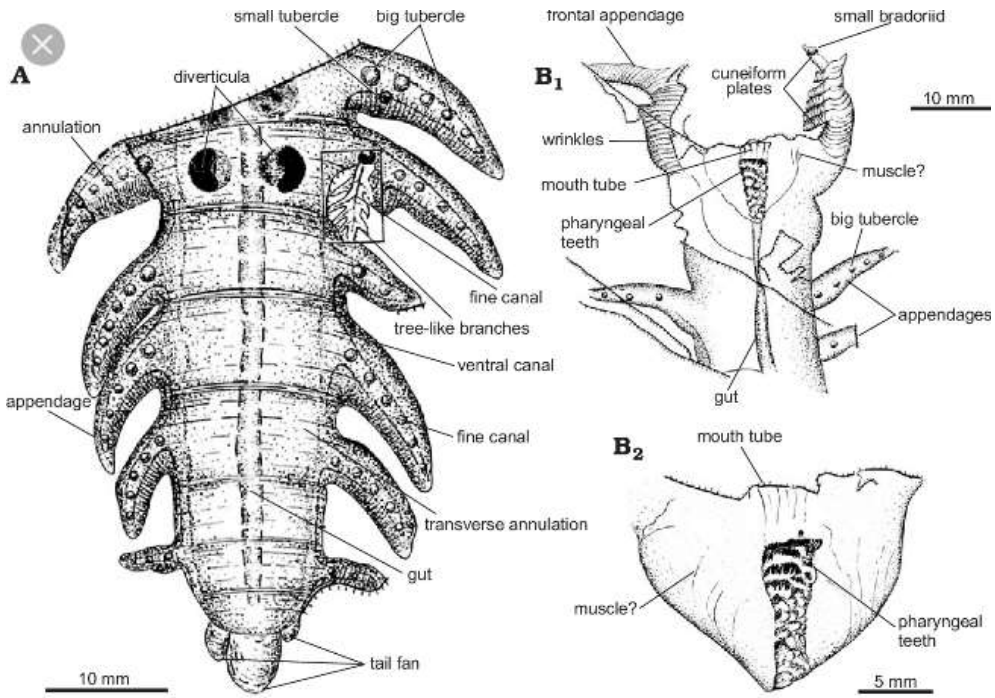


^ Fossile d'*Hadranax augustus* (échelle : 5 mm). On distingue le tronc annelé avec les pattes coniques de part et d'autre. Les flèches indiquent les annulations élargies au-dessus des membres. Ce type d'annulation est dit « hétéronome » et se retrouve chez les tardigrades.

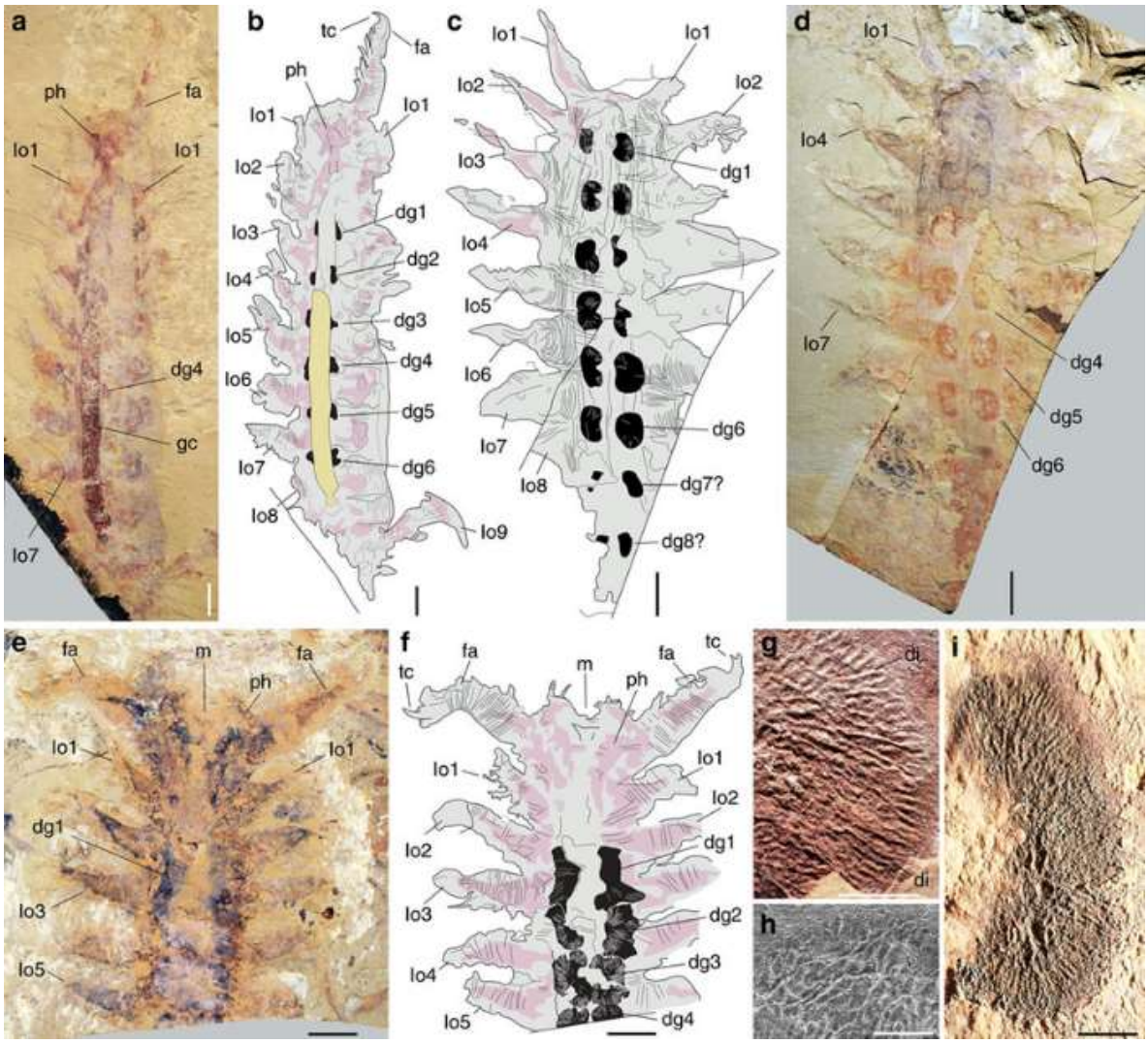


^ A gauche : fossile de la partie postérieure (A1 et A2) et antérieure (A3) de *Jianshanopodia decora.* A droite : reconstitution de l'animal avec ses appendices frontaux.

La seconde espèce de la famille des xenusiidae est *Jianshanopodia decora*. Découvert dans la province du Chengjiang en Chine (cambrien inférieur, de - 525 à - 528 millions d'années), les fossiles de l'animal sont incomplets, mais certains couvrent l'arrière du corps et d'autres l'avant. La tête portait des appendices saisisseurs recouverts de plaques dont la morphologie est encore mal connue. Sa bouche ressemble à celle des anomalocaridés (dinocarides) et des priapulidés (vers marins). On pense qu'il aspirait ses proies grâce à son court pharynx musculeux pourvu de dents pharyngées. L'intestin rempli de sédiment est entouré de diverticules réniformes répétés en série. Il possède un corps segmenté et annelé avec des lobopodes annelés plutôt courts et en forme de cône. Ceux-ci présentent des tubercules à leur surface et sont dépourvus de griffes. Il devait principalement ramper sur le fond mais pouvait sans doute nager si nécessaire. Les sclérites dorsaux de *Jianshanopodia decora* ne sont pas évidents remettant en doute sa classification dans la famille des xenusiidae.

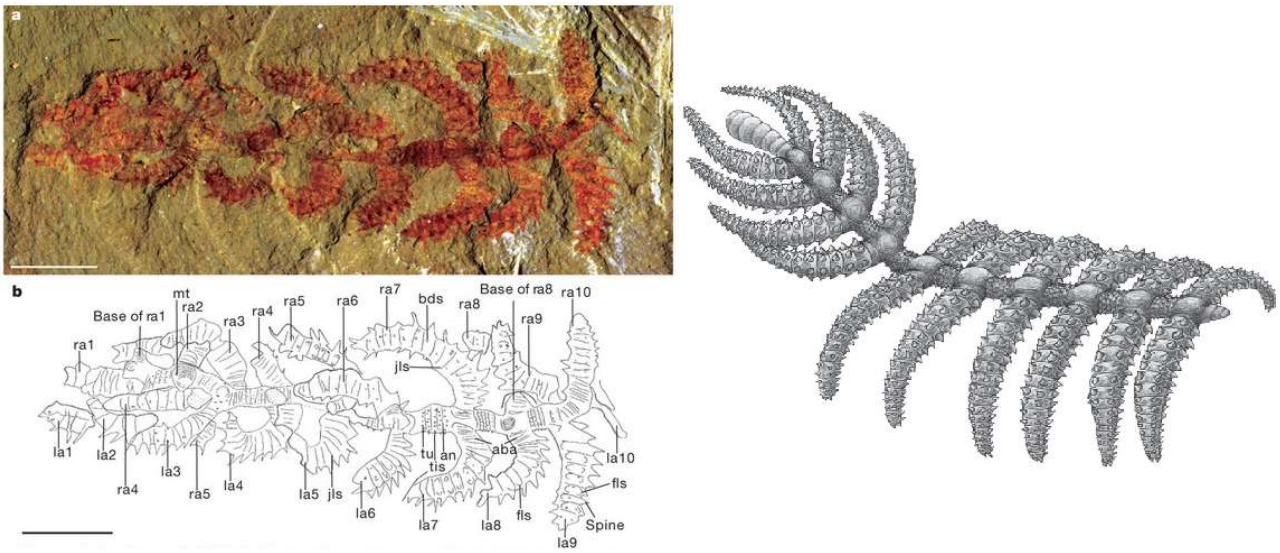


^ Interprétation du fossile de *Jianshanopodia decora*. A : partie postérieure du corps. B1 : partie antérieure du corps. B2 : détaille de la bouche et du pharynx.



^ a et b : fossile de *Megadictyon haikouensis.* c et d : fossile d'un lobopodien indéterminé. e et f : fossile d'un lobopodien indéterminé (partie antérieure). G : détail des diverticules réniformes de *Jianshanopodia decora.* h et i : glandes ou diverticules réniformes de *Megadictyon haikouensis* (la h est une micrographie électronique à balayage).
Légende : jaune, contenu intestinale ; rose, muscles supposés ; gris, corps ; noir, glandes ou diverticules digestifs ; dg 1-8, glandes ou diverticules digestifs ; fa, appendice frontal ; gc, contenu intestinal ; lo 1-9, lobopodes ; m, bouche ; ph, pharynx ; tc, griffe terminale. Echelle de 10 mm (a-f), 1 mm (g et i) et 500 µm (h).

Megadictyon haikouensis est un lobopodien présentant des similitudes avec *Jianshanopodia decora*. Il n'est cependant pas officiellement classé parmi les xenusiidae car certains le considèrent comme un Dinocaride basal notamment par rapport à la ressemblance de sa morphologie générale avec celle de *Pambdelurion*. De plus, ses pièces buccales ressemblent à celles de *Peytoia* et ses appendices frontaux sont sans doutes homologues à ceux des dinocarides (voir document « origine des panarthropodes 2 (dinocarides »). La parenté avec *Jianshanopodia decora* (page précédente) est suggérée par la présence de diverticules digestifs réniformes répétés en série le long du tube digestif. Ces diverticules sont parfois interprétées comme étant des glandes intestinales. Ce type de glande se retrouve également chez des lobopodiens inderminés (voir image ci-dessus), chez des dinocarides et des crustacés actuels. Ces nombreux exemples de caractères partagés à la fois par les xenusiides, les dinocarides et même avec les crustacés actuels semblent désigner l'ordre des protonychophores comme étant la souche des euarthropodes parmi les lobopodiens vermiformes.



^ A gauche : fossile de *Diania cactiformis* et son interprétation. A droite : dessin reconstituant l'animal.

Diania cactiformis est un autre lobopode possédant des caractères typiquement euarthropodiens. En effet, celui-ci possède des pattes articulées à la manière des euarthropodes ! Découvert dans les schistes de Maotianchan (Chine), l'animal est daté de l'étage 3 du cambrien (de - 521 à - 514 millions d'années). Son corpos long et mince mesurait environ 6 cm de long. Il avait 10 paires de pattes épineuses plutôt robustes comparées au corps. Cette apparence épineuse lui a valut son nom d'espèce « *cactiformis* » et le surnom de « cactus ambulant ». Ces pattes semblent être articulées avec un exosquelette dur divisé en segments en forme d'anneau. Ce formidable animal semble prouver que les euarthropodes, dont l'un des caractères synapomorphiques est la présence de pattes articulées, trouvent leur origine parmi les lobopodiens. Les affinités entre *Diania cactiformis* et les arthropodes sont cependant toujours incertaines. On ne sait si l'animal se place en position basale parmi les euarthropdoes ou en tant que taxon frère des dinocarides (voir document « origine des panarthropodes 2 (dinocarides »).



^Reconstitution en 3D de *Diania cactiformis.*