



**HAL**  
open science

# Biodiversité et histoire évolutive des Pycnogonides (Arthropoda, Pycnogonida)

Romain Sabroux

► **To cite this version:**

Romain Sabroux. Biodiversité et histoire évolutive des Pycnogonides (Arthropoda, Pycnogonida). Biologie animale. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2018. Français. NNT : 2018MNHN0012 . tel-03045405

**HAL Id: tel-03045405**

**<https://theses.hal.science/tel-03045405>**

Submitted on 8 Dec 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



# MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2018

N°attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

## THÈSE

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**

Spécialité : Phylogénie et Systématique

Présentée et soutenue publiquement par

**Romain SABROUX**

Le 7 décembre 2018

---

## **Biodiversité et histoire évolutive des pycnogonides (Arthropoda : Pycnogonida)**

---

Sous la direction de : **Alexandre HASSANIN, Maître de Conférences HDR**

et **Laure CORBARI, Maître de Conférences**

### JURY :

M. Michaël MANUEL  
Mme Sophie ARNAUD-HAOND  
M. Wei-Jen CHEN  
M. Sylvain CHARBONNIER  
M. Enrique MACPHERSON  
M. Alexandre HASSANIN

Professeur, Sorbonne Université, Paris (075)  
Directeur de recherche, IFREMER, Sète (034)  
Professeur, National Taiwan University, Taipei (TW)  
Maître de Conférences HDR, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)  
Professeur, Centre d'Etudis avançats de Blanes, Gérone (ES)  
Maître de Conférences HDR, Sorbonne Université, Paris (075)

Président du jury  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Examineur  
Directeur de Thèse



**THÈSE DE DOCTORAT**

---

**Biodiversité et histoire évolutive des  
pycnogonides (Arthropoda : Pycnogonida)**

---

**Romain SABROUX**

Sous la direction d'Alexandre HASSANIN, Maître de Conférences HDR  
et de Laure CORBARI, Maître de Conférences



**MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**  
**Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227**



**2018**



*L'oracle de Delphes a déclaré  
que de tous les Grecs, j'étais le plus sage.  
C'est sans nul doute parce que de tous les Grecs  
je suis le seul à savoir que je ne sais rien.*

Socrate *in* Platon, Apologie de Socrate



## Remerciements

---

Mes remerciements reviennent en premier lieu à Alexandre Hassanin et Laure Corbari, mes directeurs de thèse, qui m'ont donné l'opportunité de découvrir les pycnogonides et accordé toute leur confiance pour la manipulation des spécimens des collections. Je garderai un excellent souvenir des longues discussions avec Alexandre (et les digressions inévitables) et des nombreuses heures passées avec Laure à « chasser le pycno » sous la loupe, dans la chaleur des tentes de l'expédition Madibenthos.

Je tiens aussi à remercier les présidents de l'Ecole Doctorale 227 qui se sont succédé au cours de ma thèse, Nathalie Machon et Bruno de Reviers de Mauny, ainsi que l'équipe administrative de l'Ecole Doctorale, et en particulier Anaïs Ranera, qui m'ont accueilli au sein de l'ED. Merci également à Philippe Grandcolas et Guillaume Lecointre qui m'ont accueilli dans l'Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB) et dans l'équipe Phylogénomique et Anatomie Comparée, devenue « Homologies », et à Sylvianne Babin, Isabelle Borges, Ludivine Longou et Sabrina Permall pour leur aide administrative.

Merci encore aux membres de la Direction de l'Enseignement, de la Pédagogie et des Formations (DEPF), en particulier Emilie Detouillon, Natacha Ouvrier, Christine Russello et Anaëlle Soulebeau pour m'avoir permis de réaliser des missions doctorales qui ont apporté une perspective différente et enrichissante à ma thèse. Je remercie aussi tous les professeurs des écoles et responsables d'Unité d'Enseignement qui m'ont permis de les assister et de m'essayer à l'enseignement : Jean-François Dejouannet, Didier Geffard-Kuriyama, Nicolas Puillandre, Nicolas Vidal et Sébastien Turpin, ainsi que les autres doctorants missionnaires avec qui j'ai assuré l'atelier pour scolaires « faunes insoupçonnées des mares et des sols », Frank David et Théophile Olivier.

J'aimerais encore remercier les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail : Madame Sophie Arnaud-Haond et Messieurs Sylvain Charbonnier, Wei-Jen Chen, Enrique Macpherson et Michaël Manuel. Merci également aux membres de mon comité de thèse pour leurs précieux conseils apportés au long de ces trois ans : Anna Soler-Membrives, Vincent Debat, Nicolas Puillandre, Michaël Manuel et Jérôme Sueur.

J'adresse aussi toute ma gratitude aux personnes qui ont rendu ce travail possible en me permettant d'accéder aux spécimens et produire de nouvelles données : les membres (présents et passés) de l'équipe du Service de Systématique Moléculaire (SSM) grâce auxquels j'ai pu produire la majeure partie des données moléculaires : Céline Bonillo, Carole Ferreira, Delphine Gey, Josie Lambourdière, Stéphanie Le Prieur, Jawad Abdelkrim, Cédric Angely, Regis Debruyne, Benoit Gangloff, Thomas Lemarcis et Julio Pedraza ; à Nalani Schnell (MNHN) pour m'avoir permis d'utiliser son matériel de *focus stacking* ; à Denis Audo (Kunming University, Yunnan), pour avoir travaillé avec moi à identifier les fossiles de Solnhofen ; à Jean-Lou Justine pour m'avoir prêté son matériel optique ; à Karen van Dorp (Naturalis Biodiversity Center, Leiden), Karen Osborn et Rafael Lemaitre (Smithsonian Institution,



Washington), Martina Kölbl-Ebert (Jura-Museum, Eichstätt), Claire Melish (Natural History Museum, Londres), Günter Schweigert (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Sylvain Charbonnier (MNHN) qui m'ont permis d'accéder à leurs collections ; à Philippe Bouchet et l'équipe de Madibenthos qui m'ont invité à participer à l'expédition, à Sarah Samadi pour les spécimens collectés durant les missions *Tropical Deep-Sea Benthos*, à Stéphane Hourdez pour les spécimens des sources hydrothermales atlantiques, et aux expéditions du MNHN en général pour m'avoir permis de substantiellement enrichir mon matériel d'étude ; à l'équipe des collections invertébrés marins du Muséum, Barbara Buge, Cyril Chambard, et surtout des collections crustacés : Paula Martin-Lefèvre, Noémie Mollaret, Laura Flamme, Sébastien Soubzmaigne, pour m'avoir guidé dans les profondeurs insondables des collections, et m'avoir accueilli chaleureusement en « RecolNat » durant mes séances de microscopie ; à Nadia Améziane, Marc Eléaume et Cyril Gallut pour m'avoir fait participer au workshop antarctique à Concarneau. Je remercie également chaleureusement Franz Krapp pour m'avoir grandement aidé dans la collecte des références bibliographiques et ses précieux conseils, et pour m'avoir accueilli avec Gertraud Krapp-Schickel à Adendorf durant une charmante semaine de décembre dans la campagne rhénane, pour identifier le matériel de Madagascar.

Et puisque je commence à manquer de formules de remerciements, je dirai tout simplement à mes collègues de bureau, Margot, Adrien, Alexis, Vivien et surtout Alice (la meilleure collègue que l'on puisse rêver d'avoir !) ; à la bande des S.E.P./SEP, Chloé, Cindy, Sam, Benjamin, Cédric/Cyril (on ne saura jamais), J.-C., Marty, Thomas et Valentin (le capitaine) ; aux amis qui me connaissent depuis beaucoup trop longtemps, Baudoin et Hugo ; à ma famille, mes grands-parents qui sont toujours restés dans un coin de ma tête, mon frère, mes parents qui doivent toujours se demander ce qu'ils ont bien pu faire pour que leur fils se passionne pour les pycnogonides ; à Giulia... à tous, pour votre soutien : merci, *danke*, *grazie*!

# Sommaire

<b>Introduction</b> .....	<b>5</b>
I. Les pycnogonides .....	7
A. Présentation générale .....	7
1. Caractéristiques morphologiques .....	7
2. Position phylogénétique au sein des arthropodes.....	9
Chélicérates ou groupe frère des cormogonides ? .....	9
Apports de la phylogénie .....	10
Homologie entre chélifores et chélicères.....	10
Apports de la paléontologie .....	11
3. Anatomie et traits de vie .....	12
Respiration.....	12
Nutrition .....	12
Reproduction et développement .....	13
B. Diversité(s) des pycnogonides .....	15
1. Diversité actuelle .....	15
Ammonotheidae .....	18
Ascorhynchidae .....	18
Austrodecidae .....	19
Callipallenidae.....	20
Colossendeidae.....	20
Endeidae .....	21
Nymphonidae .....	21
Pallenopsidae.....	23
Phoxichilidiidae .....	23
Pycnogonidae .....	23
Rhynchothoracidae .....	24
2. Diversité fossile .....	24
Fossiles d'Örsten (Suède), Cambrien supérieur, 500 MA .....	26
Fossiles du lac William (Manitoba, Canada), Ordovicien supérieur, 450 MA .....	26
Fossiles d'Herefordshire (Angleterre), Silurien inférieur, 425 MA.....	26
Fossiles d'Hunsrück (Rhénanie, Allemagne), Dévonien inférieur, 400 MA .....	27
Fossiles de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France), Jurassique moyen, 160 MA .....	27
Interprétations du registre fossile.....	27
3. Relations phylogénétiques .....	29
Monophylie des pycnogonides et des pantopodes .....	29
Monophylie des familles .....	30
Relations interfamiliales .....	34
II. Enjeux .....	36
A. Pourquoi étudier les pycnogonides ? .....	36
B. Objectifs.....	36

1. Faune fossile du Jurassique supérieur .....	37
2. Relations phylogénétiques entre et au sein des familles .....	38
3. Une biodiversité actuelle méconnue .....	39
<b>Chapitre I. Fossiles de Solnhofen (Bavière, Allemagne) .....</b>	<b>43</b>
Contexte du projet.....	45
Solnhofen.....	45
Enjeux et implications .....	49
Article 1 .....	51
Perspectives .....	79
<b>Chapitre II. Diversité et histoire évolutive des Ammotheidae.....</b>	<b>81</b>
Contexte du projet.....	82
Diversité et complexité des Ammotheidae .....	83
Enjeux.....	86
Article 2 .....	87
Perspectives .....	113
<b>Chapitre III. Phylogénie des pycnogonides et génome mitochondrial.....</b>	<b>115</b>
Introduction .....	117
Matériel et Méthode.....	121
Séquençage et assemblage des génomes mitochondriaux .....	121
Annotation du génome mitochondrial .....	124
Biais de composition en base .....	125
Analyses phylogénétiques .....	125
Résultats .....	126
Génomes mitochondriaux.....	126
Phylogénie .....	132
Discussion.....	139
Conflits entre les topologies obtenues avec et sans recodage des 3 <sup>e</sup> positions de codons.....	140
Enracinement et attraction de longues branches.....	142
Relations phylogénétiques soutenues .....	143
Relations phylogénétiques peu soutenues .....	145
Conclusions et Perspectives.....	146
<b>Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles Françaises).....</b>	<b>151</b>
Contexte du projet.....	153
Pourquoi la Martinique ? .....	153
Enjeux et implications .....	156
Article 3 .....	159
Perspectives .....	187
<b>Conclusion .....</b>	<b>189</b>
I. Résumé des principaux résultats .....	191
II. Discussion et perspectives générales.....	193
A. Origine des pantopodes et diversification.....	193
B. Description de la diversité et phylogénie.....	195

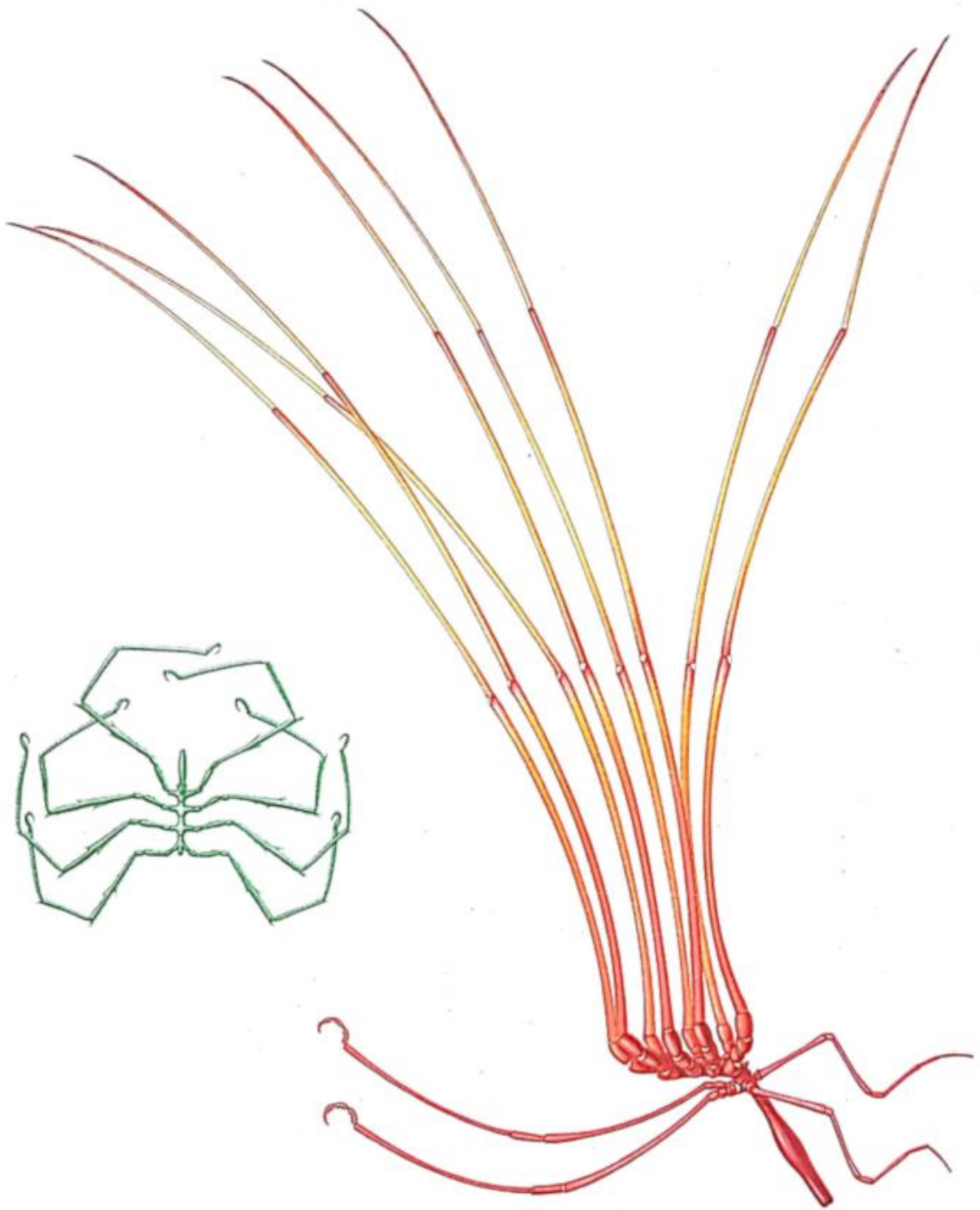
III. Regard optimiste sur l'avenir de l'étude des pycnogonides.....	196
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>199</b>
<b>Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles.....</b>	<b>219</b>
Liste taxonomique des familles et genres de pycnogonides actuels .....	221
Liste taxonomique des genres et espèces fossiles .....	223
Liste taxonomique complète des espèces actuelles reconnues dans cette thèse.....	224
<b>Annexe 2. Données supplémentaires de l'article 2 .....</b>	<b>257</b>
Appendix 1 .....	259
Supplementary file.....	267
<b>Annexe 3. Données supplémentaires du chapitre III .....</b>	<b>281</b>
Données supplémentaires 1 .....	283
Données supplémentaires 2 .....	287
Données supplémentaires 3 .....	291
<b>Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3 .....</b>	<b>295</b>
Supplementary material 1 .....	297
Supplementary material 3 .....	321
<b>Annexe 5. Documents produits dans le cadre des missions doctorales en lien avec les pycnogonides .....</b>	<b>329</b>

## Figures et tableaux

Figure 1. Morphologie des pycnogonides, avec l'exemple de <i>Nymphon gracile</i> .....	8
Figure 2. <i>Cambropycnogon klausmuelleri</i> , larve présumée du Cambrien supérieur.....	11
Figure 3. Larve protonymphon de <i>Nymphon brevirostre</i> et les cinq types larvaires des pycnogonides .....	14
Figure 4. Diversité des pycnogonides .....	18
Figure 5. Les 11 espèces fossiles de pycnogonides décrites et les Konservat-Lagerstätten dont ils proviennent .	25
Figure 6. Topologies obtenues par Arango & Wheeler (2007), Nakamura et al. (2007) et Arabi et al. (2010). ...	33
Figure 7. Opinions d'Hedgpeth (1947), Stock (1994) et Munilla (1999) sur les relations interfamiliales des pycnogonides, avant les premières analyses phylogénétiques. ....	35
Figure 8. Courbe d'accumulation des espèces de pycnogonides décrites depuis 1762 .....	40
Figure 9. Une carrière de Solnhofen au début du XX <sup>e</sup> siècle. ....	46
Figure 10. L'Europe au Jurassique supérieur (Tithonien, ~150 MA) .....	47
Figure 11. Habitats marins dans la région de Solnhofen entre le Kimméridgien supérieur et le Tithonien inférieur .....	47
Figure 12. Formation du <i>Plattenkalk</i> de Sonhofen et origine des fossiles de Solnhofen .....	48
Figure 13. Morphologie d'un phyllosome et un fossile de phyllosome identifié à l'origine comme un pycnogonide .....	49
Figure 14. Quelques photos d'Ammonotheidae en complément de la figure 4 .....	84
Figure 15. Exemples de strigilis chez les Ascorhynchidae et les Ammonotheidae.....	114
Figure 16. Le génome mitochondrial de <i>Limulus polyphemus</i> .....	117

Figure 17. Les sept génomes mitochondriaux de pycnogonides séquencés .....	119
Figure 18. Protocole de séquençage et d'assemblage des génomes mitochondriaux.....	122
Figure 19. Structure primaire classique d'un ARNt.....	127
Figure 20. Organisation des génomes mitochondriaux séquencés .....	130
Figure 21. Représentation du biais de composition en bases pour 137 génomes mitochondriaux (pycnogonides et groupes externes) .....	132
Figure 22. Reconstruction phylogénétique par analyse bayésienne sur la concaténation de douze marqueurs mitochondriaux pour les analyses sans et avec recodage des 3 <sup>e</sup> positions de codons en purine/pyrimidine.....	135
Figure 23. Historique de la description des pycnogonides dans la région Atlantique Ouest tropicale.....	157
Tableau 1. Quelques éléments de diversité morphologique chez les pycnogonides actuels .....	22
Tableau 2. Quelques caractères des pycnogonides fossiles et actuels.....	28
Tableau 3. Les analyses phylogénétiques portant sur les pycnogonides .....	30
Tableau 4. Evolution de la classification de pycnogonides au travers de quelques exemples .....	31
Tableau 5 Modèles de substitution utilisés dans les analyses phylogénétiques. ....	126
Tableau 6. Génomes partiels et gènes manquants. ....	126
Tableau 7. Taille des alignements utilisés pour les analyses phylogénétiques.....	133
Tableau 8. Liste des campagnes récentes du Muséum et nombre de spécimens .....	154
Tableau 9. Faune décrite sur le littoral martiniquais et références associées .....	158

Pour faciliter la lecture de ce document, toutes les autorités descriptives sont listées avec les noms d'espèces dans l'annexe 1.



# INTRODUCTION

*Recto : Endeis spinosa* (gauche) et *Colossendeis colossea* (droite). Illustration J. Bondroit, F. Champenois in Bouvier (1917).

## I. Les pycnogonides

Lorsque l'on observe à la loupe binoculaire un échantillon du benthos, on est très vite frappé de l'agitation qui règne sous l'objectif. C'est d'autant plus vrai si l'on se trouve sous les tropiques : l'œil se perd parmi la diversité de formes des coquilles, des crabes, des amphipodes, les couleurs des éponges, des nudibranches, des algues, les motifs des némerthes, l'iridescence des polychètes ou la nage frénétique des copépodes et des ostracodes. Même l'oreille n'est pas en reste, si des crevettes pistolet ou une squille se sont invitées à la danse. Mais au milieu de ce ballet fou, il y a parfois un danseur bien particulier, à peine visible, aux couleurs ternes, aux mouvements lents : le pycnogonide (Arthropoda : Pycnogonida Latreille, 1810).

### A. Présentation générale

Le nom des pycnogonides vient du grec : *πυκνός*, *puknos* : épais, serré et *γόνου*, *gonou* : genoux. Mais d'autres auteurs leur ont donné un nom qui correspond mieux à leur morphologie : Pantopoda, littéralement « tout en pattes » (Gersträcker 1863), est utilisé à l'origine en Allemagne ou en Russie ; Podosomata, « corps en pattes », est plus rarement utilisé (Leach 1815) ; « *nobodies* » (Stebbing 1902) est encore utilisé par les anglosaxons comme un surnom (e.g. Brenneis et al. 2017), bien qu'ils préfèrent le plus souvent parler de « *sea spiders* ». Tous ces noms dénotent la réduction extrême du corps des pycnogonides au milieu de huit pattes le plus souvent longues et fines.

Les pycnogonides sont des arthropodes benthiques que l'on retrouve dans la plupart des environnements marins : des tropiques aux cercles polaires, de l'estran aux abysses, et même au contact des sources hydrothermales. Ce sont pourtant des animaux méconnus.

#### *1. Caractéristiques morphologiques*

Le corps des pycnogonides (fig. 1) est divisé en trois tagmes, la tête, le tronc et l'abdomen.

La tête est fusionnée avec le premier segment du tronc ; l'ensemble est appelé céphalosome. Il porte à son extrémité antérieure le proboscis, une trompe de forme variable et plus ou moins mobile, dont la section est le plus souvent tri-radiée (à l'exception des Austrodecidae). Le proboscis est constitué de trois antimères, deux latéraux et un dorsal.



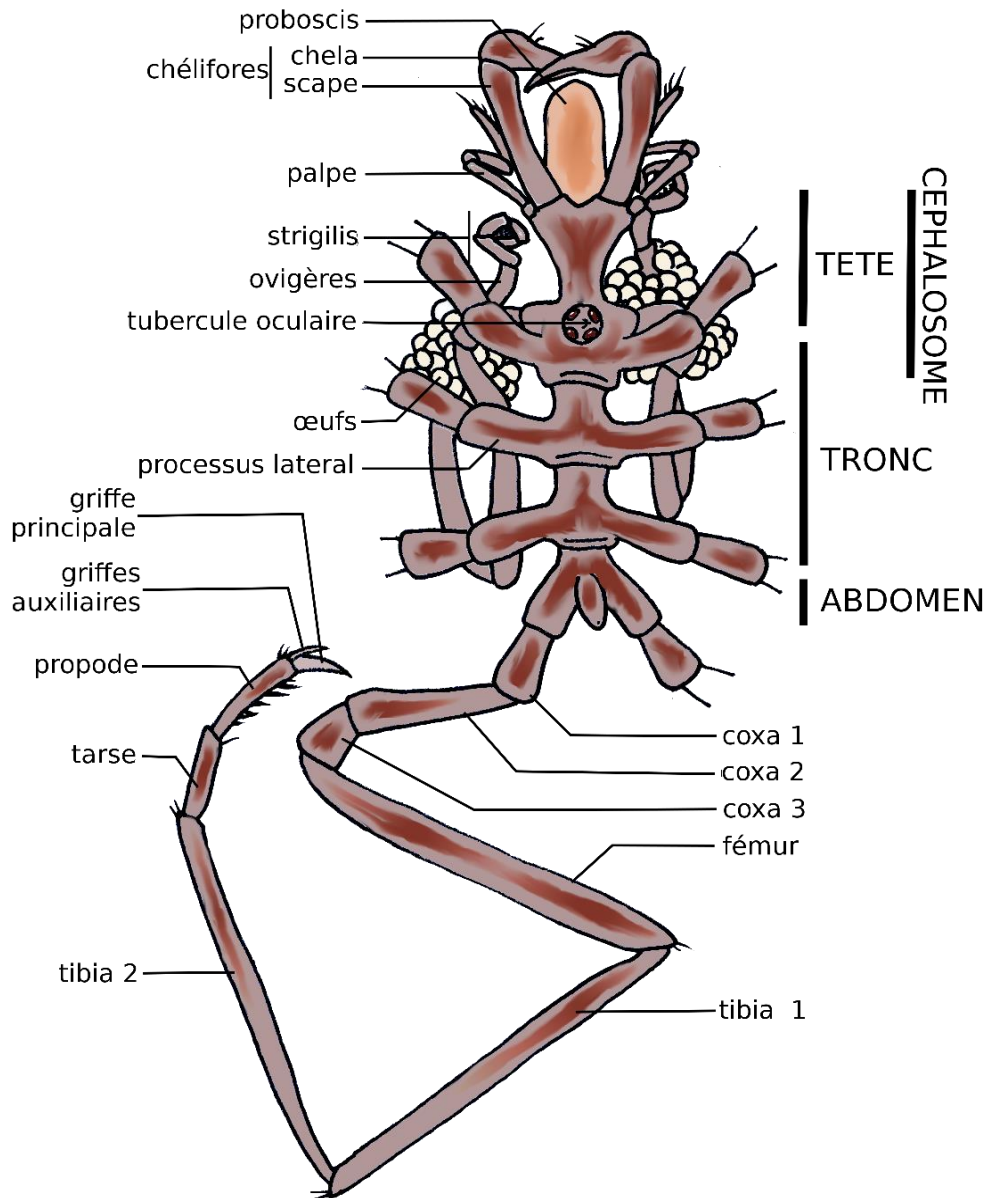


Figure 1. Morphologie des pycnogonides, avec l'exemple de *Nymphon gracile*.

Viennent ensuite trois paires d'appendices céphaliques : les chélifores, composés d'un ou deux scape(s) et d'une pince chacun (la chela) avec un dactyle mobile et un dactyle immobile ; les palpes ; les ovigères, dont les quatre derniers articles forment un strigilis. Le céphalosome porte aussi en son sommet un tubercule oculaire portant quatre yeux pigmentés.

Le tronc est composé de quatre segments pédifères (rarement cinq ou six), le premier inclus dans le céphalosome. Les pattes sont portées à l'extrémité d'extensions latérales du tronc, nommées processus latéraux. Les pattes sont composées de huit articles (coxa 1, 2, 3, fémur, tibia 1, 2, tarse, propode), en plus d'une griffe terminale principale et parfois de deux griffes auxiliaires. Les coxae 2 portent les pores sexuels par lesquels le mâle excrète le sperme, et par

lesquels la femelle relâche ses œufs. Les fémurs des mâles portent le plus souvent des glandes cémentaires qui sécrètent le ciment servant à agglomérer les œufs sur les ovigères.

L'abdomen porte, le plus souvent à son extrémité, un anus.

## **2. Position phylogénétique au sein des arthropodes**

### *Chélicérates ou groupe frère des cormogonides ?*

La position phylogénétique des pycnogonides a été largement débattue et n'est pas encore tout à fait consensuelle (Dunlop & Arango 2004). Plusieurs hypothèses ont été proposées : embranchement à part, groupe frère des onychophores ou des pentastomides, représentants des Cyamidae, « chaînon manquant » entre les arthropodes et les annélides, arachnides aquatiques (notamment en groupe frère des acariens) etc., souvent avec de faibles arguments morphologiques (voir la revue de Dunlop & Arango 2004). Les pycnogonides ont été considérés par certains auteurs comme des crustacés (e.g. Krøyer 1840), notamment du fait de la ressemblance entre les larves nauplius et celles des pycnogonides (toutes les deux ayant trois paires d'appendices) ; mais les plans d'organisation des deux taxons (e.g. antennes et antennules, pléion et péréion des crustacés) sont irréconciliables (Dunlop & Arango 2004). Demeurent alors deux hypothèses qui sont encore d'actualité :

(i) les pycnogonides comme chélicérates, en groupe frère des euchélicérates (Xiphosura + Arachnida) (e.g. Firstman 1973 ; Dencker 1974 ; Winter 1980). Ce regroupement repose sur une hypothèse d'homologie entre la première paire d'appendices des pycnogonides et celle des chélicérates, *i.e.* entre chélifores et chélicères (par rapport aux antennes des mandibulates). Les chélifores ont en effet la même structure que les chélicères, et ont une musculature (Dencker 1974) et une innervation (Winter 1980) similaires, mais cette structure peut aussi correspondre à l'état plésiomorphe de la première paire d'appendices des arthropodes (Manuel et al. 2006 ; Brenneis et al. 2008 ; mais voir Chen et al. 2004). Un autre bémol à cette hypothèse est que le nombre de paires d'appendices des pycnogonides est supérieur d'une paire au nombre d'appendices du prosome des chélicérates, à cause des ovigères. Manuel et al. (2006) montrent d'ailleurs que les ovigères ne résultent pas de la duplication d'un segment de la tête, mais sont les homologues de la première paire d'appendices locomoteurs des chélicérates. Mais cette ambiguïté est résolue si l'on admet que le dernier segment pédifère du tronc des pycnogonides correspond au premier segment de l'opisthosome (Waloszek & Dunlop 2002). D'autres caractères comme la présence d'un septum vasculaire (Firstman 1973) vont dans le sens de cette hypothèse.

(ii) Les pycnogonides en groupe frère de tous les arthropodes actuels, qui forment alors le groupe des cormogonides (Zrzavý et al. 1998). Cette hypothèse rejette l'homologie entre chélifores et chélicères, et met l'accent sur les nombreuses particularités du groupe par rapport aux autres arthropodes : proboscis à section tri-radiée, réduction de l'abdomen, larves protonymphons, pores sexuels (gonopores) débouchant sur les pattes, ovigères, appendices uniramés, diverticules digestives et gonades dans les pattes (e.g. Hedgpeth 1947, 1954, 1955 ; Bamber et al. 2007b). La principale synapomorphie invoquée pour les cormogonides, à savoir les pores sexuels sur le tronc plutôt que sur les coxae, pourrait être plésiomorphe car elle est partagée avec les tardigrades et les onychophores (Dunlop & Arango 2004). Les autres synapomorphies proposées sont la présence d'un labre et l'absence de tendons inter-segmentaires (Dunlop & Arango 2004).

#### *Apports de la phylogénie*

Les deux hypothèses ont été testées par des analyses phylogénétiques sur des données moléculaires et/ou morphologiques. L'hypothèse des cormogonides est soutenue par les analyses morphologiques de Zrzavý et al. (1998) ou d'Edgecombe et al. (2000) et les analyses génétiques de Giribet et al. (2001). Mais l'ajout des données génétiques chez Edgecombe et al. (2000) favorise au contraire l'hypothèse des euchélicérates, alors que l'exclusion des taxons fossiles (et de leur importante proportion de données manquantes) permet à Giribet et al. (2002) de retrouver les pycnogonides parmi les chélicérates. La plupart des études moléculaires favorisent l'hypothèse des euchélicérates (e.g. Arango & Wheeler 2007 ; Arabi et al. 2010 ; Regier et al. 2010 ; Rehm et al. 2011).

#### *Homologie entre chélifores et chélicères*

Le système nerveux central des arthropodes est composé de trois paires de ganglions : le protocérébron, le deutocérébron, et le tritocérébron (du plus antérieur au plus postérieur). Les chélicères des chélicérates, comme les antennes des mandibulates, sont innervées par le deutocérébron, tandis que le protocérébron n'innerve aucun appendice chez les arthropodes actuels. En revanche, certains estiment qu'il innervait chez certains arthropodes du Paléozoïque des appendices frontaux (Budd 2002) qui auraient été perdus chez les groupes actuels.

Or, Maxmen et al. (2005) observent une innervation protocérébrale des chélifores chez la larve d'*Anoplodactylus eroticus*, rejetant ainsi l'hypothèse d'homologie entre chélifores et

les premiers appendices (chéllicères et antennes), et soutenant une hypothèse originale d'homologie avec les appendices frontaux. Selon cette hypothèse, les pycnogonides auraient divergé des autres arthropodes avant la perte des appendices frontaux, renforçant la théorie des cormogonides (voir aussi Budd & Telford 2005). Ces conclusions ont cependant été mises en doute par le pattern d'expression des gènes Hox de la larve d'*Endeis spinosa* (Jager et al. 2006 ; Manuel et al. 2006) qui montre une position deutéro-cérébrale des chélifères. L'étude neuro-anatomique de Brenneis et al. (2008) sur les larves de plusieurs espèces montre par ailleurs que les ganglions chéeliforaux migrent antérieurement au cours du développement, jusqu'à une position postéro-latérale au protocérébron, ce qui explique l'erreur de Maxmen et al. (2005). L'homologie entre appendices frontaux et chélifères est donc rejetée. Pour autant, ces résultats démontrent uniquement l'homologie entre chélifères et appendices innervés par le deutéro-cérébron, i.e. chéllicères et antennes. Ils ne permettent donc pas de conclure à une homologie entre chélifères et chéllicères par rapport aux antennes.

#### *Apports de la paléontologie*

*Cambropycnogon klausmuelleri* (Waloszek & Dunlop 2002), une post-larve présumée de pycnogonide du Cambrien supérieur, possède près de la bouche des structures interprétées comme des antennes par Waloszek & Dunlop (2002) (fig. 2). Mais cette interprétation est peu probable du fait de l'existence conjointe de ces organes avec les chélifères. D'autres auteurs ont envisagé une interprétation en tant qu'appendices frontaux (Chen et al. 2004 ; Dunlop &

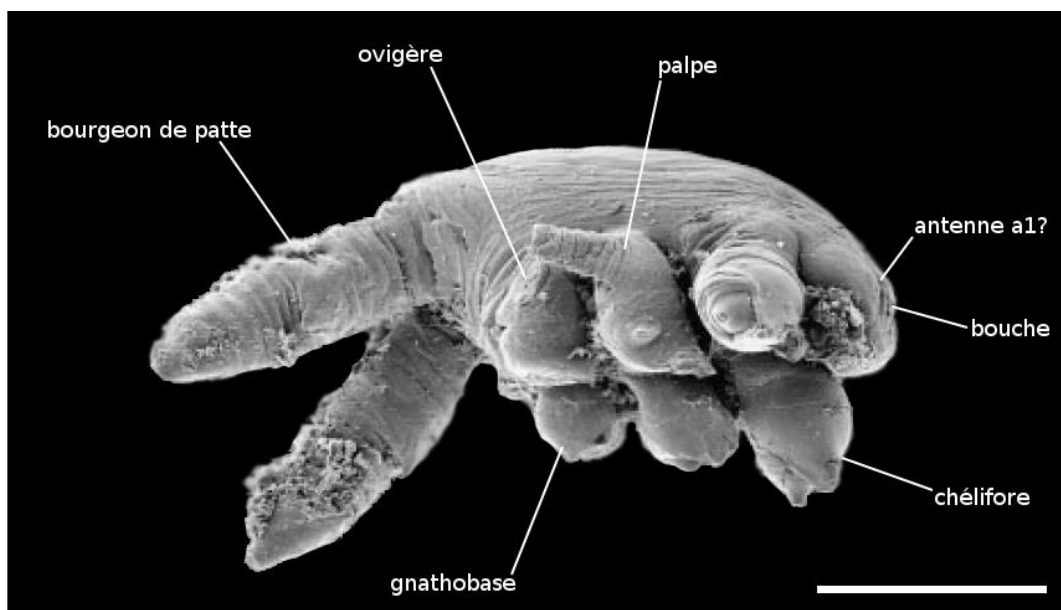


Figure 2. *Cambropycnogon klausmuelleri* (paratype UB 807, Institut für Paläontologie, Universität Bonn), larve présumée du Cambrien supérieur (Örsten, Suède). Barre d'échelle 100  $\mu$ m. D'après Waloszek & Dunlop (2002).

Arango 2004 ; Manuel et al. 2006) ce qui favoriserait la théorie des cormogonides. Cependant, d'autres hypothèses ont aussi été proposées, comme les antimères latéraux du proboscis en formation (Jager et al. 2006) ou comme organe sensitif (Vilpoux & Waloszek 2003). D'un autre côté, les gnathobases du fossile (absentes chez les larves actuelles) correspondent à ce que l'on retrouve chez les euchélicérates, et favorisent donc l'hypothèse des chélicérates (Dunlop & Arango 2004). L'identification même de *C. klausmuelleri* en tant que pycnogonide a été remise en question (Bamber 2007b), mais les critiques reposent principalement sur l'absence de ces structures chez les pycnogonides actuels, qui peut simplement être expliquée comme une perte secondaire (Dunlop & Arango 2004).

Bergström et al. (1980) ont également proposé que le telson d'un fossile du Dévonien inférieur, *Palaeoisopus problematicus*, qui est lui clairement identifié comme un pycnogonide adulte du fait de la présence du proboscis et des ovigères, serait homologue au telson des xiphosures.

### **3. Anatomie et traits de vie**

#### *Respiration*

Les échanges gazeux chez les pycnogonides sont tégumentaires, au travers d'une cuticule non calcifiée (Arnaud & Bamber 1987). Si les pycnogonides n'ont pas d'organes respiratoires spécialisés au même titre que les branchies, les feuillets respiratoires ou les trachées des autres arthropodes, les pattes semblent toutefois jouer un rôle particulier (Woods et al. 2017) : ce sont d'excellentes surfaces d'échanges gazeux grâce à leur silhouette souvent longue et fine qui leur confère un rapport surface/volume élevé. Woods et al. (2017) ont par ailleurs montré que la concentration en dioxygène dans l'hémolymphe formait un gradient décroissant du tronc vers l'extrémité des pattes. Ce gradient est formé et maintenu par le péristaltisme des diverticules digestifs dans les pattes, qui génèrent un courant unidirectionnel des pattes vers le tronc.

#### *Nutrition*

Les pycnogonides sont souvent considérés comme des ectoparasites ou commensaux d'animaux sessiles ou lents (coraux, anémones, hydrozoaires, porifères, bryozoaires, mollusques, échinodermes, etc.) (Dietz et al. 2018). Quelques cas d'endoparasitisme de mollusques ont été observés (e.g. Arnaud 1978 ; Miyazaki et al. 2010). Cependant, les

pycnogonides peuvent aussi être des prédateurs, notamment d'annélides ou de petits crustacés. Certaines espèces semblent également se nourrir d'algues, de biofilms microbiens ou de débris. Les pycnogonides se servent de leur proboscis pour percer le tégument de leur proie et en aspirer les tissus, ou pour gober la proie entière (notamment les petites proies comme les polypes). Les aliments sont alors fragmentés et filtrés à la base du proboscis, dans le « panier à huître », dont les parois sont tapissées de longues soies (Arnaud & Bamber 1987 ; Wagner et al. 2017). Les chélifores, s'ils sont présents, participent à la prise de nourriture, en permettant de maintenir la proie en place, voire de la déchiqueter (dans le cas des chélifores positionnés horizontalement). Les palpes, les papilles, les microtriches et/ou les soies du proboscis ont probablement un rôle dans la reconnaissance des proies.

### *Reproduction et développement*

Les pycnogonides sont des animaux gonochoriques (= sexes séparés). Le mâle féconde les œufs quand ceux-ci sortent des pores sexuels de la femelle (fécondation externe) en utilisant ses ovigères pour déposer le sperme sur les gonopores (e.g. Callipallenidae) ou bien par contact direct des pores sexuels (e.g. Pycnogonidae) (Bain & Godevich 2004). Le mâle récupère ensuite les œufs sur les ovigères, en les portant soit en une seule et unique grappe pour tous les œufs (e.g. Pycnogonidae), soit en grappes séparées portées chacune par un ovigère (e.g. Ammotheidae, Callipallenidae, Endeidae, Nymphonidae), soit en plusieurs grappes portées par les deux ovigères à la fois (certains Ascorhynchidae) ; différentes grappes d'œufs peuvent provenir de différentes femelles (Brenneis et al. 2017).

La taille des œufs varie selon la quantité de vitellus (Brenneis et al. 2017). Celle-ci est très variable selon les espèces, d'œufs très pauvres et en grande quantité (> 1000 par ponte ; Endeidae, Phoxichilidiidae, Pycnogonidae), aux œufs très riches mais peu nombreux (~ 100 ; Callipallenidae, certains Ammotheidae, Nymphonidae et Pallenopsidae), représentant respectivement les stratégies r et K (Brenneis et al. 2017).

A l'éclosion de l'œuf sort généralement une larve protonymphon (fig. 3a). Cette larve a un tronc non segmenté portant une paire d'yeux dorsaux non pigmentés et les trois paires d'appendices céphaliques. Les chélifores portent des chelae et une glande sécrétant un filament adhésif (Arnaud & Bamber 1987 ; Brenneis et al. 2017). Les palpes et les ovigères sont uniramés et portent une griffe. Le développement de la larve jusqu'à l'adulte est hémianamorphe, c'est-à-dire que la larve connaît une période où de nouveaux segments et

appendices sont ajoutés lors des mues successives (anamorphose), suivie d'une période où la croissance par mue se fait sans ajout de segments ou d'appendices (épimorphose). On distingue quatre phases dans le développement (Brenneis et al. 2017) : larve (protonymphon typique), post-larve (protonymphon avec bourgeonnement des pattes, *i.e.* anamorphose), juvénile (toutes les pattes présentes, mais le spécimen continue de se développer par épimorphose) et adulte (sexuellement mature). Brenneis et al. (2017) reconnaît cinq types de développement (fig. 3b) :

Type 1 : la larve s'attache à l'adulte grâce à ses filaments adhésifs. Possédant peu de vitellus, elle se nourrit activement après une courte phase lécithotrophe et après avoir quitté le père au bout de quelques mues (au plus tard au début du stade post-larvaire). Ce sont souvent des parasites de cnidaires.

Type 2 : Elle possède également des filaments adhésifs pour s'attacher à l'adulte, mais se sert également activement de ses appendices. Les larves sont principalement lécithotrophes, et

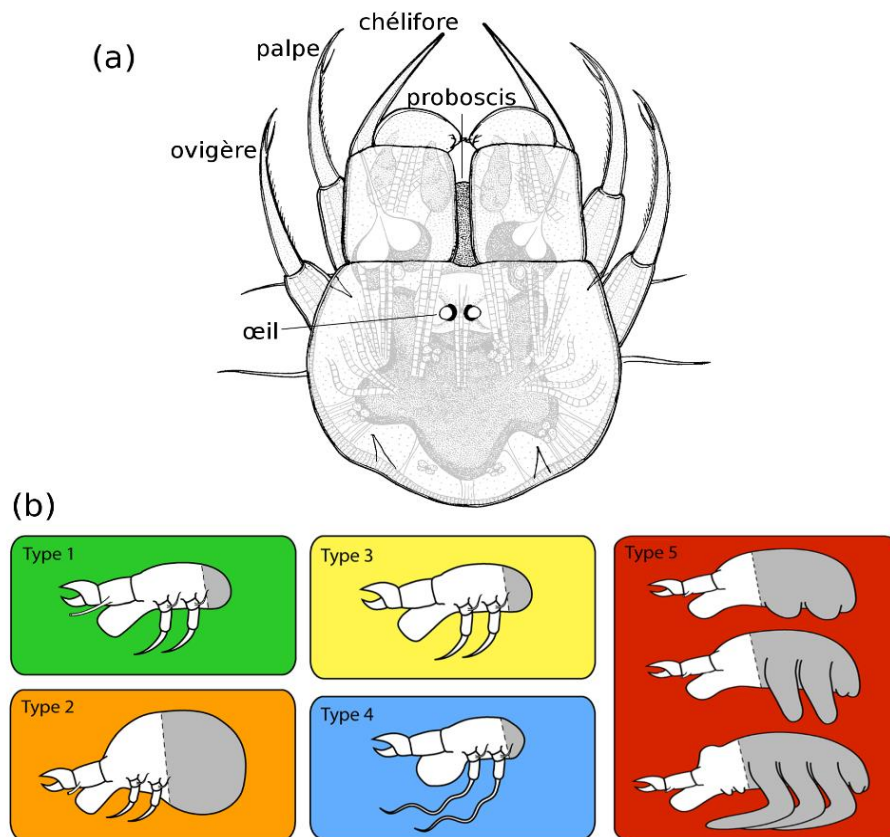


Figure 3. Larve protonymphon de *Nymphon brevistre*, vue dorsale (a) et les cinq types larvaires des pycnogonides selon Brenneis et al. (2017) (b). Les parties grises à l'arrière des larves en (b) correspondent au volume de vitellus. *ch* : chélifore ; *œ* : œil ; *ov* : ovigère ; *pa* : palpe ; *pr* : proboscis. Dessin de larve en (a), d'après Bogomolova (2007), types larvaires en (b) d'après Brenneis et al. (2017).

restent donc attachées à l'adulte jusqu'à la fin du stade post-larvaire. Ce type est prédominant dans les eaux polaires.

Type 3 : la larve ne possède pas de filaments adhésifs, et ne reste donc pas attachée à l'adulte. Possédant peu de vitellus, elle se nourrit activement, en parasitant le manteau des bivalves, le tube des polychètes sédentaires ou les nudibranches.

Type 4 : la larve ne possède pas de filaments adhésifs, et le proboscis est proéminent. L'article terminal des palpes et des ovigères est allongé et filamenteux, peut-être pour faciliter leur déplacement. Quand la larve rencontre un hôte (généralement un polype d'hydrozoaire), elle pénètre la cavité gastrovasculaire, où elle se nourrit de son hôte, parfois en s'enkystant dans les tissus.

Type 5 : l'éclosion donne directement une post-larve. Elle reste attachée à l'adulte au moins jusqu'au milieu de la phase post-larve. Elle possède une grande quantité de vitellus.

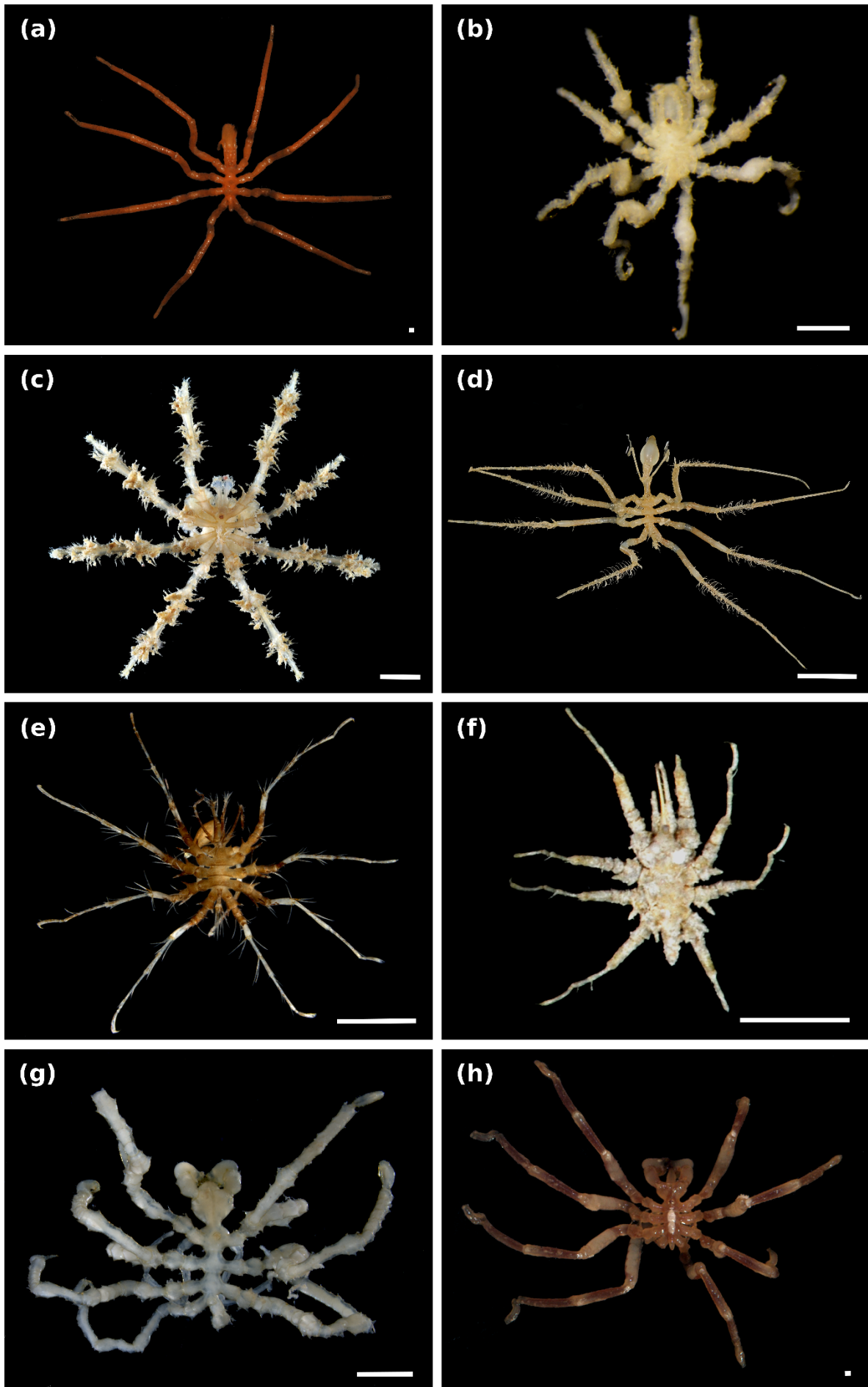
## **B. Diversité(s) des pycnogonides**

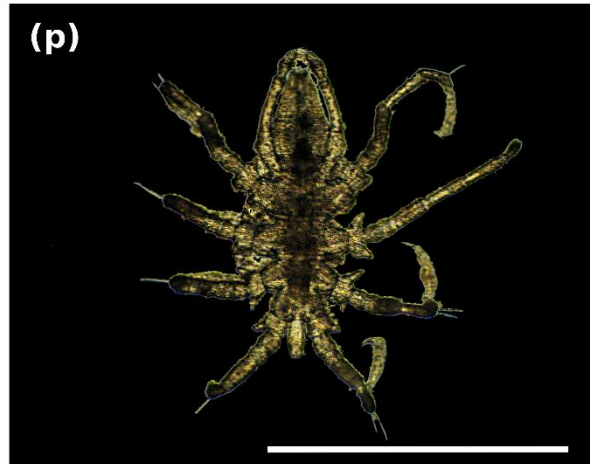
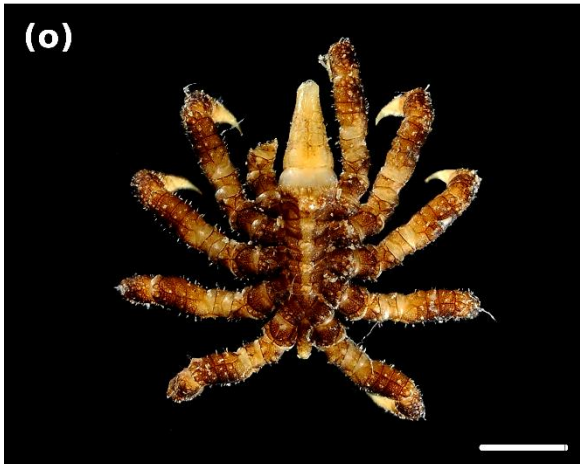
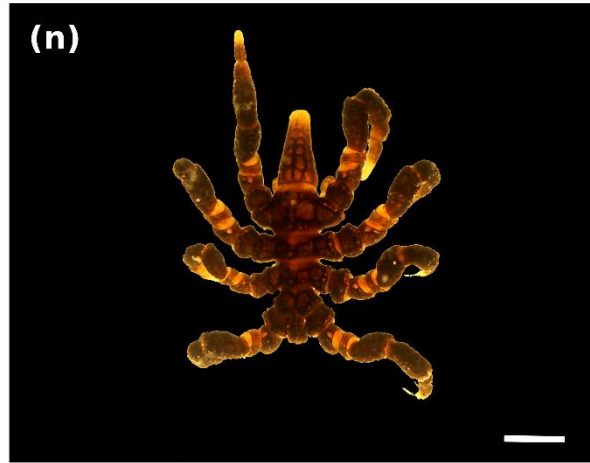
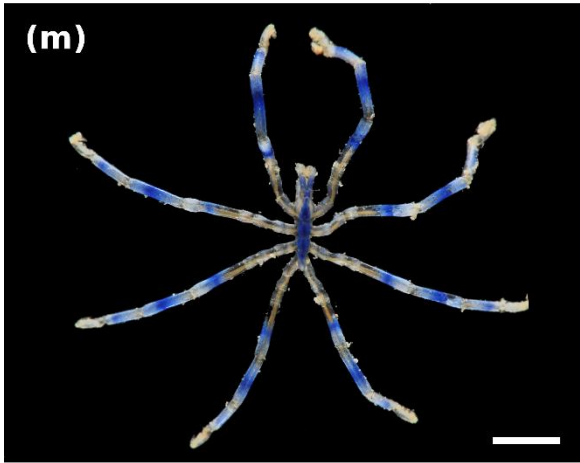
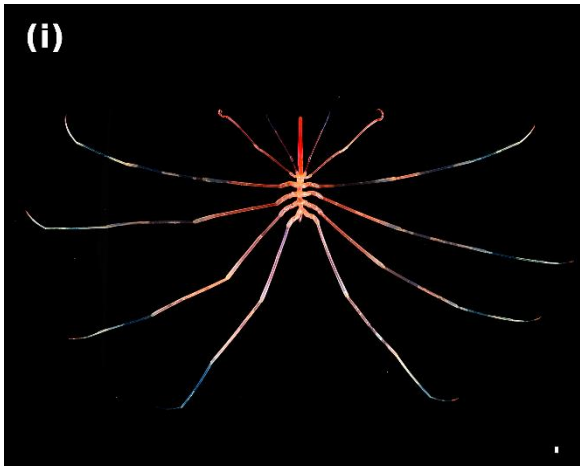
Contrairement à une idée courante, les pycnogonides ne sont pas un groupe homogène ou monotone, mais présentent une diversité de modes de vie et de morphologies qui est remarquable au sein des arthropodes. Cette diversité est encore plus flagrante lorsque l'on considère le registre fossile.

### ***1. Diversité actuelle***

Les pycnogonides actuels regroupent 1 403 espèces dans 11 familles et 90 genres (Bamber et al. 2018 et données additionnelles). Toutes ces espèces appartiennent à un ordre unique, les pantopodes (Pantopoda Gersträcker, 1863) (Hedgpeth 1955 ; Waloszek & Dunlop 2002 ; Bamber 2007b). Le groupe présente une grande variabilité morphologique, notamment au niveau des appendices céphaliques (tableau 1) : les chélifores, les palpes et les ovigères peuvent être présents ou absents d'une famille à l'autre, et être plus ou moins développés (e.g. Bamber 2007b). De plus, neuf espèces appartenant à trois familles (Colossendeidae, Nymphonidae, Pycnogonidae) sont dites « polymères » (e.g. Arnaud & Bamber 1987), c'est-à-dire qu'elles possèdent cinq ou six paires de pattes au lieu des quatre généralement observées. Chez les arthropodes, une telle variation dans le nombre d'appendices ne se retrouve au niveau ordinal que chez les Chilopodes et Diplopodes. La liste suivante décrit brièvement les







◀ Figure 4. Diversité des pycnogonides. *Ammothea* sp., Antarctique (a) ; *Ammothella exornata*, Martinique (b) ; *Nymphopsis muscosa*, Papouasie-Nouvelle Guinée (c) ; *Ascorhynchus* sp., Papouasie-Nouvelle Guinée (d) ; *Eurycyde raphiaster*, Martinique (e) ; *Austrodecus stocki*, Madagascar (f) ; *Pallenoides amazonica*, Guyane (g) ; *Austropallene cornigera*, Antarctique (h) ; *Colossendeis* cf. *macerrima*, Canal du Mozambique (i) ; *Endeis* sp., Papouasie-Nouvelle Guinée (j) ; *Nymphon* cf. *australe*, Antarctique (k) ; *Pallenopsis schmitti*, Martinique (l) ; *Anoplodactylus* sp., Papouasie-Nouvelle Guinée (m) ; *Pycnogonum* sp. 1, Martinique (n) ; *Pentapycnon geayi*, Martinique (o) ; *Rhynchothorax crenatus*, Martinique (p). Toutes les barres d'échelle à 1 mm. Photos T.Y. Chan, L. Corbari, Z. Ďuriš, M. Eléaume, C. Gallut, R. Sabroux, S. Soubzmaigne ; ©REVOLTA-IPEV 1124, ©MNHN – La Planète Revisitée.

différentes familles reconnues par Bamber (2007b), Bamber et al. (2018) et Sabroux et al. (2017), et l'Annexe 1 donne la liste de toutes les espèces :

#### *Ammotheidae* (fig. 4a-c)

C'est la famille la plus riche en espèces et en genres parmi les pycnogonides, avec 22 genres et 299 espèces. Sa répartition est mondiale et eurybathique, mais seuls quelques genres sont couramment collectés: les *Achelia* et *Tanystylum* sont de petits pycnogonides au corps discoïdal dont la répartition est mondiale ; les *Ammothella* sont courants en mers tempérées ou sous les tropiques ; les *Ammothea* sont plutôt restreints à l'hémisphère sud (sauf quelques localités dans le Pacifique et une espèce introduite dans la Manche et la lagune de Venise (Bamber 2012)), et sont particulièrement diversifiés en Antarctique ; les *Nymphopsis* sont surtout courants sur les littoraux tropicaux. Certains genres sont le plus fréquemment trouvés à de grandes profondeurs (e.g. *Cilunculus*, *Sericosura*).

Description : possèdent le plus souvent des chélifores (scape mono- ou bi-segmenté), chelae le plus souvent réduites à un manchon au stade adulte. Palpes présents, 4 à 9 articles. Ovigères à 10 articles, strigilis avec quatre articles inégaux. Spinulation du strigilis absente ou à organisation lâche, jamais en rangée. Griffes terminales généralement absentes. Proboscis piriforme, généralement mobile. Pores sexuels ventraux, sur paires de coxae 2, des pattes 3 et 4 ou 1 à 4 chez les mâles, toujours 1 à 4 chez les femelles.

Régime alimentaire très diversifié (Dietz et al. 2018) ; types larvaires le plus souvent de type 1 ou 2, parfois 3 ou 4 (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

#### *Ascorhynchidae* (fig. 4d-e)

Les Ascorhynchidae sont répartis dans huit genres et regroupent quelques 115 espèces. Ils sont majoritairement représentés par les *Ascorhynchus*, qui ont une distribution mondiale et

eurybathique ; et les *Eurycyde*, que l'on trouve sous les tropiques ou dans les mers du nord de l'Europe. Les autres genres sont rarement capturés, et ne sont représentés que par quelques espèces à la répartition limitée.

Description : possèdent des chélifores (scape mono- ou bi-segmenté), chelae le plus souvent réduites à un manchon au stade adulte ; palpes présents (7 à 9 articles), ovigères à 10 articles. Strigilis possédant quatre articles subégaux avec deux rangées d'épines composées, griffe terminale généralement présente. Le proboscis est piriforme et très mobile, voir au bout d'un pédoncule (*Eurycyde*). Pores sexuels ventraux, sur les coxae 2 des pattes 1 à 4 chez les deux sexes.

Les Ascorhynchidae sont notamment de grands prédateurs de mollusques (Dietz et al. 2018) ; le développement larvaire n'est connu que chez *Nymphonella tapetis*. Cette espèce présente des larves de type 3 (fig. 3) qui parasitent la cavité palléale de certains bivalves (Dietz et al. 2018).

#### *Austrodecidae* (fig. 4f)

Les Austrodecidae regroupent 58 espèces dans deux genres, *Austrodecus* et *Pantopipetta*. La plupart des espèces sont restreintes à l'hémisphère sud, mais une espèce est enregistrée dans l'Atlantique Nord (Stock 1991a). Cette famille est souvent considérée comme divergente du fait de sa morphologie très particulière, notamment au niveau de son proboscis (e.g. Arango & Wheeler 2007). Les genres *Austrodecus* et *Pantopipetta* diffèrent avant tout par la structure de leurs ovigères, ainsi que par leur bathymétrie (respectivement au-dessus et en dessous de 2000 m de profondeur, le plus souvent) (Child 1994b).

Description : chélifores absents, palpes de 5 à 9 articles. Ovigères présents chez les deux sexes, réduits de 1 à 6 articles (*Austrodecus*) et développés avec strigilis à quatre articles subégaux et une rangée d'épines composées (*Pantopipetta*). Proboscis pipettiforme, souvent annelé, à section bilatérale. Pores sexuels sur les coxae 2 (nombre de 1 à 4 chez les deux sexes).

On a observé *Austrodecus* utiliser ce proboscis particulier pour s'introduire dans les hydrothèques et gonothèques des hydroïdes, ou dans les pores des bryozoaires (Dietz et al. 2018). On ne connaît pas leur cycle de vie, et aucun œuf n'a jamais été retrouvé sur un spécimen adulte.

*Callipallenidae* (fig. 4g, h)

Les Callipallenidae regroupent 152 espèces dans 18 genres. Ils ont une répartition mondiale, et sont eurybathiques. Le genre *Callipallene* est le plus répandu, les autres genres ayant généralement une répartition plus restreinte : par exemple, les *Austropallene* sont principalement trouvés dans l’océan Austral ; les *Pallenoides* ont une répartition tropicale ; et les *Meridionale* ne se trouvent que dans l’hémisphère sud. La diversité du groupe repose principalement sur la présence ou non d’une griffe terminale aux ovigères, sur la présence et le nombre d’articles des palpes et sur les différentes formes que peuvent prendre les épines du strigilis. Certaines espèces (e.g. *Austropallene cornigera*) possèdent des chélifores parmi les plus imposants du groupe.

Description : possèdent des chélifores (scape mono-segmenté), chelae développées, parfois massives. Palpes toujours absents chez les femelles, présents chez les mâles de certains genres (1 à 4 articles). Ovigères présents chez les deux sexes, à 10 articles, strigilis à quatre articles sub-égaux avec une rangée d’épines composées, voire spatulées. Griffes terminales présentes ou non. Proboscis piriforme et immobile. Pores sexuels ventraux sur les coxae 2 des pattes 3 et 4 ou 1 à 4 chez les mâles, 1 à 4 chez les femelles).

Des Callipallenidae ont été observés en train de se nourrir sur des hydrozoaires, des bryozoaires et des annélides (Dietz et al. 2018) ; les larves sont toutes de type 5 (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

*Colossendeidae* (fig. 4i)

Les Colossendeidae regroupent 106 espèces dans sept genres. Ils incluent la plupart des espèces géantes (e.g. *Colossendeis colossea*). Le genre *Colossendeis* est le plus diversifié (72 espèces). Il est principalement trouvé à de grandes profondeurs (> 300 m) et en Antarctique. Les *Rhopalorhynchus*, plus petits, sont courants en milieu tropical à moindre profondeur (entre 0 et 300 m).

Description : chélifores absents, à l’exception des *Decolopoda* et *Dodecolopoda* (le dactyle des chelae est alors dorsal). Palpes de 8 à 9 articles, ovigères à 10 articles. Strigilis formé de quatre articles sub-égaux, portant des champs d’épines simples et composées. Griffes terminales présentes. Proboscis cylindrique ou piriforme, mobile chez certaines espèces. Pores sexuels ventraux sur les coxae 2 des pattes 1 à 4 chez les deux sexes.

Les Colossendeidae se nourrissent d'une grande diversité de cnidaires, mais ont aussi été observés en train de se nourrir sur des mollusques, des annélides ou sur le film microbien. Aucun œuf ni aucune larve n'ont jamais été observés ; le cycle de vie est donc inconnu, malgré l'abondance des collectes.

#### *Endeidae* (fig. 4j)

Les Endeidae sont une famille monotypique regroupant 20 espèces distribuées sur l'ensemble du globe, à toutes les profondeurs.

Description : Chélifores et palpes absents. Ovigères à sept articles, strigilis mal défini avec des articles inégaux. Spinulation faible, épines simples. Pas de griffe terminale. Proboscis cylindrique, peu mobile. Pores sexuels ventraux sur les coxae 2 des pattes 1 à 4 chez les deux sexes.

Des soies à l'extrémité du proboscis permettent de détecter les sources de nourriture (Dietz et al. 2018) ; les Endeidae sont essentiellement détritivores, mais certaines espèces ont aussi été observées en train de se nourrir sur des cnidaires. Larves de type 1 (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

#### *Nymphonidae* (fig. 4k)

Les Nymphonidae regroupent 282 espèces dans six genres. Avec ses 266 espèces, le genre *Nymphon* est très largement prédominant, les autres genres n'étant représentés que par une à neuf espèces. Les *Nymphon* ont une distribution mondiale et à toutes les profondeurs.

Description : Chélifores présents, scape mono-segmenté, chelae développées, souvent hérissées de dents. Palpes présents, à cinq articles. Ovigères à 10 articles chez les deux sexes, strigilis à quatre articles sub-égaux portant une rangée d'épines composées. Griffe terminale présente. Proboscis piriforme, peu mobile. Pores sexuels ventraux sur les coxae 2 des pattes 3 et 4 ou 1 à 4 chez les mâles, 1 à 4 chez les femelles.

Les Nymphonidae ont une large diversité de proies (cnidaires, bryozoaires, annélides, mollusques, crustacés...) (Dietz et al. 2018). Les larves sont variables, de type 1, 2 ou 5 (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

Tableau 1. Quelques éléments de diversité morphologique chez les pycnogonides actuels.

Famille	Chélifores	Palpes	Ovigères	Glandes cémentaires	Types larvaires connus
<b>Ammotheidae</b>	Présents, réduits	Présents	chez les deux sexes	Présentes, pores développés ou tube	1, 2, 3, 4
<b>Ascorhynchidae</b>	Présents, réduits	Présents	chez les deux sexes	Présentes, pores développés ou tube	3
<b>Austrodecidae</b>	Absents	Présents	chez les deux sexes	Présentes, tube ou promontoire	?
<b>Callipallenidae</b>	Présents	Seulement chez certains mâles	chez les deux sexes	Le plus souvent présentes, pores peu développés	5
<b>Colossendeidae</b>	Absents	Présents	chez les deux sexes	Absentes	?
<b>Endeidae</b>	Absents	Absents	mâles seulement	Présentes, pores développés	1
<b>Nymphonidae</b>	Présents	Présents	chez les deux sexes	Présentes, le plus souvent pores peu développés	1, 2, 5
<b>Pallenopsidae</b>	Présents	Présents, réduits	chez les deux sexes	Présentes, tube développé	5
<b>Phoxichilidiidae</b>	Présents	Absents le plus souvent	mâles seulement	Présentes, pores développés à très développés ou tube(s)	4
<b>Pycnogonidae</b>	Absents le plus souvent	Absents	mâles seulement ou complètement absents	Absentes	1
<b>Rhynchothoracidae</b>	Absents	Présents	chez les deux sexes	Présentes, tube développé	?

*Pallenopsidae* (fig. 4l)

Les Pallenopsidae regroupent 85 espèces dans deux genres : les *Pallenopsis* (64 espèces) sont associés à des environnements moins profonds (généralement bien au-dessus de 500 m) que les *Bathypallenopsis* (21 espèces, jusqu'à des profondeurs supérieures à 1000 m).

Description : Chélifores présents. Palpes réduits à un manchon. Ovigères à 10 articles, strigilis avec quatre articles inégaux, pas de spinulation ni de griffe terminale, présence de nombreuses soies. Proboscis cylindrique, peu mobile. Pores sexuels ventraux sur les coxae 2 des pattes 3 et 4 ou 1 à 4 chez les mâles, 1 à 4 chez les femelles.

Des Pallenopsidae ont été observés en train de se nourrir sur des coraux, des méduses et des détritiques (Dietz et al. 2018) ; les larves sont de type 5 (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

*Phoxichilidiidae* (fig. 4m)

Les Phoxichilidiidae regroupent 168 espèces dans quatre genres. Ils sont très majoritairement représentés par les *Anoplodactylus* (144 espèces) qui ont une répartition mondiale et se trouvent à toutes les profondeurs. Ils sont une composante particulièrement importante de la pycno-faune côtière tropicale (Hedgpeth 1948).

Description : Chélifores présents, palpes absents ou rarement réduits à un manchon. Ovigères de 6 à 8 articles, strigilis réduit à deux ou trois articles, sans spinulation ni griffe terminale. Proboscis cylindrique, peu mobile. Pores sexuels ventraux sur les coxae 2 des pattes 1 à 4 chez les deux sexes).

Régime alimentaire très diversifié ; les larves sont toutes de type 4 (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

*Pycnogonidae* (fig. 4n, o)

Les Pycnogonidae regroupent 77 espèces dans trois genres (*Pycnogonum*, *Pentapycnon*, *Pycnopallene*). C'est le groupe des pycnogonides « trapus », leur nom signifiant littéralement « genoux épais, noueux » (nom repris de manière assez inadéquate pour désigner la classe entière). Les *Pycnogonum*, principaux représentants du groupe (73 espèces), ont une répartition mondiale et eurybathique. Curieusement, *Pentapycnon*, un genre polymère, se trouve en Antarctique (deux espèces) ou dans les Caraïbes (une espèce). Le genre *Pycnopallene* n'est



connu que d'un spécimen capturé sur les côtes de Sumbawa (Indonésie), dont le statut reste controversé (Loman 1908 ; Stock 1950).

Description : Chélifores et palpes généralement absents. Ovigères à 4-9 articles seulement chez les mâles, voire complètement absents dans les deux sexes (sous-genre *Nulloviger*). Proboscis piriforme, peu mobile. Pores sexuels sur les coxae 2 des pattes 4, ventraux chez les mâles, dorsaux chez les femelles.

Les Pycnogonidae sont souvent associés aux pieds d'anémones, dont ils percent le tégument avec leur proboscis pour se nourrir (Dietz et al. 2018). Les larves, de type 1, sont également des parasites de cnidaires (fig. 3b ; Brenneis et al. 2017).

#### *Rhynchothoracidae* (fig. 4p)

Les Rhynchothoracidae regroupent seulement 19 espèces dans un seul genre (*Rhynchothorax*). Cette famille contient les plus petites espèces, certaines faisant moins d'1 mm d'envergure. Ces pycnogonides sont psammophiles ou interstitiaux (Arnaud & Krapp 1990), ce qui les rend d'autant plus difficiles à collecter.

Description : Chélifores absents. Palpes présents, 4 à 6 articles. Ovigères à 10 articles chez les mâles, 9 chez les femelles. Strigilis formé de 5 articles sub-égaux caractéristiques, portant des épines composées et une griffe terminale. Proboscis piriforme. Pores sexuels ventraux, sur les coxae 2 des pattes 4.

Des spécimens ont déjà été observés en train de se nourrir sur des hydrozoaires ou des bryozoaires. On ne connaît pas leur cycle de vie ; aucun œuf n'a été trouvé à ce jour.

## **2. Diversité fossile**

Du fait de la faible minéralisation de leur cuticule et de leur fragilité, les pycnogonides sont rarement retrouvés dans le registre fossile, et jamais en dehors des sites à conservation exceptionnelle, les Konservat-Lagerstätten. Onze espèces et environ 130 spécimens ont été recensés entre le Cambrien supérieur (500 MA, millions d'années) et le Jurassique moyen (160 MA). Ils proviennent de cinq gisements différents (fig. 5).

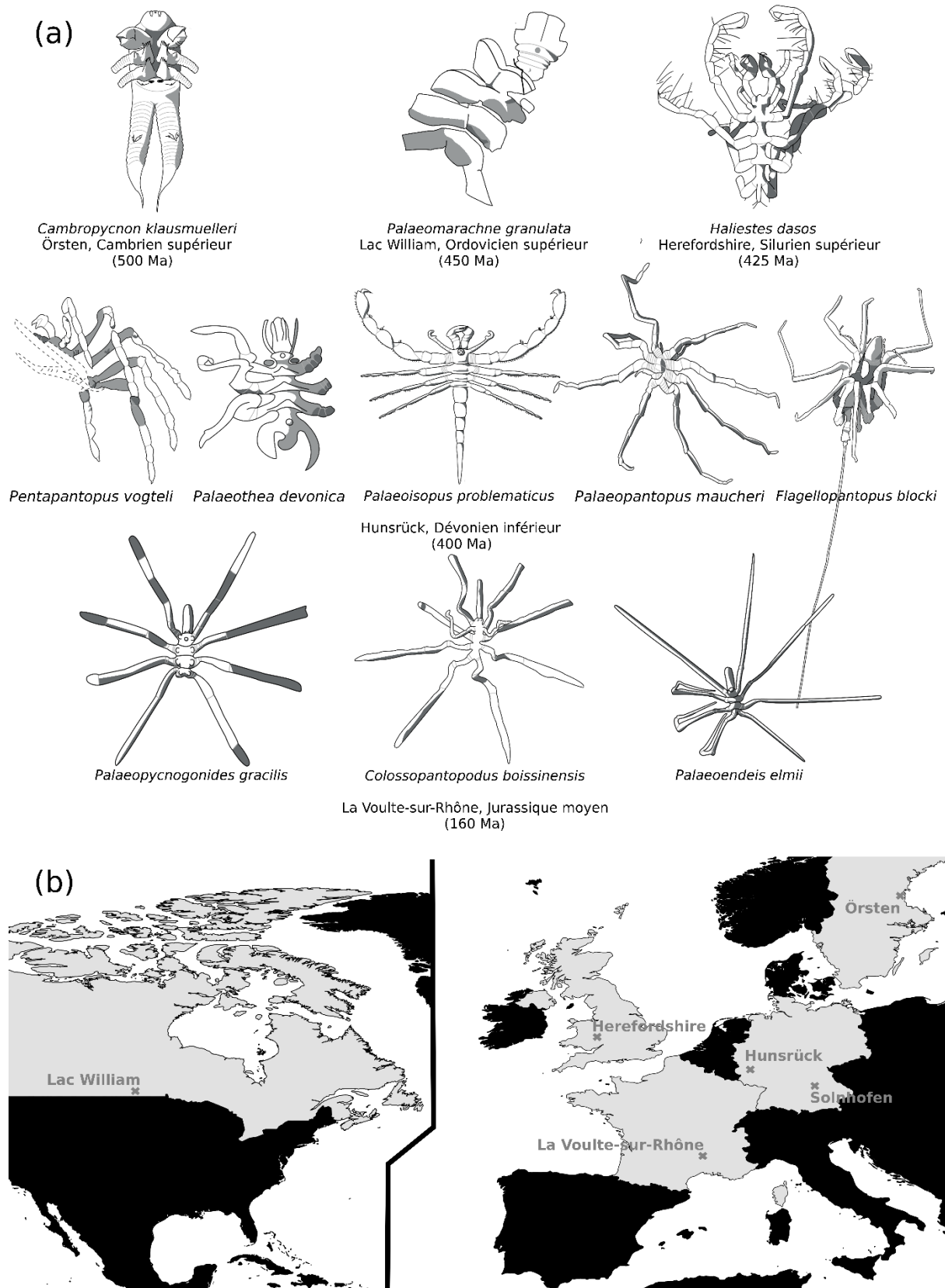


Figure 5. Les 11 espèces fossiles de pycnogonides décrites (a) et les Konservat-Lagerstätten dont ils proviennent (b). Le site de Solnhofen est également indiqué (voir chapitre I).

*Fossiles d'Örsten (Suède), Cambrien supérieur, 500 MA*

*Cambropycnogon klausmuelleri* (fig. 2) est le seul fossile de pycnogonide décrit du Cambrien. Son statut en tant que pycnogonide est discuté (Bamber 2007b). Le fossile porte certains caractères de stades post-larvaires (type 1, fig. 3b), incluant trois paires d'appendices (dont deux paires homéomorphiques et une paire de chélifères), une bouche terminale, un bouclier céphalique mal défini et une seule paire d'appendices allongés sans différenciation des articles, correspondant aux bourgeons de la première paire de pattes (Waloszek & Dunlop 2002 ; Brenneis et al. 2017). La présence de bourgeons au niveau de la bouche, ainsi que des gnathobases représentent des caractères inédits chez les pycnogonides. Jager et al. (2006) proposent d'interpréter les bourgeons comme les antimères latéraux du proboscis en développement, tandis que Vilpoux & Waloszek (2003) suggèrent qu'il puisse s'agir d'organes sensitifs.

*Fossiles du lac William (Manitoba, Canada), Ordovicien supérieur, 450 MA*

Le seul pycnogonide fossile connu du continent américain, *Palaeomarachne granulata*, ne présente ni proboscis ni ovigères, ce qui rend son identification problématique, mais cette absence laisse penser que ces fossiles pourraient être des restes de mues, dont seule la partie dorsale aurait été conservée (Rudkin et al. 2013). Cela correspond bien au type de mue des pycnogonides, qui s'ouvre selon une ligne de suture frontale. Les fossiles présentent la particularité d'avoir une tête segmentée, à la différence des autres pycnogonides (y compris fossiles) pour lesquels la tête est formée d'un seul segment fusionné au premier segment pédifère (le céphalosome) (fig. 1 ; tableau 2).

*Fossiles d'Herefordshire (Angleterre), Silurien inférieur, 425 MA*

Seul *Haliestes dasos* a été retrouvé sur ce site (Siveter et al. 2004). Le fossile présente les caractéristiques d'un pycnogonide, *i.e.* ovigères et proboscis. Il diffère fortement des espèces actuelles par ses pattes composées d'articles sub-égaux et aplatis, avec des franges de soies qui sont interprétées comme une adaptation à la nage (Siveter et al. 2004 ; tableau 2). Le spécimen type a été détruit pour la reconstruction 3D, mais celle-ci n'a pas permis de trancher avec certitude sur la segmentation de l'abdomen ou la structure des processus latéraux.

*Fossiles d'Hunsrück (Rhénanie, Allemagne), Dévonien inférieur, 400 MA*

La faune fossile d'Hunsrück est la plus riche en pycnogonides, avec cinq espèces décrites. Il s'agit d'une faune côtière de faible profondeur, dont le fond se trouvait juste en dessous de la base des vagues (Rust et al. 2016).

*Palaeoisopus problematicus* est l'espèce la plus abondante et la plus connue, avec au moins 57 spécimens recensés (Bergström et al. 1980). L'espèce fut originellement interprétée comme un isopode, en inversant son axe antéro-postérieur : l'abdomen était alors confondu avec une tête articulée, et la région de la tête avec un pléon mal défini (Hedgpeth 1978). Des observations plus précises ont ensuite révélé la présence d'un proboscis et d'ovigères. Ces caractères sont aussi observés chez *Flagellopantopus blocki* (Poschmann & Dunlop 2006) et *Palaeopantopus maucheri* (Bergström et al. 1980), tandis que seul le proboscis est clairement observé chez *Palaeothea devonica* (Bergström et al. 1980), et que *Pentapantopus vogteli* n'a conservé aucun de ces caractères, mais possède un habitus typique (chélifores, palpes, corps réduit, pattes longues à huit articles + griffe) (Kühl et al. 2013). Les fossiles portent de nombreux caractères absents chez la faune moderne (tableau 2), selon des combinaisons diverses.

*Fossiles de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France), Jurassique moyen, 160 MA*

Le site de La Voulte-sur-Rhône provient d'un milieu profond à faible luminosité (Charbonnier et al. 2007a, b). Trois espèces de pycnogonides ont été décrites : *Palaeopycnogonides gracilis*, *Colossopantopodus boissinensis* et *Palaeoendeis elmii*. Ces fossiles présentent tous trois un proboscis, mais des ovigères ne sont observables que chez *C. boissinensis*. Ils présentent des pattes cylindriques avec des articles différenciés, et l'absence d'anneaux sur les processus latéraux. L'abdomen n'est pas observable sauf chez *P. elmii*, chez qui il est fortement réduit et non segmenté.

*Interprétations du registre fossile*

La différence entre la faune moderne et les fossiles du paléozoïque (surtout l'abdomen segmenté de ces derniers) a poussé Hedgpeth (1955) à distinguer deux ordres, l'un correspondant aux espèces actuelles (Pantopoda), et l'autre au seul fossile connu alors, *P. maucheri* (Palaeopantopoda), caractérisé par la segmentation de l'abdomen (mais ce caractère n'est probablement pas apomorphique, comme le suggèrent Waloszek & Dunlop 2002). Par la

suite, Hedgpeth (1978) intègre aux Palaeopantopoda *P. problematicus* et *P. inconspicua* (ce dernier étant en vérité un crustacé ; Bergström et al. 1980). Jusqu'à trois ordres uniquement fossiles sont finalement proposés, incluant ces fossiles ainsi qu'*Haliestes dasos* (Palaeopantopoda, Palaeoisopoda, Nectopantopoda ; Bergström et al. 1980 ; Bamber 2007b). Waloszek & Dunlop (2002) placent la larve *C. klausmuelleri* en groupe frère de tous les autres pycnogonides (actuels et fossiles), qu'ils regroupent dans les Eupycnogonida caractérisés par la perte des « antennes » et la réduction des gnathobases. Le statut de *P. granulata* n'a pas été discuté, mais la segmentation de sa tête, supposée plésiomorphe, le différencie clairement des Pantopodes et des autres pycnogonides (Rudkin et al. 2013).

Tableau 2. Quelques caractères des pycnogonides fossiles et actuels.

Caractères		Tête	Articles des pattes	Processus latéraux	Abdomen	
Espèces						
Paléozoïque	<i>C. klausmuelleri</i>	?	?	?	?	non Pantopoda
	<i>P. granulata</i>	Segmentée	?	Simples	?	
	<i>H. dasos</i>	Fusionnée	Plats subégaux	Simples ?	Segmenté ?	
	<i>P. maucheri</i>	Fusionnée	Cylindriques différenciés	Annelés	Segmenté	
	<i>P. problematicus</i>	Fusionnée	Plats subégaux	Annelés	Segmenté	
	<i>P. vogteli</i>	Fusionnée	Plats subégaux	? (voir chap. I)	? (voir chap. I)	
	<i>F. blocki</i>	Fusionnée	Cylindriques différenciés	? (voir chap. I)	Segmenté, avec un flagelle	
	<i>P. devonica</i>	Fusionnée	Cylindriques différenciés ?	Simples ?	?	
Mésozoïque	<i>P. gracilis</i>	Fusionnée	Cylindriques différenciés	Simples	?	Pantopoda
	<i>C. boissinensis</i>	Fusionnée	Cylindriques différenciés	Simples	?	
	<i>P. elmii</i>	Fusionnée	Cylindriques différenciés	Simples	Fusionné	
Faune moderne		Fusionnée	Cylindriques différenciés	Simples	Fusionné	

Bergström et al. (1980) sont les premiers à mentionner un pycnogonide fossile « à l'habitus moderne » (tubercules dorso-médians, proboscis piriforme, chelae réduites comme chez les Ammotheidae et les Ascorhynchidae), *P. devonica*, qu'ils placent parmi les Pantopoda, bien que les caractères diagnostiques qu'ils reconnaissent eux-mêmes (pattes cylindriques, abdomen réduit) ne sont pas observables sur le spécimen. D'autres fossiles paléozoïques sont

aussi considérés comme « modernes » par leurs descripteurs, ou par des auteurs ultérieurs (Bamber 2007b ; Kühl et al. 2013) : *P. vogteli*, pour son abdomen réduit et ses cinq paires de pattes (comme certaines espèces modernes), mais les auteurs reconnaissent des affinités alternatives avec *Haliestes dasos*, pour ses pattes aplaties ; *F. blocki*, pour ses pattes cylindriques et l'absence d'anneaux sur les processus, mais malgré son abdomen segmenté et son flagelle. Dans tous les cas, les relations avec la faune moderne restent inconnues.

En cela, les fossiles de La Voulte-sur-Rhône (Charbonnier et al. 2007b) constituent une importante nouveauté : ces fossiles possèdent toutes les caractéristiques des pantopodes (même si l'abdomen n'est pas conservé pour deux des trois espèces) et surtout présentent des affinités fortes avec les espèces modernes. Charbonnier et al. (2007b) et Bamber (2007b) ont même proposé d'assigner ces fossiles à des familles actuelles. Contrairement à Charbonnier et al. (2007b) qui les placent dans trois familles: Ammotheidae (ou Pycnogonidae) pour *P. gracilis*, Endeidae pour *E. elmii* et Colossendeidae pour *C. boissinensis*, Bamber (2007b) intègre les trois fossiles dans la famille Endeidae, du fait de l'absence des appendices céphaliques, et crée à l'occasion une nouvelle sous-famille (temporaire selon ses propres termes), les Paleoendeinae. Un hiatus de 250 MA sépare les fossiles du Paléozoïque (Dévonien inférieur, 400 MA) et ceux du Mésozoïque (Jurassique moyen, 160 MA).

### 3. Relations phylogénétiques

#### *Monophylie des pycnogonides et des pantopodes*

La monophylie des pycnogonides a été très largement acceptée depuis la description du taxon, grâce aux nombreuses autapomorphies du groupe : proboscis ovigères, pores sexuels coxaux (mais voir Zrzavý et al. 1998 sur ce dernier point). Les différentes études sur les données moléculaires (Arango 2002, 2003 ; Arango & Wheeler 2007 ; Nakamura et al. 2007 ; Arabi et al. 2010) (tableau 3) ont toutes confirmé la monophylie des pycnogonides.

La monophylie des pantopodes pose plus de problèmes : le principal caractère diagnostique, l'abdomen réduit, est peut-être partagé avec certains fossiles considérés comme non pantopode par Bamber (2007b), comme *Haliestes dasos* (Siveter et al. 2004) ; et aucune étude n'a démontré que les autres caractères diagnostiques (pattes cylindriques, absence d'anneaux sur les processus latéraux ; Bergström et al. 1980 ; Munilla 1999 ; Waloszek & Dunlop 2002 ; Bamber 2007b) étaient autapomorphiques. Les analyses phylogénétiques intégrant des fossiles (e.g. Siveter et al. 2004 ; Arango & Wheeler 2007) donnent toutes les

pantopodes paraphylétiques, mais avec de faibles soutiens. En outre, la préservation des fossiles, et en particulier de certains caractères clefs (e.g. l'abdomen), ne permet qu'un codage très incomplet des caractères fossiles.

Tableau 3. Les analyses phylogénétiques portant sur les pycnogonides.

	Marqueurs nucléaires	Marqueurs mitochondriaux	Caractères morphologiques	Spécimens	Méthodologie
<b>Arango (2002)</b>	-	-	45	38	Parcimonie
<b>Arango (2003)</b>	18S, 28S	-	45	15	Parcimonie, ML
<b>Arango &amp; Wheeler (2007)</b>	18S, 28S, H3	12S, 16S, CO1	78	63	Parcimonie, optimisation directe
<b>Nakamura et al. (2007)</b>	18S	-	-	36	ML, IB
<b>Arabi et al. (2010)</b>	18S, 28S	12S, 16S, CO1	-	35	ML, IB

### *Monophylie des familles*

Le nombre de familles reconnues par les auteurs a largement évolué avec le temps (tableau 4), jusqu'à ce que Bamber (2007b) propose la classification reprise sur Pycnabase et WoRMS (Bamber et al. 2018) et utilisée ici. Parmi les références originales, Bouvier (1923) reconnaît par exemple neuf familles, alors que Sars (1891) et Hedgpeth (1947) en reconnaissent huit. Fry (1978) propose jusqu'à 30 familles sur la base du coefficient général de similarité de Gower (1971).

Les critères utilisés pour ces classifications portent le plus souvent sur des caractères restreints aux appendices céphaliques (notamment leur présence ou leur absence) et quelques caractères sexuels (présence et forme des pores cémentaires, position des pores sexuels). Mais la labilité de ces caractères pourrait expliquer les désaccords. Elle se traduit dans certains cas par l'existence de taxons avec une combinaison de caractères retrouvés chez des familles morphologiquement très différentes, des « formes intermédiaires » selon Hedgpeth (1947) : par exemple, les *Pallenopsis* partagent avec les Callipallenidae des ovigères à 10 segments, avec les Phoxichilidiidae des tubes cémentaires fémoraux prononcés et une tête qui se prolonge au-dessus du proboscis, et avec ces deux familles à la fois la réduction des palpes. La séparation des familles Ammotheidae et Ascorhynchidae est également une question récurrente, car elles

Tableau 4. Evolution de la classification de pycnogonides au travers de quelques exemples.

Bamber et al. (2018)	Stock (1994)	Fry (1978)	Hedgpeth (1947)	Bouvier (1923)	Exemples de
Ascorhynchidae	Ammotheidae	Ascorhynchidae	Ammotheidae	Eurycyidae	<i>Ascorhynchus</i>
		Eurycyidae			
Ammotheidae		Ammotheidae		Ammotheidae	<i>Ammothea</i>
		Ammothellidae			<i>Ammothella</i>
		Tanystylidae	Tanystylidae		<i>Tanystylum</i>
Rhynchothoracidae	Rhynchothoracidae	Rhynchothoracidae			<i>Rhynchothorax</i>
Colossendeidae	Colossendeidae	Colossendeidae	Colossendeidae	Colossendeidae	<i>Colossendeis</i>
Austrodecidae	Austrodecidae	Austrodecidae		Decolopodidae	
Pycnogonidae	Pycnogonidae	Pycnogonidae		?	<i>Austrodecus</i>
Nymphonidae	Nymphonidae	Nymphonidae	Pycnogonidae	Pycnogonidae	<i>Pycnogonum</i>
Callipallenidae	Callipallenidae	Callipallenidae	Nymphonidae	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>
Pallenopsidae	Phoxichilidiidae	Callipallenidae	Pallenidae	Pallenidae	<i>Callipallene</i>
		Pallenopsidae			
Phoxichilidiidae			Ammotheidae	Phoxichilidiidae	
Endeidae	Endeidae	Endeidae	Endeidae	Endeidae	<i>Endeis</i>

+ 16 autres



partagent des chelae réduites, la présence de palpes, des ovigères à 10 articles, mais se distinguent par la spinulation des ovigères (plusieurs rangées de denticules chez les Ascorhynchidae, contre une spinulation lâche chez les Ammotheidae) et le dimorphisme sexuel des ovigères des Ammotheidae.

Les quelques études phylogénétiques (fig. 6, tableau 3) apportent des éléments de réponse. Ainsi, cinq familles sont retrouvées monophylétiques dans toutes les topologies publiées, avec d'excellents soutiens : Austrodecidae, Colossendeidae, Endeidae, Pallenopsidae et Pycnogonidae. Cependant, quelques difficultés demeurent :

- Les Phoxichilidiidae sont retrouvés paraphylétiques dès lors que *Phoxichilidium* est inclus dans l'analyse, celui-ci se retrouvant alors en groupe frère des Pycnogonidae (Arango & Wheeler 2007). Mais les représentants de ce genre étant rares, aucune autre étude n'a permis de tester à nouveau sa position phylogénétique.
- Le clade [Nymphonidae + Callipallenidae] est trouvé monophylétique dans les analyses avec une grande diversité de marqueurs et de taxons (Arango & Wheeler 2007 ; Nakamura et al. 2007 ; Arabi et al. 2010), mais les relations au sein de ce groupe restent obscures en l'absence de nœuds soutenus dans la plupart des analyses. Arabi et al. (2010) suggèrent la paraphylie des Callipallenidae avec de forts soutiens.
- Toutes les topologies montrent la paraphylie des Ammotheidae (incl. Ascorhynchidae) ; les Ascorhynchidae sont retrouvés monophylétiques, mais la monophylie des Ammotheidae reste incertaine : ils sont trouvés paraphylétiques avec de forts soutiens par Arango & Wheeler (2007) du fait de l'inclusion de *Rhynchothorax*, avec de faibles soutiens par Nakamura et al. (2007), et monophylétiques avec de faibles soutiens par Arabi et al. (2010).
- Le genre *Rhynchothorax* se place au sein des Ammotheidae dans Arango & Wheeler (2007), et comme groupe frère des Pycnogonidae dans Nakamura et al. (2007). Ces animaux étant rarement collectés, seules trois séquences sont disponibles pour ce taxon (Histone H3, 18S et 28S), ce qui n'est pas suffisant pour conclure quant à sa position phylogénétique.

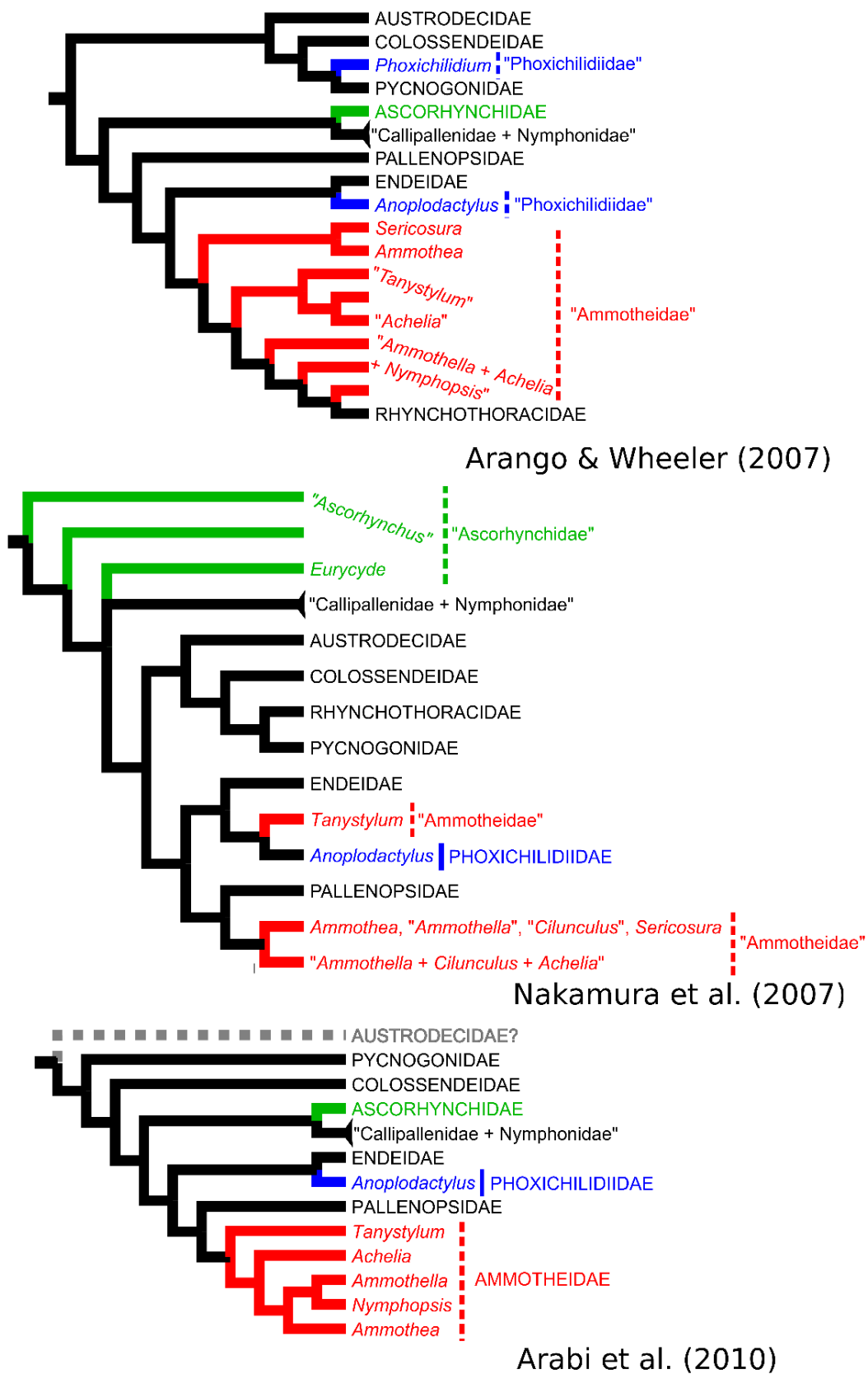


Figure 6. Topologies obtenues par Arango & Wheeler (2007), Nakamura et al. (2007) et Arabi et al. (2010). Les noms entre guillemets correspondent à des taxons paraphylétiques dans la topologie.

*Relations interfamiliales*

Plusieurs auteurs ont utilisé des caractères supposés diagnostiques pour proposer une classification supra-familiale (e.g. Bouvier 1923 ; Bamber 2007b). Mais ces caractères, et en particulier les appendices céphaliques, sont présents ou absents selon presque toutes les combinaisons imaginables, empêchant la formulation d'une unique classification intuitive. De ce fait, aucune de ces classifications n'a été reprise de manière durable. Hedgpeth (1947) considérait même que la phylogénie des pycnogonides ne pouvait pas être représentée par un arbre, mais par un « buisson » (i.e. non dichotomique ; fig. 7).

Plusieurs auteurs ont proposé une histoire évolutive des pycnogonides en supposant une tendance à la réduction progressive des appendices céphaliques au cours du temps. Selon ces hypothèses, qui reposent souvent sur une vision gradiste de l'évolution, les formes possédant tous les appendices céphaliques seraient les plus « primitives », alors que les formes dépourvues de tout appendice, comme les Pycnogonidae et les Endeidae, seraient les plus « évoluées » (Hedgpeth 1955 ; Stock 1994 ; Munilla 1999). Mais encore une fois, les « formes primitives » et les chemins évolutifs de réduction progressive varient d'un auteur à l'autre : Hedgpeth (1955) proposait les Nymphonidae, tandis que Stock (1994) leur préférait les Ammotheidae (fig. 7). Bouvier (1910 ; 1923) proposa de son côté que les pycnogonides étaient issus de quatre ordres (Ascorhynchomorphes, Colossendeidomorphes, Nymphonomorphes, Pycnogonomorphes) qui provenaient des pycnogonides « primitifs » polymères qui auraient subi une réduction du nombre de pattes au cours de l'évolution. Bouvier (1910) prédisait d'ailleurs la découverte d'un Ascorhynchomorphe décapode, mais un tel pycnogonide n'a pas encore été découvert. Cette vision gradiste de l'évolution des pycnogonides a été abandonnée, mais l'idée d'une réduction progressive du nombre d'appendices céphaliques a persisté (e.g. Munilla 1999). Les études récentes n'apportent cependant que peu d'informations sur les relations supra-familiales chez les pycnogonides : seul un regroupement entre Ammotheidae, Ascorhynchidae, Callipallenidae, Endeidae, Nymphonidae, Pallenopsidae et Phoxichildiidae a été retrouvé à la fois dans des analyses sur les données mitochondriales et nucléaires (Arabi et al. 2010), bien que le résultat soit peu robuste. Les autres relations interfamiliales restent non résolues en l'absence de soutien fort et de répétition entre les analyses (Arango & Wheeler 2007 ; Nakamura et al. 2007 ; Arabi et al. 2010) (fig. 6).

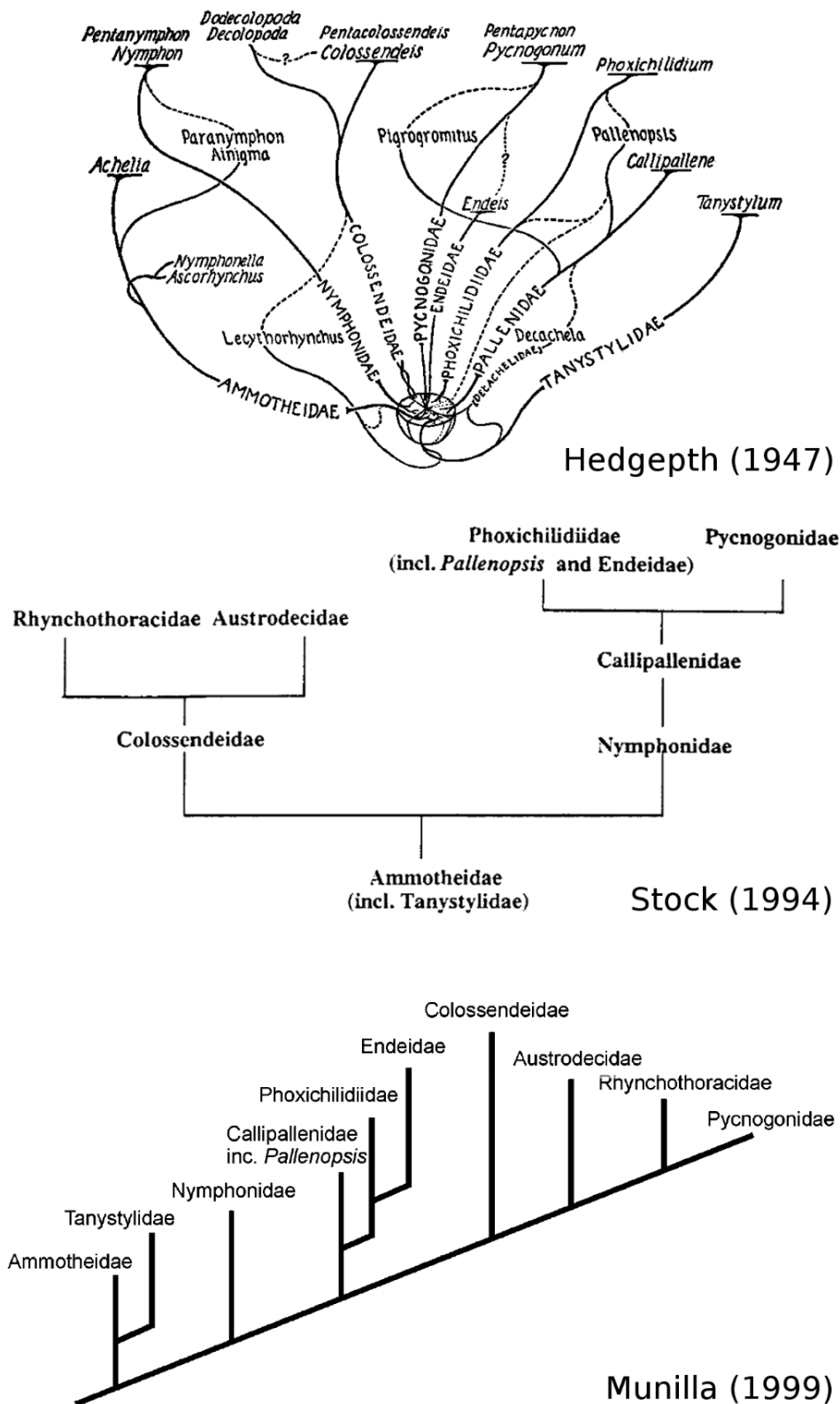


Figure 7. Opinions d'Hedgpeth (1947), Stock (1994) et Munilla (1999) sur les relations interfamiliales des pycnogonides, avant les premières analyses phylogénétiques.

## II. Enjeux

### A. Pourquoi étudier les pycnogonides ?

L'étude des pycnogonides souffre d'un faible intérêt de la part des scientifiques, qui considèrent souvent le taxon comme un groupe « aberrant », voire anecdotique. Ainsi, Hedgpeth (1947) présentait les pycnogonides comme « *an anomalous class or subphylum of marine arthropods, unknown except by name to most of zoologists. They are of no economic importance to man, and of little discernible significance in the natural order of things.* ». Et R. N. Bamber d'ajouter : « *If all the pycnogonids on Earth were to vanish tomorrow, I would be one of the five organisms left who gave a damn.* » (Horton et al. 2015). Le groupe connaît néanmoins un regain d'intérêt ces dix dernières années, du fait de leur position clef au sein des arthropodes. Par exemple, en tant que seul représentant des chélicérates à présenter une larve marine à trois paires d'appendices (à l'instar des larves nauplius des crustacés), ils peuvent apporter de précieux indices sur le développement larvaire des premiers arthropodes (Brenneis et al. 2017) ; et ils constituent un groupe modèle possible pour étudier les réarrangements du génome mitochondrial, du fait de leur fréquence et de leur diversité (Arabi et al. 2010, 2012).

Dans ce contexte, le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) peut se prévaloir d'avoir une importante collection de pycnogonides, aussi bien de spécimens historiques, que collectés lors des expéditions récentes : *La Planète revisitée* (Indo-Pacifique et Caraïbes) (<https://www.mnhn.fr/fr/recherche-expertise/lieux/planete-revisitee>), *Tropical Deep-Sea Benthos* (Indo-Pacifique) (<https://www.mnhn.fr/fr/recherche-expertise/lieux/tropical-deep-sea-benthos>) ou Antarctiques (CEMARC, POKER, REVOLTA). Cette collection, variée géographiquement et taxonomiquement, est idéale pour étudier la diversité du groupe et son histoire évolutive.

### B. Objectifs

Ma thèse s'articule sur trois volets qui permettent de décrire la biodiversité présente et passée du groupe, ainsi que son histoire évolutive : (i) la description de fossiles à une période charnière de l'évolution des pycnogonides ; (ii) les relations phylogénétiques au sein et entre les grandes lignées ; et (iii) la biodiversité actuelle du taxon et notre faible connaissance de celle-ci. Elle s'appuie sur des outils de la systématique moderne, notamment de visualisation (outil photographique et traitement informatique des images), de séquençage ADN (NGS, *Next*

*Generation Sequencing*) et d'estimation de la biodiversité (ABGD, EstimateS ; Puillandre et al. 2012 ; Colwell et al. 2013), ainsi que sur la diversité des spécimens rapportés des expéditions organisées par le MNHN. Cette approche pluridisciplinaire vise à mettre en avant les pycnogonides comme un groupe d'intérêt majeur pour l'étude de la biodiversité et l'évolution des métazoaires marins, avec l'espoir que ces recherches servent de pivot pour lancer de nouvelles pistes d'étude sur ce taxon.

### ***1. Faune fossile du Jurassique supérieur***

La ressemblance frappante entre les taxons modernes et mésozoïques et le hiatus de 250 MA qui sépare les fossiles du Hunsrück (Paléozoïque) et de La Voulte-sur-Rhône (Mésozoïque) laissent penser que les pantopodes se sont diversifiés durant le hiatus Dévonien-Jurassique suite à l'extinction de la faune non pantopode (Charbonnier et al. 2007b). Cette hypothèse est corroborée par les arbres phylogénétiques, qui montrent une branche très longue entre la séparation des pycnogonides des autres arthropodes et l'ancêtre commun des pantopodes actuels. Les données moléculaires suggèrent une origine récente des pantopodes par rapport à l'émergence des pycnogonides, et une diversification rapide des pantopodes au niveau familial laissant peu de temps pour l'installation d'autapomorphies (notamment moléculaires) (Arabi et al. 2010).

Cependant, la faune de pantopodes mésozoïques se limite pour l'instant aux trois espèces décrites de La Voulte-sur-Rhône (Jurassique moyen). Il s'agissait probablement d'un milieu profond, aphotique ou dysphotique (Charbonnier et al. 2007a, b, 2009). A l'inverse, les faunes plus anciennes comme celle de Hunsrück (Dévonien inférieur) suggèrent un milieu moins profond (moins de 100m) (Rust et al. 2016). Pour savoir si la différence entre les faunes mésozoïque et paléozoïque correspond à une véritable transition, et non pas à une restriction des pantopodes aux eaux profondes dans le registre fossile, il était nécessaire de montrer que les pantopodes du Jurassique sont également présents et diversifiés dans les eaux moins profondes. A ce titre, les fossiles non décrits de Solnhofen en Bavière (Waloszek & Dunlop 2002 ; Dunlop & Bechly 2015), qui proviennent d'environnements peu profonds autour de lagons du Jurassique supérieur en Europe (Tithonien, ~150 MA ; Barthel et al. 1990) représentaient un matériel d'étude tout à fait remarquable. Leur faible préservation a toutefois nécessité le développement d'outils photographiques facilitant la visualisation et l'interprétation des quelques structures conservées. Dans un premier chapitre, nous présentons

l'approche de microtopographie, qui nous a permis d'identifier des structures difficilement décelables à l'œil nu, et ainsi de mettre en évidence les affinités entre la faune de Solnhofen et les taxons actuels.

## ***2. Relations phylogénétiques entre et au sein des familles***

La phylogénie des pycnogonides n'a pas fait l'objet de nouvelle étude depuis Arabi et al. (2010). Les relations entre les différentes familles de pycnogonides, et au sein des familles, restent donc en grande partie irrésolues. Les données sur la morphologie (Arango 2002 ; Arango & Wheeler 2007) ont apporté peu d'informations, notamment du fait de l'importante quantité de caractères portés par les appendices céphaliques, responsables des hauts niveaux d'homoplasie (Arango & Wheeler 2007 ; Bamber 2007b) et dont l'absence a parfois empêché le codage d'autres caractères liés (7% de données non applicables chez Arango & Wheeler 2007). Peu de marqueurs moléculaires sont actuellement disponibles pour l'étude des pycnogonides, les analyses les plus importantes intégrant six marqueurs (trois nucléaires, trois mitochondriaux) (Arango & Wheeler 2007 ; Arabi et al. 2010). De plus, les données moléculaires disponibles ne sont pas toujours de bonne qualité, avec des erreurs liées à un nettoyage insuffisant, des contaminations ou la présence de séquences chimériques (Bamber 2007b ; Arabi et al. 2010). Enfin, rares sont les analyses phylogénétiques prenant en compte les inversions du biais de composition en base des gènes mitochondriaux, un phénomène connu pour favoriser les artefacts de reconstruction en raison des changements convergents des contraintes mutationnelles (Hassanin et al. 2005 ; Hassanin 2006 ; Arabi et al. 2010, 2012). Dans un deuxième chapitre, nous montrons qu'une analyse phylogénétique utilisant seulement les séquences de l'extrémité 5' du gène de la première sous-unité de la cytochrome c oxydase (CO1) et du gène de la sous-unité ribosomique 18S (18S), ainsi qu'un échantillonnage taxonomique riche, permettent de retrouver la monophylie des Ammotheidae avec un fort soutien, à condition d'identifier au préalable les éventuels problèmes de composition en base dans les marqueurs mitochondriaux (CO1). En revanche, l'utilisation de ces deux marqueurs apporte très peu de signal pour résoudre les relations interfamiliales, du fait de la saturation mutationnelle du gène mitochondrial CO1 et du faible pouvoir résolutif du gène nucléaire 18S à cette échelle.

Pour répondre à ces problèmes, nous avons réalisé, comme détaillé dans le troisième chapitre, l'assemblage du génome mitochondrial de 103 spécimens (pour 9 des 11 familles

connues) grâce à un séquençage *shotgun* de type Illumina et un multiplexage des échantillons. Cette approche a été menée en s'appuyant sur le fait que les molécules d'ADNmt sont présentes en très grandes quantité dans les extraits d'ADN. L'alignement des génomes mitochondriaux garantit une importante quantité de caractères informatifs pour les phylogénies car son évolution est connue pour être beaucoup plus rapide que le génome nucléaire (Pisani et al. 2013). De plus, ces nouvelles séquences nous permettent d'apporter un nouveau regard sur l'évolution du génome mitochondrial en étudiant plus précisément le lien entre les changements de composition en bases et les réarrangements génomiques.

### **3. Une biodiversité actuelle méconnue**

La diversité des pycnogonides reste encore largement à découvrir, comme le suggère l'absence de saturation sur la courbe du nombre d'espèces cumulées depuis 1762 (fig. 8). Appeltans et al. (2012) ont d'ailleurs estimé qu'il existe entre 2486 et 3557 espèces de pycnogonides, ce qui représente 177 à 253% des espèces actuellement décrites. Malheureusement, les experts se font rares, et le rythme des descriptions est retombé à un niveau très faible, comparable à la période 1881-1937 (fig. 8), c'est-à-dire avant l'arrivée de la génération qui a le plus développé la taxonomie moderne du groupe (e.g. J. W. Hedgpeth, J. H. Stock, C.A. Child, F. Arnaud, R. N. Bamber, F. Krapp). Autant dire que s'il y a eu un âge d'or de la taxonomie des pycnogonides (1938-1996 ; fig. 8), celui-ci semble révolu.

Notre connaissance de la diversité des pycnogonides est notamment limitée par des biais géographiques dans l'échantillonnage et la collecte des pycnogonides. La faune la mieux étudiée est de loin celle d'Antarctique : étant l'un des premiers groupes décrit de l'océan Austral, les pycnogonides en sont devenus un groupe emblématique (cf. le logo de *Census of Antarctic Marine Life*). Ils sont par ailleurs nettement plus « visibles » dans l'océan Austral, du fait qu'ils y sont collectés en grande quantité (Arnaud & Bamber 1987), et qu'il existe un grand nombre d'espèces de grande taille (plusieurs centimètres d'envergure), voire géantes (en particulier chez les Colossendeidae, avec un record de 70 cm d'envergure pour un *Colossendeis colossea* des collections de la *Smithsonian Institution* ; Arnaud & Bamber 1987). Enfin, la curiosité pour la faune Antarctique a été renforcée par la présence de sept des neuf espèces polymères (Bouvier 1910 ; Arnaud & Bamber 1987). Les pycnogonides sont ainsi traditionnellement considérés comme un taxon phare de la biologie marine antarctique, et le nombre d'études sur des espèces ou groupes d'espèces antarctiques sont légion : en génétique



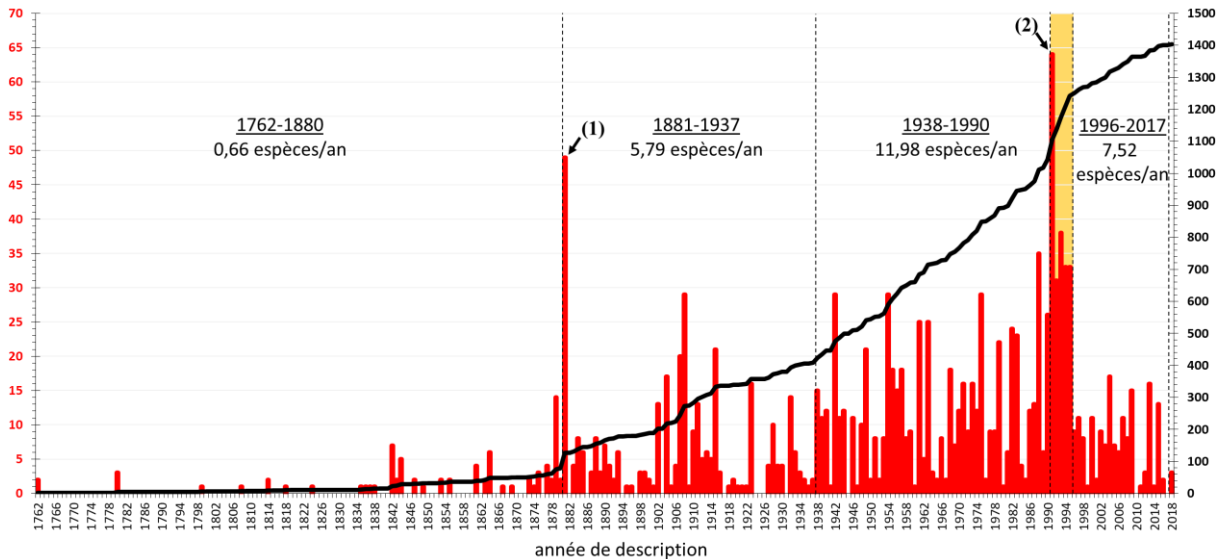


Figure 8. Courbe d'accumulation des espèces de pycnogonides décrites depuis 1762. Sont montrés le nombre de descriptions par année (histogramme, échelle de gauche) et la courbe d'accumulation d'espèces (courbe, échelle de droite). Les deux pics les plus importants sont signalés par une flèche : (1) Hoek (1881a, b) et les spécimens du *Willem Barents* et du *Challenger* (26 espèces décrites), Dohrn (1881) et sa monographie des pycnogonides du golfe de Naples (18 espèces), et Wilson (1881) et les spécimens rapportés par le *Blake* des côtes des Etats-Unis (5 espèces) ; (2) principalement Stock (1991b, c) et ses rapports sur les spécimens des expéditions *Tropical Deep-Sea Benthos* du MNHN, ex-Musorstom en Nouvelle-Calédonie (37 espèces) et Nakamura & Child (1991) et leur inventaire des environs du Japon (20 espèces décrites). Les cinq aires du graphique (séparées par une ligne en pointillé) correspondent à des périodes de temps durant lesquelles le nombre de descriptions a été relativement stable (à l'œil d'après la courbe d'accumulation) ; à chaque fois, le nombre moyen d'espèces décrites durant cette période est indiqué. Les cinq années surlignées en orange correspondent aux « cinq années dorées » des pycnogonides (1991-1995), au cours desquelles 199 espèces de pycnogonides ont été décrites, i.e. 14,2% de la faune connue actuellement (en moyenne 39,8 espèces par an !). Les données sont extraites de Pycnobase (Bamber et al. 2018) et complétées par des noms non référencés. Seules les espèces valides sont prises en compte, les années de description sont celle de l'autorité.

des populations (e.g. Arango et al. 2011 ; Soler-Membrives 2017 ; Collins et al. 2018), en taxonomie intégrative (e.g. Krabbe et al. 2010 ; Dietz et al. 2013 ; Weis et al. 2014 ; Dietz et al. 2015), en physiologie (Lane et al. 2017). Au final, ce sont quelques 268 espèces de pycnogonides qui sont connues de l'océan Austral (Munilla & Soler-Membrives 2009, 2015, Cano & Lopez-Gonzalez 2013), soit 19,1% de la faune totale décrite. Cependant, si les pycnogonides antarctiques ont cette réputation d'être bien connus (Hedgpeth 1948), ce sont en fait seulement les formes géantes et abondantes qui ont été massivement collectées et étudiées. Au final, le corpus d'espèces ayant fait l'objet d'études variées est assez faible. *Colossendeis megalonyx*, *Nymphon australe* et *Pallenopsis patagonica* sont les espèces les plus étudiées (e.g. Weis et al. 2014 ; Dietz et al. 2015 ; Soler-Membrives et al. 2017). Mais l'Antarctique recèle aussi des espèces plus rares ou plus petites, par exemple chez les *Anoplodactylus* ou les *Rhynchothorax* (Child 1995a, b), dont nous savons bien peu de choses. En quittant le cercle

polaire antarctique, la situation devient très différente : les populations sont rarement denses et les espèces sont de plus petites tailles (Arnaud & Bamber 1987 ; Stock 1986) ; la diversité taxonomique et la biologie des espèces y sont très peu connues. La faune Nord Atlantique a bénéficié d'un effort historique plus important (e.g. Wilson 1878 ; Child 1994b, 1995a, b), qui a permis de décrire de nombreuses espèces en Europe et en Amérique du Nord. De même dans les régions tropicales, l'Atlantique Ouest tropical a la réputation d'avoir été bien exploré (Hedgpeth 1948 ; Stock 1986), alors que les autres régions, telles que l'Indopacifique et les côtes ouest africaines, restent encore très peu connues. Pourtant, de nombreuses nouvelles espèces ont récemment été découvertes au Caraïbes (Child 2004 ; Müller & Krapp 2009) et nos connaissances sur la répartition des espèces sont encore très limitées. Dans un quatrième et dernier chapitre, nous nous appuyons sur les collectes réalisées en Martinique (Petites Antilles Françaises) durant l'expédition Madibenthos pour mettre à l'épreuve le niveau de connaissance des pycnogonides de l'Atlantique Ouest tropical, décrire la diversité des pycnogonides côtiers martiniquais et estimer la diversité encore à découvrir autour de l'île et dans les Caraïbes.





*Haliestes dasos*  
Siveter, Sutton, Briggs & Siveter, 2014  
SILURIEN

*Palaeoisopus problematicus*  
Broili, 1928  
DÉVONIEN

*Palaeopycnogonides gracilis*  
Charbonnier, Vannier & Riou, 2007  
JURASSIQUE

*Pycnogonum littorale*  
(Ström, 1762)  
ACTUEL

# CHAPITRE I - Fossiles de Solnhofen (Bavière, Allemagne)

*Recto* : exemples de fossiles de pycnogonides, caricature.

## Contexte du projet

Jusqu'à maintenant, les phylogénies portant sur les pycnogonides n'ont jamais inclus la dimension temporelle, puisque les fossiles du groupe ne pouvaient pas être utilisés comme points de calibration, soit en raison de leur importante divergence morphologique avec les espèces actuelles (fossiles paléozoïques), soit du fait de leur incomplétude, empêchant ainsi leur assignation taxonomique (fossiles mésozoïques). Pour résoudre ce problème, nous souhaitons à l'origine analyser plus en détail les fossiles décrits de La Voulte-sur-Rhône, en se servant du CT-scan de la plateforme AST-RX (*e.g.* Clément et al. 2012 ; Audo et al. 2014) afin de mettre en évidence des structures potentiellement déterminantes (ovigères, pores sexuels, etc.) pour tester les hypothèses de Charbonier et al. (2007b). Cependant, ces spécimens ont été entre-temps retirés des collections du Muséum (rapportés à La Voulte-sur-Rhône pour raisons juridiques), nous empêchant de mettre en œuvre ce projet.

Suite à un entretien avec Sylvain Charbonnier (MNHN), impliqué dans le projet d'origine, nous avons appris qu'un pycnogonide fossile de Solnhofen avait été étudié au *Natural History Museum* (Londres) par Jason Dunlop (Museum für Naturkunde, Berlin) en 2006 sans que cela aboutisse à une publication. Bien que mal préservé, ce fossile a pu livrer quelques détails cruciaux grâce à l'approche de microtopographie développée par Denis Audo (Yunnan University, Kunming). Nous sommes ensuite partis à la recherche d'autres fossiles qui reposaient dans deux autres Muséums en Allemagne (Jura-Museum, Eichstätt et Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart). La richesse de ces collections, leurs caractères typiques des pantopodes et leur complémentarité avec la faune de la Voulte-sur-Rhône nous ont incités à proposer une description de cette faune.

## Solnhofen

Solnhofen est probablement l'un des *Konservat Lagerstätten* les plus connus avec Burgess et Ediacara, notamment pour l'emblématique holotype d'*Archaeopteryx lithographica* Mayer, 1861 (Barthel et al. 1990), aujourd'hui conservé au *Natural History Museum*. Solnhofen se trouve en Bavière (Allemagne), au sud du Jura franconien, entre Nuremberg et Munich (fig. 5). Il s'agit en vérité de plusieurs sites dans la région du village de Solnhofen, dont le site de Solnhofen proprement dit, et d'autres sites tels que Eichstätt ou Nusplingen. La géologie de la région est caractérisée par ses *Plattenkalke*, nom désignant en allemand des couches de calcaire



Figure 9. Une carrière de Solnhofen au début du XX<sup>e</sup> siècle. Remarquez la stratification continue, caractéristique des Plattenkalke. D'après Viohl (1996).

épaisses et continues sur de grandes distances (jusqu'à plusieurs kilomètres) (fig. 9). La roche des *Plattenkalke* est utilisée par l'homme depuis le Néolithique, et les Romains y creusèrent les premières carrières. Les découvertes accumulées depuis des siècles expliquent la grande richesse des collections de Solnhofen, malgré une faible densité de fossiles *in situ* (Barthel et al. 1990).

Les fossiles de Solnhofen sont des vestiges de l'Europe du Jurassique supérieur (Tithonien, ~ 150 MA), alors qu'elle formait un vaste archipel tropical (fig. 10). Celui-ci présentait de nombreux lagons peu profonds (30-60 m) relativement isolés de la mer et des courants de la Téthys. Les fonds de ces lagons étaient donc probablement stagnants, et la forte évaporation aurait favorisé la production d'un milieu hypersalin, impropre à la vie (Barthel et al. 1990) notamment celle des charognards, ce qui a probablement facilité la fossilisation (fig. 11). Les spécimens fossilisés étaient au moins pour une partie d'entre eux parautochtones, vivant sur les récifs coralliens ou les monticules de porifères (Viohl 1996), même si quelques



Figure 10. L'Europe au Jurassique supérieur (Tithonien, ~150 MA), avec position de Solnhofen. Les contours des frontières politiques actuelles sont indiqués par un tracé gris. ©2012 Colorado Plateau Geosystems.

apports de l'océan ne sont pas à exclure (Barthel et al. 1990). On suppose que les spécimens fossilisés étaient emportés de leur habitat par de rares tempêtes, qui les entraînaient dans les fonds toxiques où ils mouraient (Barthel et al. 1990 ; fig. 12). Les traces en spirale retrouvées près de certains fossiles ont même saisi dans le calcaire la réaction de panique due au choc toxique (Barthel et al. 1990).

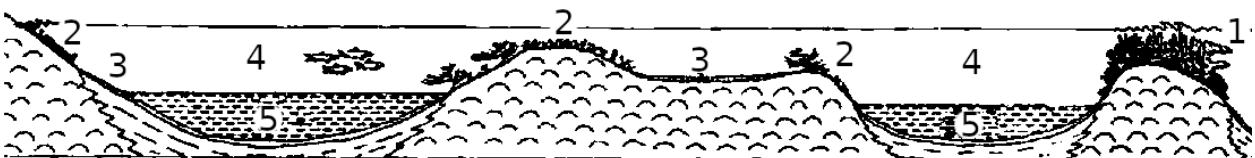


Figure 11. Habitats marins dans la région de Solnhofen entre le Kimméridgien supérieur et le Tithonien inférieur. 1 : récifs coralliens ; 2 : fonds durs colonisés d'éponges, d'algues et d'octocoralliaires ; 3 : fond meuble ; 4 : eaux de surface moins salines que les fonds de lagons ; 5 fonds stagnants hypersalins. Modifié d'après Viohl (1996).



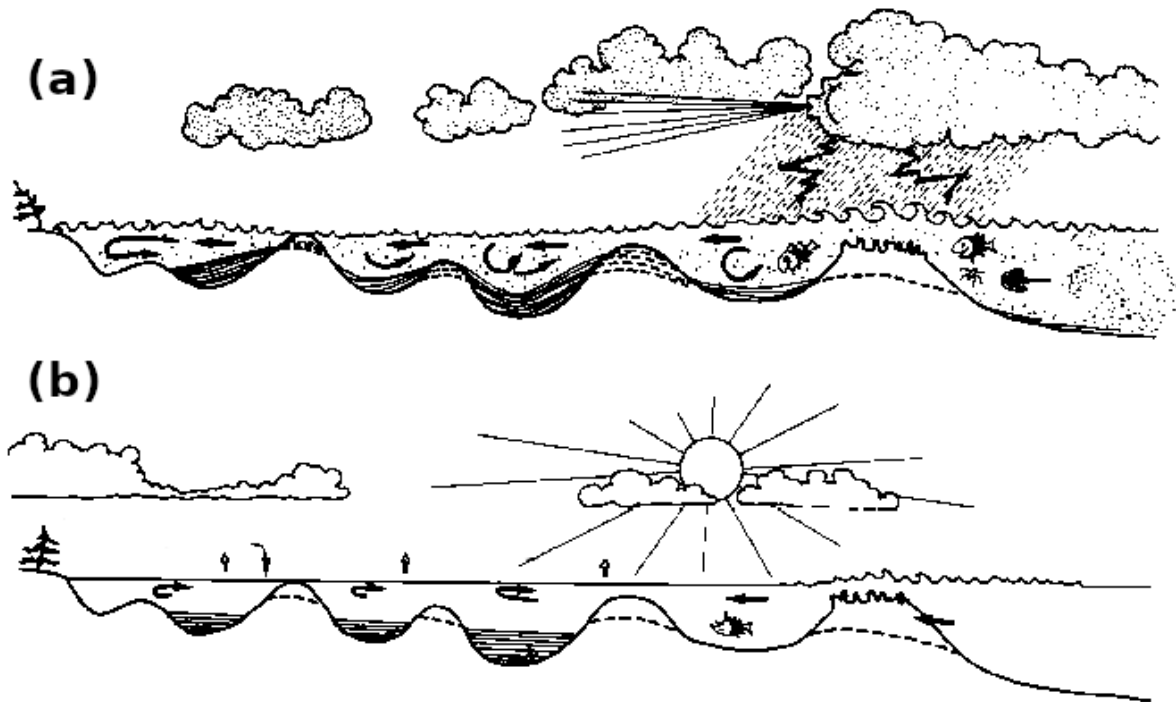


Figure 12. Théorie de Barthel et al. (1990) sur l'arrivée des spécimens de Solnhofen dans les fonds de lagons hypersalins et la formation du *Plattenkalk*. Les spécimens fossilisés sont transportés depuis leur habitat vers les fonds de lagon par d'importantes tempêtes (a). Les corps sont enfouis dans les sédiments. Ceux-ci s'accumulent lentement et se stratifient du fait du faible apport en eau de l'océan et de l'évaporation dans les lagons (b). Les flèches dans l'eau indiquent les transports de sédiments ; les flèches dans l'air indiquent l'évaporation et les précipitations. Modifié d'après Barthel et al. (1990).

Les fossiles sont aussi bien ceux d'organismes terrestres, comme les « reptiles » (lacertiens, rhynchocéphales, dinosaures, ptérosaures, crocodiliens), insectes, arachnides, plantes vasculaires, que d'organismes marins tels que les « poissons » (chondrichthyens, actinoptérygiens), « crustacés » (cirripèdes, malacostracés, ostracodes), mollusques (céphalopodes, gastéropodes, bivalves), annélides, bryozoaires, cnidaires, échinodermes, éponges (Barthel et al. 1990)... De chélicérates marins, on ne connaissait jusqu'à maintenant que des limules, dont le genre *Mesolimulus*.

Plusieurs fossiles de Solnhofen ont été identifiés comme des pycnogonides ; pourtant, la majorité de ces identifications étaient inexactes : au moins deux fossiles, *Pentapalaeopycnon inconspicua* Hedgpeth, 1978 et *Pycnogonites ucinatus* Quenstedt, 1852, ont été originellement fossiles non décrits étiquetés « pycnogonides » sont aussi dans la même situation (*e.g.* spécimen JME-SOS 6289 du Jura-Museum, Eichstätt ; fig. 13). Ces fossiles sont le plus souvent des décrits à tort comme des pycnogonides (Bergström et al. 1980 ; Dunlop et al. 2015) ; d'autres

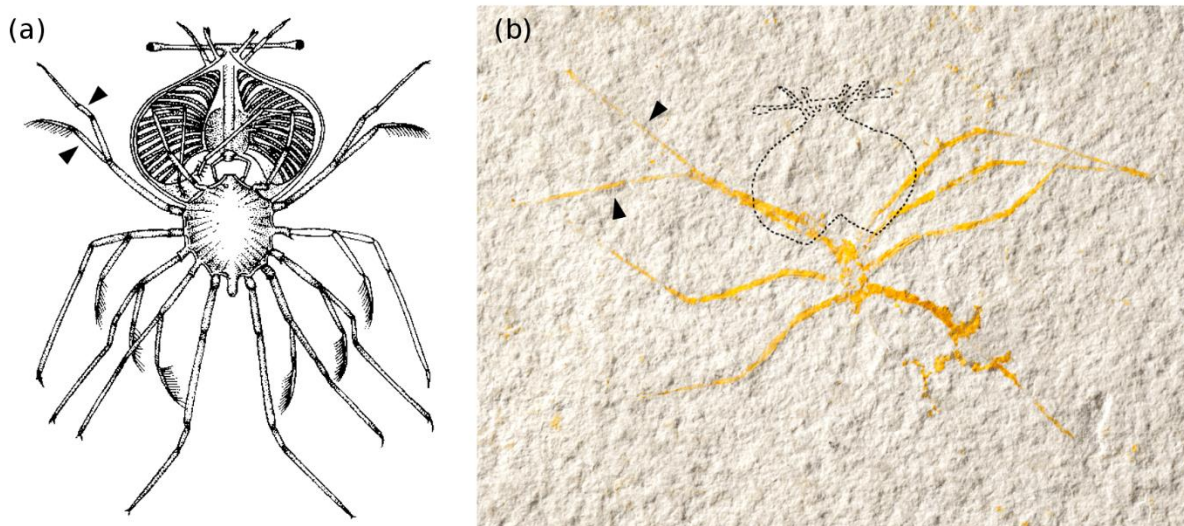


Figure 13. Morphologie d'un phyllosome (larve de langouste) (a), et le fossile JME-SOS 6289 (Jura Muséum, Eichstätt), un phyllosome fossile originellement identifié comme un pycnogonide (b). L'emplacement supposé de la tête du fossile en (b) de son vivant est indiqué par des tirets, et les flèches mettent en évidence les appendices biramés. La photo a été modifiée (saturation et contraste) pour mieux faire ressortir le fossile. Dessin de phyllosome d'après Brusca & Brusca (2003). Photo D. Audo.

fossiles de phyllosomes (larves de Palinuridae) dont la tête a été perdue (fig. 13a), leur donnant ainsi l'aspect d'un animal au corps réduit portant quatre ou cinq paires de pattes. Ces « faux pycnogonides » peuvent souvent être détectés grâce à leurs appendices biramés (fig. 13). D'autres fossiles de pycnogonides ont été cités (Waloszek & Dunlop 2002 ; Dunlop & Bechly 2015) mais n'avaient pas encore été décrits.

## Enjeux et implications

Les fossiles de Solnhofen revêtent un intérêt tout particulier pour comprendre l'évolution des pycnogonides puisqu'ils représentent la deuxième faune fossile mésozoïque connue pour le groupe. Elle n'est postérieure que d'environ 10 MA à la faune de La Voulte-sur-Rhône (Charbonnier et al. 2007b), mais s'en distingue par un environnement moins profond : en supposant que les fossiles soient parautochtones, ils devaient vivre sur les bords des lagons, c'est-à-dire à seulement quelques dizaines de mètres de profondeur tout au plus. Le fait que seuls des pantopodes soient trouvés à La Voulte-sur-Rhône et à Solnhofen indique que les pantopodes étaient déjà majoritaires parmi les pycnogonides, voire en étaient les seuls représentants, comme aujourd'hui.

En montrant qu'au contraire la plupart des fossiles paléozoïques n'étaient probablement pas des pantopodes, nous suggérons qu'une importante transition de faune s'est produite entre

le Dévonien (dernière faune Paléozoïque, celle d'Hunsrück) et le Jurassique (Mésozoïque) en lien avec un évènement évolutif majeur (extinction massive ?). Compte tenu de la diversité déjà importante des familles actuelles dans les deux faunes jurassiques, on peut proposer que cet évènement soit à l'origine d'une radiation des pantopodes.

## ARTICLE 1

(Soumis a *Journal of Systematic Palaeontology*)

---

### 150-million-year-old sea spiders (Pycnogonida: Pantopoda) of Solnhofen

Romain Sabroux<sup>1\*</sup>, Denis Audo<sup>2,3</sup>, Sylvain Charbonnier<sup>4</sup>, Laure Corbari<sup>1</sup>, Alexandre Hassanin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut de Systématique Évolution Biodiversité (ISYEB, UMR 7205), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, 57 rue Cuvier, CP 51, 75005 Paris, France.

<sup>2</sup> Yunnan Key Laboratory for Palaeobiology, Yunnan University, China

<sup>3</sup> MEC International Joint Laboratory for Palaeobiology and Palaeoenvironment, Yunnan University, China

<sup>4</sup> Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, MNHN, CNRS, 57 rue Cuvier, CP 38, 75005 Paris, France.

\*Corresponding author: [romain.sabroux@mnhn.fr](mailto:romain.sabroux@mnhn.fr)

---

#### ABSTRACT

Sea spiders (Pycnogonida) are strange arthropods characterized by an original morphology, including reduced body, egg-carrying appendages and a proboscis. This peculiar body plan dates at least as early as the first undoubted occurrence of the group, 425 million years ago. All extant species belong to the order Pantopoda, well characterized by cylindrical legs and unsegmented abdomen. Paleozoic fossils are much more diversified, and exhibit features very different from pantopod morphology such as segmented abdomen, limbs specialized to swim or even flagellum. The few Mesozoic fossils from the single Jurassic palaeoenvironment of La Voulte-sur-Rhône (south-eastern France) have instead strong affinities to Pantopoda.

Here, we investigate the morphology of nine sea spider fossils using a new photographic protocol to put in evidence volumes in fossils, combining focus stacking and differential colorization. We describe two new species of fossil pycnogonids from the Late Jurassic of Solnhofen (southern Germany): *Colossopantopodus nanus* n. sp. is closely allied to a large species from La Voulte-sur-Rhône, but distinct by its smaller size; the other, *?Eurycyde golem* n. sp., is the first known fossil representative of the extant family Ascorhynchidae. Seven

additional specimens, too poorly preserved for a taxonomic description, are illustrated. The comparisons reveal that the shallow lagoons of Solnhofen contained a diverse assemblage of pantopods. Altogether with the fauna of La Voulte-sur-Rhône, the results suggest that Pantopoda became the dominant pycnogonid taxon of both deep and shallow marine waters after the Jurassic.

Keywords: Pycnogonida – Ascorhynchidae – Colossendeidae – Late Jurassic – Solnhofen – Konservat-Lagerstätte

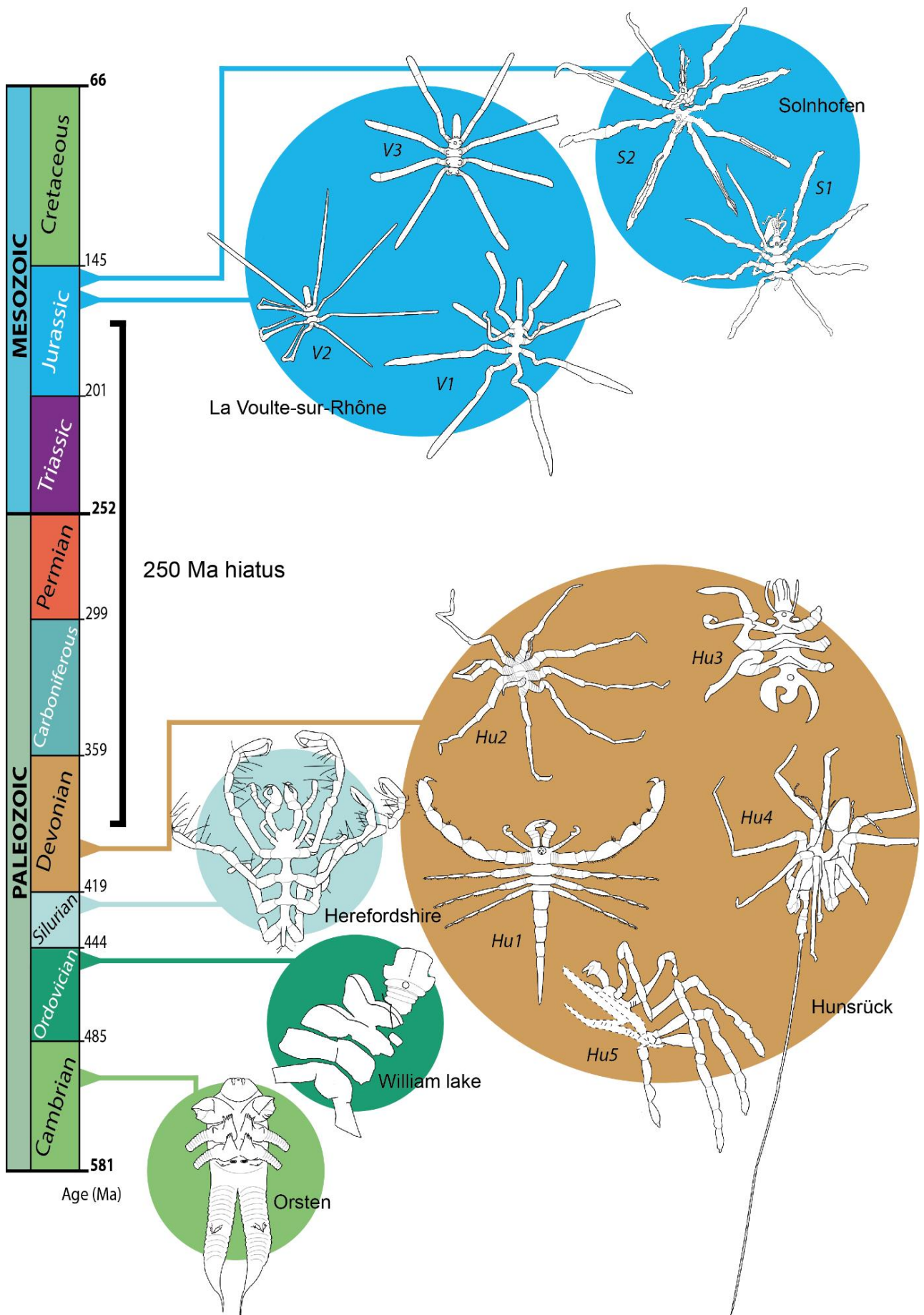
## INTRODUCTION

Sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) represent *c.* 1,400 extant species, occurring in all marine environments at any depth (Bamber et al. 2018). Their fossil record (fig. 1) is attested at least as early as the Late Silurian (*c.* 425 Ma) (Siveter et al. 2004) but could date back to the Late Ordovician (*c.* 450 Ma) (Rudkin et al. 2013) or Late Cambrian (*c.* 500 Ma) (Waloszek & Dunlop 2002). Sea spiders are considered as an early offshoot of chelicerates (sister-group of Euchelicerata, i.e. horseshoe crabs and arachnids) (Brusca & Brusca 2003; Regier et al. 2010) but are treated as a separate subphylum of arthropods by some authors (Hedgpeth 1948; Dunlop & Arango 2005).

Extant pycnogonids are morphologically quite diverse, with variation in the number of appendages, including walking legs (from 8 to 12) and cephalic appendages – an uncommon trait among arthropods. They possess also several highly derived morphological characters: walking legs containing part of the reproductive and digestive systems; proboscis for suction feeding; reduction and loss of segmentation of the abdomen. Besides, in most of families, males take care of the fertilized eggs on their specialized ovigerous legs (Arnaud & Bamber 1987). All extant sea spiders belong

to the order Pantopoda Gerstäcker, 1863, a group of benthic crawlers, rather bad swimmers, predators of sessile and slow-moving metazoans (*e.g.* cnidarians, bryozoans, molluscs, echinoderms) (Dietz et al. 2018).

Paleozoic sea spiders exhibit even higher morphological diversity. The Early Devonian species of the Hunsrück slate (*c.* 400 Ma; Germany) are the most remarkable example, since they witness a large panel of morphologies in a single environment (fig. 1) from the flat-legged swimming sea spiders, like *Palaeoisopus problematicus* Broili, 1928, to long-legged walkers, like *Palaeopantopus maucheri* Broili, 1929, and *Flagellopantopus blocki* Poschmann & Dunlop, 2006. *Pentapantopus vogteli* Kühl, Poschmann & Rust, 2013 may have the characteristic reduced abdomen of extant fauna, whereas *P. problematicus* and *P. maucheri* exhibit respectively a 5- and 3-segmented abdomen. *Flagellopantopus blocki* bears a long caudal flagellum. Finally, *P. problematicus* was large up to 40 cm of leg-span, while *Palaeothea devonica* Bergström, Stürmer & Winter, 1980, was not exceeding one centimetre (Bergström et al. 1980; Poschmann & Dunlop 2006; Kühl et al. 2013). Some of those original morphological features, including paddling legs, are shown in the older *Haliestes dasos* Siveter, Sutton,



◀ **Figure 1.** Fossil pycnogonids described in the literature (including this article), their origin, and the number of known specimens. Orsten, Sweden (Late Cambrian, *c.* 500 Ma), *Cambropycnogon klausmuelleri* Waloszek & Dunlop, 2002 (larva), six specimens; William Lake Lagerstätte, Manitoba, Canada (Late Ordovician, *c.* 450 Ma), *Palaeomarachne granulata* Rudkin, Cuggy, Young & Thompson, 2013, four specimens; Herefordshire (Early Silurian, *c.* 425 Ma), *Haliestes dasos* Siveter, Sutton, Briggs & Siveter, 2004, one specimen; Hunsrück slate (Early Devonian, *c.* 400 Ma), *Hu1: Palaeoisopus problematicus* Broili, 1928, at least 57 specimens, *Hu2: Palaeopantopus maucheri* Broili, 1929, three specimens, *Hu3: Palaeothea devonica* Bergström, Stürmer & Winter, 1980, one specimen, *Hu4: Flagellopantopus blocki* Poschmann & Dunlop, 2006, one specimen, *Hu5: Pentapantopus vogteli* Kühl, Poschmann & Rust, 2013, two specimens; La Voulte-sur-Rhône (Middle Jurassic, *c.* 160 Ma), *V1: Colossopantopodus boissinensis* Charbonnier, Vannier & Riou, 2007, one specimen, *V2: Palaeoendeis elmii* Charbonnier, Vannier & Riou, 2007, two specimens, *V3: Palaeopycnogonides gracilis* Charbonnier, Vannier & Riou, 2007, *c.* 50 specimens; Solnhofen (Late Jurassic, *c.* 145 Ma), *S1: ?Eurycyde golem* n. sp., one specimen, *S2: Colossopantopodus nanus* n. sp., one specimen.

Briggs & Siveter, 2004 from the Lower Silurian Herefordshire Lagerstätte (*c.* 425 Ma; United Kingdom) (Siveter et al. 2004). *Palaeomarachne granulata* Rudkin, Cuggy, Young & Thompson, 2013, which is probably a pycnogonid moult from the Upper Ordovician William Lake Lagerstätte (*c.* 450 Ma; Manitoba, Canada), is even more original due to the serial segmentation of its head (Rudkin et al. 2013). Paleozoic pycnogonids have been assigned to up to three fossil-specific orders (Bamber 2007), and possible affinities to Pantopoda have been suggested only for three Devonian species (*F. blocki*, *P. devonica*, *P. vogteli*) (Bergström et al. 1980; Bamber 2007; Kühl et al. 2013). After a hiatus of about 250 Ma

between Early Devonian and Middle Jurassic (fig. 1), this morphologic diversity vanishes: the three Mesozoic species from the palaeoenvironment of La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte (Callovian: *c.* 165 Ma) are all Pantopoda, strikingly close to the three extant families Ammotheidae Dohrn, 1881, Colossendeidae Jarzynsky, 1870, and Endeidae Norman, 1908 (Bamber 2007; Charbonnier et al. 2007a, b). These fossils are thought to be remnants of a deep-sea fauna (Charbonnier et al. 2007a, b; Charbonnier 2009).

The Late Jurassic of Solnhofen (southern Germany) (*c.* 150 Ma) yielded several fossils originally described as sea spiders: *Pentapalaeopycnon inconspicua* Hedgpeth, 1978, *Phalangites priscus* Münster, 1836 and *Pycnogonites uncinatus* Quenstedt, 1852. These were however fragmentarily preserved phyllosomes (achelate lobster larvae) (Bergström et al. 1980, see also Polz 1969 - note that the specimens Polz 1969 figures as pantopods are also crustacean larvae), as suggested by their biramous appendages (maxillipeds 3, legs 1, 2, 3), slender 4<sup>th</sup> pair of legs (the fifth pair of legs in fossils erroneously interpreted as sea spiders), and leaf-like thorax (see for example Hedgpeth (1978)). More recently, other fossils of sea spider have been reported (cited in Waloszek & Dunlop 2002; pictured in Dunlop & Bechly 2015), but the granularity of the limestone casted too many doubts on the identification for formal description (J. Dunlop personal communication 2009). In the present study, we used photographic techniques highlighting the volume of fossils to examine the morphology of nine specimens and describe two new species from Late Jurassic Solnhofen-type outcrops.

## MATERIAL AND METHODS

### Material

Our study is based on nine fossil specimens, of which five are housed in the Jura-Museum Eichstätt (Bavaria, Germany): JME-SOS-2086, 3652, 3660, 6290, 6291a; three in the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Baden-Württemberg, Germany): SMNS-70156, 70209, 70402; one in the Natural History Museum (London, United Kingdom): NHMUK-In-39751. All specimens except JME-SOS-2086 were studied directly; the latter was studied from a good quality cast of the original fossil provided by the Jura-Museum Eichstätt.

The specimens come from the lithographic limestones cropping out in the vicinity of the Solnhofen-Eichstätt area. However, the exact quarries where the nine specimens were discovered were not recorded. All specimens are preserved slightly flattened in a micritic limestone. In seven specimens, the fossils have same colour and texture as the surrounding sediment and do not exhibit visible auto-fluorescence under UV light. By contrast, the specimen JME-SOS 6291a presents small traces of preserved proboscis cuticle or tissue. In most cases, it seems that the original body was lost during fossilisation, and that only the shape was preserved as an imprint. Specimens are preserved in either dorsal or ventral view, generally subcomplete, although some sections of appendages or of the body may be missing or eroded, probably lost while opening the limestone. Specimen JME-SOS 3660 and SMNS-70156 are preserved associated with remains of comatules (swimming crinoids) (supplementary material 1).

### Methods

The specimens were documented using macrophotographic techniques. All images were generated using focus-stacking to provide a final image with an increased depth of field.

Fluorescence imaging was tried under UV, then blue-green light to search for traces of fluorescence linked to fossilized tissues (Haug & Haug 2011; Haug et al. 2011; Kerp & Bomfleur 2011), both without result. Contrast was enhanced by cross-polarized light imaging, with a cropped light source, to reveal surfaces and avoid strong reflections (Bengston 2000; Haug et al. 2011; Kerp & Bomfleur 2011). Images with various orientations of the light were realized to reveal the various anatomic details. Finally, a microtopographical map (fig. 2B; 3B) of the specimen was realised: this was achieved by taking several pictures with deliberate shallow depth of field, desaturating each image, sequentially colouring each picture with a different tint, combining pictures in an image stacker program (Zerene stacker©, Depth map, stacking algorithm). The final image displays colours related to the distance of the item from the camera, revealing hence, the volume of the specimen. For this reason, the specimen has to lay as parallel as possible to the camera to minimize background shift in colours. Note that the original files can also be used to produce a natural light image stack. Similar techniques have been used in neuroanatomy (Castano *et al.* 1995, Mayer *et al.* 2010) and to visualize muscle tissue based on confocal microscopy images (Schmidt-Rhaesa & Kulesa 2007). However, as far as we are aware of, it has not yet been used to study the surface of opaque fossils. This technique objective is can be used as a complement to stereophotography (supplementary material 2) in order to



evidence structures preserved in volume directly.

## SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

All studied fossils are assigned to Pycnogonida based upon the presence of proboscis (however not clearly identified in JME-SOS 3660) and ovigers (however not spotted in JME-SOS 3652). The absence of biramous appendages (all eight-legged) and the “sea-spider-like” body-shape (slender body and orientation of the articles of the slender legs, however the trunk is not visible in JME-SOS-3652) exclude confusion with phyllosomes. Affinities to Pantopoda are evident by the simple lateral processes and cylindrical legs with elongated podomeres (femorae and tibiae 1 and 2 in extant species, i.e. fourth, fifth and sixth articles). The abdomen is generally poorly preserved or not preserved at all, but the observable examples are short, suggesting again affinities to Pantopoda. Two of the fossils are preserved enough to enable their formal description (hereafter); others (supplementary material 1) are too poorly preserved to be identified further, and their state does not enable relevant description nor grouping in distinct morphotypes. One specimen is however discussed in supplementary material 1.

Class **Pycnogonida** Latreille, 1810

Order **Pantopoda** Gerstäcker, 1863

Family **Ascorhynchidae** Hoek, 1881

Genus ***Eurycyde*** Schiödte, 1857

**Type species.** *Eurycyde hispida* (Krøyer, 1844) by monotypy.

**Diagnosis** (Hedgpeth 1948; Child 1992).

Trunk segments with flaring posterior rims, without median tubercles; lateral processes separated by less than their own diameters, with slender dorsodistal and sometimes laterodistal tubercles. Ocular tubercle moderately long. Proboscis pyriform, carried ventrally at the tip of a cylindrical petiole extending from the head. Abdomen moderately long, with dorsal field of stout spines. Chelifore scapes 2-segmented, slender, with long dorsal spines; chelae tiny, vestigial. Palps 9-segmented. Ovigers 10-segmented, with strong strigilis bearing many denticulate spines and terminal claw. Legs with long tubular spines, some bearing lateral setules; propodus (eighth leg podomere) without heel or heel spines; auxiliary claw absent.

### *?Eurycyde golem* n. sp.

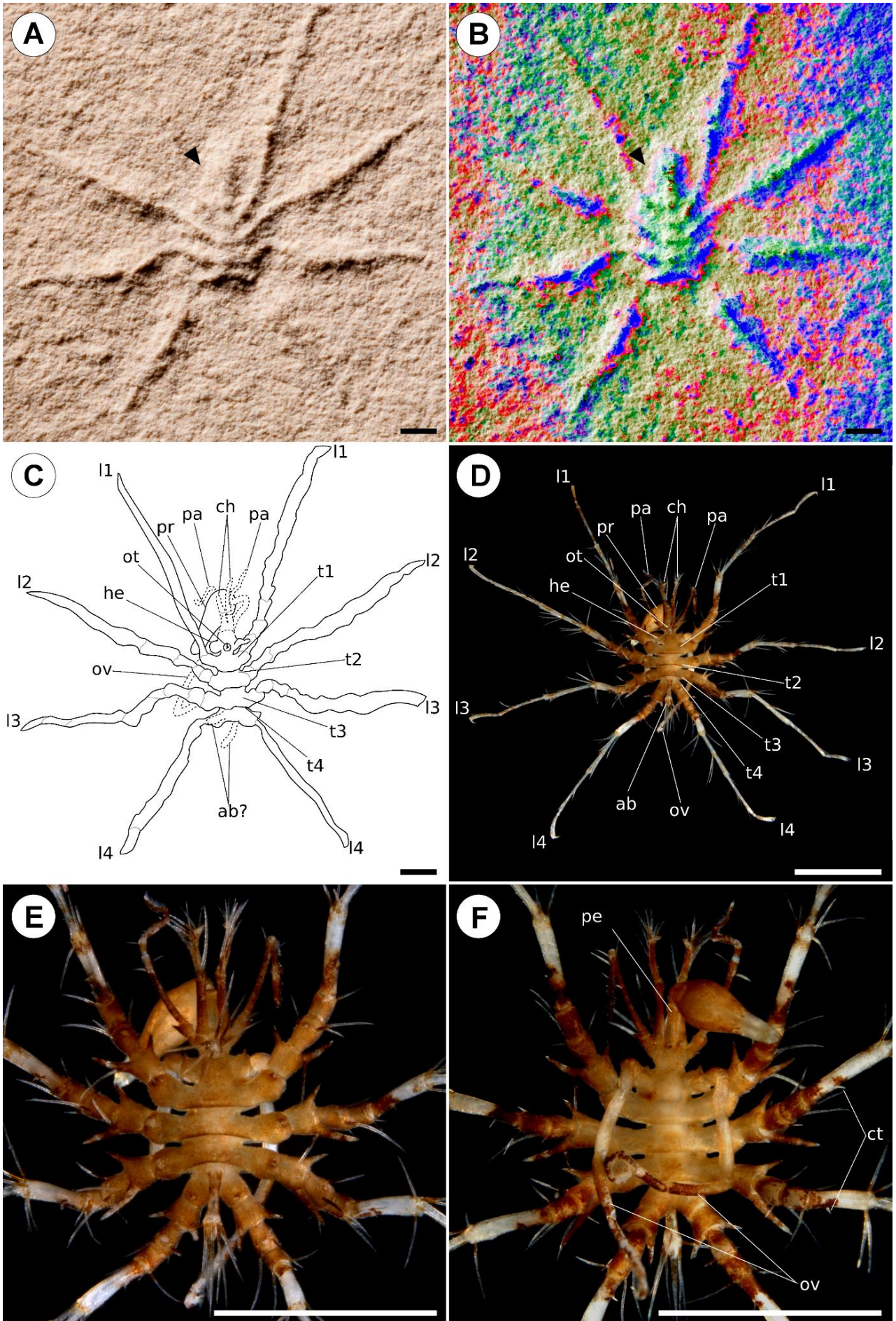
(Fig. 2A, B, C; supplementary material 2)

**Material examined.** holotype NHMUK-In-39751

**Diagnosis.** Trunk four-segmented, with four pairs of walking legs; thickened posterior margin of each trunk segments, lateral processes simple, distance from each other equal to their own diameter, lateral extensions of head directly lateral to ocular tubercle. Proboscis pyriform, inserted at extremity of an unobserved structure. Chelifores present. Palps present. Ovigers present.

**Derivation of name.** The specific epithet refers to the Golem, creature of Hebraic folklore, in reference to the mineral and ancient nature of the fossil compared to other species of the genus.

**Description.** Trunk robust (length: 4.5 mm), segmented in four metameres with posterior margin thickening (cephalosoma



◀ **Figure 2.** *?Eurycyde golem* n. sp., holotype NHMUK-In-39751 (A, B, C), compared to the extant species *Eurycyde raphiaster* Loman, 1912 (MNHN-IU-2016-1178; ♂, D, E, F). The fossil is shown under natural light with enhanced contrast (A) and in microtopographical map (B; see material and methods). The black arrows designate the proboscis, note that a slight tilt of the specimen translate into a lateral colour gradient on the matrix. The interpretative drawing (C) represents distinctively unambiguous shape (plain black lines), ambiguous or unclear structures (dashed black lines) and tentatively placed articulations (plain grey lines). General view of *Eurycyde raphiaster* (D) emphasis the similar structures identified on the fossil. The focus in dorsal view (E) shows the displacement of the proboscis on the left. The focus on the head in ventral view (F) reveals the petiole on which articulates the proboscis in living species. *ab*, abdomen; *ch*, chelifores; *ct*, cementary tubes; *he*, lateral head extension; *l1-l4*, walking legs 1 to 4; *ot*, ocular tubercle; *ov*, ovigers; *pa*, palps; *pe*, petiole of the proboscis; *pr*, proboscis; *t1-t4*: trunk segments 1 to 4. All scale bars 2 mm. Picture of fossil D.A; pictures of extant specimen and fossil interpretation R.S.

length: 1.8 mm; second trunk segment: 0.9 mm; third trunk segment: 1.1 mm; fourth trunk segment: 0.8 mm). First tagma (cephalosoma) formed by head and first pediferrous segment conjoined. Cephalosoma bearing ocular tubercle of unknown tallness, central depression possibly representing remains of lumen, suggesting it broke. Head assumed with a short pre-ocular neck (extension of the head before the ocular tubercle). No dorsomedian tubercle on the trunk. Lateral processes (*i.e.* lateral extension of the trunk, on which legs articulate) without annular swelling, and distance from each other equal to their own diameter. Two different structures can be interpreted as abdomen (fig. 2C): (i) laterally-compressed structure on left fourth lateral process: straight, of medium size, and

without visible trace of articulation with trunk; alternatively, it could be a deformation of the lateral process (ii) rough shape visible posterior to last trunk segment: of medium size, slightly bended, apparently articulated on last trunk segment; alternatively, it could be an artefact from the substrate.

Visible part of proboscis pyriform, extending before the head, bent ventrally in type specimen. Length: 3.9 mm.

Chelifores present, insertion not visible. Chelae missing or not preserved, degree of development unknown. Scapes assumed two-articulated.

Traces of assumed palps, long, directed anteriorly on type specimen.

Traces of one assumed oviger, most of it hidden on ventral side in type specimen. Lateral extension of head aside ocular tubercle, with flatten dorsal tall tubercle.

Legs cylindrical of indistinct articulations. First right leg length: 12.4 mm (hypothetic lateral process excluded).

**Remarks.** *?Eurycyde golem* n. sp. (fig 2 a, b, c) shows similarities with extant Ascorhynchidae: pyriform, very movable proboscis; lateral head extension (corresponding in extant species to oviger insertion); presence of chelifores without developed chelae. The basis of the ventrally folded proboscis is far from the ocular tubercle, suggesting it is inserted at the end of an anterior structure. This character excludes other Ammotheidae except *Dromedopycnon* Child, 1982 and *Hedgpethius* Child, 1974. However these two latter genera do not show lateral head extension. The structure on which the proboscis inserts is poorly preserved and perhaps broken. It is therefore not possible to identify it confidently: it can be either a pre-ocular neck, *i.e.* an anterior

extension of the head, like in several species of *Ascorhynchus* Sars, 1877; or a petiole which is articulated on the head at its basis, like in *Eurycyde* (fig. 2D, E, F). Additional characters give however clues of the taxonomic affinities of the fossil: the long chelifores and the pre-ocular neck not reaching the base of the proboscis support *Eurycyde* hypothesis, even though this interpretation (fig. 2C) remains ambiguous considering the preservation. Furthermore, the position of the proboscis, with the broadest part positioned very anteriorly, fits more with *Eurycyde*. In *Ascorhynchus*, the basis of the proboscis is narrow and inserted ventrally, and would be therefore hidden under the tip of the preocular neck in similar position. For this reason, we keep preferring the *Eurycyde* hypothesis.

Other characters are in agreement with *Eurycyde* (but do not exclude *Ascorhynchus*): tubercle on the lateral head extensions; enlargement of posterior margins of the trunk, without dorsal tubercle; feeble distance between lateral processes (no more than their own diameter). ?*Eurycyde golem* is much bigger than extant *Eurycyde* species (about 20 mm of leg-span *i.e.* twice the maximum for extant species) (fig. 2A, D). In our interpretation, the head exhibits a short pre-ocular neck, similarly to *E. arctica* Child, 1995, *E. antarctica* Child, 1987, *E. depressa* Child, 1995 and, *E. muricata* Child, 1995.

Family **Colossendeidae** Jarzinsky, 1870

Genus ***Colossopantopodus*** Charbonnier, Vannier & Riou, 2007

**Type species.** *Colossopantopodus boissinensis* Charbonnier, Vannier & Riou, 2007 by original designation

**Emended diagnosis** (Charbonnier et al.

2007b). Trunk segmented; four pairs of medium-sized walking legs; long to very long sub-cylindrical proboscis; long ovigers originating ventrally; chelifores absent or not preserved, abdomen unknown.

***Colossopantopodus nanus*** n. sp.

(Fig. 3 A, B, C; supplementary material 2)

**Material examined:** holotype JME-SOS-6291a

**Diagnosis.** Distinctly smaller than type species. Trunk segmented, with four pairs of walking legs; lateral processes simple, separated from each other by less than their diameter. Proboscis long, slender, cylindrical. Chelifores absent or not preserved. Ovigers present.

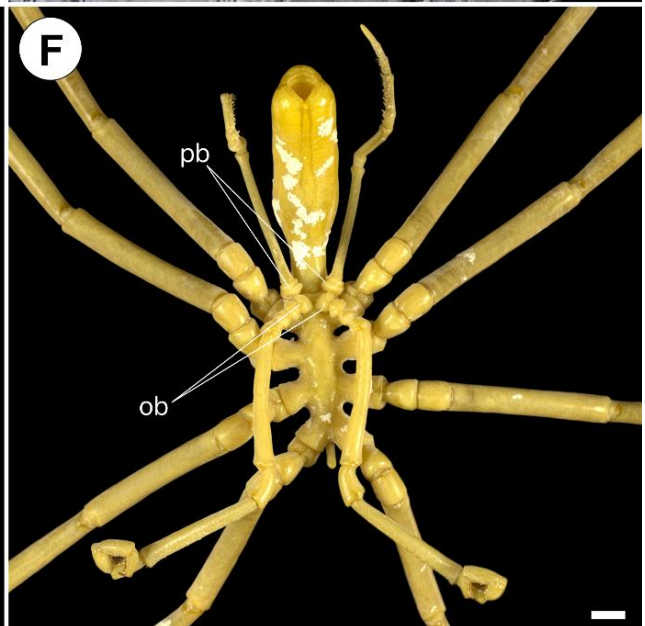
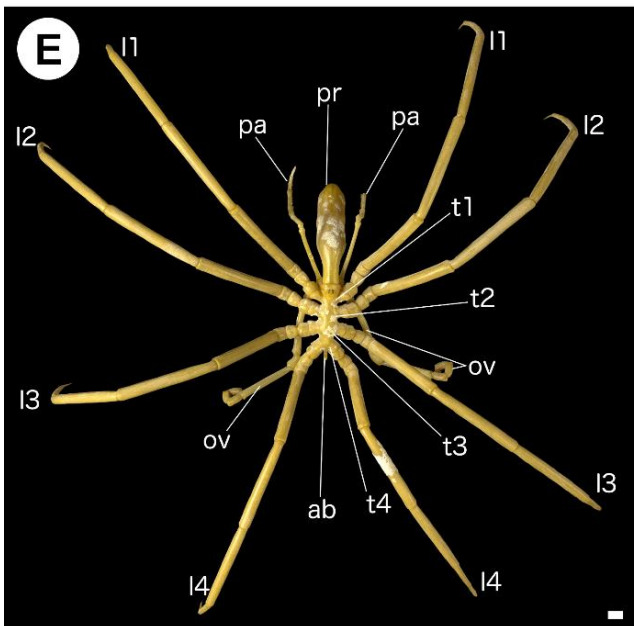
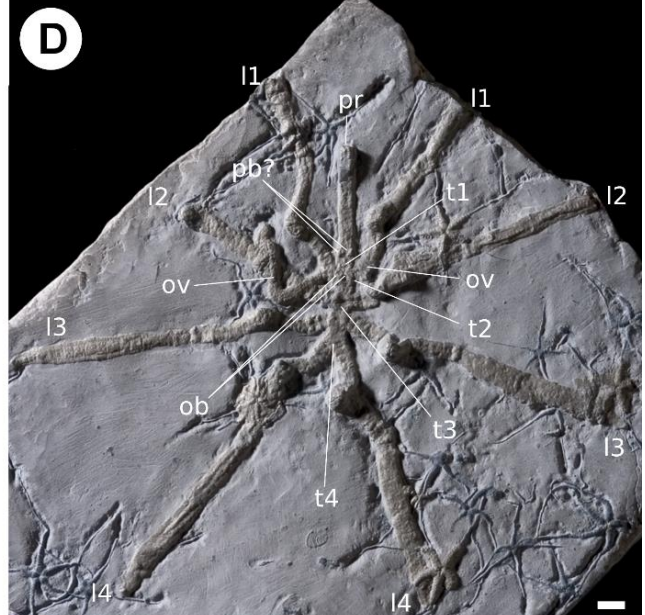
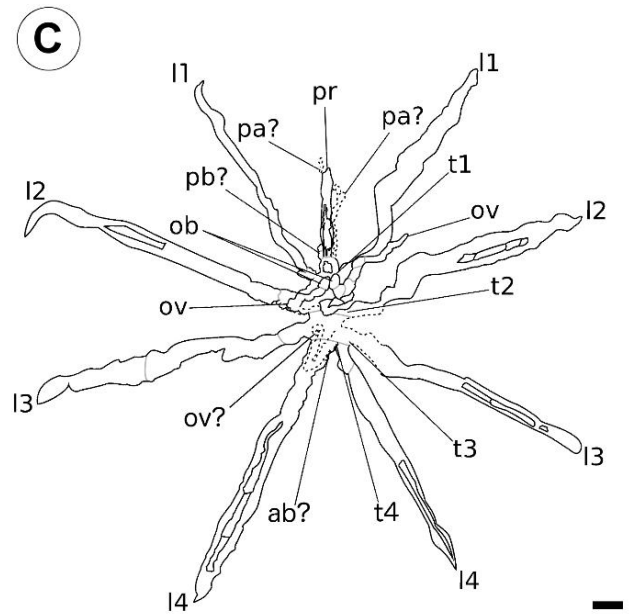
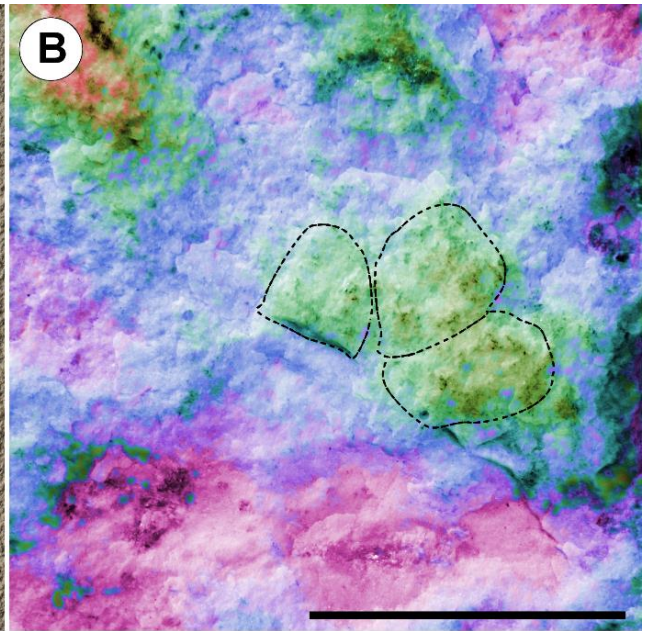
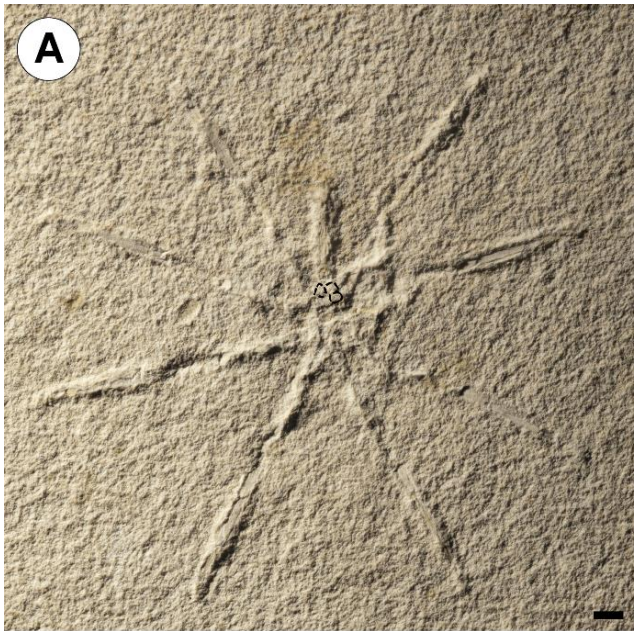
**Derivation name.** The specific epithet *nanus* (from latin): “dwarf”, emphasis the small size of the species compared to *Colossopantopodus boissinensis*.

**Description.** Large size: trunk (length: 15.1 mm) rather slender, with signs of segmentation at least between second and third, and third and fourth segments (second and third trunk segments: 4.6 mm; fourth trunk segment: 1.2 mm?). Lateral processes without annular swelling, separated by less than their diameter. Possible abdomen identified caudally, very short.

Proboscis long, slender, cylindrical (length: 14.9 mm), with signs of median and distal swelling.

Chelifores absent or not preserved. Assumed palps shorter than the proboscis.

Ovigers present, originating ventrally from large protuberance than can be a podomere or a body extension. Structure of ovigers unclear, strigilis strong.



◀ **Figure 3.** *Colossopantopodus nanus* n. sp., holotype JME-SOS-6291 (A, B, C), compared to *Colossopantopodus boissinensis* Charbonnier, Vannier & Riou, 2007 (holotype MNHN.F.A52385; D) and the extant species *Colossendeis australis* Hodgson, 1907 (MNHN-IU-2017-222; E, F; note the white parasitic bryozoans). The fossil is shown under natural light with enhanced contrast (A), and under microtopological map focusing on the base of ovigers (B; see material and method). Dashed lines in (A) and (B) indicate the base of the ovigers (see text for explanations). The interpretative drawing (C) represents distinctively unambiguous shape (plain black lines), ambiguous or unclear structures (dashed black lines) and tentatively placed articulations (plain grey lines). General views of *Colossopantopodus boissinensis* (D) and *Colossendeis australis* (E) emphasize the similar structures observed on *C. nanus*. The focus on forebody ventral view of *Colossendeis australis* (F) shows the ovigers insertion. *l1-l4*, walking legs 1 to 4; *ob*, oviger basis; *ov*, ovigers; *pa*, palps; *pb*, palp basis; *pr*, proboscis; *t1-t4*: trunk segments 1 to 4. All scale bars 5 mm. Picture of *C. nanus* D.A.; picture of *C. boissinensis* S.C.; picture of extant specimen Manon Delval, Didier Geffard-Kuriyama & R.S; fossil interpretation R.S.

Legs cylindrical of indistinct articulations, of medium size. First right leg length: 41.6 mm?

**Remarks.** The ventral knobs behind the head (fig. 3A, B, C) are interpreted as the head extension at the base of ovigers. Their medioventral position suggests affinities to Colossendeidae (fig. 3F) together with the very long and slender shape of the ovigers and its large size (fig. 3 C, D, E, F). Furthermore, the examined specimen shows affinities to the subfamily Colossendeinae Hoek, 1881 (Fam. Colossendeidae) due to the shape of the long, straight, cylindrical proboscis. The legs are short and thick for the family, comparable to “stout” *Colossendeis* (e.g. *C. proboscidea* (Sabine, 1824), *C.*

*robusta* Hoek, 1881); the trunk is (fully?) segmented, as in *C. articulata* Loman, 1908 or *Pentacolossendeis reticulata* Hedgpeth, 1943 but on the contrary to the latter, *C. nanus* has four pairs of legs. Those characters are shared with *C. boissinensis*, however trunk segmentation was not originally reported in its original description (Charbonnier et al. 2007b). Strong evidence for the presence of palps is still lacking to put *Colossopantopodus* as a synonym of *Colossendeis*.

*Colossopantopodus boissinensis* differs from *C. nanus* in the comparable characters only by its bigger size (trunk size 1.34 times bigger than *C. nanus*). Therefore, we cannot exclude that they are synonyms, representing different ontogenic stages of the same species (although life cycle of colossendeids is completely unknown). In extant taxa, species identification relies on characters unlikely to be preserved in Solnhofen fossils, as palps articulation, or proboscis bending.

## DISCUSSION

### Palaeoecology and palaeobiology

During the Late Jurassic, Europe resembled a vast archipelago with numerous reefs and shallow lagoons (Thierry 2000). Solnhofen lagoons were not deeper than 30 to 60 m (Barthel et al. 1990), whereas La Voulte-sur-Rhône was a deep marine palaeoenvironment (aphotic or dysphotic) (Charbonnier et al. 2007a, b; Charbonnier 2009). As Solnhofen lagoons were quite far from the sea, their bottom waters may have been, in many cases, anoxic or hypersaline and therefore hostile to life (Barthel et al. 1990; Viohl 1996). However, traces of moult or resting suggest that in some cases, a few lagoons could have been habited by living animals, at least temporarily (Schweigert & Dietl 2015).

Due to these conditions, most sea spiders found in Solnhofen may not have lived on the bottom where they fossilized. As occasional swimmers (Arnaud & Bamber 1987), sea spiders were likely to be flushed away from their living habitat into the bottom of the lagoon by rare storm events, as suggested for other Solnhofen fossils (Barthel et al. 1990). As it has been suggested for fishes (Viohl 1996), they probably lived in nearby environments surrounding the bottom anoxic or hypersaline waters in the centre of lagoons: coral bioherms or shallow-water soft bottoms. It seems less likely that specimens came from the oceanic waters, which were distant, and because of the fragility of sea spiders and comatulids accompanying them (supplementary material 1). Another possibility is that pycnogonids have used driftwood as a substrate and fell into the bottom at their death or by accident (small debris of driftwood are reported by Barthel et al. (1990)).

The long, cylindrical legs of the pycnogonids described herein suggest they were epibenthic walkers like extant pantopods. Pycnogonids are generally grazing predators of sessile (e.g. actinians, bryozoans, poriferans) or slow-moving invertebrates (e.g. echinoderms, gastropods, annelids), and feed sometimes on minute arthropods, algae, or biofilms (Dietz et al. 2018). They use their proboscis to suck up their prey, or pieces of them. Extant species of Ascorhynchidae have already been observed feeding on sponges or mollusks, and may also feed on soft corals (Dietz et al. 2018). Since their chelifores cannot reach the mouth at the tip of their very long and mobile proboscis, they probably feed on sessile prey which can be grazed without handling (Dietz et al. 2018). Therefore, *?Eurycyde golem* n. sp. perhaps benefitted from sponge bioherms or coral

reefs of Solnhofen lagoons (Barthel et al. 1990) as a walking substrate, as well as food. Contrastingly, extant Colossendeidae are common on soft-bottoms (Müller 1993), so *Colossopantopodus nanus* n. sp. could have inhabited in a different environment than *?E. golem* n. sp., such as the few habitable lagoon bottoms (Schweigert & Dietl 2015). Colossendeids have been observed preying on scyphozoans, anthozoans and hydroids, limpets, and may be also deposit feeders (Braby et al. 2009; Wicksten 2017; Dietz et al. 2018). The proboscis shape of *Colossopantopodus nanus* is rather short and cylindrical, like *Colossendeis colossea* (fig. 3A, B, C, E), which has been observed feeding on anthozoans (Braby et al. 2009). Anthozoans, scyphozoans and limpets were all present in the Solnhofen fauna (Barthel et al. 1990), giving a clue on the possible diet of *C. nanus*.

### **Evolutionary history of Pantopoda among sea spiders**

***Paleozoic sea spiders.*** Pantopoda is considered as the only extant representative of Pycnogonida. Pantopoda is characterized by cylindrical walking legs with differently sized leg podomeres, unsegmented abdomen, and simple lateral processes (unarticulated nor striated) (Hedgpeth 1954, 1955; Bergström et al. 1980; Munilla 1999; Waloszek & Dunlop 2002; Bamber 2007). *De facto*, three fossil species, *Haliestes dasos*, *Palaeoisopus problematicus* and *Palaeopantopus maucheri*, can be excluded from Pantopoda (Berström et al. 1980; Siveter et al. 2004). All three have a 3- to 5-segmented abdomen, and at least two had peculiar annular (articulated?) swelling at the base of lateral processes, on which articulated legs (it is impossible to say if *H. dasos* has or not such swellings due to the resolution of its virtual reconstruction). Furthermore, *P.*

*problematicus* and *H. dasos* exhibit flattened legs with sub-equal podomeres, which could be an adaptation to swimming (Berström et al. 1980; Siveter et al. 2004). Although *Palaeomarachne granulata* and *Cambropycnogon klausmuelleri* Waloszek & Dunlop 2002 do not offer many characters for comparison, the presence respectively of head serial segmentation (Rudkin et al. 2013), and gnathobases (also present in xiphosurans and trilobites) (Waloszek & Dunlop 2002), which may be considered as plesiomorphic, and suggest that they belong to early offshoots of Pycnogonida rather than Pantopoda.

Three other Paleozoic species, *Flagellopantopus blocki*, *Pentapantopus vogteli*, and *Palaeothea devonica* must be discussed further, as they have been considered as “modern” by several authors or have even been assigned to Pantopoda (Bergström et al. 1980; Bamber 2007; Kühl et al. 2013).

(i) *Flagellopantopus blocki* has been considered as Pantopoda *incertae sedis* by Bamber (2007), due to its cylindrical legs with differently sized podomeres and simple lateral processes. Poschmann & Dunlop (2006) described a very different leg structure from extant fauna, but we suggest rather that they misinterpreted the coxae 1, 2, 3 (first, second and third leg podomeres) as femorae, therefore shifting the following podomeres (supplementary material 3). Our new interpretation fits with classical cylindrical legs of sea spiders, however the podomeres formerly interpreted as coxae 1, 2, 3 should be interpreted as lateral processes, which show traces of annular swellings. Furthermore, the abdomen is segmented in two or three segments, suggesting close affinities to *P. maucheri* rather than to Pantopoda.

(ii) *Pentapantopus vogteli* is “modern-like” according to its descriptors (Kühl et al. 2013), due to its ten legs, which are only found among the extant fauna. But this is not a strong argument: there are only nine extant “polymerous” species (with 5/6 pairs of legs), dispatched in three highly diversified families (Colossendeidae Jarzynsky, 1870, Nymphonidae Wilson, 1878 and Pycnogonidae Wilson, 1878). Since legs have a role in respiration (Woods et al. 2017), additional pairs of legs may have been acquired independently by convergent adaptation. Furthermore, the most distal podomeres of legs are sub-equal and probably flattened, leading Kühl et al. (2013) to suggest affinities to *H. dasos* and/or *P. problematicus*. Traces of potential annular swellings are also visible. However, Kühl et al. (2013) described a small abdomen which, if accurately identified, is shared with Pantopoda. Such a combination of characters would have important consequences on our understanding of Pycnogonida evolution, however, this identification could be inaccurate, as other segmented structures around the so-called abdomen could be interpreted similarly.

(iii) *Palaeothea devonica* shows a general “modern” outline, with cylindrical legs, probably vestigial chelae (like ammotheids and ascorhynchids) and dorsomedian tubercles (Bergström et al. 1980); but it is hardly possible to say whether the abdomen was segmented or not. Therefore, *P. devonica* could be the sole Pantopoda known from Paleozoic, although further investigation on its morphology has to be performed to confirm this view. Then, until Devonian at least, Pantopoda, if present, would have lived along with representatives of other Pycnogonida lineages.



**Mesozoic diversification.** All Mesozoic species (fig. 1) exhibit a typical Pantopoda morphology. Affinities of La Voulte-sur-Rhône species to extant fauna have already been acknowledged (Charbonnier et al. 2007b): *Palaepycnogonides gracilis* Charbonnier, Vannier & Riou 2007 to Ammotheidae (or Pycnogonidae); *Colossopantopodus boissinensis* Charbonnier, Vannier & Riou 2007 to Colossendeidae (fig. 3D, E, F); *Palaeoendeis elmii* Charbonnier, Vannier & Riou 2007 to Endeidae. Bamber (2007) interpreted them all as representatives of Endeidae, based upon the absence of chelifores and palps, however, the absence of the fragile cephalic appendages in fossils could be explained by a taphonomic bias (Charbonnier et al. 2007b). Conversely, *C. boissinensis* (fig. 3D) has two ventral knobs at the base of the proboscis, that can be interpreted as palp insertion and/or first podomere (fig. 3F), together with long-shaped ovigers articulating on short ventral podomeres or head extensions, small strigilis, and a huge size. This excludes Endeidae but matches with Colossendeidae. Furthermore, *P. gracilis* shows vestigial chelifores, which exclude its assignation to Endeidae, and support their original designation as Ammotheidae (but this does not match absence of palps) or Pycnogonidae (although they generally miss chelifores, the monotypic genus *Pycnopallene* Stock, 1950 shows reduced ones, however the true status of this poorly documented genus is highly problematic). Finally, *Palaeoendeis elmii* is very similar to extant species of *Endeis* (Fam. Endeidae) however ovigers are needed to confirm this view.

The nine Solnhofen fossils in this study are all attributed to Pantopoda, and two of them are assigned to already described genera: *Colossopantopodus nanus* n. sp. is a close relative of *C. boissinensis* from La Voulte-sur-Rhône, while *?Eurycyde golem* n. sp. belongs to the extant family Ascorphynchidae.

Other seven poorly preserved fossils (supplementary data 1) show traces of different morphologies, witnessing existence of further diversity in Solnhofen. With the fossils of La Voulte-sur-Rhône (Charbonnier et al. 2007b), this indicates that the Jurassic faunae had strong affinities to extant Pantopoda families (four identified), showing that (i) Pantopoda were probably not limited to deep-sea environments and are the only representatives of Pycnogonida found in Jurassic records, so the transition from diversified Pycnogonida to exclusive Pantopoda fauna may have already occurred; and that (ii) the diversification of Pantopoda in (at least some) extant families predates the Middle Jurassic. Pycnogonida is ancient, at least from the Early Silurian, if not Late Cambrian or before (Waloszek & Dunlop 2002; Siveter et al. 2004; Rudkin et al. 2013). However, pantopods are very divergent from other arthropods regarding morphological and molecular data (Arango 2003; Dunlop & Arango 2005; Arango & Wheeler 2007; Nakamura et al. 2007; Sabroux et al. 2017). Inter-familial relationships are difficult to resolve, suggesting fast diversification, *i.e.* radiation (Arabi et al. 2010). These are reasons to suspect that extant Pantopoda radiated from a relictual lineage which underwent a bottleneck event. According to fossil records this took place between the Early Devonian and the Middle Jurassic. As the Permian-Triassic mass extinction, which marks the transition from Paleozoic to Mesozoic, precipitated among others the end of major marine arthropods lineages such as Trilobitomorpha (Lerosey-Aubril & Feist 2012) and Eurypterida (Tetlie 2007), it is tempting to think that sea spider narrowly escaped the same fate. However, other events such as the Triassic-Jurassic extinction (Benton 1995), or the Toarcian anoxic event (e.g. Vörös 2002) also impacted the marine

fauna during the 250 Ma hiatus and should not be underestimated.

## ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Claire Mellish (Natural History Museum, London), Martina Kölbl-Elbert (Jura-Museum, Eichstätt) and Günter Schweigert (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart) for the access to fossil specimens. Günter Schweigert also helped to obtain several important publications. We are also grateful to Nalani Schnell (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) and Manon Delval, Didier Geffard-Kuriyama (UMS-MNHN-CNRS 2700) for pictures of extant specimens, and to Stéphane Hourdez (CNRS), Philippe Bouchet (MNHN) and the crew of the *Planète Revisitée* who provided them. The authors gratefully acknowledge Jason Dunlop (Museum für Naturkunde, Berlin) for his suggestions to improve the quality of the manuscript, and whose role has been determinant in the inclusion of the London specimen. Finally, we are indebted to the two anonymous reviewers for their insightful comments on an earlier version of the present manuscript.

## REFERENCES

**Arabi, J., Cruaud, C., Couloux, A. & Hassanin, A.** 2010. Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: sea spiders (Pycnogonida) as a case study. *Comptes rendus biologiques*, **333**(5), 438–453.

**Arango, C. P.** 2003. Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular phylogenetics and evolution*, **28**(3), 588–600.

**Arango, C. P. & Wheeler, W. C.** 2007. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on

direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics*, **23**(3), 255–293.

**Arnaud, F. & Bamber, R. N.** 1987. The biology of Pycnogonida. *Advances in marine Biology*, **24**, 1–96.

**Bamber, R. N.** 2007. A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda). *Zootaxa*, **1668**, 295–312.

**Bamber, R. N., El Nagar, A. & Arango, C.** 2018. Pycnabase: World Pycnogonida Database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/pycnabase> accessed on 2018-05-28

**Barthel, K. W., Swinburne, N. H. M. & Morris, S. C.** 1990. *Solnhofen. A study in Mesozoic palaeontology*. Cambridge University Press, Cambridge, 236 pp.

**Bengtson, S.** 2000. Teasing fossils out of shales with cameras and computers. *Palaeontologia Electronica*, **3**(Art. 4), 1–14.

**Benton, M. J.** 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science*, **268**(5207), 52–58.

**Bergström, J., Stürmer, W. & Winter, G.** 1980. *Palaeoisopus, Palaeopantopus and Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, **54**(1–2), 7–54.

**Braby, C. E., Pearse, V. B., Bain, B. A. & Vrijenhoek, R. C.** 2009. Pycnogonid-cnidarian trophic interactions in the deep Monterey Submarine Canyon. *Invertebrate biology*, **128**(4), 359–363.

**Brusca, R. C. & Brusca, G. J.** 2003. *Invertebrates second edition*. Sinauer Associates, Sunderland, 936 pp.

**Castano, P., Rumio, C., Morini, M., Miani, A. Jr. & Castano, S. M.** 1995. Three-dimensional reconstruction of the Meissner corpuscle of man, after silver impregnation and immunofluorescence with PGP 9.5 antibodies using confocal scanning laser microscopy. *Journal of Anatomy*, **186**, 261–270.

**Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J. P. & Hantzpergue, P.** 2007a. The La Voulte Lagerstätte (Callovian): evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **250**(1), 216–236.

- Charbonnier, S., Vannier, J. & Riou, B. 2007b.** New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**(1625), 2555–2561.
- Charbonnier, S.** 2009. Le Lagerstätte de La Voulte : un environnement bathyal au Jurassique. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **199**, 1–272.
- Child, C.A.** 1992 Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, **9**(1), 1–86.
- Dietz, L., Dömel, J. S., Leese, F., Lehmann, T. & Melzer, R. R.** 2018. Feeding ecology in sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida): what do we know? *Frontiers in zoology*, **15**(1), 7.
- Dunlop, J. A. & Arango, C. P.** 2005. Pycnogonid affinities: a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **43**(1), 8–21.
- Dunlop, J. A. & Bechly, G.** 2015. Kieferklauenträger (Chelicerata). Pp. 292–298 in G. Arratia, H.-P. Schultze, H. Tischlinger, & G. Viohl (eds) *Solnhofen. Ein Fenster in die Jurazeit*, **1**, Dr. Frederich Pfeil, Munich.
- Haug J.T. & Haug C.** 2011. Fossilien unter langwelligem Licht: Grün-Orange-Fluoreszenz an makroskopischen Objekten. *Archaeopteryx*, **29**, 20–23.
- Haug J. T., Haug C., Kutschera V. Mayer G., Maas A., Liebau S., Castellani C., Wolfram U., Clarkson E. N. K. & Waloszek D.** 2011. Autofluorescence imaging, an excellent tool for comparative morphology. *Journal of Microscopy*, **244**, 259–272.
- Hedgpeth, J. W.** 1948. The Pycnogonida of the Western North Atlantic and the Caribbean. *Proceedings of the National Museum*, **97**(3216), 157–342.
- Hedgpeth, J. W.** 1954. On the phylogeny of the Pycnogonida. *Acta Zoologica*, **35**(3), 193–213.
- Hedgpeth, J. W.** 1955. Pycnogonida. Pp. 163–170. in R. C. MOORE (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology, Part P, Arthropoda 2*. Geological Society of America, Boulder and University of Kansas Press, Lawrence, 181 pp.
- Hedgpeth, J. W.** 1978. A reappraisal of the Palaeopantopoda with description of a species from the Jurassic. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **63**(1–2), 23–34.
- Kerp H. & Bomfleur B.** 2011. Photography of plant fossil – New techniques, old tricks. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **166**, 117–151.
- Kühl, G., Poschmann, M. & Rust, J.** 2013. A ten-legged sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Lower Devonian Hunsrück Slate (Germany). *Geological Magazine*, **150**(3), 556–564.
- Lerosey-Aubril, R. & Feist, R.** 2012. Quantitative approach to diversity and decline in Late Palaeozoic trilobites. Pp. 535–555 in J. A. Talent (ed) *Earth and Life*. Springer, Dordrecht.
- Mayer, G., Whittington, P. M., Sunnuck, P. & Pflüger H.-J.** 2010. A revision of brain composition in Onychophora (velvet worms) suggests that the tritocerebrum evolved in arthropods. *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 255.
- Müller, H. G.** 1993. *World catalogue and bibliography of the recent Pycnogonida*. Wissenschaftlicher verlag, Wetzlar, 410 pp.
- Munilla León, T.** 1999. Evolución y filogenia de los picnogónidos. Pp. 273–279 in A. Melic, J. J. De Haro, M. Méndez & Ribera (eds.). Evolución y filogenia de Arthropoda. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, **26**, 1–806.
- Nakamura, K., Kano, Y., Suzuki, N., Namatame, T. & Kosaku, A.** 2007. 18S rRNA phylogeny of sea spiders with emphasis on the position of Rhynchothoracidae. *Marine Biology*, **153**(2), 213–223.
- Polz, H.** 1969 Beobachtungen an Pantopoden aus den Solnhofener Plattenkalken. *Natur und Museum*, **99**(10), 457–467.
- Poschmann, M. & Dunlop, J. A.** 2006. A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology*, **49**(5), 983–989.
- Regier, J. C., Shultz, J. W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer, R., Martin, J. W. & Cunningham, C. W.** 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, **463**(7284), 1079.
- Rudkin, D. M., Cuggy, M. B., Young, G. A. & Thompson, D. P.** 2013. An Ordovician Pycnogonid

(Sea Spider) with Serially Subdivided 'Head' Region. *Journal of Paleontology*, **87**(3), 395–405.

**Sabroux, R., Corbari, L., Krapp, F., Bonillo, C., le Prieur, S. & Hassanin, A.** 2017. Biodiversity and phylogeny of Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonida). *European Journal of Taxonomy*, **286**.

**Schmidt-Rhaesa, A. & Kulesa, J.** 2007. Muscular architecture of *Milnesium tardigradum* and *Hypsibius* sp. (Eutardigrada, Tardigrada) with some data on *Ramazottius oberhaeuseri*. *Zoomorphology*, **126**, 265–281.

**Siveter, D. J., Sutton, M. D., Briggs, D. E. & Siveter, D. J.** 2004. A Silurian sea spider. *Nature*, **431**(7011), 978–980.

**Schweigert, G. & Dietl, G.** 2015. Miscellanea aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). 16. Die Ruhespur eines Eryoniden. *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins N.F.*, **97**, 333–340.

**Tetlie, O. E.** 2007. Distribution and dispersal history of Eurypterida (Chelicerata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **252**(3–4), 557–574.

**Thierry, J.** 2000. Early Kimmeridgian (146–144 Ma). Pp. 85–97 in S. Crasquin (ed.) Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps – Explanatory notes. CCGM/CGMW, Paris.

**Vannier, J., Schoenemann, B., Gillot, T., Charbonnier, S., & Clarkson, E.** 2016. Exceptional preservation of eye structure in arthropod visual predators from the Middle Jurassic. *Nature communications*, **7**, 10320.

**Viohl, G.** 1996. The paleoenvironment of the Late Jurassic fishes from the southern Franconian Alb (Bavaria, Germany). Pp. 513–528 in G. Arratia & G. Viohl (eds) *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. Dr. Friedrich Pfeil, München.

**Vörös, A.** 2002. Victims of the Early Toarcian anoxic event: the radiation and extinction of Jurassic Koninckinidae (Brachiopoda). *Lethaia*, **35**(4), 345–357.

**Waloszek, D. & Dunlop, J. A.** 2002. A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian “Orsten” of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. *Palaeontology*, **45**(3), 421–446.

**Wicksten, M. K.** 2017. Feeding on cnidarians by giant pycnogonids (Pycnogonida: Colossendeidae Jarzinsky, 1870) in the North Central Pacific and North Atlantic oceans. *The Journal of Crustacean Biology*, **37**(3), 359–360.

**Woods, H. A., Lane, S. J., Shishido, C., Tobalske, B. W., Arango, C. P. & Moran, A. L.** 2017. Respiratory gut peristalsis by sea spiders. *Current Biology*, **27**(13), R638–R639.

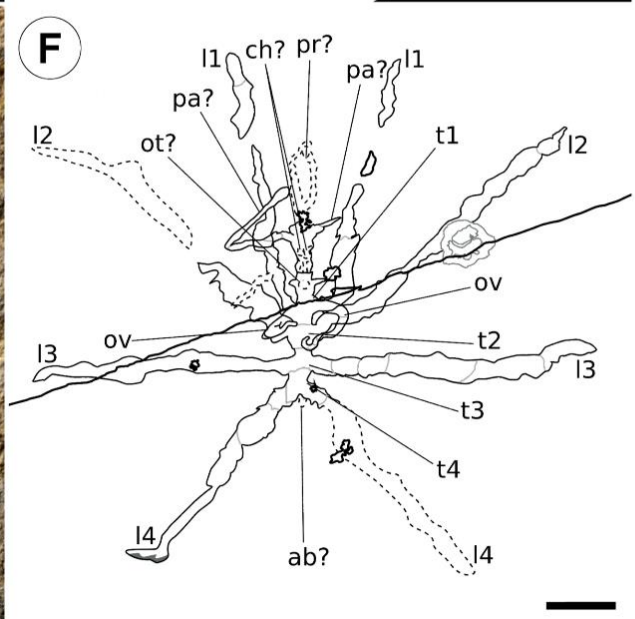
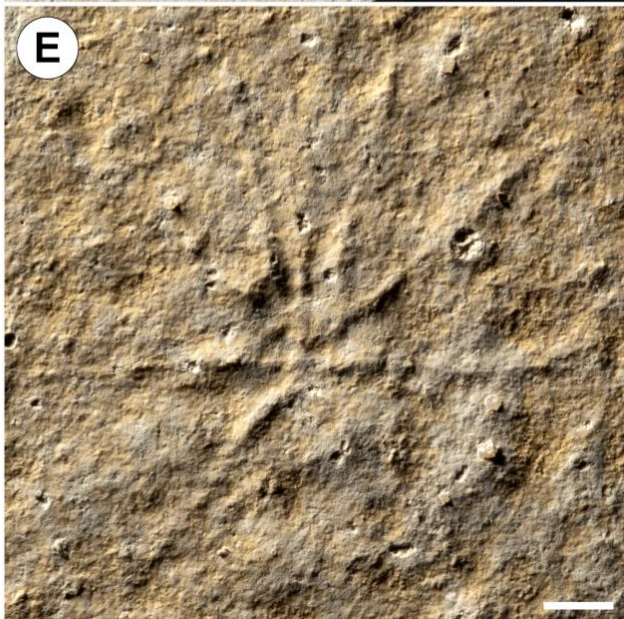
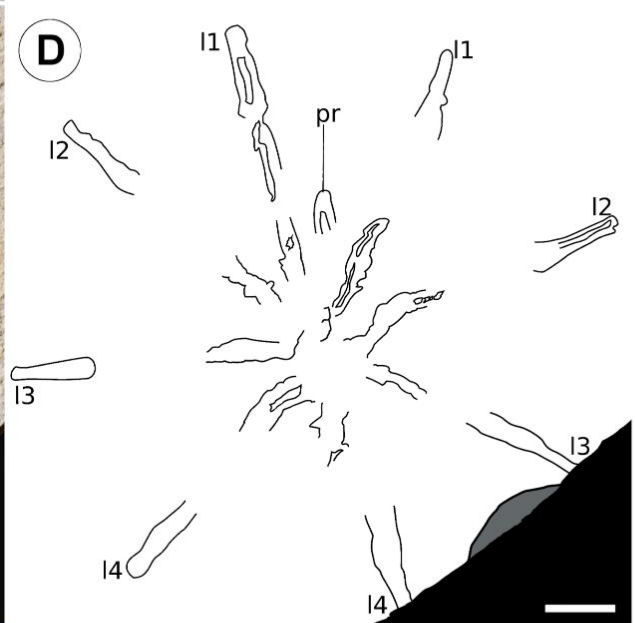
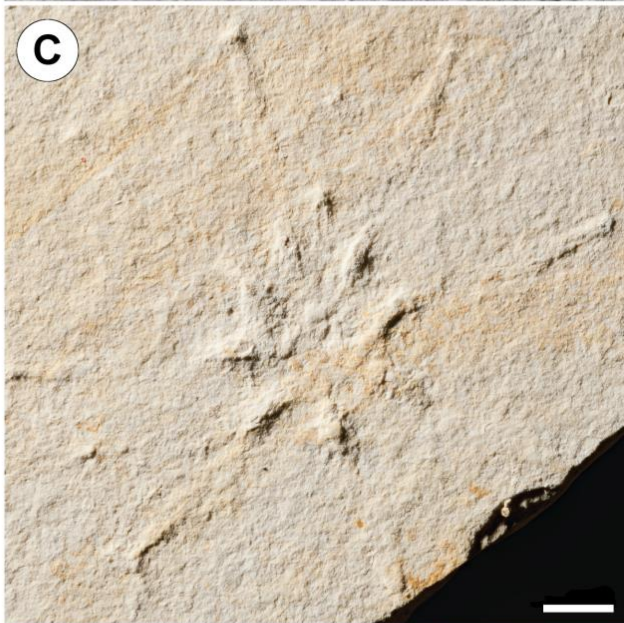
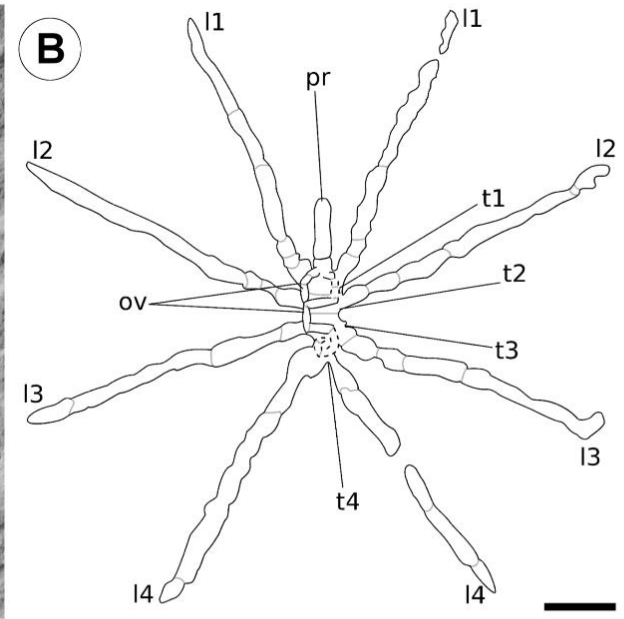
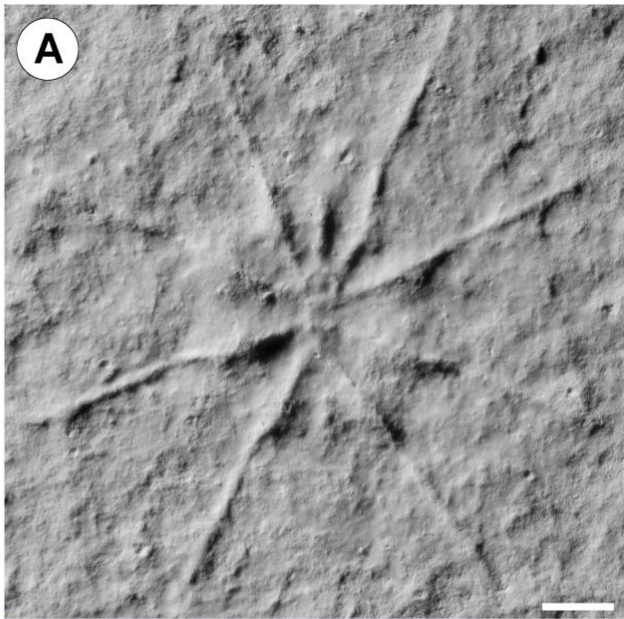


**Supplementary material 1** – Undescribed sea spider fossils from Solnhofen pictured under natural light with enhanced contrast and interpretative drawings.

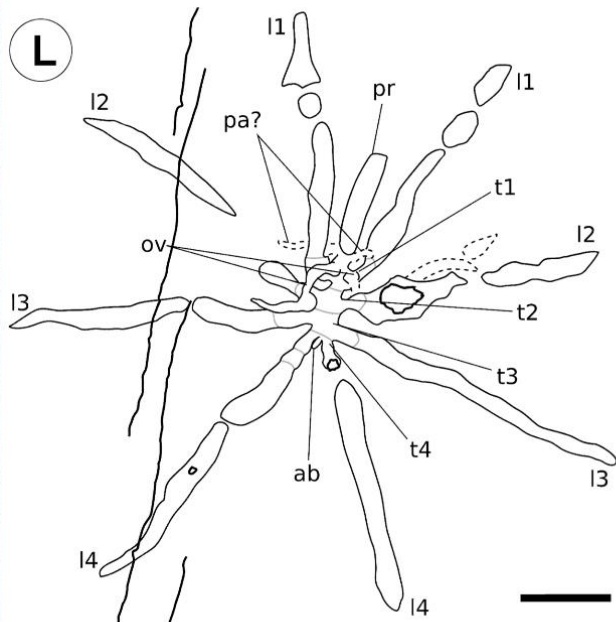
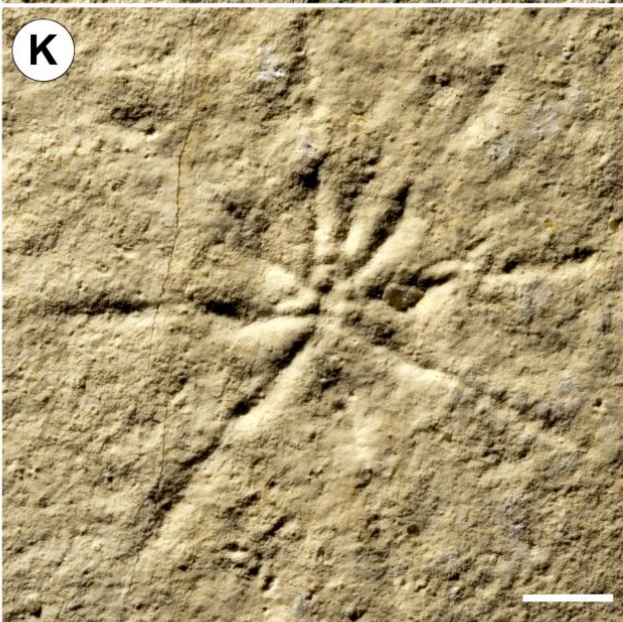
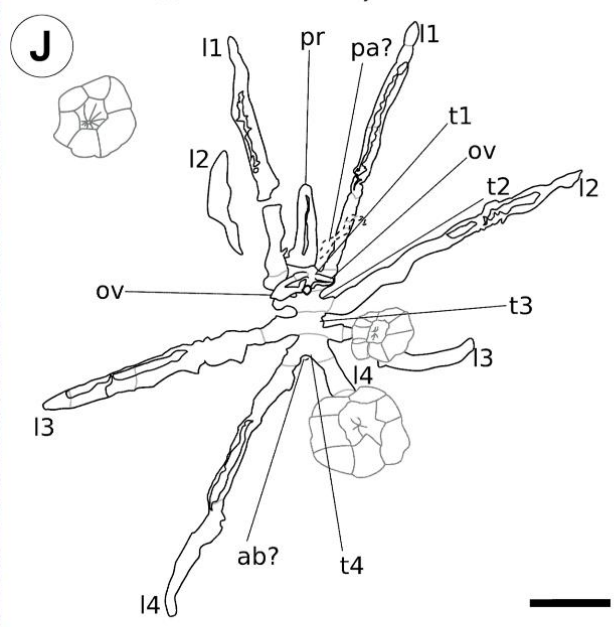
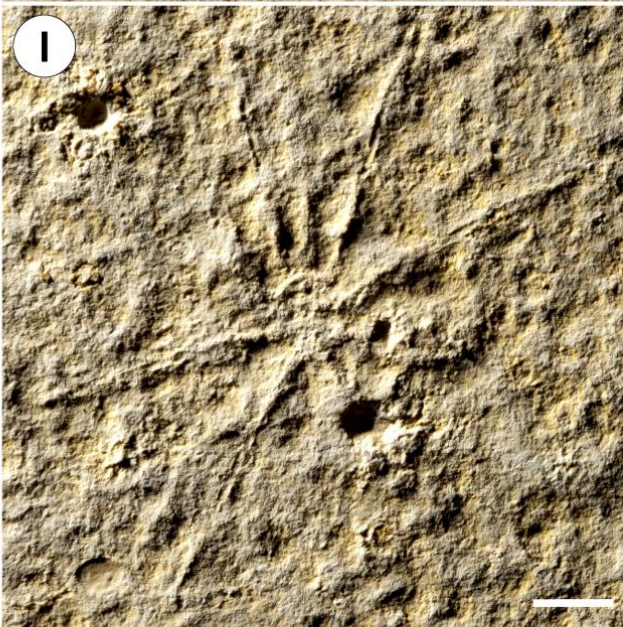
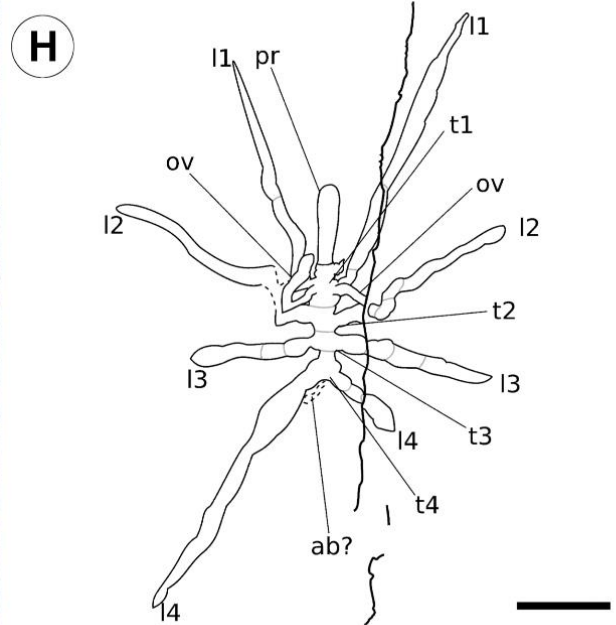
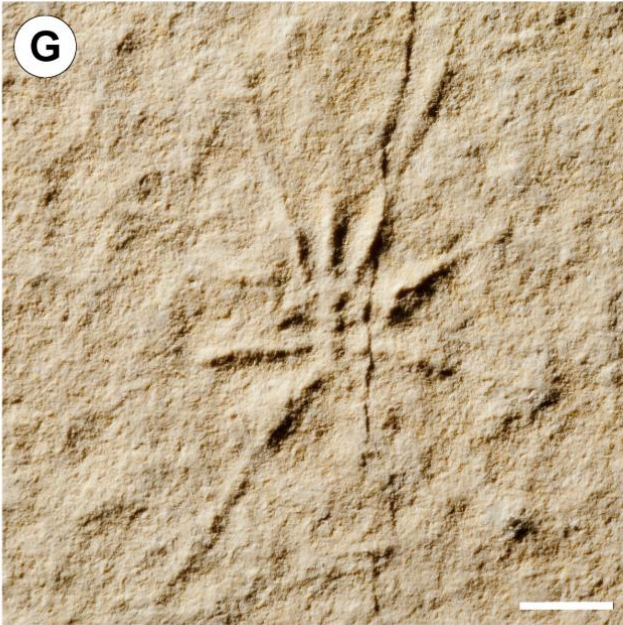
**Supplementary material 2** – Stereo images of NHMUK-In-39751 and JME-SOS-6291.

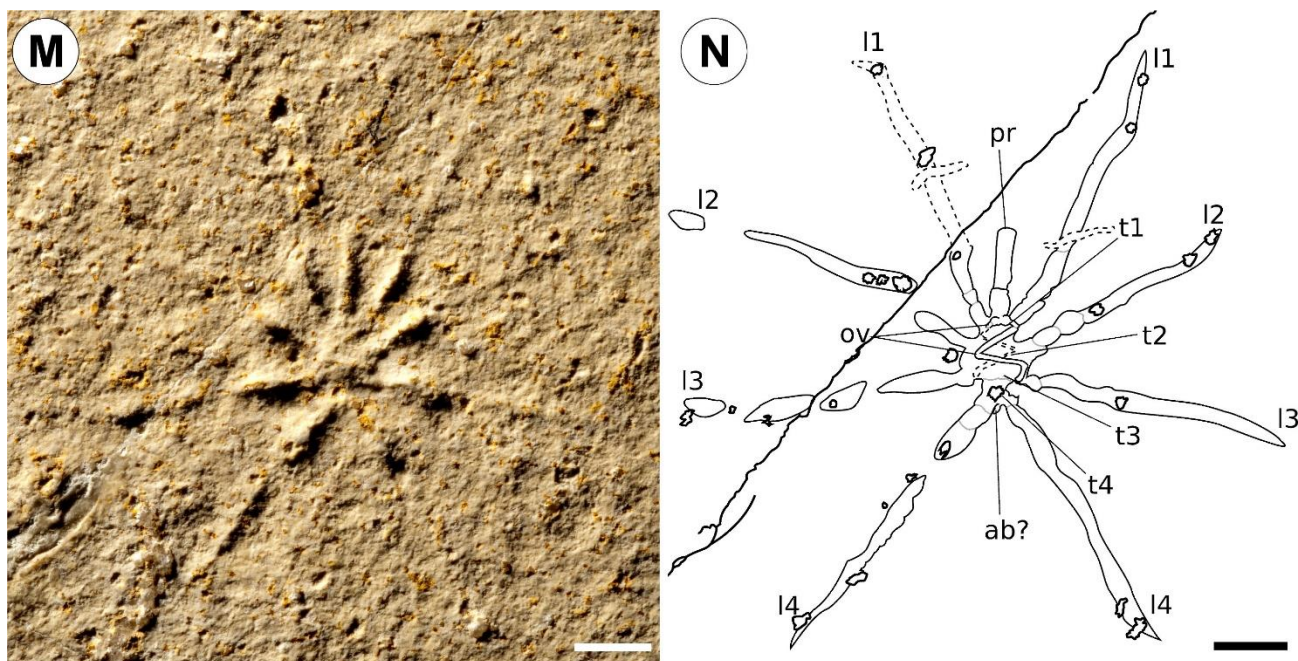
**Supplementary material 3** – Interpretation of *Flagellopantopus blocki* Poschmann & Dunlop, 2006 legs articles in the original description and in the present study.









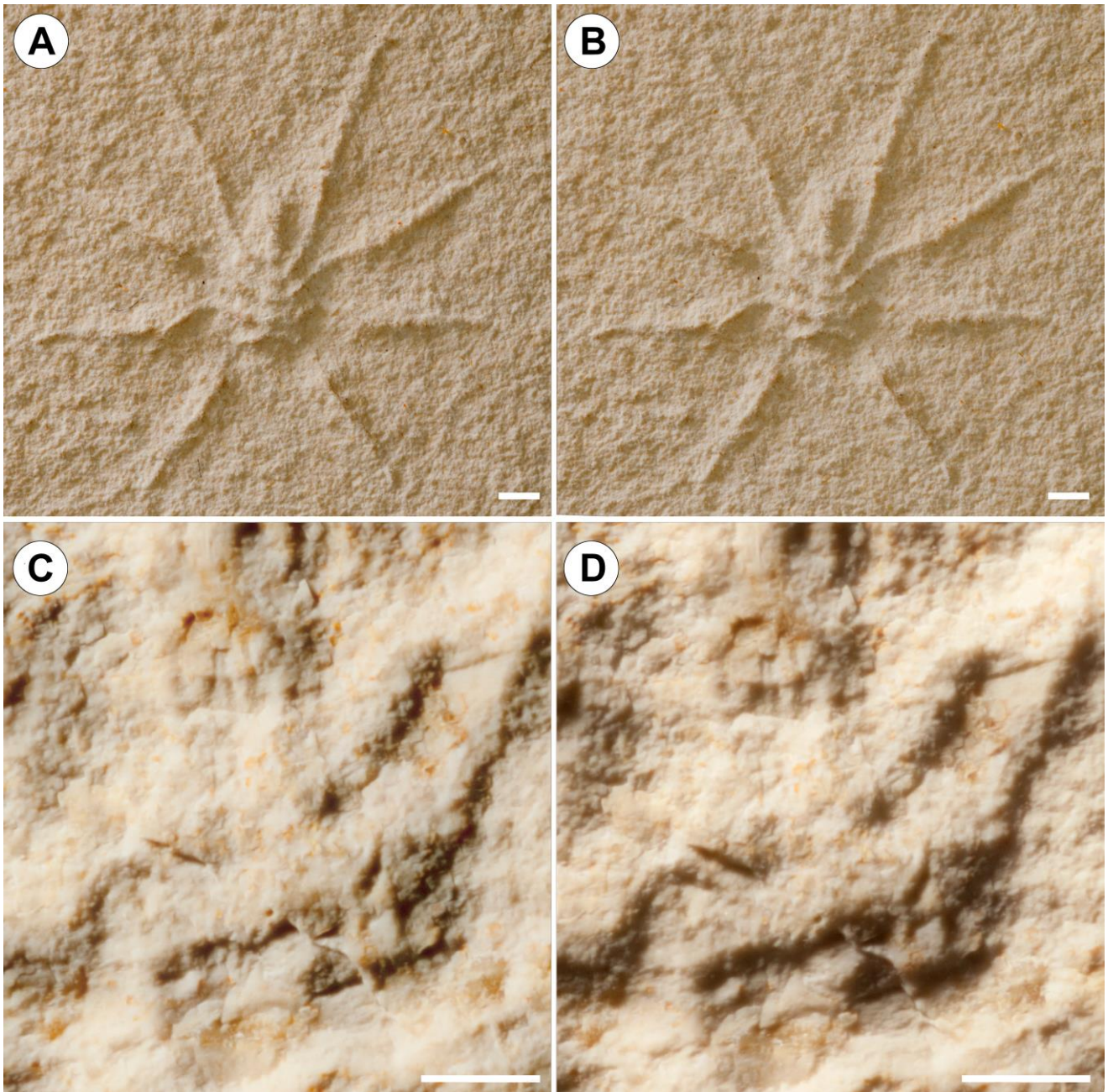


**Figure S1.** Undescribed sea spider fossils from Solnhofen pictured under natural light with enhanced contrast (A, C, E, G, I, K, M) and interpretative drawings (B, D, F, H, J, L, N): JME-SOS 2086b (A, B), JME-SOS 3652b (C, D), JME-SOS 3660 (E, F), JME-SOS 6290 (G, H), SMNS 70156 (I, J), SMNS 70209 (K, L), SMNS

70402 (M, N). The interpretative drawings represent distinctively unambiguous shape (plain black lines), ambiguous or unclear structures (dashed black lines) and tentatively placed articulations (plain grey lines). Grey roundish structures (F, J) are interpreted as comatulids. *ab*, abdomen; *ch*, chelifores; *l1-l4*, walking legs 1 to 4; *ot*, ocular tubercle; *ov*, ovigers; *pa*, palps; *pr*, proboscis; *t1-t4*, trunk segments 1 to 4. All scale bars 5 mm.

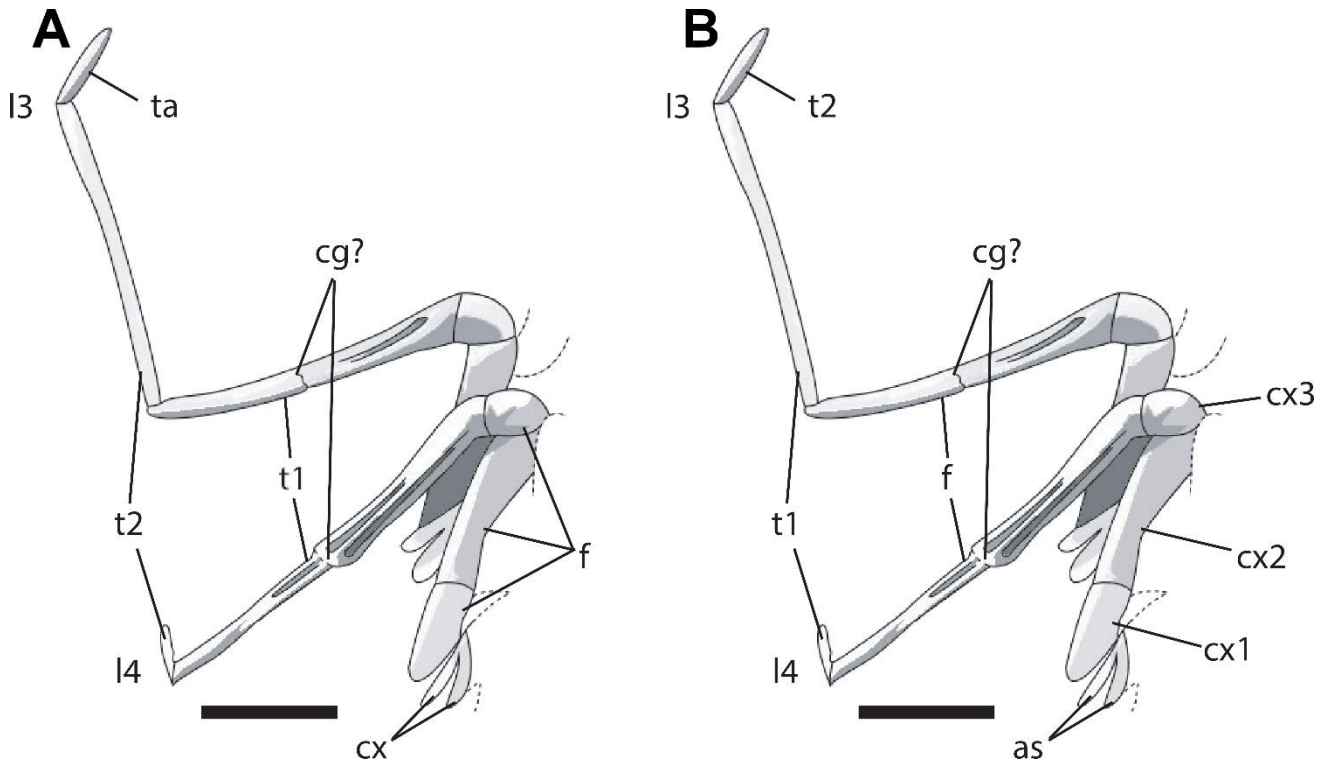
**Remarks.** The ovigers of JME-SOS-2086 (A, B) show similarities with the extant genus *Endeis* Philippi, 1843, of which the antepenultimate podomere is long and bended. However, the exact number of podomeres and their structure cannot be assessed with certainty, as the granulometry does not provide clear information about articulation. An additional article, which does not exist in extant *Endeis*, may stand at the base of the ovigers. The possible absence of chelifores, which can be used to discriminate Endeidae Norman, 1908 from Phoxichilidiidae Sars, 1891 and Pallenopsidae Fry, 1978, cannot be verified because the specimen is in ventral view.





**Figure S2.** Stereo images of NHMUK-In-39751 (A, B) and JME-SOS-6291 (C, D), corresponding respectively to fig. 2B and 3B, under natural light. Scale bars 2 mm.





**Figure S3.** Interpretation of *Flagellopantopus blocki* Poschmann & Dunlop, 2006 legs articles (A) in the original description and (B) in the present study. Legs are third (*l3*) and forth (*l4*) right legs of the type specimen PWL 2004/5024-LS. *as*, annular swelling of lateral processes; *cg*, cementary gland; *cx* and *cx1*, 2, 3, coxae not discriminated and coxa 1, 2, 3; *f*, femora; *t1*, 2, tibia 1, 2; *ta*, tarsus. Scale bars: 5 mm. Reference: Poschmann, M., & Dunlop, J. A. (2006). A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology*, 49(5), 983-989.



## Perspectives

L'origine des fossiles de Solnhofen est un point important dans cette étude, car elle donne une idée de la bathymétrie de l'habitat des spécimens, et en fait la première faune peu profonde connue du Mésozoïque pour le taxon. Mais cette origine reste encore sujette à discussion : s'il semble probable que ces spécimens proviennent des environs du lagon, il n'est pas à exclure qu'ils aient été transportés depuis l'océan Téthys (voir Barthel et al. 1990). Le corps fragile de ces animaux aurait-il pu résister après un tel transport ? Pour comprendre les potentiels effets d'un transport sur de longues distances sur la complétude d'un fossile, une solution serait de recourir à la taphonomie expérimentale (Briggs 1995), afin de savoir dans quelle mesure un pycnogonide peut rester complet après un transport sur de si grandes distances. L'état de décomposition d'un spécimen est déterminant pour la préservation d'un spécimen lors de transports turbulents, en particulier dans le cas des animaux à cuticule (Allison 1986). Les pycnogonides ayant des articulations particulièrement fragiles, un spécimen arrivant de l'océan dans les lagons de Solnhofen devrait donc être vivant ou mort peu avant son arrivée.







## CHAPITRE II -

Diversité et histoire évolutive  
des Ammonoidea

*Recto : Nymphopsis curtiscapus, Madagascar.*

## Contexte du projet

La question de la monophylie des Ammotheidae est un problème récurrent des études phylogénétiques sur les pycnogonides. Résoudre ce problème a été le premier travail auquel je me suis attelé durant ma thèse. Il est en fait la suite du travail que j'avais réalisé lors de ma deuxième année de Master, enrichi de nouvelles données et de nouvelles analyses.

## Diversité et complexité des Ammotheidae

Les Ammotheidae (*sensu* Bamber et al. 2018) sont la famille la plus diversifiée parmi les pycnogonides actuels. Ils représentent à eux seuls 21,3% de la diversité du groupe, et 21% des espèces décrites ces 50 dernières années. Les Ammotheidae regroupent 299 espèces rangées dans 22 genres, ce qui en fait la famille la plus riche en genres des pycnogonides (24,7% des genres). Cependant, 80,3% des espèces d'Ammotheidae sont rattachées aux « *big five* » de la famille avec les genres *Achelia* (75 espèces), *Tanystylum* (50 espèces), *Ammothella* (42 espèces), *Ammothea* (41 espèces) et *Cilunculus* (32 espèces). A l'inverse, la grande majorité des genres ne sont représentés que par un petit nombre d'espèces (13 genres à trois espèces ou moins, dont 7 monospécifiques). C'est souvent le signe d'une taxonomie en manque de révision (*e.g.* Brewer et al. 2012). Certains Ammotheidae, notamment les *Achelia*, sont d'ailleurs régulièrement cités comme problématiques pour les taxonomistes : « *The so-called "primrose path" leading toward the correct identification of all species in this genus is obstructed with scattered dead branches* » (Child 1994a) ; « *The taxonomy of [Achelia] is in a sad state of disrepair, but revision of their species must await that unrealized millennium when existing types and scattered collections are available to one specialist for redescription and comparison.* » (Hedgpeth 1948).

Les Ammotheidae sont couramment rencontrés sur le terrain et dans les collections : les *Achelia* (fig. 14a), *Ammothella* (fig. 4b) et *Tanystylum* (fig. 14d) sont très représentés dans les milieux tropicaux et tempérés (Hedgpeth 1948 ; chapitre IV), bien que leur très petite taille (la longueur du tronc dépasse rarement 3 mm ; Bamber 2010) les rende plus difficiles à repérer que certaines grandes espèces (*e.g.* *Nymphon*, *Pycnogonum*). Certains taxons plus rares sont également remarquables, par exemple *Nymphopsis* (fig. 4c), un genre typique des tropiques, qui attire parfois l'œil des photographes sous-marins : sa taille de plus de 5 mm d'envergure et ses grands tubercules soyeux ornant les pattes lui confèrent un aspect de « flocon de neige ». En Antarctique, les Ammotheidae sont notamment représentés par le genre *Ammothea* (fig. 4a),

dont la grande taille le rend souvent facile à repérer et à collecter (le tronc des *Ammothea* antarctiques atteint souvent un à plusieurs centimètres, et leur envergure dépasse souvent les 10 cm). ; les *Achelia* et les *Austroraptus* sont aussi courants. Enfin, les Ammotheidae ne se limitent pas aux environnements côtiers : les *Cilunculus* (fig. 14b) sont coutumiers des grandes profondeurs (plusieurs centaines à plusieurs milliers de mètres de profondeur ; Müller 1993), tandis que les *Sericosura* (fig. 14c) sont rencontrés dans les environnements abyssaux, notamment près des suintements froids et au niveau des sources hydrothermales (e.g. Child & Segonzac 1996 ; Arango & Linse 2015 ; Wang et al. 2018).

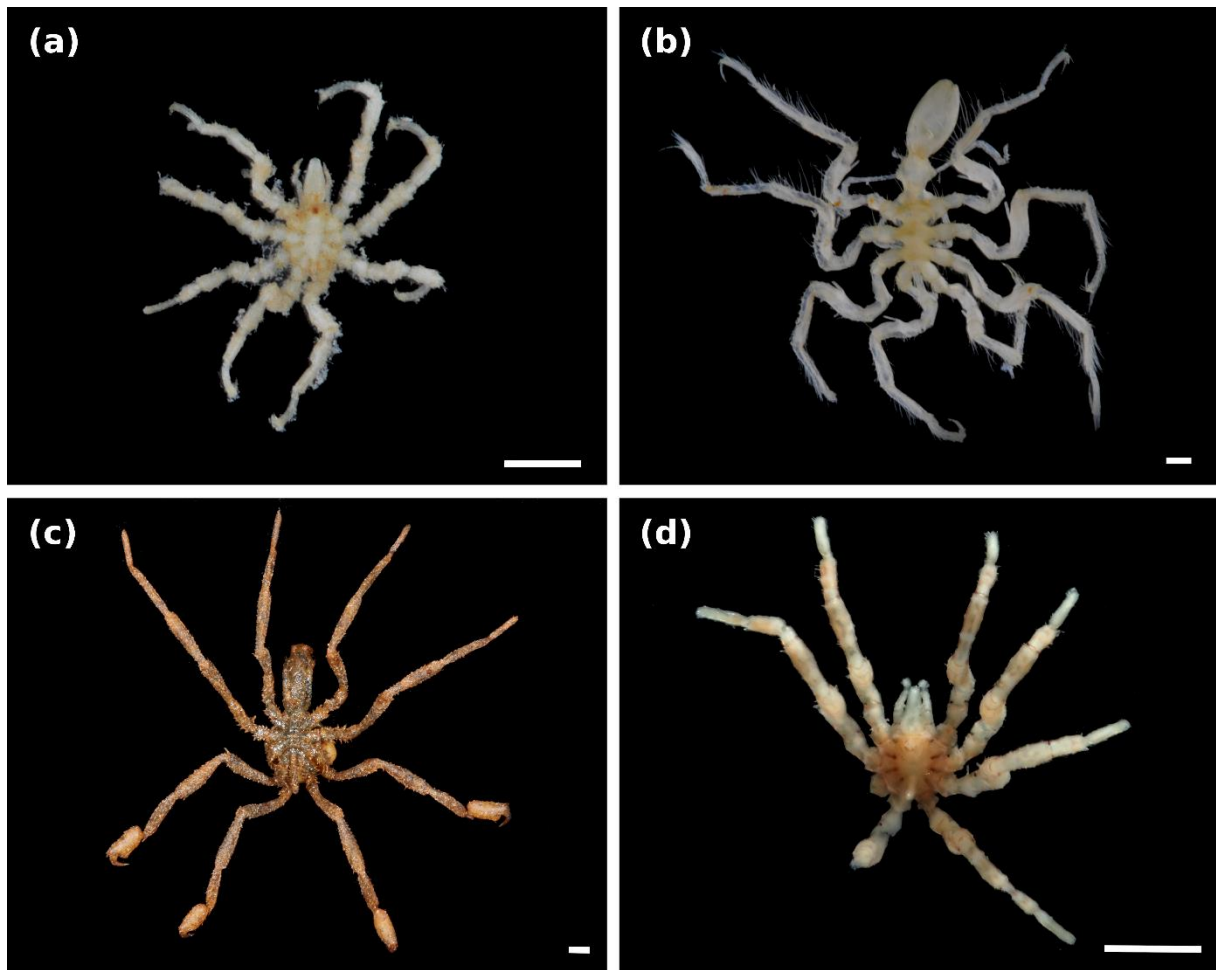


Figure 14. Quelques photos d'Ammotheidae en complément de la figure 4. *Achelia* sp., Madagascar (a) ; *Cilunculus sewelli*, Mozambique (b) ; *Sericosura heteroscela*, Snake Pit, Atlantique (c) ; *Tanystylum hummelincki*, Martinique (d). Toutes les barres d'échelles à 1 mm. Photos T.Y. Chan, L. Corbari, R. Sabroux ©MNHN – La Planète Revisitée.

Les Ammotheidae montrent également une grande diversité morphologique : leur taille varie de quelques millimètres (e.g. *Achelia*, *Tanystylum*) à plusieurs centimètres d'envergure (e.g. *Ammothea*), leur abdomen peut être fusionné avec le tronc (e.g. *Nymphopsis*) ou posséder une articulation basale (e.g. certains *Ammothella* et *Cilunculus*) ; le nombre d'articles des palpes

varie de 9 à 4 (notamment chez les *Tanystylum*) ; les soies présentent une large diversité de formes, simple, en forme de matraque (e.g. *Ammothella rugulosa*), clavée (e.g. *Ammothella marcusii*), etc. Les chelae sont réduites à un manchon, mais sont parfois complètement absentes (e.g. *Tanystylum* ; *Acheliana tropicalis*) ou à l'inverse fonctionnelles (e.g. *Ammothea childi* ; *Nymphopsis muscosa*). La plupart des types larvaires (au moins 1 à 4) sont connus dans cette seule famille (fig. 3 ; Brenneis et al. 2017). Les Ammotheidae partagent avec les Ascorhynchidae certains caractères parmi les plus remarquables de la famille, comme la tendance à la réduction des chélifores, ainsi qu'un proboscis très mobile, souvent avec une constriction basale. Certains caractères permettent de distinguer les principaux groupes d'Ammotheidae des Ascorhynchidae (i.e. « big five » versus *Ascorhynchus* et *Eurycyde*), notamment la structure du strigilis : celle-ci compte deux rangées serrées d'épines composées chez les *Ascorhynchus* et *Eurycyde*, alors qu'elles ont une distribution plus lâche chez ces groupes d'Ammotheidae ; et la griffe terminale des Ascorhynchidae est généralement absente chez les Ammotheidae (Bamber 2007b). Cependant, la délimitation des deux familles devient moins évidente lorsque des genres plus rares sont intégrés dans les comparaisons. Par exemple, *Proboehmia tubirostris* et les *Paranymphon*, qui sont considérés comme des Ammotheidae, présentent une organisation assez lâche des épines du strigilis et portent aussi une griffe terminale (e.g. Hong & Kim 1987 ; Stock 1991b). De la même manière, la segmentation à la base de l'abdomen, que l'on retrouve par exemple chez les *Cilunculus*, est un caractère courant chez les *Ascorhynchus*.

En conséquence, les Ammotheidae *sensu stricto* (i.e. *sensu* Bamber et al. 2018) n'ont pas de caractères véritablement diagnostiques, ce qui explique qu'ils aient souvent été associés avec les Ascorhynchidae dans une famille Ammotheidae *sensu lato* (e.g. Hedgpeth 1947 ; Stock 1994) (tableau 4) caractérisée par la réduction des chélifores. D'autres auteurs ont, en revanche, divisé les Ammotheidae *s.s.* en plusieurs familles : par exemple, la famille *Tanystylidae* a été créée pour les *Tanystylum* (e.g. Hedgpeth 1947 ; Munilla 1999) sur la base du nombre réduit d'articles des palpes (4 à 7 segments ; Child 1992) ; l'exemple le plus extrême reste celui de Fry (1978), qui distingue 6 familles sur la base d'un coefficient général de similarité (Gower 1971) (*Achelidae*, *Ammotheidae*, *Ammothellidae*, *Paranymphonidae*, *Sericosuridae*, *Tanystylidae*).

## Enjeux

Les analyses phylogénétiques réalisées jusqu'alors (Arango 2002, 2003 ; Arango & Wheeler 2007 ; Nakamura et al. 2007 ; Arabi et al. 2010) n'ont que partiellement répondu aux interrogations sur cette famille, en rejetant la monophylie des Ammotheidae *s. l.* (Arango & Wheeler 2007 ; Nakamura et al. 2007) mais cette interprétation n'a été suivie que superficiellement par les auteurs postérieurs : par exemple, Bamber (2007b) distingue Eurycyidae (=Ascorhynchidae) et Ammotheidae, mais les regroupe au sein de la superfamille des Ascorhynchoidea. La monophylie des Ammotheidae *s. s.* n'a été retrouvée que par Arabi et al. (2010), mais avec un faible soutien, et ce nœud n'a pas été retrouvé par l'analyse séparée de plusieurs marqueurs. La paraphylie des Ammotheidae est expliquée par différents problèmes topologiques: chez Arango & Wheeler (2007), elle est causée par l'inclusion de *Rhynchothorax australis* ; chez Nakamura et al. (2007), elle résulte de l'exclusion de *Tanystylum californicum*, qui se pose en groupe frère des Phoxichilidiidae. Mais les résultats de ces deux publications s'opposent : chez Nakamura et al. (2007), *Rhynchothorax mediterraneus* est retrouvé en groupe frère des Pycnogonidae, tandis que *Tanystylum californicum* est retrouvé au sein des Ammotheidae chez Arango & Wheeler (2007). Il est probable que l'étude d'Arango & Wheeler souffre de l'importante quantité de données manquantes (Arabi et al. 2010), puisque *R. australis* n'est représenté que par 2 marqueurs sur 6, et plus particulièrement par le marqueur H3 (très critiqué par Arabi et al. 2010 pour la courte taille du fragment, i.e. 327 pb, et la fréquence des erreurs de séquences) et un marqueur 18S incomplet à plus de 84% par rapport aux autres spécimens (280pb / >1750pb). Du côté de Nakamura et al. (2007), la longue branche de *Tanystylum californicum* peut être à l'origine d'un artefact de reconstruction. Ces observations suggèrent donc que la phylogénie des Ammotheidae nécessite un jeu de marqueurs complet et adapté, et requière l'utilisation d'un échantillonnage taxonomique suffisant pour casser les longues branches (Bergsten 2005). Les changements de composition en bases identifiés dans le gène mitochondrial CO1 doivent également être pris en compte (Arabi et al. 2010). Enfin, les relations entre les différents genres d'Ammotheidae restent mal résolues, notamment du fait du faible échantillonnage taxonomique.



## ARTICLE 2

(publié par *European Journal of Taxonomy*)

### DNA Library of Life, research article

[urn:lsid:zoobank.org:pub:8B9DADD0-415E-4120-A10E-8A3411C1C1A4](http://urn:lsid:zoobank.org:pub:8B9DADD0-415E-4120-A10E-8A3411C1C1A4)

## Biodiversity and phylogeny of Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonida)

Romain SABROUX<sup>1</sup>, Laure CORBARI<sup>2</sup>, Franz KRAPP<sup>3</sup>, Céline BONILLO<sup>4</sup>,  
 Stéphanie LE PRIEUR<sup>5</sup> & Alexandre HASSANIN<sup>6,\*</sup>

<sup>1,2,6</sup> UMR 7205, Institut de Systématique, Evolution et Biodiversité,

Département Systématique et Evolution, Sorbonne Universités, Muséum national  
 d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France.

<sup>3</sup> Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany.

<sup>4,5</sup> UMS CNRS 2700, Muséum national d'Histoire naturelle, CP  
 26, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

\* Corresponding author: [hassanin@mnhn.fr](mailto:hassanin@mnhn.fr)

<sup>1</sup> Email: [romain.sabroux@mnhn.fr](mailto:romain.sabroux@mnhn.fr)

<sup>2</sup> Email: [corbari@mnhn.fr](mailto:corbari@mnhn.fr)

<sup>3</sup> Email: [franz.krapp.zfmk@uni-bonn.de](mailto:franz.krapp.zfmk@uni-bonn.de)

<sup>4</sup> Email: [bonillo@mnhn.fr](mailto:bonillo@mnhn.fr)

<sup>5</sup> Email: [sleprieur@mnhn.fr](mailto:sleprieur@mnhn.fr)

<sup>1</sup> [urn:lsid:zoobank.org:author:F48B4ABE-06BD-41B1-B856-A12BE97F9653](http://urn:lsid:zoobank.org:author:F48B4ABE-06BD-41B1-B856-A12BE97F9653)

<sup>2</sup> [urn:lsid:zoobank.org:author:9E5EBA7B-C2F2-4F30-9FD5-1A0E49924F13](http://urn:lsid:zoobank.org:author:9E5EBA7B-C2F2-4F30-9FD5-1A0E49924F13)

<sup>3</sup> [urn:lsid:zoobank.org:author:331AD231-A810-42F9-AF8A-DDC319AA351A](http://urn:lsid:zoobank.org:author:331AD231-A810-42F9-AF8A-DDC319AA351A)

<sup>4</sup> [urn:lsid:zoobank.org:author:7333D242-0714-41D7-B2DB-6804F8064B13](http://urn:lsid:zoobank.org:author:7333D242-0714-41D7-B2DB-6804F8064B13)

<sup>5</sup> [urn:lsid:zoobank.org:author:5C9F4E71-9D73-459F-BABA-7495853B1981](http://urn:lsid:zoobank.org:author:5C9F4E71-9D73-459F-BABA-7495853B1981)

<sup>6</sup> [urn:lsid:zoobank.org:author:0DCC3E08-B2BA-4A2C-ADA5-1A256F24DAA1](http://urn:lsid:zoobank.org:author:0DCC3E08-B2BA-4A2C-ADA5-1A256F24DAA1)

**Abstract.** The family Ammotheidae is the most diversified group of the class Pycnogonida, with 297 species described in 20 genera. Its monophyly and intergeneric relationships have been highly debated in previous studies. Here, we investigated the phylogeny of Ammotheidae using specimens from poorly studied areas. We sequenced the mitochondrial gene encoding the first subunit of cytochrome c oxidase (CO1) from 104 specimens. The complete nuclear 18S rRNA gene was sequenced from a selection of 80 taxa to provide further phylogenetic signal. The base composition in CO1 shows a higher heterogeneity in Ammotheidae than in other families, which may explain their apparent polyphyly in the CO1 tree. Although deeper nodes of the tree receive no statistical support, Ammotheidae was found to be monophyletic and divided into two clades, here defined as distinct subfamilies: Achelinae comprises the genera *Achelia* Hodge, 1864, *Ammothella* Verrill, 1900, *Nymphopsis* Haswell, 1884 and *Tanystylum* Miers, 1879; and Ammotheinae includes the genera *Ammothea* Leach, 1814, *Acheliana* Arnaud, 1971, *Cilunculus* Loman, 1908, *Sericosura* Fry & Hedgpeth, 1969 and also *Teratonotum* gen. nov., including so far only the type species *Ammothella stauromata* Child, 1982. The species *Cilunculus gracilis* Nakamura & Child, 1991 is reassigned to *Ammothella*, forming the binomen *Ammothella gracilis* (Nakamura & Child, 1991) comb. nov. Additional taxonomic re-arrangements are suggested for the genera *Achelia*, *Acheliana*, *Ammothella* and *Cilunculus*.



**Keywords.** Pantopoda, taxonomy, DNA phylogeny, barcode of life, strand-bias.

Sabroux R., Corbari L., Krapp F., Bonillo C., Le Prieur S. & Hassanin A. 2017. Biodiversity and phylogeny of Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonida). *European Journal of Taxonomy* 286: 1–33. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.286>

## Introduction

Sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida: Pantopoda) represent a small group of exclusively marine arthropods which are distributed worldwide, from the tropical to the polar regions, from littoral to abyssal depths. There are 1385 described species that are classified in 79 genera and 11 families (Bamber *et al.* 2015). They exhibit a typical “spider-like” appearance, with generally four pairs of walking legs attached to a slender trunk. They show a remarkable diversity of forms (from the slender *Nymphon* Fabricius, 1794 to the stout *Pycnogonum* Brünnich, 1764), a variable number of leg pairs (from 4 to 6), a wide size range (leg span from 1 to 700 mm) and a great diversity of colours, ranging from the palest to the most colourful (e.g., the multi-coloured *Anoplodactylus evansi* Clark, 1963) (Arnaud & Bamber 1987; Bamber *et al.* 2015). The position of sea spiders as a class of the subphylum Chelicerata is accepted by most recent molecular studies (Regier *et al.* 2010; Rehm *et al.* 2014; Roeding *et al.* 2009).

The pycnogonid families were distinguished based on the presence/absence and the structure of the three cephalic appendages: chelifores, palps and ovigers (e.g., Hedgpeth 1948). However, the number of families has varied heavily during the taxonomic history of Pycnogonida, from 8 families in Hedgpeth (1948) to 27 in Fry (1978). More recent classifications have recognized between 9 (Arnaud & Bamber 1987) and 11 families (Bamber 2007b). The position of some genera was also highly debated (e.g., *Pallenopsis* Wilson, 1881, *Endeis* Philippi, 1843, *Tanystylum* Miers, 1879). The four previous molecular studies on pycnogonids have questioned the validity of several families (Arango 2003b; Arango & Wheeler 2007; Nakamura *et al.* 2007; Arabi *et al.* 2010). Among them, the most problematic taxon probably remains the family Ammotheidae.

Originally, Dohrn (1881) gave an extensive definition of Ammotheidae by integrating the genera *Ammothea* Leach, 1814, *Barana* Dohrn, 1881 (currently accepted as *Ascorhynchus* Sars, 1878), *Clotenia* Dohrn, 1881 (accepted as *Tanystylum*) and *Trygaeus* Dohrn, 1881. Later during the same year, Hoek (1881) created the family Ascorhynchidae combining *Ascorhynchus*, *Ammothea* and *Tanystylum*, *inter alia*. The question of splitting *Ammothea* and *Ascorhynchus* (and their respective relatives) into two families has always been a matter of debate, because they show puzzling combinations of characters (e.g., the same chelae reduction vs different oviger structures). While most specialists included them in a single family (e.g., Arnaud & Bamber 1987; Dohrn 1881; Hedgpeth 1941; Hoek 1881; Nakamura & Child 1991; Stephensen 1933; Stock 1994), some early authors split them into two families (e.g., Bouvier 1923). Finally, molecular studies (Arango & Wheeler 2007; Nakamura *et al.* 2007; Arabi *et al.* 2010) cast doubt on the hypothesis of a single family (which was Ammotheidae according the priority rule of taxonomic nomenclature). Nakamura *et al.* (2007) suggested the resurrection of the family Ascorhynchidae, a position that was followed by the commonly used classifications of Bamber (2007b; 2015), but Ascorhynchidae and Ammotheidae were grouped into the same superfamily Ascorhynchoidea Hoek, 1881 (and not “Pocock, 1904” as listed by Bamber 2007b and Bamber *et al.* 2015).

Even now, the status of Ammotheidae *sensu* Bouvier (1923) (i.e., excluding Ascorhynchidae) is rather unclear. As previously commented by Bouvier, most of the characters used to describe this reduced taxon show exceptions: for instance, their main character, i.e., the reduction of chelae to small buds, is not constant (for example, adults of *Nymphopsis muscosa* Loman, 1908 bear chelate chelae); the number of palp articles is highly variable (4 to 9); the abdomen can be articulated or not to the trunk, and their development can be direct or larval (Bamber 2007b). The family Ammotheidae *sensu* Bouvier (1923)

was found to be poly- or paraphyletic in the molecular studies of Nakamura *et al.* (2007) and Arango & Wheeler (2007). However, these results may have been caused by the use of unreliable molecular data (carryover DNA contamination and high levels of missing data, inaccurate methods of DNA alignment and the extreme heterogeneity of nucleotide composition in the mitochondrial genes of sea spiders, see Arabi *et al.* 2010). Nevertheless, the taxon was recovered monophyletic in the tree obtained from a concatenation of five mitochondrial and nuclear markers, but based on only ten species (of the 297 described) (Arabi *et al.* 2010). Therefore, we consider that the status of Ammotheidae is an open question that needs to be studied with a better taxonomic sampling, including more species diversity.

Previous studies on sea spiders have mainly focused on species from the Southern Ocean. As a consequence, we have a great amount of knowledge on this fauna in terms of biodiversity (León 2001; Munilla & Soler-Membrives 2009, 2015), integrative taxonomy, population genetics (Arango *et al.* 2011; Dietz *et al.* 2015; Krabbe *et al.* 2010), biogeography (Griffiths *et al.* 2011; Munilla & Soler-Membrives 2009) and parasitology (Schiaparelli *et al.* 2008). Historically, one of the first invertebrate species described from Antarctica was a sea spider (*Decolopoda australis* Eights, 1835) and since then, pycnogonids have been considered as a flagship group in Antarctica. Moreover, taxonomists were particularly interested in Antarctic sea spiders because of their large size and their “extra-legged” representatives (ten legs or more) (e.g., Bouvier 1910). In contrast, species from non-Antarctic regions are often tiny in size, and thus more difficult to collect or study by non-specialists. As a consequence, most of the barcode sequences (5’ fragment of the gene encoding the first subunit of cytochrome c oxidase, CO1) currently available for Ammotheidae in the nucleotide databases come from southern ecoregions (South Australia, South America and Antarctica; Fig. 1).

Here, we investigated the diversity and phylogeny of Ammotheidae by focusing on sea spiders collected in several poorly studied tropical areas (e.g., Papua New Guinea, South Madagascar, Marquesas Islands) during the latest expeditions of the Muséum national d’Histoire naturelle of Paris (MNHN). We generated 104 sequences of the CO1 mitochondrial gene and 80 sequences of the 18S rRNA (18S) nuclear gene. These datasets were analysed to address the following three main questions: (1) Are Ammotheidae monophyletic? (2) Are the “big five” ammotheid genera (*Ammothea*, *Achelia* Hodge, 1864, *Ammothella* Verrill, 1900, *Cilunculus* Loman, 1908 and *Tanystylum*) monophyletic? (3) How heterogeneous is the base composition in CO1 sequences of Ammotheidae?

## Material and methods

### Sampling

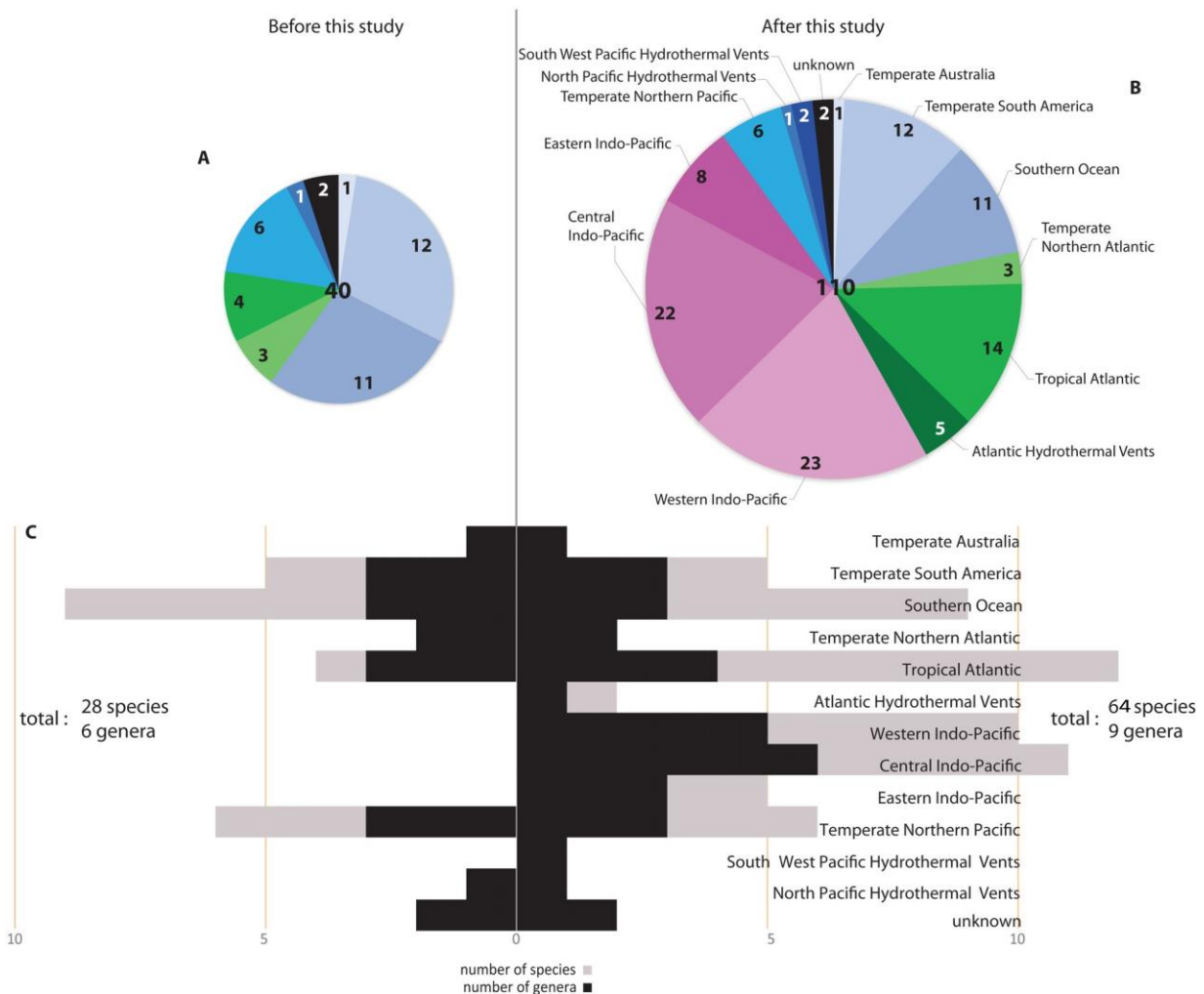
The specimens selected for this study were collected during the following MNHN expeditions and deep sea cruises (Fig. 2), organized under the “*Planète Revisitée*” and “*Tropical Deep Sea Benthos*” programs (Bouchet *et al.* 2008; Richer de Forges *et al.* 2013): BATHUS 3 (New Caledonia, 1993), SANTO (Vanuatu, 2006), CEAMARC (Antarctica, 2008), MAINBAZA (Mozambique Channel, 2009), ATIMO VATAE (South Madagascar, 2010), BIOPAPUA (Bismarck Sea, Papua New Guinea, 2010), PAPUA NIUGINI (Madang, Papua New Guinea, 2012), PAKAIHI I TE MOANA (Marquesas Islands, 2012), KARUBENTHOS (Guadeloupe, 2012); KAVIENG (Kavieng, Papua New Guinea, 2014), GUYANE 2014 (off French Guiana, 2014), and ILES DU SALUT (French Guiana, 2014). Details of the field operations are available at <http://expeditions.mnhn.fr/>. Some additional specimens have been provided by IFREMER (BICOSE, BIOBAZ, HYDROMAR and FUTUNA 3 cruises). All the geographical locations are reported in Appendix 1. The specimens were collected from littoral shores to hydrothermal vents (3500 m depth).

### DNA extraction, amplification and sequencing

Total DNA was extracted from a leg removed on specimens preserved in 80–95% ethanol using the QIAamp DNA Micro Kit (Qiagen, Hilden, Germany). The samples were lysed in 360 µl of ATL (twice

as much as recommended by the manufacturer) and 40 µl of proteinase K. The volumes of AL and ethanol were also doubled. The rest of the protocol followed the volumes indicated by the manufacturer. Final extract volumes contained between 25 and 100 µl of DNA solution.

Two markers were sequenced for this study: the mitochondrial CO1 gene and the nuclear 18S gene. We used a new set of primers to amplify CO1 sequences (Py-CO1-U: 5'-TCA-ACW-AAT-CAT-AAA-GAY-ATT-GG-3' and Py-CO1-L3: 5'-GGR-TCH-CCH-CCH-GMD-GGR-TC-3') and the three sets used in previous studies for the 18S sequences (see details in Arabi *et al.* 2010). DNA amplification were done using Hot start mix RTG Taq (GE Healthcare, Waukesha, WI, USA) in a 25 µl final volume containing between 1 and 5 µl of DNA and 1µl of each 10 mM primer. Initial denaturation was performed at 94°C for 4 min, then we applied 40 cycles of denaturation-hybridization of 30 s at 94°C, 30 s at hybridization temperature (50°C for CO1, 52°C for 18S), and 1 min at 72°C. Final elongation lasts 10 min at 72°C. Purification and cycle sequencing were performed by Eurofins (Munich, Germany) using the PCR primers detailed above.

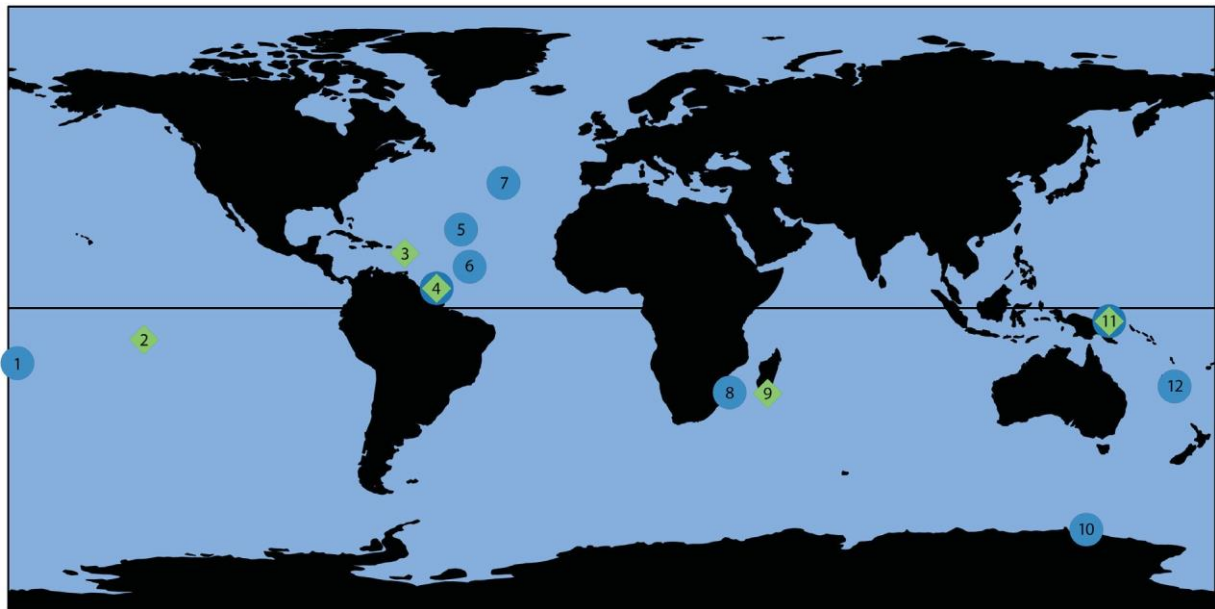


**Fig. 1.** Barcode richness in GenBank before and after this study. **A–B.** Number of CO1 haplotypes before (**A**) and after (**B**) this study as a function of the origins of the specimens sequenced. **C.** Number of species (grey) and genera (black) represented by a CO1 sequence found in GenBank databases before (left) and after (right) this study, classified by ecoregions. Littoral ecoregions defined according to Spalding *et al.* (2007) and abyssal ecoregions following a simplification of Bachraty *et al.* (2009).

The sequences were cleaned using CodonCode Aligner v. 3.7.1 (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA) by comparing forward and reverse electrophoregrams. Nucleotide ambiguities were coded according to the IUPAC nomenclature. Cleaning was achieved after multiple DNA alignments using Se-Al v. 2.0a11 (Rambaut 2002). Each sequence was compared *via* BLAST methods (NCBI, Benson *et al.* 2015) in order to detect potential contaminations. The sequences were deposited in GenBank under accession numbers KX535346–KX535450 (CO1) and KX536422–KX536501 (18S).

## Phylogenetic analyses

The 104 CO1 barcodes and 80 18S sequences generated for this study were compared to all sequences of Ammotheidae (48) and Aschorhynchidae (19) downloaded from GenBank. For other pycnogonid families, we selected only species for which both CO1 and 18S sequences were available. Details on the 75 CO1 and 79 18S sequences from GenBank are provided in Appendix 1. The pycnogonid tree was rooted with 10 outgroup species, including two chelicerates (Uropygi: *Mastigoproctus giganteus* (Lucas, 1835); Xiphosura: *Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1785)), six mandibulates (Stomatopoda: *Squilla empusa* Say, 1818; Branchiopoda: *Triops longicaudatus* LeConte, 1846; Chilopoda: *Lithobius variegatus* Leach, 1814 and *L. forficatus* (Linnaeus, 1785); Diplopoda: *Thyropygus* sp. and *Orthoporus* sp.) and two onychophorans (*Opisthopatus cinctipes* Purcell, 1899 and *Peripatoides novaezaelandiae* (Hutton, 1876)). We avoided CO1 sequences characterized by an inverted bias in base composition (e.g., scorpions, spiders, etc.) in order to limit artefacts during phylogenetic reconstruction. This strategy was determined in agreement with previous studies showing that asymmetric mutational constraints occurred during the evolution of the mitochondrial genome of Chelicerata, including sea spiders (Hassanin *et al.* 2005; Hassanin 2006; Arabi *et al.* 2010, 2012).



**Fig. 2.** Regional distribution of the studied specimens. Green diamonds indicate locations where specimens were collected at shallow depths (< 100 m), blue circles those from deep-sea samplings; the combinations of both symbols indicates mixed samplings (below and above 100 m depth). 1: Futuna; 2: Marquesas Islands; 3: Guadeloupe; 4: French Guiana; 5: Mid-Atlantic Ridge, Snake Pit site; 6: Mid-Atlantic Ridge, Logatchev site; 7: Mid-Atlantic Ridge, Lucky Strike site; 8: Mozambique Channel; 9: South Madagascar; 10: Antarctica, Terre Adélie; 11: Papua New Guinea; 12: New Caledonia and Vanuatu.

The 18S alignment was achieved using a first trial with CodonCode Aligner v. 3.7.1, and it was optimized manually on Se-AL v. 2.0a11. Several regions with too many ambiguous positions for homology were removed from the analyses. In other regions that are difficult to align, but which provide phylogenetic information at lower taxonomic levels, we chose a different strategy based on the use of different taxonomic blocks. For instance, the region located at positions 679–693 (with respect to the DQ389932 sequence) was aligned using four shifted blocks corresponding to the following taxa: (1) Ammotheidae Dohrn, 1881, Nymphonidae Wilson, 1878, Callipallenidae Hilton, 1942 and Pallenopsidae Fry, 1978, (2) Ascorhynchidae Hoek, 1881 and Endeidae Norman, 1908, (3) Phoxichilidiidae Sars, 1891, and (4) Colossendeidae Jarvinsky, 1870, Pycnogonidae Wilson, 1878 and Austrodecidae Stock, 1954.

Phylogenetic analyses were performed with MrBayes v. 3.2.2 (Ronquist & Huelsenbeck 2003), running 4 chains for 10 million generations, and a 25% burn-in. We analysed the 18S and CO1 (partitioned by codon positions or without partition) datasets separately, and the model (i.e., GTR+G+I) was selected using the best AIC score calculated on jModelTest (Posada 2008). For the reduced dataset of 135 taxa used for the concatenation of CO1 and 18S markers, we performed a partitioned analysis using a GTR for each marker.

## Analysis of the nucleotide composition in COI sequences

Strand-bias in nucleotide composition was analysed at third codon positions of CO1 sequences. As similar trends were previously found for two- and fourfold degenerate sites (Hassanin *et al.* 2005), we followed the simplified approach previously published in Arabi *et al.* (2010), in which AT and CG skews were calculated on all third codon positions of CO1 sequences using the following formulas: AT skew =  $(F_A - F_T) / (F_A + F_T)$  and CG skew =  $(F_C - F_G) / (F_C + F_G)$ , where F is the frequency of the considered nucleotide at third codon positions. The skew values were considered as significant if the null hypothesis could be rejected to a confidence level of 5%.

## Results

### Datasets

The great extent of localities and depth range explored here allowed us to examine a large diversity of pycnogonids from 8 of the 11 families and from the seven main genera of Ammotheidae, except *Ammothea* (i.e., *Achelia*, *Ammothella*, *Cilunculus*, *Nymphopsis* Haswell, 1884, *Sericosura* Fry & Hedgpeth, 1969 and *Tanystylum*). The presently monospecific *Acheliana* Arnaud, 1971 is also sequenced for the first time with an undescribed species (in prep.). With the sequences extracted from GenBank (see Appendix 1), we included one additional ammotheid genus (*Ammothea*) and two other families (Austrodecidae and Colossendeidae) in the analyses.

We detected several potential errors in the GenBank sequences, involving substitutions in highly conserved regions (e.g., *Ammothea hilgendorfi* DQ389936; *Anoplodactylus batangensis* DQ389918), as well as unexpected indels in the 18S stems, which are very constrained regions (see below) (e.g., *Ascorhynchus castelloides* DQ389905; *Callipallene novaezealandiae* DQ389927; *Anoplodactylus batangensis* DQ389918). However, these potential errors were not so problematic for phylogenetic inferences, since most of them are autapomorphic. More worrying is the misleading effect of the 18S sequence of *Pentapycnon charcoti* (DQ389924) on phylogenetic reconstruction. Indeed, our preliminary analyses revealed its chimeric origin as positions 1 to 923 correspond to an undetermined fungus. In this case, we excluded the fungal part of the sequence from the alignment. Similar problems have previously been described in Arabi *et al.* (2010) for other sea spiders. Other sequences susceptible to generate reconstruction artefacts, due to their poor quality (highly divergent sequences in conserved regions) or their shortness, were removed from the analyses (CO1: *Achelia alaskensis* DQ390093; 18S: *Pallenopsis macronyx* DQ389908).

The CO1 alignment contains 179 sequences (of which 104 are new) and 618 nucleotides representing 376 informative characters (369 without outgroups). It is worth noting that all specimens of the genus *Eurycyde* Schiödte, 1857 share a synapomorphic deletion of two codons in the CO1 gene (positions 472–477 in the DQ390087 sequence of *Achelia assimilis*). There is no significant difference between the CO1 analyses made with or without partition (Fig. 3). The 18S alignment contains 159 sequences (of which 80 are new) and 1750 nucleotides (including gaps due to alignment) representing 321 informative characters (*idem* without outgroups). The 18S tree is shown in Fig. 4. The concatenation of the two markers contains 135 sequences and 2550 nucleotides representing 746 informative characters (602 without outgroups). The tree obtained from the concatenation is illustrated in Fig. 5.

## Phylogenetic relationships

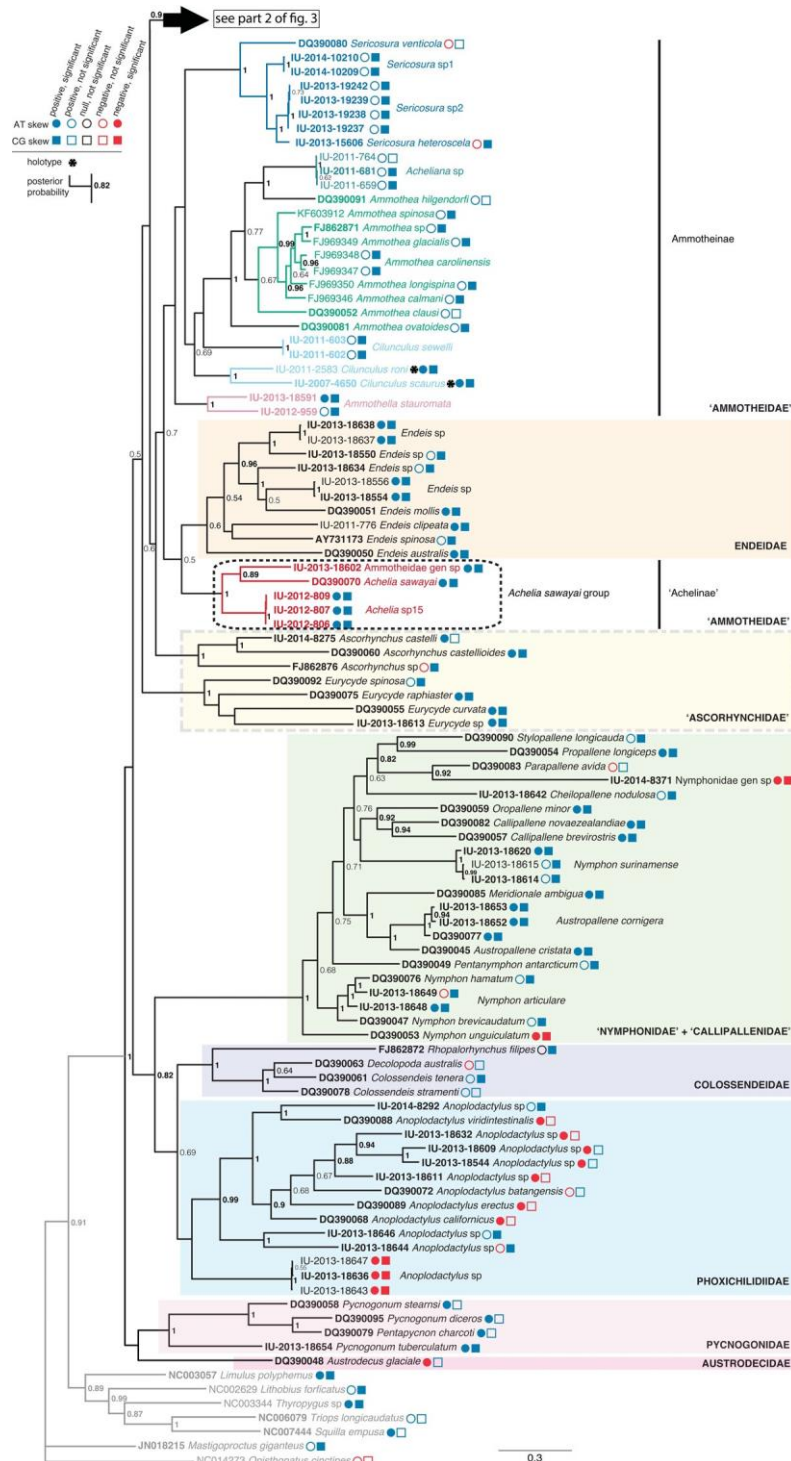
The monophyly of Pycnogonida is supported by maximal values of posterior probability (PP = 1) in all analyses. Most families are monophyletic with high support (PP > 0.9) in most analyses: Colossendeidae, Endeidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae and Pycnogonidae. In the CO1 tree (Fig. 3), however, Pallenopsidae is recovered as paraphyletic (PP = 0.87) and the monophyly of Phoxichilidiidae is less robust (PP < 0.5). The family Ascorhynchidae is found to be monophyletic in the concatenated analysis (PP = 0.9) (Fig. 5) and the 18S analysis based on 135 specimens (PP = 0.72) (Appendix 2), whereas different, but unrobust relationships are shown in other analyses (PP < 0.6). All members of the families Callipallenidae and Nymphonidae are systematically grouped, but these taxa are always found to be either poly- or paraphyletic.

Within pycnogonids, most basal relationships are poorly supported (PP < 0.8), but the families Austrodecidae and Pycnogonidae are found to be the first divergent lineages in most topologies (Figs 3–5, Appendix 2). However, these results only show good support in the combined analysis, where Austrodecidae and Pycnogonidae are the first and second offshoots, respectively (PP > 0.85). The family Colossendeidae is the next taxon to diverge in both combined and 18S analyses, but this has only weak support (PP = 0.57–0.77) (Figs 4–5). In the CO1 analyses (Fig. 3, Appendix 2), Colossendeidae appear as the sister-group of Phoxichilidiidae (PP = 0.69 and 0.93), and they are allied to the clade uniting Nymphonidae and Callipallenidae (PP = 0.82) in the CO1 analysis based on 179 haplotypes (Fig. 3).

The clade uniting Callipallenidae and Nymphonidae is grouped with Ascorhynchidae in the 18S and combined analyses (PP = 0.72–0.93) (Figs 4–5, Appendix 2). In the CO1 analysis based on 135 specimens (Appendix 2), however, the paraphyletic ascorhynchids are grouped with some ammotheids (i.e., excluding the “*Achelia sawayai* group”, see below) and Pallenopsidae (PP = 0.81).

The family Ammotheidae appears to be monophyletic in the 18S and CO1 + 18S trees with good supports (PP = 0.83–0.95) (Figs 4–5, Appendix 2). The CO1 analyses (Fig. 3, Appendix 2), however, support its polyphyly (PP = 0.81–0.9) due to the position of the “*Achelia sawayai* group” (*Achelia sawayai* Marcus, 1940 + *Achelia* sp. 15 + specimen MNHN-IU-2013-18602), which is found to be monophyletic with maximum support in all analyses (PP = 1) and divergent from other Ammotheidae (PP = 0.79).

Two major subfamilies of Ammotheidae can be distinguished: (1) Achelinae Wilson, 1881, which includes *Achelia*, *Nymphopsis*, *Tanystylum*, all *Ammothella* except *A. stauromata* Child, 1982 and *A. biunguiculata* Dohrn, 1881, and *Cilunculus gracilis* Nakamura & Child, 1991 (see 18S analysis in Fig. 4); and (2) Ammotheinae Dohrn, 1881 emend., which is composed of the genera *Ammothoa*, *Acheliana*, *Sericosura*, all *Cilunculus* but *C. gracilis*, and the species *Ammothella stauromata* and *A. biunguiculata* (see 18S analysis in Fig. 4). The subfamily Ammotheinae is supported in all analyses, in general with highest support values. The subfamily Achelinae is monophyletic in the 18S and CO1 + 18S trees (PP = 1) (Figs 4–5, Appendix 2), but paraphyletic in the CO1 trees (PP = 0.94–0.98) (Fig. 3, Appendix 2) because the “*Achelia sawayai* group” appears as the sister-group of Endeidae



**Fig. 3.** Bayesian tree of Pycnogonida based on 179 sequences of the mitochondrial CO1 gene (partitioned analysis). Coloured rectangles show non-ammotheid families, and coloured branches discriminate ammotheid genera. The numbers at the nodes indicate posterior probabilities greater than 0.5. Symbols associated with each taxon name indicate the bias in base composition, as expressed by AT (circles) and CG (squares) skews (see main text for details): blue symbols represent a significant positive bias; red symbols indicate a significant negative bias; uncoloured symbols show insignificant values of skews. Asterisks after taxon names indicate holotype specimens. The arrow at the top of the tree shows the connection with Part 2 of the tree (see next page).

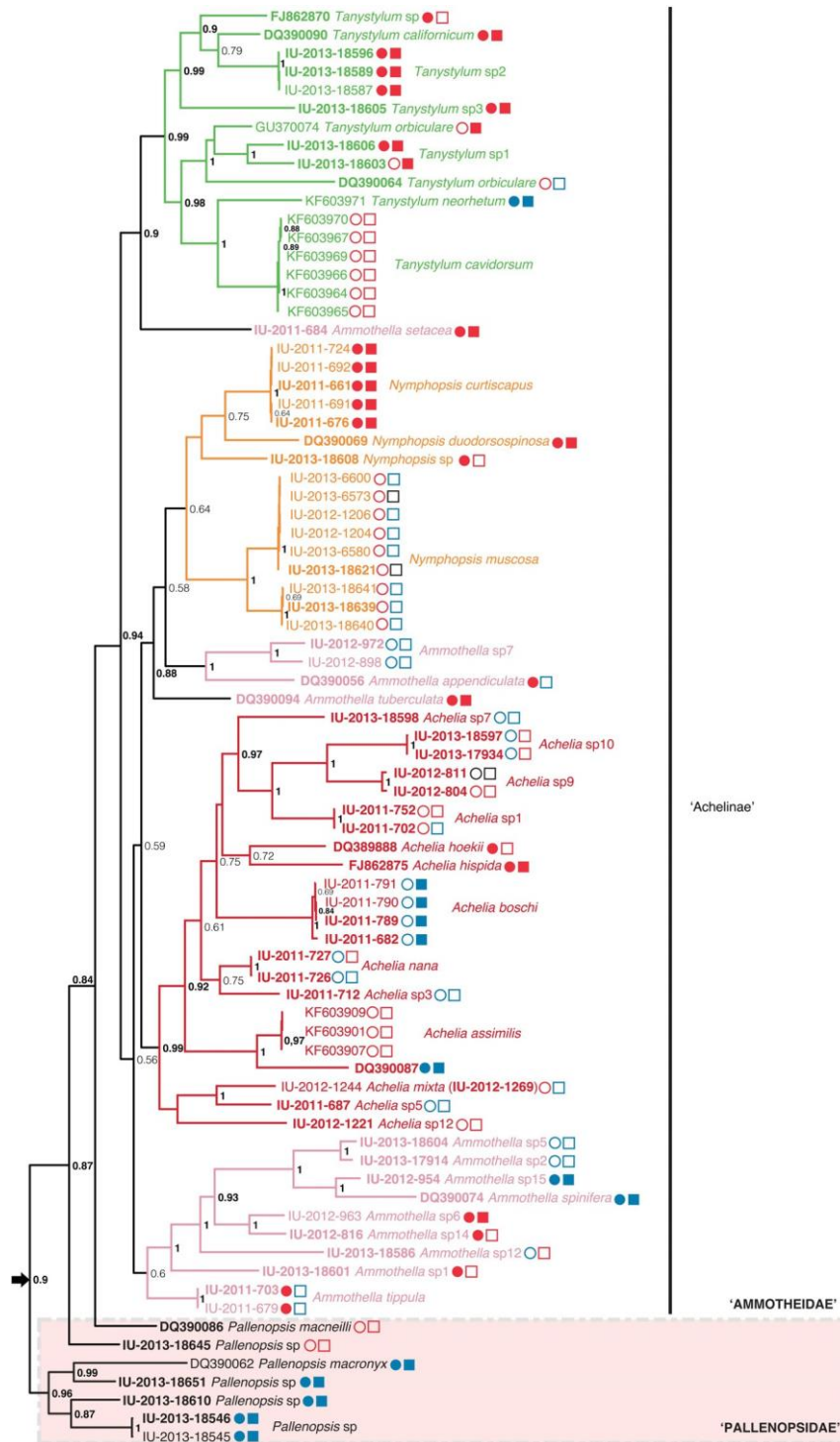
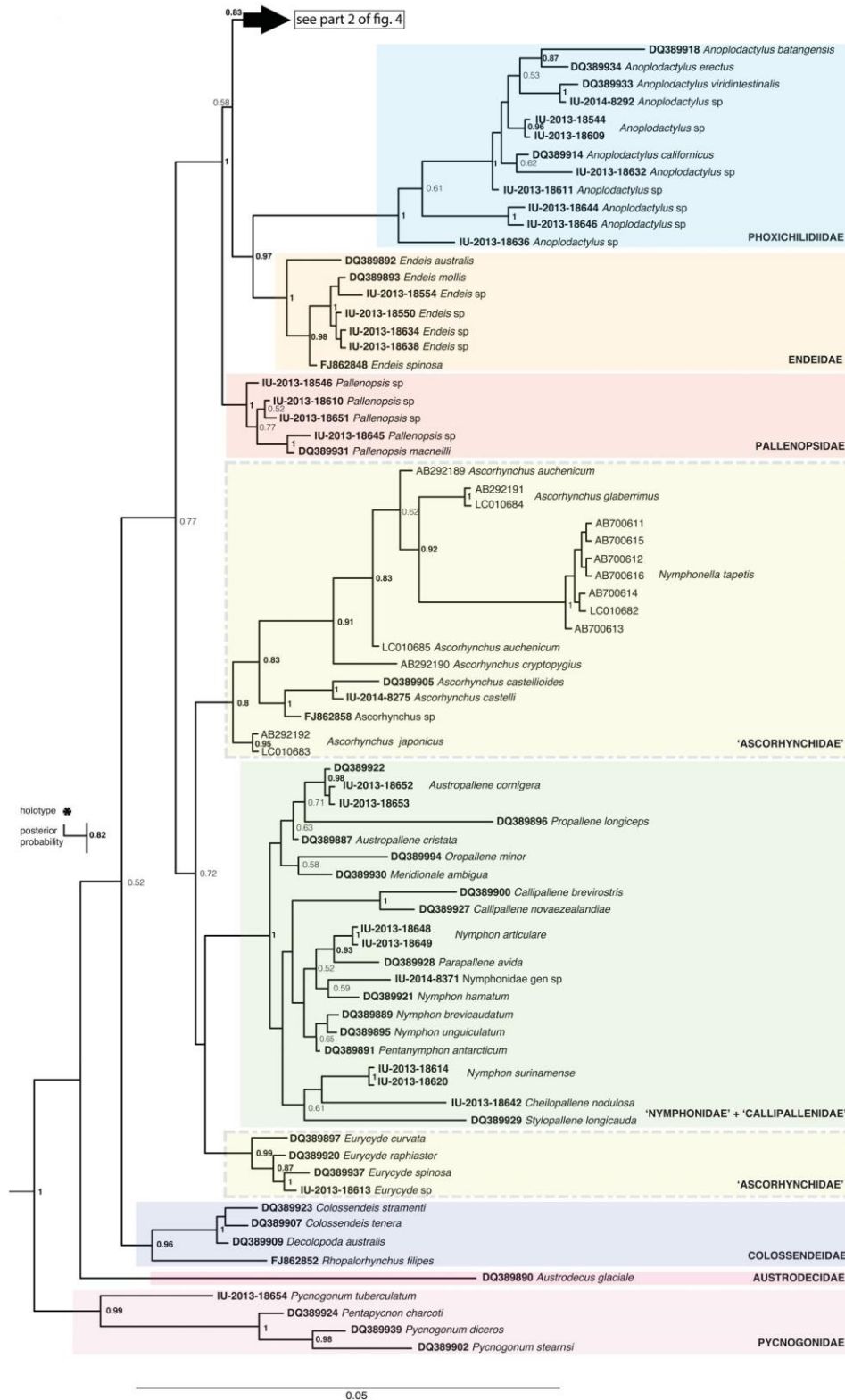


Fig. 3. Part 2, see Part 1 for explanation.





**Fig. 4.** Bayesian tree of Pycnogonida based on 159 sequences of the nuclear 18S rRNA gene. Coloured rectangles show non-ammotheid families and coloured branches discriminate ammotheid genera. The numbers at the nodes indicate posterior probabilities greater than 0.5. Asterisks after taxon names indicate holotype specimens. Outgroups were removed for better readability. The arrow at the top of the tree shows the connection with Part 2 of the tree (see next page).

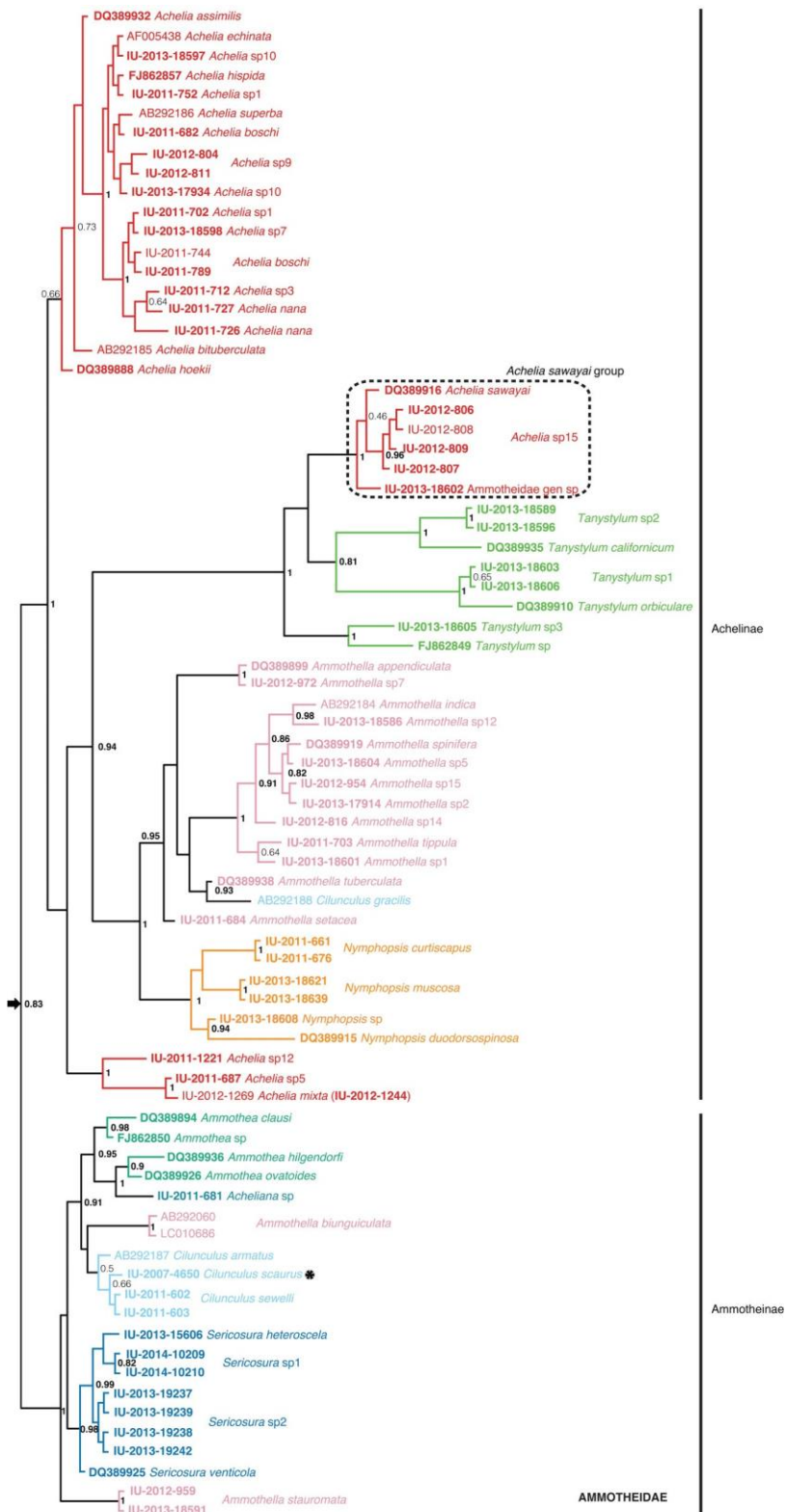


Fig. 4. Part 2, see Part 1 for explanation.

(PP = 0.5–0.74). In the 18S and combined analyses (Figs 4–5, Appendix 2), the “*Achelia sawayai* group” is included within Achelinae, where it constitutes a strongly supported clade with *Tanystylum* (PP = 1).

Within Achelinae, the monophyly of *Nymphopsis* is recovered in all analyses (PP = 0.56–0.64 in CO1 analyses, PP = 1 in 18S and concatenated analyses). In the CO1 + 18S tree (Fig. 5), *Ammothella* s. str. (excluding *A. stauromata* and *A. biunguiculata*) constitutes a monophyletic clade (PP = 1), but the 18S tree (Fig. 4) shows that *Cilunculus gracilis* (which is absent from the CO1 tree) also falls into this clade (PP = 0.95). In the CO1 analyses (Fig. 3, Appendix 2), *Ammothella* s. str. is found to be polyphyletic: a first group, which includes *Ammothella* sp. 7, *A. tuberculata* Cole, 1904 and *A. appendiculata* (Dohrn, 1881), is related to *Nymphopsis* with rather strong support (PP = 0.6–0.88); a second group, which is only represented by the species *Ammothella setacea* (Helfer, 1938), is close to the genus *Tanystylum* (PP = 0.9); and a third group, which is composed of *Ammothella* sp. 1, 2, 6, 12, 14, 15, *A. spinifera* Cole, 1904 and *A. tippula* Child, 1983 (PP = 0.6), shows an unstable position with respect to other lineages of Achelinae. The monophyly of *Achelia* s. str. (i.e., excluding the “*Achelia sawayai* group”) is well supported in all analyses (PP = 0.92–1), except in the 18S tree of Fig. 5, where its paraphyly is not found to be robust (PP < 0.5).

Within Ammotheinae, *Ammothea* is constantly shown as paraphyletic due to the inclusive position of the genus *Acheliana* (PP = 1) (Figs 3–5, Appendix 2). The genus *Cilunculus* (excluding *C. gracilis*) is found to be monophyletic in the 18S and CO1 + 18S trees (PP = 0.95–1). The genus *Sericosura* is monophyletic in all analyses (PP = 0.97–1).

## Nucleotide composition in CO1 sequences

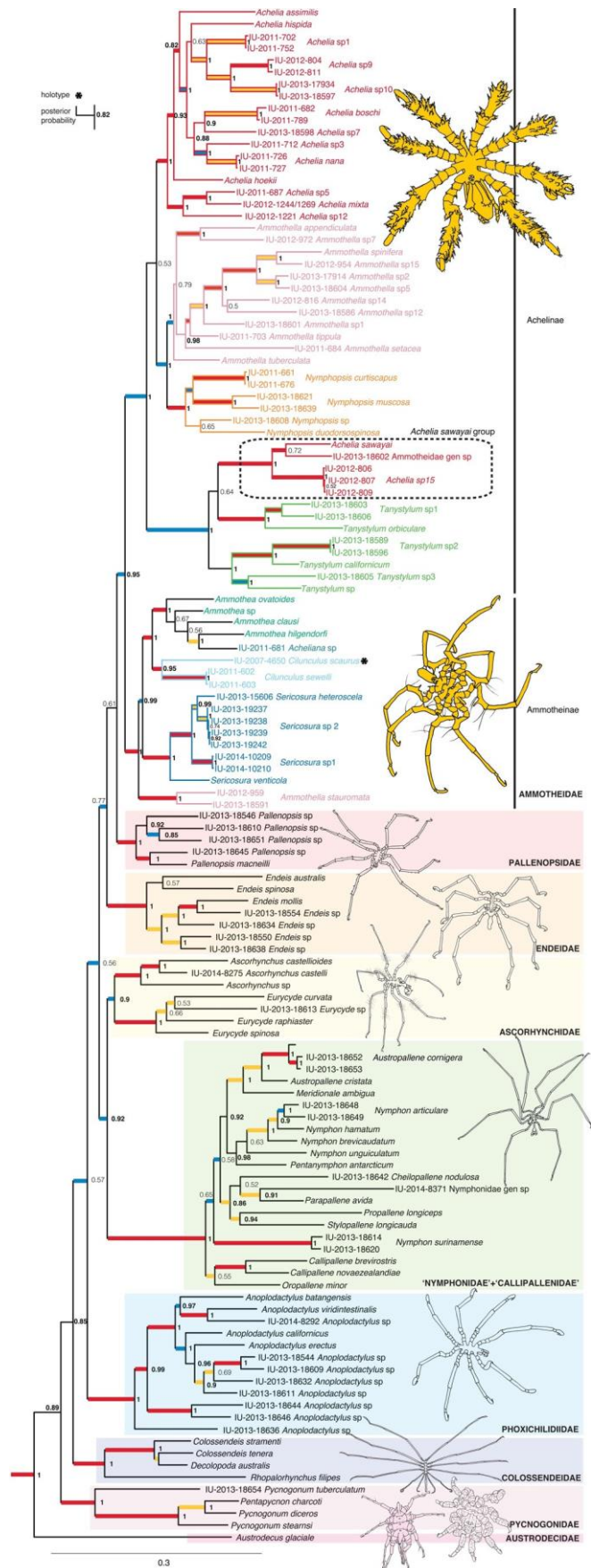
The analysis of third codon positions of the CO1 gene shows that most families of Pycnogonida are characterized by positive values for AT and CG skews (Fig. 3; detailed values in [Supplementary file](#)), which means that their sequences have an excess of A relative to T nucleotides and of C relative to G nucleotides. However, the AT skew is significantly negative in most species of the genus *Anoplodactylus* Wilson, 1878 (10 on 14), and in *Austrodecus glaciale* Hodgson, 1907. In the clade grouping Callipallenidae and Nymphonidae, two unrelated species (MNHN-IU-2014-8371 Nymphonidae gen. sp. and *Nymphon hamatum*) also show negative AT and CG skews. For the family Ammotheidae, our analyses revealed a higher heterogeneity of base composition. The members of the subfamily Achelinae exhibit a strong heterogeneity: for most taxa, the skew values are non-significant (e.g., *Nymphopsis* and *Achelia* excluding the “*Achelia sawayai* group”); *Ammothella*, *Achelia* and *Tanystylum* generally have negative skews, but with some exceptions (*Achelia boschi* Stock, 1992; *A. assimilis* (Haswell, 1885); *Ammothella spinifera* Cole, 1904; *Ammothella* sp. 15; *Tanystylum neorhetum* Marcus, 1940 all show positive skews); the “*Achelia sawayai* group,” however, shows a strong positive bias.

## Discussion

### Monophyly and low supports of interfamilial relationships

Both our CO1 and 18S analyses supported the monophyly of most pycnogonid families. In contrast, the two families Ammotheidae and Ascorhynchidae were only recovered as monophyletic in the 18S trees. In the CO1 trees, the polyphyly of Ammotheidae *sensu* Bouvier (1923) seems to be robust (but see next paragraph below), whereas the polyphyly of Ascorhynchidae is not highly supported (PP < 0.6). For Ascorhynchidae, the lack of robustness suggests that their basal diversification (i.e., the divergence between *Ascorhynchus* and *Eurycyde*) was more ancient than in other families, excepting, perhaps, Ammotheidae (see below). Indeed, for the deepest nodes of the CO1 trees most of the genuine phylogenetic signal has been erased because of the high saturation of synonymous substitutions in the mitochondrial genome and the low levels of variation observed at non-synonymous sites of the CO1 gene (very high selective pressure). This explains why the CO1 gene did not provide robust support for most interfamilial relationships (Fig. 5). The sole exception concerns Callipallenidae and Nymphonidae,

**Fig. 5.** Bayesian tree of Pycnogonida obtained from the concatenation of CO1 and 18S genes (135 taxa). Coloured rectangles show non-ammotheid families and coloured branches discriminate ammotheid genera. The numbers at the nodes indicate posterior probabilities greater than 0.5. Bold branches indicate CO1 (yellow), 18S (blue), or both (red) support in the independent analyses of CO1 and 18S genes provided in Appendix 1. Asterisks after taxon names indicate holotype specimens. Outgroups were removed for better readability.



which are grouped together at the end of a very long branch in the CO1 and CO1 + 18S trees (Figs 3, 5). This result clearly indicates that the divergence between Callipallenidae and Nymphonidae is more recent than that of other families. In agreement with this view, they share many morphological characters, including the structure of the 10-articled ovigers and the presence of well-developed chelae (Bamber 2007b). In addition, our datasets did not provide any evidence for their reciprocal monophyly. On the contrary, our analyses suggested that these two families are reciprocally polyphyletic (PP<0.92). However, we found very different polyphyletic patterns in the combined, CO1 and 18S analyses (Figs 3–5), which suggests that CO1 and/or 18S genes are not the best markers to resolve relationships at this level of the pycnogonid tree (Figs 3–4, Appendix 2).

Even with the 18S dataset, most basal relationships within Pycnogonida were not well-resolved, suggesting that most families of Pycnogonida have diverged rapidly from each other. As pointed out by Charbonnier *et al.* (2007), there is a substantial hiatus in the fossil record of Pycnogonida, between the Devonian (ca 400 Mya) and the Jurassic (ca 160 Mya), and the concomitant appearance of several different families during the Mesozoic is in agreement with a crown group radiation. To explain both the lack of resolution for interfamilial relationships and the long branch that separates outgroups from pycnogonids, Arabi *et al.* (2010) have also suggested that a very long period of time occurred between the origin of Pycnogonida, and the subsequent rapid diversification that led to extant families.

### **Strong heterogeneity in base composition in the CO1 gene of Ammotheidae**

The analyses of CO1 and 18S genes revealed real discordance regarding the phylogeny of Ammotheidae. In the 18S tree (Fig. 4), the family Ammotheidae is found to be monophyletic and it can be divided into two major clades corresponding to the subfamilies Ammotheinae and Achelinae. In the CO1 tree (Fig. 3), the family appears to be polyphyletic: most species of Achelinae fall into the paraphyletic Pallenopsidae, whereas those of the “*Achelia sawayai* group” are related to the Endeidae, the Ammotheinae being their sister group. As exposed in detail below, we suggest that the apparent topological conflict between CO1 and 18S markers is the consequence of the combined effects of mutational saturation and multiple changes in base composition during the mtDNA evolution of Ammotheidae.

Previous studies have shown that in most species of Metazoa, the double-stranded and circular mitochondrial genome presents a typical strand asymmetry, in which synonymous sites of the positive strand are characterized by an excess of A relative to T nucleotides and of C relative to G nucleotides (i.e., positive AT and CG skews), while synonymous sites of the complementary negative strand show a reverse bias. This strand-bias in base composition is the consequence of asymmetric mutational constraints during replication and/or transcription of the mtDNA genome (Hassanin *et al.* 2005; Hassanin 2006). Hassanin *et al.* (2005) have suggested that the orientation of the control region of the mtDNA is crucial in the establishment of asymmetric mutational constraints, because this region contains both replication and transcription origins. In support of that hypothesis, they showed that two kinds of mitogenomic inversions can lead to a reversal in nucleotide composition: (1) inversion of the control region can result in a global reversal of asymmetric mutational constraints; (2) inversion of a genomic fragment can result in a local reversal of asymmetric mutational constraints. Several reversals of strand specific bias were identified in CO1 sequences of Chelicerata (Arabi *et al.* 2010, 2012) including the common ancestors of Scorpiones and Opisthothelae spiders, as well as several taxa within Acari, Opiliones, Pseudoscorpiones and Pycnogonida. Within Pycnogonida, Arabi *et al.* (2010, 2012) have revealed a strong heterogeneity in base composition, particularly among ammotheids, with taxa characterized by positive AT and CG skews (*Achelia assimilis*), positive CG skew but no significant bias for AT (*Ammothea*), negative AT and CG skews (e.g., *Achelia hispida* Hodge, 1864, *Ammothea tuberculata* and *Nymphopsis duodorsospinosa* Hilton, 1942) and negative AT skew but no significant bias for CG (*Ammothea appendiculata*). Our analyses showed that the situation is even more complex with the detection of two additional categories: taxa with no significant strand-bias (e.g., *Nymphopsis*) and taxa with negative CG skew but no significant bias for AT (e.g., *Tanystylum orbiculare* Wilson, 1878).

More importantly, our analyses of base composition in CO1 sequences suggest that the apparent polyphyly of Ammotheidae and that of Achelinae resulted from artefacts in tree reconstruction, because Ammotheinae, Achelinae s. str. (excluding the “*Achelia sawayai* group”) and the “*Achelia sawayai* group” exhibit clear differences in base composition. Indeed, many species of Achelinae excluding the “*Achelia sawayai* group” are characterized by one or two negative skews in their CO1 sequence. Only four species of this large clade appear to be characterized by positive AT and CG skews (*Achelia assimilis*, *Ammothella* sp. 15 + *A. spinifera*, and *Tanystylum neorhetum*), and all of them occupy a derived position within the subfamily. As a consequence, we can infer that the CO1 sequence of the most recent common ancestor of Achelinae was characterized by a negative AT skew and a negative or non-significant CG skew. In contrast, all species of the “*Achelia sawayai* group” clade have positive AT and CG skews, and those of the Ammotheinae clade generally show a positive CG skew associated with a non-significant AT skew. As pointed out in previous studies, important differences in base composition of mtDNA genes may be misleading for phylogenetic inferences, because they can produce artefacts such as Long Branch Attraction (LBA), when distantly related taxa with similar base composition tend to group together, or the opposite, Long Branch Repulsion (LBR), when closely related taxa with reverse strand-specific biases do not group together (Hassanin *et al.* 2005; Hassanin 2006; Arabi *et al.* 2010, 2012).

Here, we suggest that the CO1 polyphyly of Achelinae and Ammotheidae can be explained by both LBA and LBR artefacts, because two groups of Achelinae have very different base compositions, and because each of them tends to be attracted by the taxa with the most similar strand-specific bias, i.e., Endeidae for the “*Achelia sawayai* group” and *Pallenopsis macneilli* Clark, 1963 for all other species of Achelinae, resulting in the apparent polyphyly of Achelinae and Ammotheidae. This effect is particularly misleading for Ammotheidae because their diversification is assumed to be ancient, as revealed by their remarkable morphological diversity and by our analyses of 18S and CO1 genes (up to 25% divergence between ammotheid CO1 sequences). In this context, and given that the 18S gene is more appropriate for studying the deepest nodes of arthropod classes (e.g., Mallatt *et al.* 2004; Arabi *et al.* 2012), we conclude that our nuclear gene gave accurate information for the monophyly of Ammotheidae, Ammotheinae and Achelinae. Morphologically, all representatives of Ammotheidae *sensu* Bouvier (1923) share the structure of the ovigers with feeble strigilis, without rows of compound spines, and generally without terminal claw. The grouping of *Achelia*, *Ammothella* s. str., *Nymphopsis* and *Tanystylum* in the subfamily Achelinae also makes sense from a purely morphological perspective. Indeed, *Ammothella* s. str. and *Nymphopsis*, which are shown as sister-groups in our study, share a lot of characters (long abdomen, eventually bi-articulated and trumpet-like scapes, long ocular tubercle), while *Achelia* and *Tanystylum* share a discoidal body outline.

## Taxonomic implications

Only two ammotheid genera, *Nymphopsis* and *Sericosura*, are found to be monophyletic. Interestingly, specimens of *Sericosura* from the Pacific (*Sericosura* sp. 1 and *S. venticola* Child, 1987) occupy a paraphyletic position with respect to the Atlantic specimens (*Sericosura* sp. 2 and *S. heteroscela* Child & Segonzac, 1996). This pattern is coherent with the biogeographic model proposed by Bachraty *et al.* (2009), in which they suggested that most hydrothermal vent taxa have dispersed from the Pacific into the North Atlantic Ocean by a deep-sea corridor that stayed open until the closure of the Panama Isthmus around 3 million years ago.

The genus *Achelia* is polyphyletic: most species are grouped into a robust clade, whereas the “*Achelia sawayai* group” is placed within the genus *Tanystylum*. However, the paraphyly of *Tanystylum* was not highly supported by the 18S dataset, suggesting that the hypothesis of monophyly cannot be excluded. Although *Achelia* and *Tanystylum* share some superficial similarities, the latter genus shows a typical morphology characterized by palps with a reduced number of articles. Therefore, we consider that further studies are needed to decide whether a new genus should be described for members of the “*Achelia sawayai* group”.

The inclusive position of *Acheliana* within the genus *Ammothea* suggests that *Acheliana* should be synonymized with *Ammothea*. This result was partially perceived by Arnaud (1971a), who noted the close relationship between the two genera. However, the type species of *Acheliana*, *A. tropicalis* Arnaud, 1971, must be re-examined to provide a definitive conclusion.

The genus *Cilunculus* is polyphyletic in the 18S tree, because the species *C. gracilis* is included within *Ammothella*. Misidentification is rather unlikely, as the 18S sequence of *C. gracilis* was produced by Nakamura *et al.* (2007), who described the species with Child in 1991 (Nakamura & Child 1991). A taxonomic issue is a more plausible explanation. Indeed, *C. gracilis* is one of the seven species of *Cilunculus* presenting a two-jointed scape, a characteristic shared with all species of the genus *Ammothella*. Nakamura & Child (1991) themselves recognized that *C. gracilis* was closely allied to *Ammothella*. Its assignation to the genus *Cilunculus* was based on the presence of a (shallow) hood-like extension of the head above the chelifores and the proboscis (Loman 1908). However, according to Child (1994), this is the only character to “temporarily” support a genus (*Cilunculus*) which “hangs rather precariously over the pit of synonymy”, and Nakamura *et al.* (2007) also expressed the unclarity of this character for several species. Now, it is becoming obvious that a revision of the genus *Cilunculus* is urgently needed, as our results confirmed that the presence of a cephalic hood is not a reliable character for diagnosing members of this taxon. As there is no reason to wait to reassign the currently discussed species to the genus *Ammothella*, we refer to it as *Ammothella gracilis* (Nakamura & Child, 1991) comb. nov. The status of other species of *Cilunculus* with two-jointed scapes and shallow hoods will probably follow the same reassignment in forthcoming revisions.

The genus *Ammothella* is polyphyletic in all analyses, as most species are clustered into the Achelinae, whereas *A. stauromata*, and potentially *A. biunguiculata* (according to 18S data), are robustly placed in the Ammotheinae. From a morphological point of view, both latter species possess the typical characters of the genus *Ammothella*, but *A. biunguiculata* shows a very original profile with short chelifores and short abdomen (see Dohrn 1881; Bouvier 1923; Hedgpeth 1941), and *A. stauromata* is easily recognizable, with its characteristic dorso-median tubercles (see Child 1982; Fig. 6A, C). Therefore, both molecular and morphological data suggest that the taxonomic status of these two species must be revised. For

*A. biunguiculata*, no taxonomic change can be proposed here because we do not have morphological material and the CO1 sequence is not available. For *A. stauromata*, however, we can describe a new genus, maybe provisional, as there is no evidence for a relationship with any other described genus. Thus, this taxon must receive due attention in future studies.

Family Ammotheidae Dohrn, 1881  
Subfamily Ammotheinae Dohrn, 1881 emend.

*Teratonotum* gen. nov.

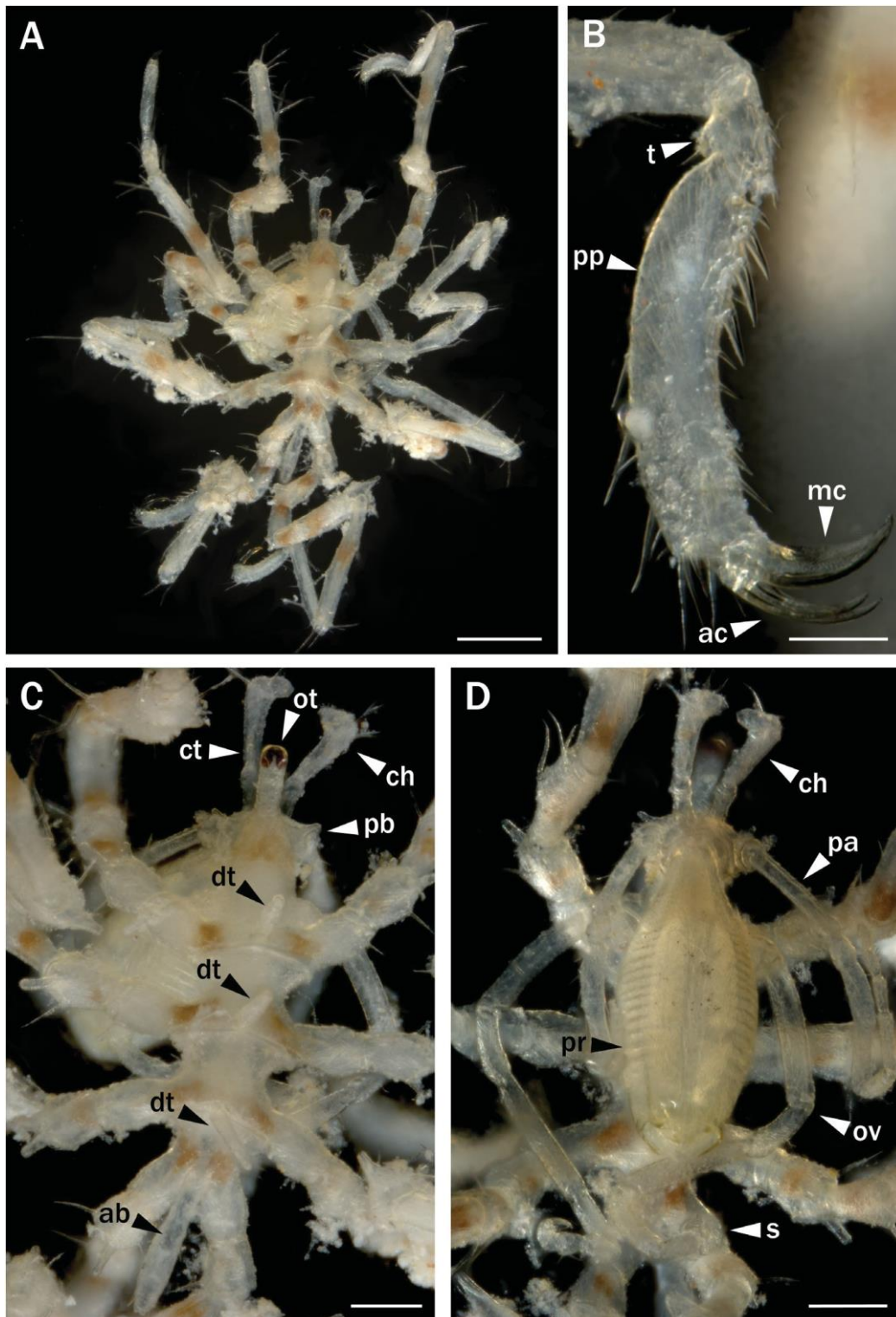
[urn:lsid:zoobank.org:act:CD6D82C7-E0EC-4E46-A2C6-559678E48B29](https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1000000)

Fig. 6

### Type species

*Ammothella stauromata* Child, 1982: 270 (in list), 271–273, fig. 1.

*Ammothella stauromata* – Arango 2003a: 2730–2731. — Bamber 2004: 2–3, 21 (in tab.); 2007a: 256 (in list). — Child 1987: 180 (in list); 1988: III (in list), 5–7, 30–31 (in list); 1990: 316 (in description); 1996: 544; 1998: 290–291. — Müller 1989: 125; 1990a: 66; 1990b: 106. — Nakamura & Child 1988: 809–810. — Stock 1994: 29.



**Fig. 6.** *Teratonotum stauromatum* (Child, 1982) gen. et comb. nov. (MNHN-IU-2013-17964). **A.** Dorsal view. **B.** Propodus of third leg. **C.** Dorsal view of body. **D.** Ventral view of body. Abbreviations: *ab* = abdomen; *ac* = auxiliary claw; *ch* = chelifore; *ct* = chelifore tubercle on the anterior tip of the first scape; *dt* = dorsal tubercle; *mc* = main claw; *ot* = ocular tubercle; *ov* = oviger; *pa* = palp; *pb* = bulbous tubercle bearing the palp; *pp* = propodus; *pr* = proboscis; *s* = strigilis; *t* = tarsus. Scale bars: A = 0.5 mm; B = 0.1 mm; C–D = 0.2 mm.



**Diagnosis**

Trunk slender, totally segmented; ocular tubercle present, with three long, slender dorso-median tubercles; abdomen long, straight, almost vertical; scapes bi-articled, more proximal article with dorso-distal slender tubercle, chelae atrophied in adult; palps 9-articulated, originating from bulbous tubercles (with slender tubercle) placed anterolaterally on cephalic segment; oviger 10-articulated, originating ventral to first lateral processes, strigilis with denticulate spines; third leg with a single cement tube at anterior tip in males, tarsus short, propodus curved, auxiliary claws present.

**Etymology**

τέρας (*téras*): monster, and νῶτον (*nōton*): back (ancient Greek); referring to its remarkable back tubercles. Gender neutral.

**An underestimated biodiversity**

The CO1 data generated in this study on specimens collected during the recent MNHN expeditions indicate that the diversity of Ammotheidae was poorly represented in the nucleotide databases, such as GenBank and BOLD (Ratnasingham & Hebert 2007). Indeed, all our new CO1 sequences show at least 7% of nucleotide divergence with the ca 430 pycnogonid sequences available in GenBank, and even up to 11% if the genus *Sericosura* is excluded from the comparisons. This means that none of the ammotheids analysed here can be identified at the species level using molecular barcoding. Actually, this result is not surprising if we consider that most of the pycnogonids previously registered in the GenBank and BOLD databases were collected along the coastlines of temperate South America (Chile and Argentina) and Antarctica (Fig. 1), whereas our specimens come from widely spread geographic areas, i.e., French Guiana, Guadeloupe, Madagascar, Marquesas Islands, New Caledonia, Papua New Guinea, Vanuatu, and Atlantic and Pacific vents (Fig. 2). Besides, another issue for molecular taxonomy is the fact that most of the barcode sequences deposited in BOLD were not identified to the family level (958 of 1315, 72.85%). Beyond a problem of molecular taxonomy, ammotheids, and more generally pycnogonids, suffer from a lack of knowledge. For instance, our specimens collected along the coastlines of southern Madagascar show a far more rich diversity than previously recorded in the literature: five different species of *Achelia* were identified, whereas only two species were previously known from Madagascar; none of the species of *Ammothella* and *Endeis* studied here were known in the region; and a new species of *Acheliana* was found (Arnaud 1971a, 1971b, 1972, 1973; Stock 1974). In a more general way, it seems that the large collection of sea spiders assembled during the MNHN expeditions represents an important input to our knowledge of this group and promises the description of numerous new species (in prep.).

**Acknowledgements**

The studied specimens were collected during MNHN expeditions of the programs “Tropical Deep-Sea Benthos” and “*Planète Revisitée*” (<http://laplaneterevisitee.org>). Deep-sea specimens were mainly collected during the many cruises organized by P. Bouchet, S. Samadi and L.C. of the MNHN and *Institut de Recherche pour le Développement* (IRD). Recent expeditions were funded by the Total Foundation, the Prince Albert II of Monaco Foundation, the Sloan Foundation, the Stavros Niarchos Foundation and conducted by the MNHN and Pro-Natura International. The KARUBENTHOS expedition was sponsored via European funding (FEDER), the *Port Autonome de la Guadeloupe* (PAG). Specimens from hydrothermal vents were provided by the IFREMER: BICOSE and FUTUNA 3 cruises (financial support was provided by the Eramet and Technip companies). The CEAMARC cruise on RSV *Aurora Australis* was funded by the Australian Antarctic Division, the French polar institute IPEV, CNRS and the ANR project ANTFLICKS (G. Lecointre). Special thanks to S. Hourdez for the specimens from the Hydromar cruise, to N. Schnell for photography and to the editor and the two anonymous reviewers for useful comments on the first version of the manuscript. R.S. acknowledges the French-Taiwanese

grant TF-DeepEvo co-funded by the ANR and the Ministry of Science and Technology of Taiwan for supporting his visit to Germany. This work was supported by the project “*Taxonomie moléculaire: DNA Barcode et Gestion durable des Collections*”, funded by the MNHN and the “*Bibliothèque du Vivant*” network funded by the CNRS, MNHN, INRA and CEA (Genoscope).

## References

- Arabi J., Cruaud C., Couloux A. & Hassanin A. 2010. Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: sea spiders (Pycnogonida) as a case study. *Comptes Rendus Biologies* 333 (5): 438–453. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crvi.2010.01.018>
- Arabi J., Judson M.L., Deharveng L., Lourenço W.R., Cruaud C. & Hassanin A. 2012. Nucleotide composition of CO1 sequences in Chelicerata (Arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution* 74 (1–2): 81–95. <http://dx.doi.org/10.1007/s00239-012-9490-7>
- Arango C.P. 2003a. Sea spiders (Pycnogonida, Arthropoda) from the Great Barrier Reef, Australia: new species, new records and ecological annotations. *Journal of Natural History* 37: 2723–2772. <http://dx.doi.org/10.1080/00222930210158771>
- Arango C.P. 2003b. Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28 (3): 588–600. [http://dx.doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00069-1](http://dx.doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00069-1)
- Arango C.P. & Wheeler W.C. 2007. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics* 23 (3): 255–293. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00143.x>
- Arango C.P., Soler-Membrives A. & Miller K.J. 2011. Genetic differentiation in the circum-Antarctic sea spider *Nymphon australe* (Pycnogonida: Nymphonidae). *Deep Sea Research II* 58 (1): 212–219. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.05.019>
- Arnaud F. 1971a. *Acheliana tropicalis* n. gen., n. sp., pycnogonide des récifs coralliens du sud-ouest de Madagascar. *Beaufortia* 18 (241): 199–204.
- Arnaud F. 1971b. Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 2. Redescription de *Pycnogonum madagascariensis* Bouvier, 1911. *Téthys* 1: 161–64.
- Arnaud F. 1972. Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 3. Famille des Callipallenidae. *Téthys* 3: 157–64.
- Arnaud F. 1973. Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 4. Colossendeidae, Phoxichilidiidae et Endeidae. *Téthys* 4 (4): 953–960.
- Arnaud F. & Bamber R.N. 1987. The biology of Pycnogonida. *Advances in Marine Biology* 24: 1–96. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60073-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60073-5)
- Bachraty C., Legendre P. & Desbruyères D. 2009. Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale. *Deep Sea Research I* 56 (8): 1371–1378. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2009.01.009>
- Bamber R.N. 2004. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from French cruises to Melanesia. *Zootaxa* 551: 1–27.
- Bamber R.N. 2007a. Pycnogonida of New Caledonia. In: Payri C.E. & Richer de Forges B. (eds) *Compendium of Marine Species of New Caledonia*: 255–257. Documents Scientifiques et Techniques, deuxième édition, IRD Nouméa 117.
- Bamber R.N. 2007b. A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda). *Zootaxa* 1668: 295–312.

*European Journal of Taxonomy* 286: 1–33 (2017)

---

Bamber R.N., El Nagar A. & Arango C. (eds) 2015. Pycnabase: World Pycnogonida Database. Available from <http://www.marinespecies.org/pycnobase%20on%20> [accessed 2 Nov. 2015].

Benson D. A., Clark K., Karsch-Mizrachi I., Lipman D.J., Ostell J. & Sayers E.W. 2015. GenBank. *Nucleic Acids Research* 43 (D1): D30–D35. <http://dx.doi.org/10.1093/nar/gku1216>

Bouchet P., Héros V., Lozouet P. & Maestrati P. 2008. A quarter-century of deep-sea malacological exploration in the South and West Pacific: Where do we stand? How far to go? In: Héros V., Cowie R.H. & Bouchet P. (eds) *Tropical Deep-Sea Benthos* 25: 9–40. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 196.

Bouvier E.-L. 1910. Les Pycnogonides à cinq paires de pattes recueillis par la mission antarctique Jean Charcot à bord du Pourquoi Pas? *Comptes Rendus des Séances Hebdomadaires de l'Académie des Sciences, Paris* 142: 15–22.

Bouvier E.-L. 1923. Pycnogonides. *Faune de France* 7: 1–69.

Charbonnier S., Vannier J. & Riou B. 2007. New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274 (1625): 2555–2561. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.0848>

Child C.A. 1982. Pycnogonida from the Western Pacific Islands, I. The Marshall Islands. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95 (2): 270–281.

Child C.A. 1987. Chapter 16. Pycnogonida of Enewetak Atoll. In: Devaney D.M., Reese E.S., Burch

B.L. & Helfrich P. (eds) *The Natural History of Enewetak Atoll* 2: 179–180. Hawaii, United States Department of Energy, Office of Energy Research, Office of Health and Environmental Research, Ecological Research Division.

Child C.A. 1988. Pycnogonida of the Western Pacific Islands, III: Recent Smithsonian-Philippine expeditions. *Smithsonian Contributions to Zoology* 468 (1–4): 1–32. <http://dx.doi.org/10.5479/si.00810282.468>

Child C.A. 1990. Pycnogonida of the Western Pacific Islands, VIII: Recent collections from islands of the Great Barrier Reef, Australia. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103 (2): 311–335.

Child C.A. 1994. Antarctic and Subantarctic Pycnogonida. 1. The Family Ammotheidae. Washington, DC. *Biology of the Antarctic Seas* 23: 1–48. <http://dx.doi.org/10.1029/AR063p0001>

Child C.A. 1996. Pycnogonida of the Western Pacific Islands, XIII: Collections from Indonesia, Melanesia, and Micronesia. *Oceanographic Literature Review* 4 (44): 366.

Child, C. A. 1998. Pycnogonida of the Western Pacific Islands, XIV: A shallow-water collection from Tonga. *Species Diversity* 3 (2): 289–300.

Dietz L., Arango C.P., Dömel J.S., Halanych K.M., Harder A.M., Held C., Mahon A.R., Mayer C., Melzer R.R., Rouse G.W., Weis A., Wilson N.G. & Leese F. 2015. Regional differentiation and extensive hybridization between mitochondrial clades of the Southern Ocean giant sea spider *Colossendeis megalonyx*. *Royal Society Open Science* 2 (7): e140424. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.140424>

Dohrn A. 1881. Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel* 3: 1–252.

Fry W.G. 1978. A classification within the pycnogonids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 63 (1–2): 35–58. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1978.tb02089.x>

Griffiths H.J., Arango C.P., Munilla T. & McInnes S.J. 2011. Biodiversity and biogeography of Southern Ocean pycnogonids. *Ecography* 34 (4): 616–627. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06612.x>

Hassanin A. 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38 (1): 100–116. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2005.09.012>

Hassanin A., Léger N. & Deutsch J. 2005. Evidence for multiple reversals of asymmetric mutational constraints during the evolution of the mitochondrial genome of Metazoa, and consequences for phylogenetic inferences. *Systematic Biology* 54 (2): 277–298. <http://dx.doi.org/10.1080/10635150590947843>

Hedgpeth J.W. 1941. A key to the Pycnogonida of the Pacific coast of North America. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 9 (26): 253–264. Available from <http://biodiversitylibrary.org/page/5715977> [accessed 28 Jan. 2017].

Hedgpeth J.W. 1948. The Pycnogonida of the Western North Atlantic and the Caribbean. *Proceedings of the United States Museum* 97 (3216): 157–342.

Hoek P.P.C. 1881. Nouvelles études sur les pycnogonides. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 9: 445–542.

Krabbe K., Leese F., Mayer C., Tollrian R. & Held C. 2010. Cryptic mitochondrial lineages in the widespread pycnogonid *Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881 from Antarctic and Subantarctic waters. *Polar Biology* 33 (3): 281–292. <http://dx.doi.org/10.1007/s00300-009-0703-5>

León T.M. 2001. Synopsis of the pycnogonids from Antarctic and Subantarctic waters. *Polar Biology* 24: 941–945. <http://dx.doi.org/10.1007/s003000100305>

Loman J.C. 1908. Die Pantopoden der Siboga-Expedition. *Siboga Expedition* 40: 1–88.

Mallatt J.M., Garey J.R. & Shultz J.W. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31(1): 178–191. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2003.07.013>

Müller H.-G. 1989. Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp. *Bonner Zoologische Beiträge* 40 (2): 123–139.

Müller H.-G. 1990a. Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with descriptions of three new species. *Bonner Zoologische Beiträge* 41 (1): 63–79.

Müller H.-G. 1990b. On some Indo-West-Pacific Pycnogonida from the Zoologisk Museum, Copenhagen *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 45 (10): 103–110.

Munilla T. & Soler-Membrives A. 2009. Check-list of the pycnogonids from Antarctic and sub-Antarctic waters: zoogeographic implications. *Antarctic Science* 21 (2): 99–111. <http://dx.doi.org/10.1017/S095410200800151X>

Munilla T. & Soler-Membrives A. 2015. Pycnogonida from the Bellingshausen and Amundsen seas: taxonomy and biodiversity. *Polar Biology* 38 (3): 413–430. <http://dx.doi.org/10.1007/s00300-014-1585-8>

Nakamura K. & Child A.C. 1988. Pycnogonida of the western Pacific Islands. V. A collection by the Kakuyo Maru from Samoa. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101 (4): 809–816. <https://dx.doi.org/10.5479/si.00810282.512>

Nakamura K. & Child C.A. 1991. Pycnogonida from waters adjacent to Japan. *Smithsonian Contributions to Zoology* 512 (1–4): 1–74.

Nakamura K., Kano Y., Suzuki N., Namatame T. & Kosaku A. 2007. 18S rRNA phylogeny of sea spiders with emphasis on the position of Rhynchothoracidae. *Marine Biology* 153 (2): 213–223. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-007-0803-0>

Posada D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25 (7): 1253–1256. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msn083>

*European Journal of Taxonomy* 286: 1–33 (2017)

---

Rambaut A. 2002. Sequence Alignment Editor, version 2.0 alpha 11. Available from <http://www.evolve.zoo.ox.ac.uk/> [accessed 28 Jan. 2017].

Ratnasingham S. & Hebert P.D. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes* 7 (3): 355–364. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>

Regier J.C., Shultz J.W., Zwick A., Hussey A., Ball B., Wetze R., Martin J.W. & Cunningham C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463 (7284): 1079–1083. <http://dx.doi.org/10.1038/nature08742>

Rehm P., Meusemann K., Borner J., Misof B. & Burmester T. 2014. Phylogenetic position of Myriapoda revealed by 454 transcriptome sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 77: 25–33. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.007>

Richer de Forges B., Chan T.-Y., Corbari L., Lemaitre E., Macpherson E., Ahyong S.T. & Ng P.K.L. 2013. The MUSORSTOM-TDSB deep sea benthos exploration programme (1976–2012): An overview of crustacean discoveries and new perspectives on deep-sea zoology and biogeography. In: Ahyong A., Chan T.-Y., Corbari L. & Ng P.K.L. (eds) *Tropical Deep-Sea Benthos* vol. 27: 13–66. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Roeding F., Borner J., Kube M., Klages S., Reinhardt R. & Burmester T. 2009. A 454 sequencing approach for large scale phylogenomic analysis of the common emperor scorpion (*Pandinus imperator*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53 (3): 826–834. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.014>

Ronquist F.R. & Huelsenbeck J.P. 2003. MRBAYES: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19 (12): 1572–1574. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>

Schiaparelli S., Oliverio M., Taviani M., Griffiths H., Lörz A.N. & Albertelli G. 2008. Circumpolar distribution of the pycnogonid-ectoparasitic gastropod *Dickdellia labioflecta* (Dell, 1990) (Mollusca: Zerotulidae). *Antarctic Science* 20 (5): 497–498. <http://dx.doi.org/10.1017/S0954102008001302>

Spalding M.D., Fox H.E., Allen G.R., Davidson N., Ferdaña Z.A., Finlayson M., Halpern B.S., Jorge M.A., Lombana A., Lourie S.A., Martin K.D., McManus E., Molnar J., Recchia C.A. & Robertson J. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57 (7): 573–583. <http://dx.doi.org/10.1641/B570707>

Stephensen K.H. 1933. Havedderkopper (Pycnogonida) og rankefødder (Cirripedia). *Danmarks Fauna* 38: 1–158.

Stock J.H. 1974. Medio- and infralittoral Pycnogonida collected during the IIOE near the landbase on Nossi-Be, Madagascar. *Bulletin Zoologisch Museum* 4 (3): 11–18.

Stock J.H. 1994. Indo-west Pacific Pycnogonida collected by some major oceanographic expeditions. *Beaufortia* 44 (3): 17–77.

*Manuscript received: 15 February 2016*

*Manuscript accepted: 29 October 2016*

*Published on: 24 February 2017*

*Guest editors: Line Le Gall, Frédéric Delsuc, Stéphane Hourdez, Guillaume Lecointre and Jean-Yves Rasplus*

*Desk editor: Danny Eibye-Jacobsen*

Printed versions of all papers are also deposited in the libraries of the institutes that are members of the *EJT* consortium: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France; Botanic Garden Meise, Belgium; Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium; Natural History Museum, London, United Kingdom; Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, Belgium; Natural History Museum of Denmark, Copenhagen, Denmark; Naturalis Biodiversity Center, Leiden, the Netherlands.

**Appendix 1** – CO1 and 18S sequences used for this study, including GenBank accession numbers.

(voir annexe 2 en fin du document)

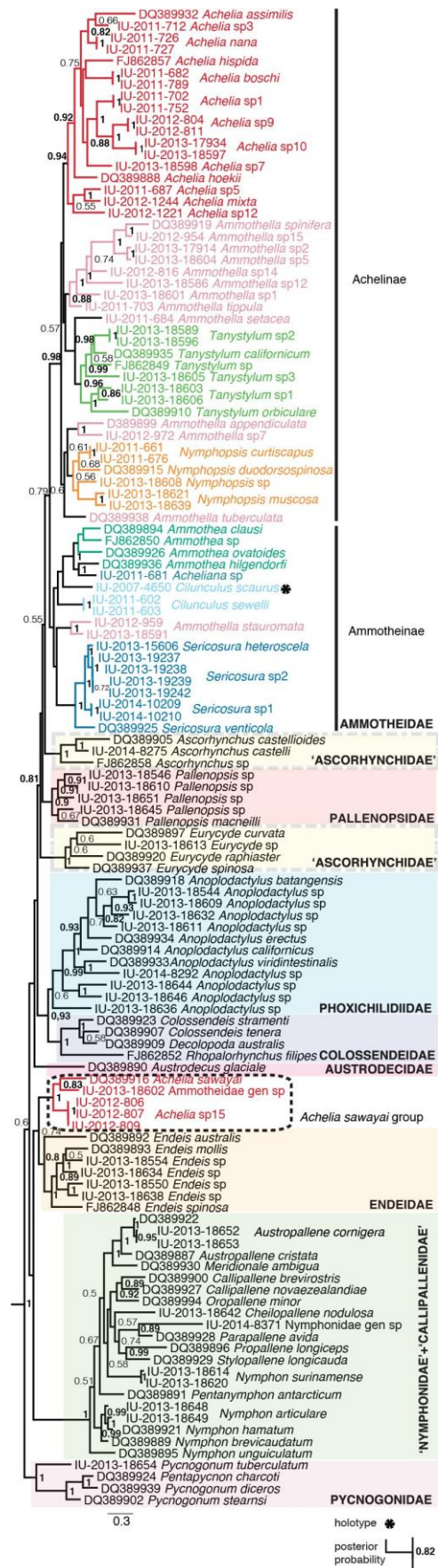
**Appendix 2** – Separated Bayesian analyses on the CO1 and 18S markers.

**Supplementary file** – base composition in CO1 sequences, with bias in third position

(voir annexe 2 en fin de document)



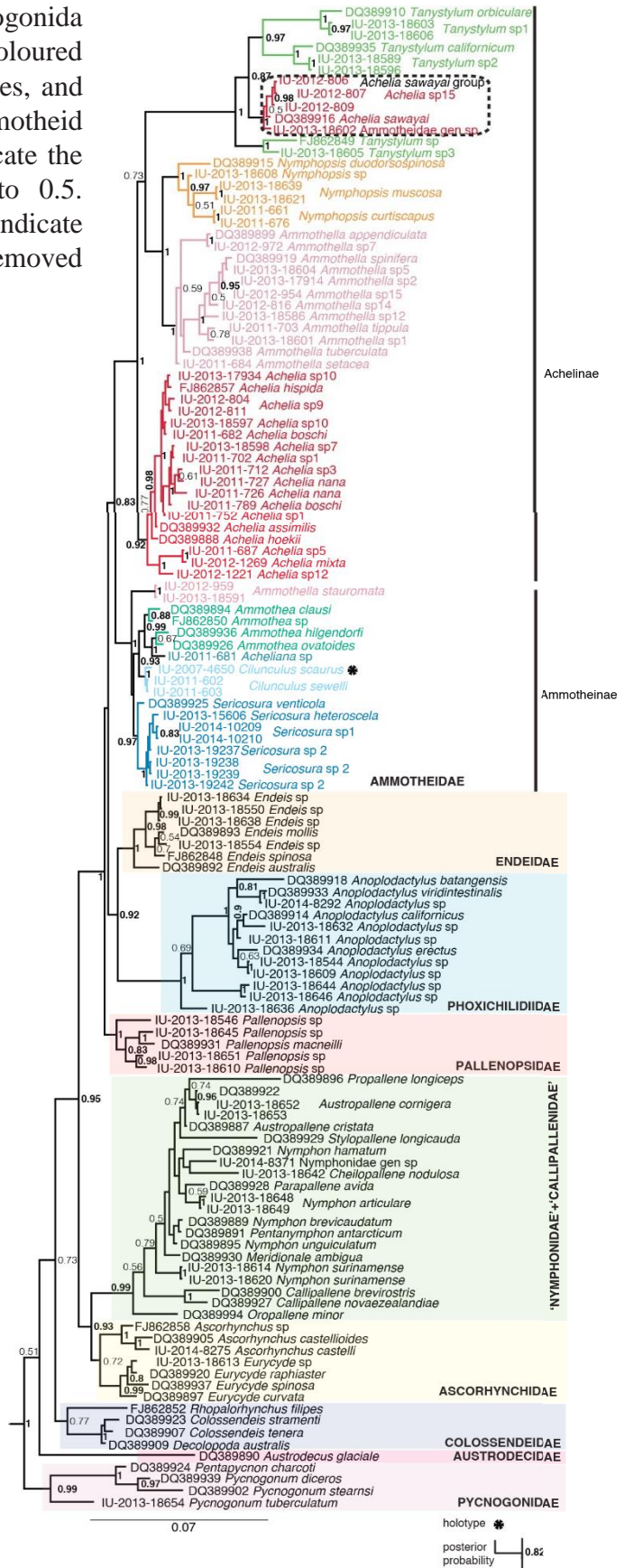
**Appendix 2A.** Bayesian tree of Pycnogonida based on 135 CO1 sequences (un-partitioned analysis). Coloured rectangles show non-ammotheid families, and coloured branches discriminate ammotheid genera. The numbers at the nodes indicate the posterior probabilities superior to 0.5. Asterisks associated to taxon names indicate holotype specimens. Outgroups were removed for better readability.





Ammotheidae

**Appendix 2B.** Bayesian tree of Pycnogonida based on 135 18S sequences. Coloured rectangles show non-ammotheid families, and coloured branches discriminate ammotheid genera. The numbers at the nodes indicate the posterior probabilities superior to 0.5. Asterisks associated to taxon names indicate holotype specimens. Outgroups were removed for better readability.



## Perspectives

Notre étude sur les Ammotheidae ne comportant pas de Rhynchothoracidae, il n'a pas été possible de tester sa possible paraphylie, comme cela avait été suggéré par Arango & Wheeler (2007), mais sur la base d'un jeu de données très incomplet. Des spécimens collectés en 2016 en Martinique nous ont permis de séquencer les gènes CO1 et 18S sur deux espèces de *Rhynchothorax*. Les analyses du gène CO1 (en chapitre IV) sont en accord avec les résultats de Nakamura et al. (2007), mais les soutiens restent faibles. Les deux espèces présentent un biais de composition du CO1 différent (l'un enrichi en A et C, l'autre en G et T), ce qui pourrait expliquer le faible soutien du clade [Pycnogonidae, Rhynchothoracidae], ainsi que de la monophylie des *Rhynchothorax*. Les analyses reposant sur le seul gène 18S et sa concaténation avec CO1 permettront peut-être d'élucider la position des *Rhynchothorax* au sein des Pycnogonides.

L'absence de nombreux genres d'Ammotheidae (*Austroraptus*, *Dromedopycnon*, *Elassorhis*, *Hedgpethius*, *Hemichela*, *Megarhetus*, *Oorhynchus*, *Paranymphon*, *Proboehmia*, *Prototrygaeus*, *Scipiolus*, *Trygaeus*) est un deuxième point de frustration de notre étude. De ce fait, la délimitation de la famille reste à éclaircir. L'incertitude concerne principalement les genres rares inclus soit dans la famille Ammotheidae, soit dans la famille Ascorhynchidae ou bien considérés comme *Ascorhynchoidea incertae sedis* (Bamber 2007b) et donc potentiellement dans une ou plusieurs familles distinctes. Un exemple frappant est celui de *Paranymphon*, décrit comme Ammotheidae dont il porte l'organisation lâche des épines du strigilis, mais arborant une griffe terminale.

Faute de matériel disponible, aucun de ces genres rares n'a pu être intégré dans l'étude, à l'exception d'*Acheliana*. La collecte de nouveaux spécimens dans les localités types est peut-être l'option la plus simple (par exemple pour *Paranymphon*), mais dans certains cas, aucun spécimen n'a été collecté depuis l'holotype (e.g. *Calypsopycnon georgiae*; Hedgpeth 1948). Par le passé, les tentatives d'extraction d'ADN sur des spécimens anciens des collections n'ont pas permis de produire des données de séquences. Des problèmes similaires ont été constatés chez les araignées par Miller et al. (2013). Ces auteurs proposent d'ailleurs de placer les spécimens directement dans le tampon de lyse lors de la collecte pour rallonger la « durée de vie » des molécules d'ADN, tout en étant faiblement destructif pour le spécimen. Ils ont ainsi pu réaliser le barcoding de spécimens de 3 mm vieux de 15 ans. Cependant, dans le cas des pycnogonides, il est fort probable que les articulations, particulièrement fragiles, ne résisteront

pas longtemps dans un tel tampon de lyse. Quoiqu'il en soit, ce protocole reste limité à des spécimens récemment collectés, et il ne permettra pas de séquencer l'ADN des spécimens anciens, plongés eux dans l'alcool depuis des décennies.

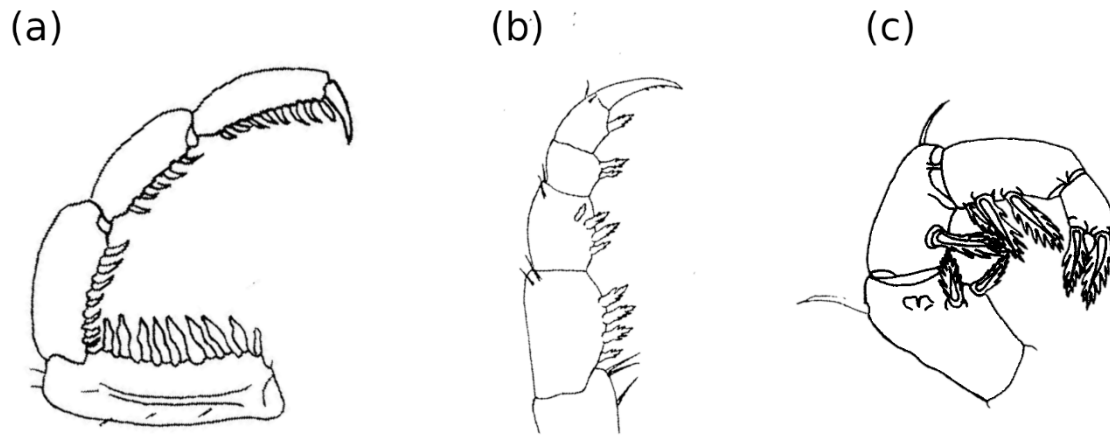
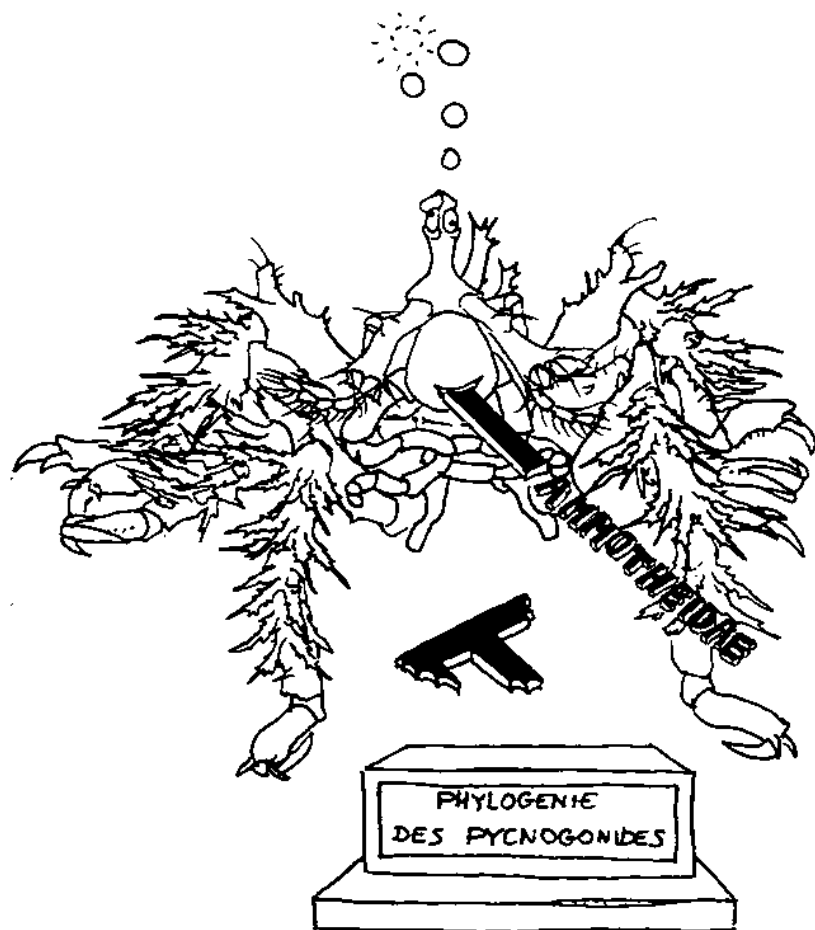


Figure 15. Exemples de strigilis chez les Ascorhynchidae et les Ammotheidae : *Ascorhynchus horologium*, Ascorhynchidae (d'après Child 1992) (a) ; *Parnymphon spinosum*, Ammotheidae (d'après Hong & Kim 1987) (b) ; *Achelia opax*, Ammotheidae (Nakamura & Child 1983) (c).



# CHAPITRE III - Phylogénie des pycnogonides et génome mitochondrial

*Recto : Nymphopsis korotnewi, caricature*

## Introduction

Le génome mitochondrial (ou mitogénome) est couramment utilisé en phylogénie (e.g. Fenn et al. 2008 ; Crampton-Platt et al. 2015) du fait des nombreux avantages qu'il représente : cette molécule d'ADN double-brin est classiquement circulaire, de petite taille (généralement 14 à 19 kpb chez les arthropodes ; Pisani et al. 2013) et présente en plusieurs copies dans tous les tissus chez la grande majorité des Eucaryotes (Burger et al. 2003), ce qui la rend facile à extraire, à séquencer et à assembler. Sa structure conservée (13 gènes protéiques, 22 gènes d'ARNt, 2 d'ARNr, une région de contrôle qui contient l'une des origines de réplication ; Wolstenholme 1992 ; Taanman 1999 ; fig. 16) et souvent compacte (régions intergéniques réduites, introns généralement absents ; Anderson et al. 1981) donne accès à une grande

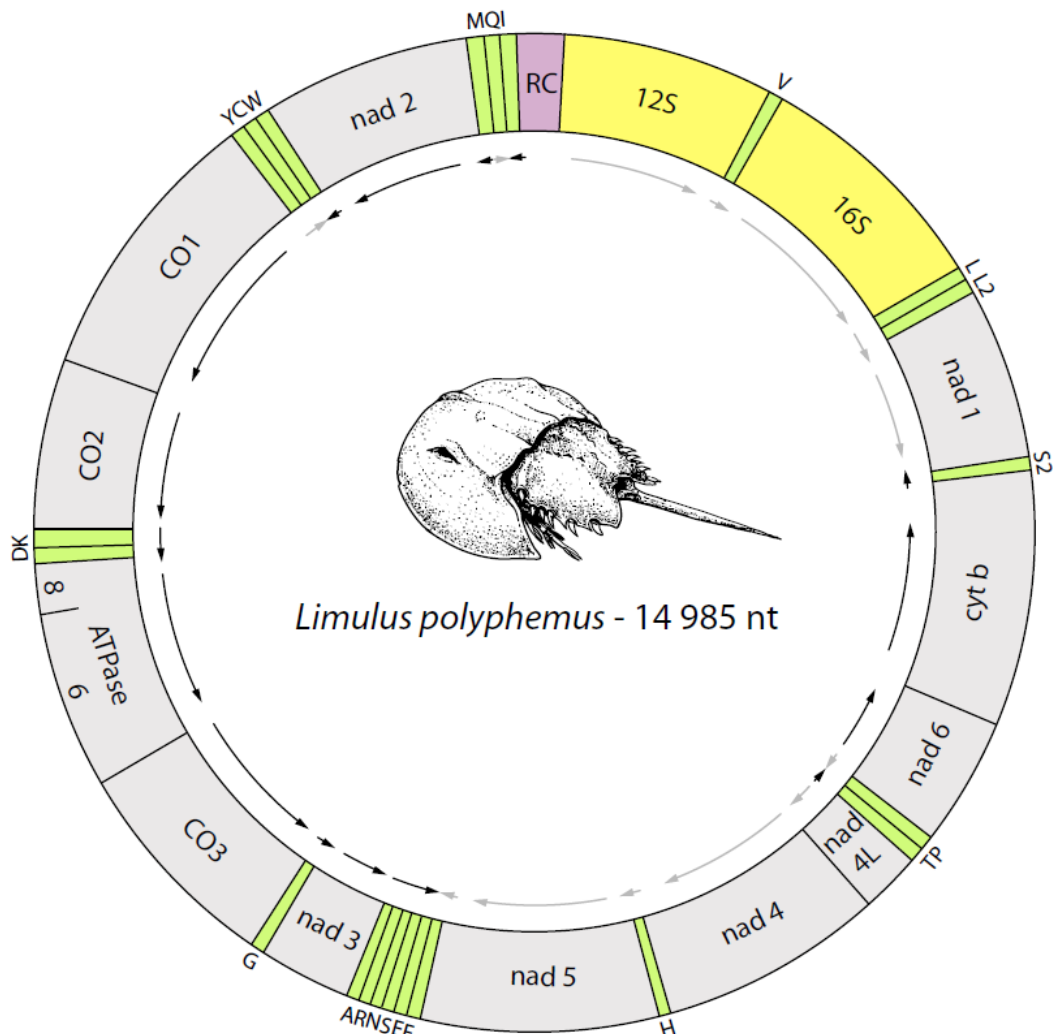


Figure 16. Le génome mitochondrial de *Limulus polyphemus*, avec les gènes codant pour les protéines (gris), pour les ARNr (jaune) et pour les ARNt (vert), ainsi que la région de contrôle (violet). Le sens des gènes est indiqué par les flèches noires (sens direct) et grises (sens inverse). Ordre des gènes d'après Staton et al. (1997) ; figure d'après Arabi (2010).

quantité de données pour les analyses phylogénétiques. Les réarrangements de gènes sont relativement rares, en faisant d'excellents caractères discrets pour soutenir des nœuds controversés (Boore & Brown 1998 ; Boore et al. 1998 ; Downton et al. 2002). Les problèmes de paralogie sont rares (mais ils existent, voir notamment les problèmes de l'ADN mitochondrial nucléaire (NUMT), e.g. Meyer & Paulay 2005 ; Behura 2007). Malgré une évolution plus rapide que le génome nucléaire dû à un héritage exclusivement maternel (Page & Holmes 1998) et à la multiplicité des copies qui facilite l'accumulation des mutations (Burger et al. 2003), l'utilisation du génome mitochondrial s'est montrée utile pour la résolution de nœuds phylogénétiques profonds (e.g. Wei et al. 2010) et/ou anciens (pour des divergences datant du Tertiaire au Permien ; Fenn et al. 2008) pour différents groupes d'arthropodes. Son utilisation semble donc tout indiquée pour les pycnogonides, dont les nœuds profonds (notamment les relations interfamiliales) restent mal résolus (Sabroux et al. 2017), et dont la diversification semble s'être passée entre le Dévonien et le Jurassique (chapitre I). Cependant, jusqu'à maintenant, seuls sept génomes mitochondriaux de pycnogonides (complets ou sub-complets) ont été séquencés, représentant seulement 3 des 11 familles couramment acceptées (Bamber et al. 2018) : *Nymphon gracile* (Podsiadlowski & Bradand 2006), *Achelia bituberculata* (Park et al. 2007), *Ammothea hilgendorfii*, *Nymphon* sp. et *Tanystylum orbiculare* (Masta et al. 2010), *Colossendeis megalonyx* (Dietz et al. 2011), *Ammothea carolinensis* (Carapelli et al. 2013) (fig. 17). Ces génomes mitochondriaux ont permis de révéler un grand nombre de réarrangements, notamment dans l'ordre des ARNt, plus rarement dans l'ordre des gènes codant pour les protéines (Arabi et al. 2012), suggérant ainsi une grande plasticité du génome mitochondrial chez les pycnogonides.

De plus, le génome mitochondrial cache certains pièges qu'il faut d'abord savoir désamorcer avant de l'utiliser pour résoudre la phylogénie des pycnogonides. Le principal écueil est celui du biais de composition en bases, ainsi que ses inversions (Hassanin et al. 2005 ; Hassanin 2006 ; Arabi et al. 2010, 2012). Les hypothèses sur l'origine de ce biais reposent sur le mode de réplication et de transcription chez les mammifères (Brown & Clayton 2006) et la drosophile (Goddard & Wolstenholme 1978, 1980). Ces deux phénomènes sont asymétriques (Francino & Ochman 1997), avec un des deux brins (le brin négatif) restant longtemps sous forme monocaténaire (simple brin), tandis que l'autre brin (le brin positif) reste apparié. Lors de la réplication (qui peut durer par exemple deux heures chez la souris ; Clayton 1982), le nouveau brin positif (synthétisé sur le brin négatif) ne commence à être synthétisé qu'après que le nouveau brin négatif (synthétisé sur le brin positif) est produit à 97% (chez la

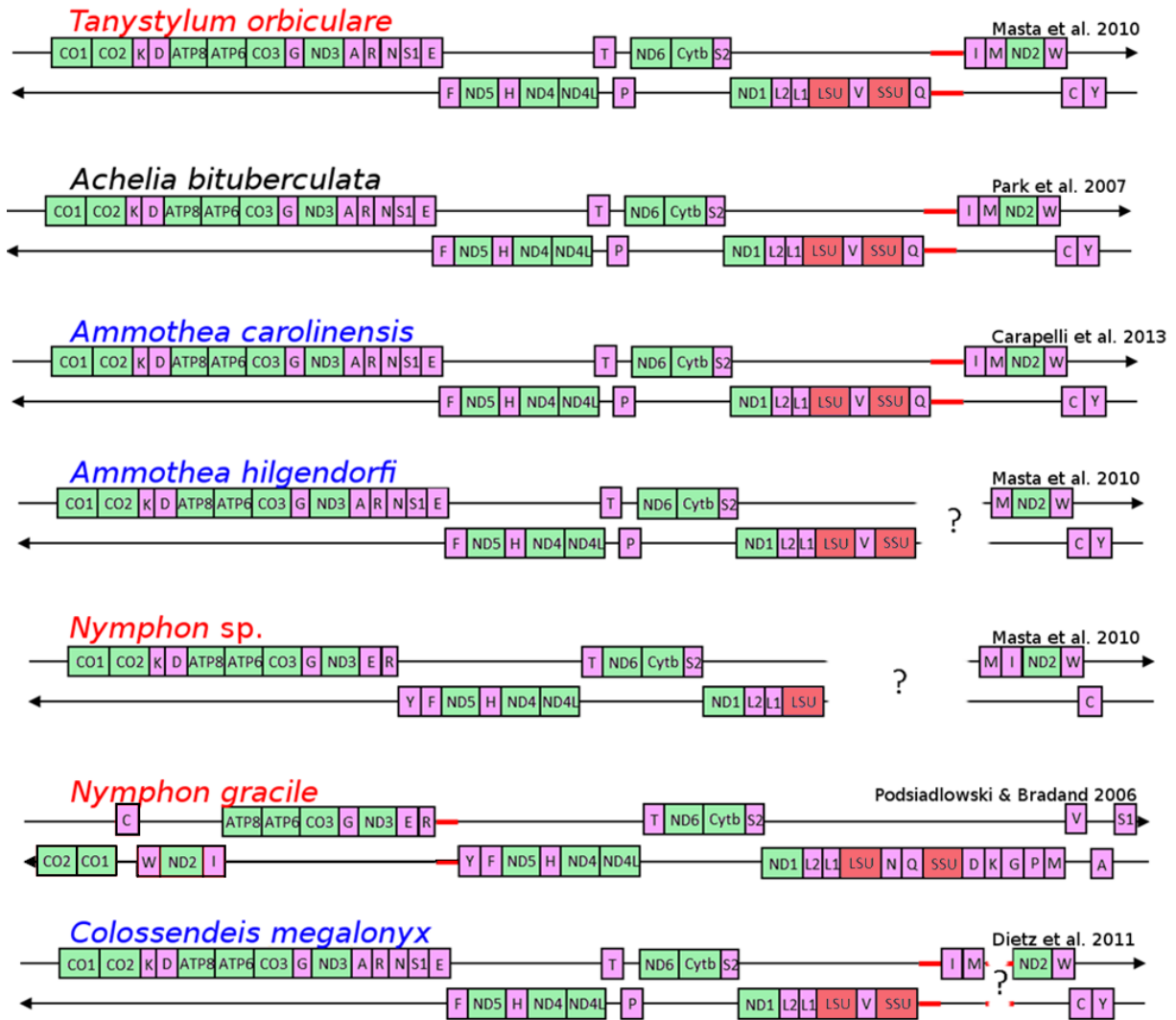


Figure 17. Les sept génomes mitochondriaux de pycnogonides séquencés, avec information sur l'ordre des gènes, et le biais de composition en bases du gène CO1 (nom en bleu pour les biais positifs, rouge pour les biais négatifs, noir pour les neutres). Les doubles brins d'ADN surlignés de rouge indiquent la position supposée de la région de contrôle.

drosophile ; Goddard & Wolstenholme 1978, 1980) et le brin négatif reste donc longtemps sous forme monocaténaire (Brown & Clayton 2006) ; lors de la transcription, le brin le moins souvent transcrit sur un bloc de gènes (i.e. qui porte moins de gènes sur ce bloc que le brin opposé) reste le plus longtemps sous forme monocaténaire (Roberti et al. 2006). On pense que sous forme simple brin, l'ADN est plus sensible aux désaminations ( $A \rightarrow$  hypoxanthine ;  $C \rightarrow$  U), qui entraîneraient lors des réplifications suivantes des mutations ponctuelles (substitutions) sur le brin positif complémentaire ( $G \rightarrow$  A ;  $T \rightarrow$  C) (Tanaka et Ozawa 1994 ; Reyes et al. 1998 ; Hassanin et al. 2005). La désamination de de C en T serait bien plus rapide que celle des A en G (Lindahl 1993 ; Gilbert et al. 2003), ce qui entraînerait un enrichissement en A et T dans le génome mitochondrial. Ce biais favorise la saturation des données, tout particulièrement aux positions faiblement contraintes (Hassanin et al. 2005). Combinée à un faible échantillonnage



taxonomique (comme ici chez les pycnogonides), cette saturation favorise particulièrement les artefacts de reconstruction lors des analyses phylogénétiques (Delsuc et al. 2003). Le biais de composition est particulièrement fort chez les pycnogonides, les acariens et certains insectes (Pisani et al. 2013), qui sont donc particulièrement sensibles à ce problème. Du fait de sa sensibilité à la saturation des données (Swofford et al. 2001), l'approche de parcimonie sur des données mitochondriales est donc à proscrire (Hassanin 2006). Pourtant, c'est bien ce type d'approche qui est utilisé dans la référence phylogénétique la plus citée pour les pycnogonides (Arango & Wheeler 2007), dont la moitié des marqueurs utilisés sont mitochondriaux.

Du fait de l'asymétrie des contraintes mutationnelles (désaminations sur le brin positif uniquement) le biais de composition en bases est également brin spécifique. Ainsi, en plus de la composition *globale* du génome mitochondrial qui est enrichie en A et T, le brin positif est enrichi en A et C (biais positif ;  $A > T$  ;  $C > G$ ), le brin négatif en T et G (biais négatif ;  $A < T$  ;  $C < G$ ) (Hassanin et al. 2005). En cas d'inversion d'une portion du génome mitochondrial, les contraintes mutationnelles affectent l'autre brin et le biais de composition en bases des gènes s'inverse progressivement au cours du temps (Hassanin et al. 2005). Si l'inversion affecte la région de contrôle, c'est l'ensemble du génome mitochondrial qui est touché par l'inversion du biais de composition en bases (Hassanin et al. 2005 ; Hassanin 2006 ; Arabi et al. 2010, 2012). Ces inversions du biais de composition n'étant pas prises en compte par les modèles de substitution couramment utilisés, elles favorisent les longues branches (et de là, les attractions de longues branches), ainsi que des artefacts liés à la convergence entre séquences (Hassanin et al. 2005 ; Hassanin 2006 ; Arabi et al. 2010, 2012). Elles sont donc une autre source d'artefacts dans les reconstructions phylogénétiques (e.g. Sabroux et al. 2017). Une attention particulière portée au biais de composition en bases, un échantillonnage taxonomique riche et des modèles de substitution adaptés (Delsuc et al. 2003 ; Hassanin 2006 ; Sabroux et al. 2017) peuvent cependant limiter l'impact du biais et de ses variations sur les reconstructions phylogénétiques.

Ce type d'inversion a déjà été documenté chez plusieurs invertébrés : le crinoïde *Florometra*, le mollusque *Katharina*, le céphalocharide *Hutchinsoniella*, le copépode *Trigriopus*, les hémiptères *Aleurodicus*, *Gaphosoma* et *Trialeurodes*, mais aussi chez les scorpions, les araignées opisthothèles, les bivalves, les gastéropodes non hétérobranches et certains acariens (Hassanin et al. 2005 ; Hassanin 2006 ; Arabi et al. 2012 ; Chen et al. 2014 ; Wang et al. 2017 ; Sun et al. 2018). Il est également documenté chez certains vertébrés, notamment chez des représentants de divers ordres de téléostéens (e.g. Fonseca et al. 2014). Les génomes mitochondriaux de pycnogonides déjà publiés indiquent qu'ils sont également

concernés par ces inversions (Arabi et al. 2012) : *Nymphon gracile* (Podsiadlowski & Bradand 2006) montre clairement une inversion du fragment I-ND2-W-C-CO1-CO2 (fig. 17), qui s'accompagne d'une inversion du biais sur ces gènes ; *Tanystylum orbiculare* et *Nymphon* sp. (Masta et al. 2010) montrent quant à eux une inversion du biais sans réarrangement de l'ordre des gènes (fig. 17), ce qui suggère une inversion de la région de contrôle. Chez *Achelia bituberculata* (Park et al. 2007), le biais est neutre, ce qui pourrait indiquer une inversion en cours pour l'ensemble du génome mitochondrial, de positif vers négatif, ou inversement. L'étude de l'inversion du biais sur le seul gène CO1 (Arabi et al. 2010, 2012 ; Sabroux et al. 2017) suggère encore plus d'évènements d'inversion, mais leur nature exacte ne peut être connue sans une base de données de génomes mitochondriaux mieux fournie.

Dans ce chapitre, Nous présentons les résultats du séquençage de 103 nouveaux génomes mitochondriaux de pycnogonides, produits à partir de représentants de 9 des 11 familles déjà décrites (toutes sauf les Austrodecidae et les Rhynchothoracidae). Nous avons utilisé ces génomes mitochondriaux, ainsi que les sept déjà publiés (fig. 17), pour renseigner l'ordre des gènes et la composition en bases sur une large diversité d'espèces. Nous nous sommes enfin servi des séquences de 12 gènes protéiques mitochondriaux obtenues sur cette grande diversité taxonomique pour reconstruire la phylogénie des pycnogonides.

## Matériel et Méthode

### Séquençage et assemblage des génomes mitochondriaux (voir fig. 18)

#### *Sélection des échantillons et multiplexage*

L'extraction ADN des spécimens candidats, et le séquençage de l'extrémité 5' du gène de la première sous-unité de la cytochrome c oxydase (CO1) ont été réalisés selon la méthode de Sabroux et al. (2017) (voir chapitre II). Les extraits produits pour les études de chapitres II et IV sont d'ailleurs intégrés aux extraits candidats. La concentration en ADN des échantillons candidats au séquençage a été mesurée par quantification Qbit (Life Technologies, Grand Island, USA) sur un échantillonnage représentatif de la diversité génétique des spécimens (plus de 750 échantillons testés). Parmi ces extraits candidats, 224 sont intégrés à des banques (32 au total), généralement 10 à 12 spécimens par banque (multiplexage). En se reposant sur une estimation du pourcentage de génome mitochondrial sur l'ADN total de 0,1 à 0,5% (estimations pessimistes à partir de Crampton-Platt et al. 2015), nous espérons une couverture par génome mitochondrial entre 20 et 200X. le volume de chaque échantillon mis dans les banques est défini

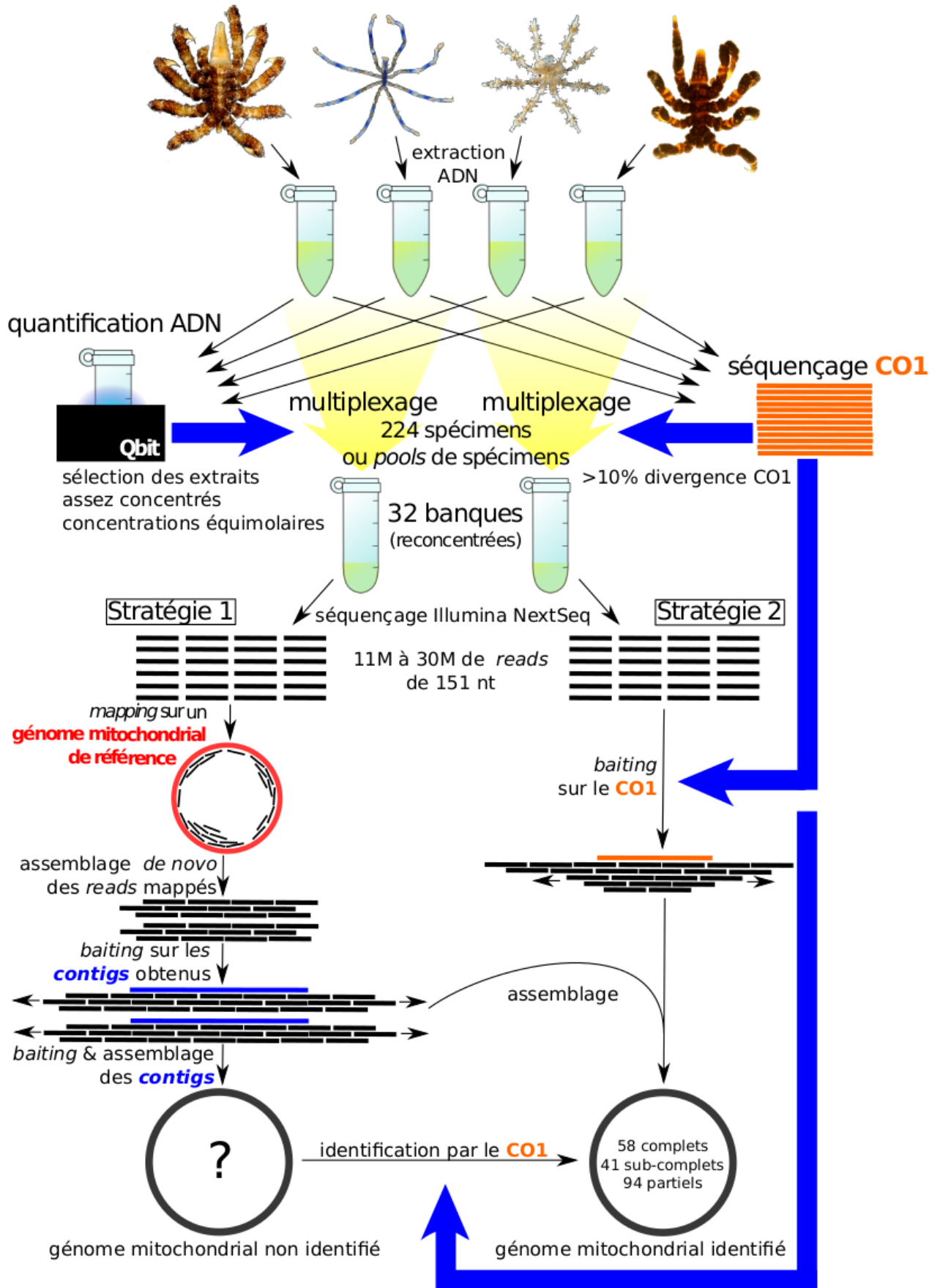


Figure 18. Protocole de séquençage et d'assemblage des génomes mitochondriaux (voir explications dans le texte).

de façon à obtenir une quantité minimale de 150 ng d'ADN par banque (lorsque c'est possible, cette quantité était doublée voire triplée). Les échantillons sont multiplexés de manière à respecter une p-distance minimale de 10% entre les séquences CO1 des spécimens, et à ce que les concentrations soient équimolaires afin d'obtenir la même couverture pour tous les extraits après séquençage. Dans la mesure du possible, les échantillons d'une même banque viennent d'extraits de même ordre de grandeur de concentration, pour limiter les écarts liés aux imprécisions du dosage Qbit. Pour certains extraits à concentration faible, un mélange de deux extraits issus de spécimens possédant le même haplotype pour le CO1 a été réalisé (= *pools*). L'échantillonnage a également été réalisé de manière à optimiser la diversité de taxons. Si besoin, les banques sont complétées avec des extraits d'autres taxons distants (autres chélicérates, crustacés et mammifères).

#### ***Séquençage des banques***

Le séquençage des 32 banques a été réalisé par séquençage NextSeq500 (Illumina, San Diego, USA) à l'Hôpital de la Pitié-Salpêtrière. Les *reads* produits sont des fragments de 151 nucléotides (nt), au nombre de 11 à 30 millions par banque.

#### ***Assemblage des génomes mitochondriaux***

Les *reads* ne contiennent pas seulement des séquences du génome mitochondrial, mais aussi des séquences du génome nucléaire. De plus, les différents extraits sont mélangés. Il est donc nécessaire d'extraire les *reads* correspondant aux génomes mitochondriaux, et de les assembler séparément. En l'absence d'un génome mitochondrial de référence proche pour la plupart des échantillons, l'assemblage a été effectué selon deux stratégies complémentaires utilisant des références éloignées et les séquences CO1 déjà produites. L'assemblage a été réalisé sur Geneious10.2.3 (Kearse et al. 2012) :

- **Stratégie 1.** Le génome mitochondrial d'*Ammothea carolinensis* (identifiant GenBank GU065293) est utilisé comme référence pour « mapper » les *reads* de chaque banque individuellement (i.e. assembler les *reads* à la référence, avec un *mismatch* maximum élevé, ~ 40-50%). Les *reads* mappés sur le génome de référence sont ensuite assemblés *de novo* (entre *reads* chevauchants) avec un faible *mismatch* (~1-2%). Les *contigs* formés de plus grande taille (>500 nt) et disposant d'une couverture suffisante

(minimum 10X) sont ensuite utilisés pour un « *baiting* » des autres *reads* (i.e. assemblage des autres *reads* sur ces *contigs*, avec un faible *mismatch* maximum, ~1-2%). Cela permet par chevauchement d'étendre les *contigs* après chaque itération. Finalement, les *contigs* sont assemblés les uns aux autres de façon à obtenir un génome mitochondrial complet ou partiel (*mismatch* faible, 0-2%). Les génomes complets ont pu être circularisés. Les génomes sont identifiés ensuite grâce aux séquences CO1 produites en amont, ou par l'intégration des *contigs* produits par la stratégie 2.

- **Stratégie 2.** Les séquences CO1 produites sont utilisées comme références pour un *baiting* des *reads*. Les *contigs* produits (déjà identifiés, puisqu'assemblés au CO1) sont étendus progressivement jusqu'à ce que le génome mitochondrial soit complet. Alternativement, le génome mitochondrial est complété par assemblage avec les *contigs* produits par la stratégie 1.
- **Approche supplémentaire.** Dans certains cas où il n'est pas possible d'assembler l'ensemble du génome mitochondrial, que le génome revêt un intérêt particulier et qu'une référence proche est disponible, la référence est utilisée pour un *baiting*, les *contigs* formés sont ensuite assemblés au génome mitochondrial partiel.

Parmi ces génomes, 103 sont sélectionnés pour être intégrés dans les analyses suivantes (données supplémentaires 1 en Annexe 3).

#### Annotation du génome mitochondrial

L'échantillonnage est enrichi des sept génomes mitochondriaux déjà séquencés par de précédents auteurs (Podsiadlowski & Bradand 2006 ; Park et al. 2007 ; Masta et al. 2010 ; Dietz et al. 2011 ; Carapelli et al. 2013), ainsi que de 17 génomes mitochondriaux représentant différents groupes externes (onychophores, arachnides, xiphosures, pancrustacés et myriapodes) qui permettent de couvrir l'ensemble des hypothèses de position des pycnogonides au sein des arthropodes (données supplémentaires 1 en Annexe 3). Ainsi, un total de 137 génomes mitochondriaux sont étudiés. Les groupes externes sont sélectionnés de manière à ce que l'ordre des gènes codant pour les protéines et les ARNr ne soit pas différent d'*Ammothea carolinensis* (GU065293), qui correspond à l'ordre des gènes de la plupart des génomes mitochondriaux de pycnogonides séquencés, et de manière à ce que le biais de composition en bases pour le CO1 soit positif (à l'exception des Onychophores, pour lesquels aucun des génomes mitochondriaux séquencés ne respecte les deux critères).

Les nouveaux génomes mitochondriaux sont annotés dans un premier temps en utilisant Geneious 10.2.3 et sa fonction d'annotation automatique à partir des références (les sept références sont utilisées conjointement). Ces annotations sont vérifiées/complétées par alignement manuel des gènes avec les génomes mitochondriaux de référence. L'identification des ARNt est également confirmée par reconnaissance de l'anticodon et de la structure tige-boucle qui le porte (Salinas-Giégré et al. 2015).

### **Biais de composition en base**

Le biais de composition est analysé pour toutes les séquences de l'alignement suivant la même procédure qu'Arabi et al. (2010) en sélectionnant uniquement les 3<sup>e</sup> positions de codons des gènes protéiques : nous calculons le biais pour chaque couple de nucléotides complémentaires :  $\text{biais}_{AT} = (A-T)/(A+T)$  et  $\text{biais}_{CG} = (C-G)/(C+G)$ . Ce biais est ensuite testé statistiquement en évaluant si l'hypothèse nulle (i.e. %A = %T, et %C = %G) peut être rejetée dans un intervalle de confiance de 95%. Si tel est le cas, le biais est considéré comme significatif.

### **Analyses phylogénétiques**

Nous intégrons à l'analyse uniquement les gènes codant pour des protéines à l'exclusion du gène de l'ATPase 8 (12 gènes), et en excluant les régions ambiguës de l'alignement. Les alignements des 12 gènes protéiques pour les 137 génomes mitochondriaux sont analysés individuellement par Inférence Bayésienne en utilisant MrBayes (Ronquist & Huelsenbeck 2003), en partitionnant par position de codons. L'analyse est lancée pour 4 chaînes, sur 10<sup>7</sup> générations, avec un échantillonnage d'1/1000 et un burn-in de 25%. Ces 12 jeux de données sont analysés deux fois, avec et sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons en purines/pyrimidines (RY), de manière à étudier l'impact de la saturation des 3<sup>e</sup> positions de codons sur les topologies (Delsuc et al. 2003). Les modèles de substitution (voir tableau 5) sont choisis en utilisant MEGA7 (Kumar et al. 2016) suivant le critère AIC (Akaike 1973) sur le jeu de données sans les groupes externes.

Ces séquences sont ensuite concaténées pour deux analyses par inférence bayésienne, avec une partition par gène et par codon, avec et sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codon, avec les mêmes paramètres que pour les analyses précédentes. Ces données sont également analysées

par une approche de maximum de vraisemblance en utilisant le logiciel PhyML (Guindon et al. 2005) sans partition. Un bootstrap (100 réplicas) est réalisé sur ces données. Une analyse SuperTRI (Ropiquet et al. 2009) est réalisée pour les deux jeux de données (avec ou sans recodage) en utilisant les topologies obtenues avec les analyses sur les données concaténées comme « arbre source », i.e. l'arbre sur lequel seront indiqués le nombre de fois que le nœud est répété (Rep) et la moyenne des probabilités postérieures des bipartitions (MPP) dans les analyses séparées.

Tableau 5. Modèles de substitution utilisés dans les analyses phylogénétiques.

Gène	#codon 1	#codon 2	#codon 3	
			sans recodage	avec recodage RY
ATP6	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC
CO1	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC+G
CO2	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G+I	JC
CO3	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G+I	JC+G
CytB	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC+G
ND1	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC+G
ND2	GTR+G+I	GTR+G	GTR+G	JC
ND3	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC
ND4	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC
ND4L	GTR+G	GTR+G	GTR+G	JC
ND5	GTR+G+I	GTR+G+I	GTR+G	JC+G
ND6	GTR+G+I	GTR+G	GTR+G	JC

## Résultats

### Génomes mitochondriaux

#### *Génomes mitochondriaux séquencés*

Tableau 6. Génomes partiels ; les gènes manquants sont indiqués par une croix.

		CO1	CytB	ND4	ND4L	ND5	ND6
IU-2008-20493	<i>Ascorhynchus quartogibbus</i>	X					
IU-2011-660	<i>Nymphon maculatum</i>		X	X	X		X
IU-2016-4167	<i>Pentapycnon geayi</i>			X			
IU-2007-126	<i>Pycnogonum gaini</i>					X	

Un total de 58 génomes mitochondriaux complets (i.e. circularisables), 41 sub-complets (i.e. avec tous les gènes codant pour des protéines et les ARNr) et 94 partiels a été assemblé.

La couverture de ces génomes est très variable, d'environ 10X à plus de 600X. Nous avons retenu 103 génomes mitochondriaux, incluant tous des génomes complets ou sub-complets ainsi que 4 génomes partiels (1 à 4 gènes manquant ou partiels ; tableau 6). La taille des génomes complets varie de 14 696 (*Pycnogonum* sp., IU-2007-296) à 16 758 nt (*Colossendeis colossea*, IU-2008-20591). Cet échantillonnage représente 26 genres et 9 familles différentes. Aucun des Austrodecidae et des Rhynchothoracidae inclus dans les banques n'ont été amplifiés avec succès.

### ARNt

Les 22 gènes des ARNt sont retrouvés dans 82 des 103 génomes mitochondriaux. Les exceptions concernent les gènes des ARNt-W -C et -Y d'*Achelia* sp. et le gène de l'ARNt-Q d'*Anopldoactylus pectinus* et d'*A. micros*, ces génomes mitochondriaux étant pourtant complets. Le gène de l'ARNt-A présente un bras D partiel (fig. 19) dans tous les génomes mitochondriaux séquencés, à l'exception de ceux des familles Colossendeidae et Pycnogonidae chez qui il est complet. Les anticodons sont généralement retrouvés non variables, à l'exception de celui de la lysine, qui possède soit un anticodon AAG pour les groupes externes (à

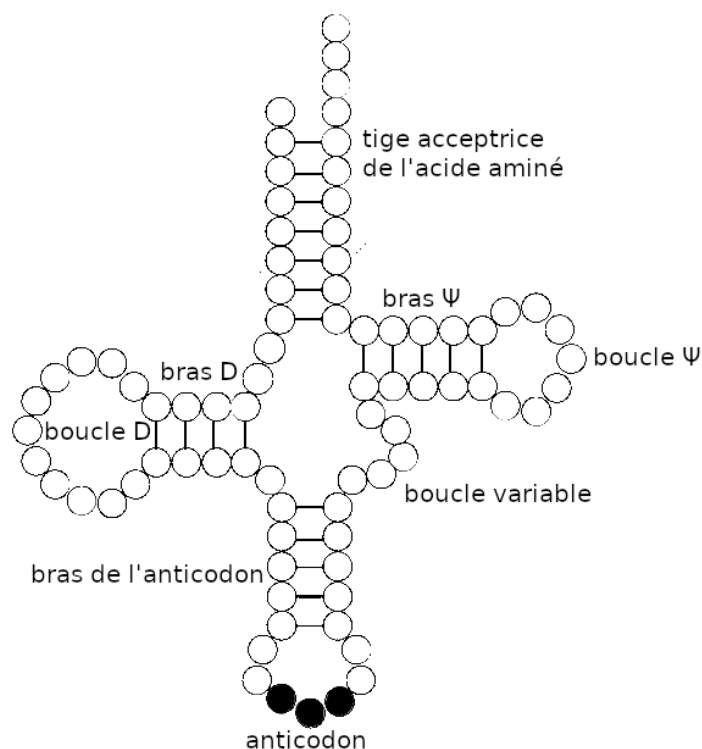


Figure 19. Structure primaire classique d'un ARNt, d'après Salinas-Giégué et al. (2015).



l'exception d'*O. cincipes*, *P. pisum* et *S. mantis*), tous les Pycnogonidae et Colossendeidae et quatre Ascorhynchidae sur les 11 séquencés (*Ascorhynchus castelli*, *A. quartogibbus*, Ascorhynchidae IU-2012-869 et IU-2013-6550), soit un anticodon AAA chez les autres pycnogonides et trois espèces des groupes externes, i.e. *O. cincipes*, *P. pisum* et *S. mantis*. Dans le cas du gène de l'ARNt -S1, les groupes externes présentent un anticodon AGC alors qu'un anticodon AGA est détecté chez tous les pycnogonides. La liste des anticodons est donnée en données supplémentaires 2 de l'Annexe 3.

### **Ordre des gènes**

La très grande majorité des génomes mitochondriaux (98/103) montre la même organisation que *Limulus polyphemus* (Staton et al. 1997) pour les gènes codant pour les protéines et les ARNr (fig. 16). Ainsi, les différences concernent principalement l'ordre des gènes des ARNt. Trois types de génomes mitochondriaux apparaissent très couramment chez les pycnogonides, tous déjà illustrés dans la littérature (fig. 20 ; voir aussi les données supplémentaires 3 en annexe 3 pour la liste des spécimens) :

- Type « *Ammothea carolinensis* » : L'ordre des gènes correspond à celui décrit chez *Ammothea carolinensis* (Carapelli et al. 2013). Il se distingue du génome mitochondrial de *L. polyphemus* par la position des gènes des ARNt-Q et -I, situés de part et d'autre de la région de contrôle. Ce type est le plus commun ; il est retrouvé chez la plupart des Ammotheidae, Ascorhynchidae, Endeidae, Pallenopsidae et Pycnogonidae, et chez *Anoplodactylus* sp. (IU-2012-6592) ;
- Type « *Colossendeis australis* » : C'est l'ordre des gènes décrit chez *Colossendeis megalonyx* (Dietz et al. 2011), dont nous avons au passage identifié le gène de l'ARNt-Q précédemment non identifié par Dietz et al. (2011). Il est trouvé chez la plupart des Colossendeidae. Il diffère du type « *Ammothea carolinensis* » par l'inclusion des gènes des ARNt-Q, -I et -M entre deux régions non codantes ;
- Type « *Nymphon australe* » : C'est l'ordre des gènes décrit pour le génome partiel de *Nymphon* sp. (GU370076) publié par Masta et al. (2010). Nous avons de plus renseigné pour d'autres spécimens la position des gènes des ARNt-V, -N, -P et -Q (non séquencés chez *Nymphon* sp.). On retrouve ce type de génome chez une majorité de Nymphonidae et Callipallenidae. Il diffère du type « *Ammothea carolinensis* » par la position des gènes

des ARNt-A, -N, -S1, -Y, -P, -V et celle des ARNt-I et -M, ces deux derniers étant inversés sur le brin positif.

Bien que ces trois types soient courants, 35 génomes mitochondriaux séquencés présentent une organisation différente. Dans la plupart des cas (30 génomes mitochondriaux), il n'y a qu'une différence concernant la position ou le sens d'un ou plusieurs ARNt. Certaines organisations génomiques sont partagées par plusieurs spécimens :

(1) les *Eurycyde* ont un ordre des gènes proche du type « *Ammothea carolinensis* » (ici nommé type « *Eurycyde raphiaster* »), mais le gène de l'ARNt-P a une orientation inverse; le génome des *Anoplodactylus* (excl. *Anoplodactylus* sp. IU-2012-6592) diffère du type « *Ammothea carolinensis* » par la position du gène de l'ARNt-C, situé en 5' de l'ARNt-W (type « *Anoplodactylus micros* ») Les génomes des *Bathypallenopsis*, ainsi que *Pallenopsis meridionalis*, *Pallenopsis* gen. sp. (IU-2013-6558), *Achelia gracilis* et *A. sawayai* montrent une inversion de l'ordre des gènes des ARNt-L1 et L2 par rapport au type « *Ammothea carolinensis* » (type « *Bathypallenopsis molissima* »).

(2) *Colossendeis pipetta* et *Colossendeidae* gen. sp. (IU-2013-6603) ont un ordre de gènes proche du type « *Colossendeis australis* », mais qui présente à l'emplacement attendu de l'ARNt-P un gène alignable mais sans anticodon identifiable (ARNt-P « dégénéré ») ; le gène de l'ARNt-P est retrouvé en amont, en 5' du gène de l'ARNt-T (type « *Colossendeis pipetta* »).

(3) Les *Pallenoides* présentent un ordre des gènes proche du type « *Nymphon australe* », mais qui s'en distingue par la position des gènes des ARNt-A et -V, situés en 3' du gène ND1 (type « *Pallenoides spinulosum* »).

Six autres génomes mitochondriaux montrent une organisation des ARNt unique (voir données supplémentaires 3 en Annexe 3).

Dans de rares cas (5 génomes mitochondriaux), on observe aussi une organisation originale des gènes protéiques ou des ARNr : par rapport à *Ammothea carolinensis*, *Ammothella spinifera* montre une inversion du fragment ND1-12S, et *Cilunculus* cf. *armatus* montre une inversion du fragment ARNt-R – ARNt-S2 ; par rapport à *Nymphon australe*, *Nymphon* sp. (IU-2014-8371) montre une transposition du fragment ND1-ARNt-S1 et du gène de l'ARNt-A, *Callipallenidae* gen. sp. (IU-2011-675) montre une inversion du gène ND1 et une transposition des ARNt-S1 et -L2, et *Callipallenidae* gen. sp. (IU-2011-707) montre une inversion du ND1 et du fragment ARNt-L1-16S, ainsi qu'une transposition des ARNt-S1 et -L2.

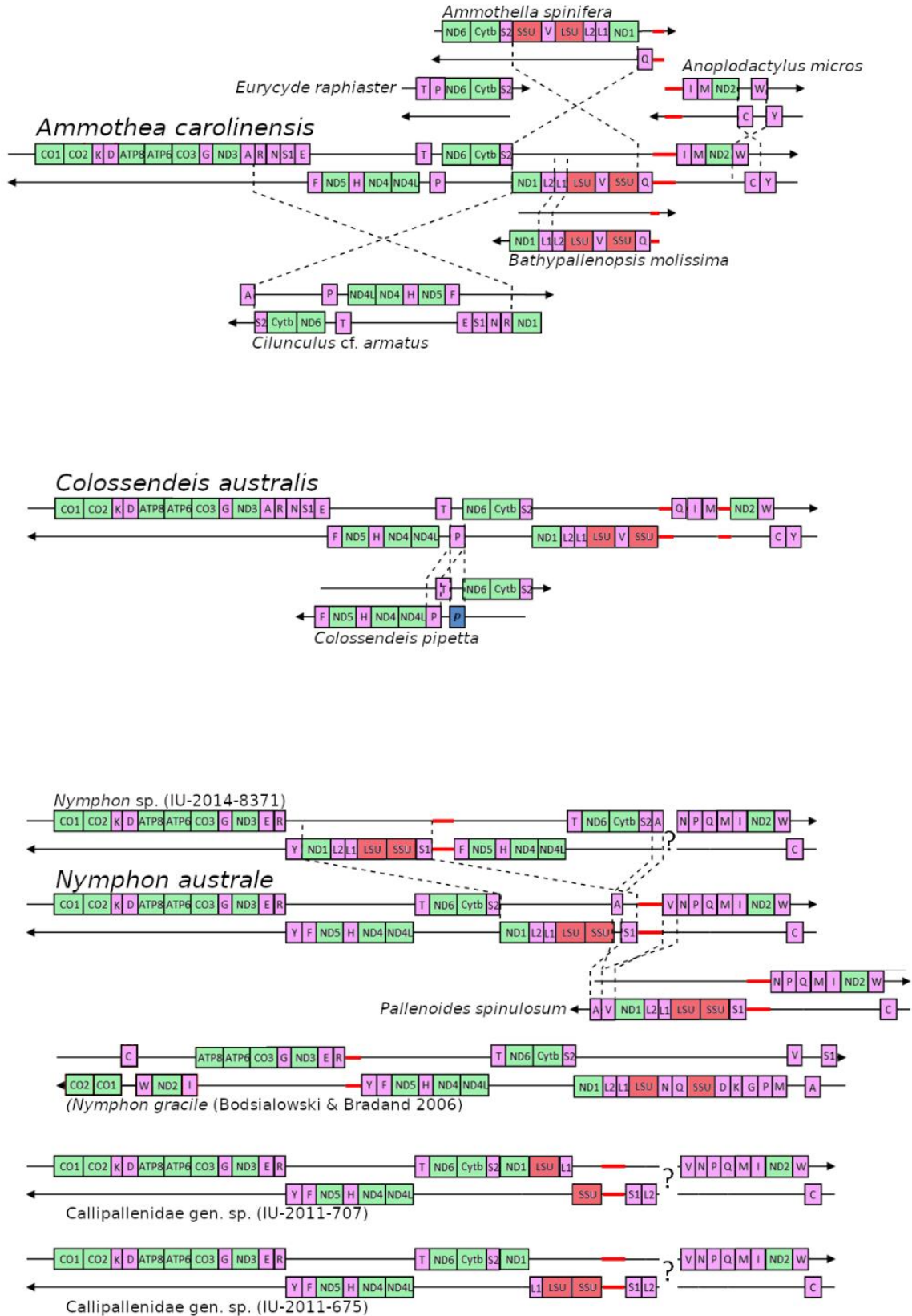
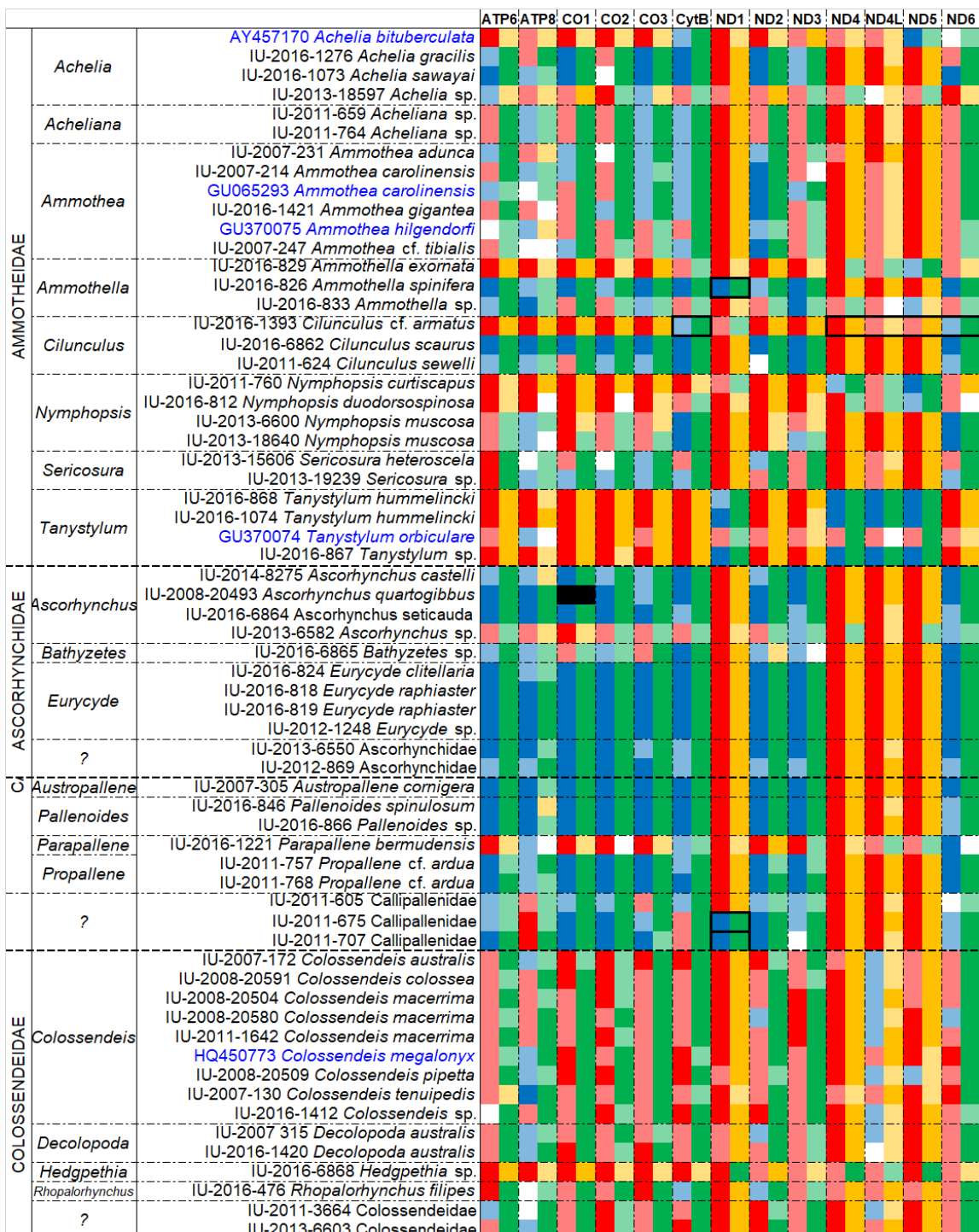


Figure 20. Organisation des génomes mitochondriaux séquencés. Seuls les exemples répétés chez au moins deux spécimens, ou les organisations qui impliquent des gènes des ARNr ou des gènes protéiques sont représentés. Les gènes protéiques sont indiqués en vert, les gènes des ARNr en rouge et les gènes des ARNt en violet. La portion de séquence en bleu chez le type *Colossendeis pipetta* indique la présence d'une séquence s'alignant avec le gène de l'ARNt-P, sans anticodon identifié (ARNt-P « dégénéré »).

**Biais de composition en bases**

Les analyses sur les biais de composition en bases (AT et CG) sur les 3<sup>e</sup> positions de codons des 13 gènes protéiques sont détaillées en figure 21. Les résultats témoignent de la grande hétérogénéité de la composition en bases du génome mitochondrial des pycnogonides. Une inversion complète du biais (par rapport à *Ammothea carolinensis*) est retrouvée chez de nombreux génomes mitochondriaux : tous les *Tanystylum*, *Nymphon aemulum*, *Nymphon* sp. (GU370076), *Nymphon* sp. (IU-2014-8371).



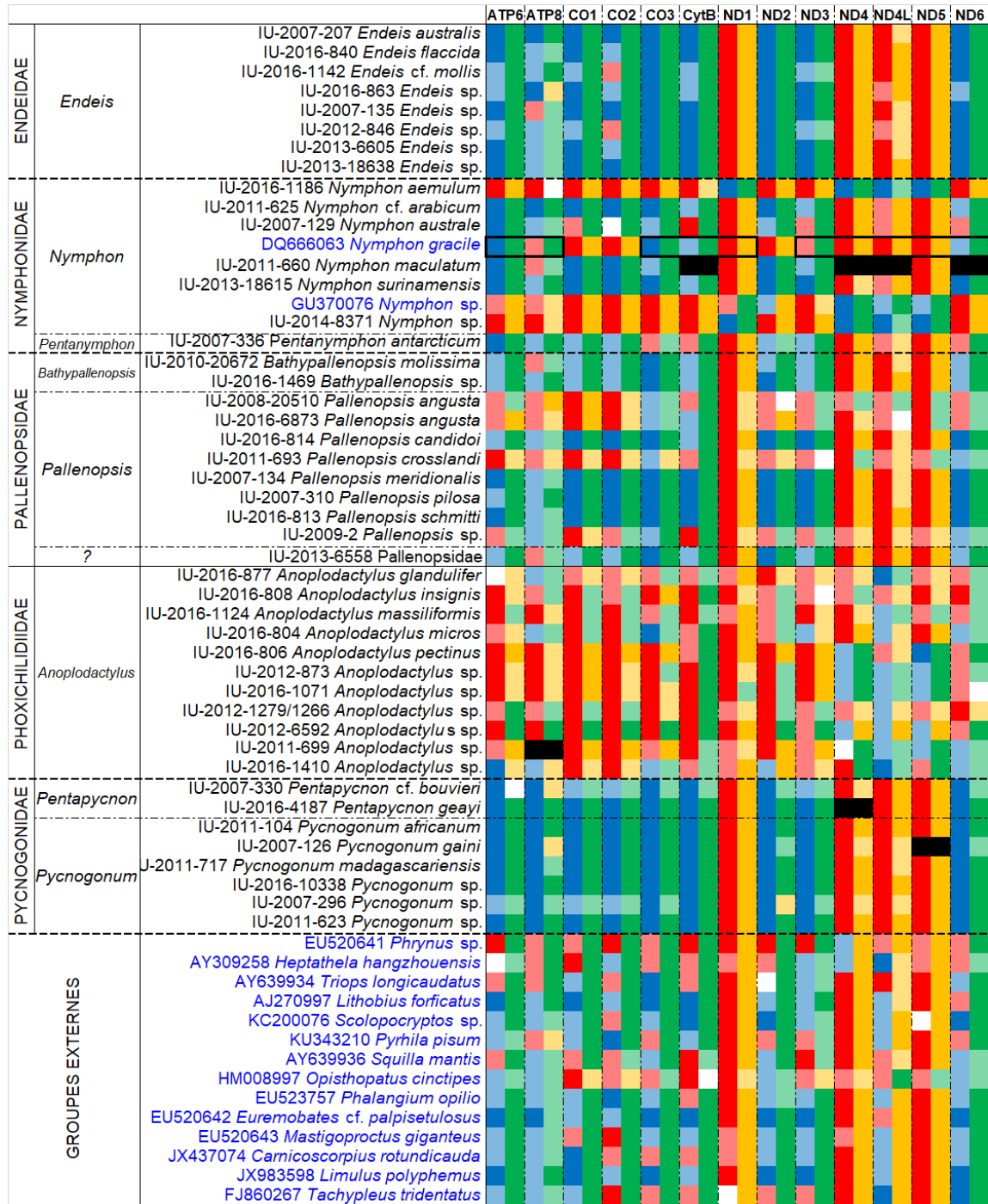


Figure 21. Représentation du biais de composition en bases pour 137 génomes mitochondriaux (pycnogonides et groupes externes). Chaque double colonne de cellules correspond à un gène mitochondrial, les cellules à gauche dans chaque double colonne représentant le biais A-T pour chaque spécimen, et à droite le biais C-G. Un biais positif est représenté par une cellule bleue (biais A-T) ou par une cellule verte (biais C-G). Un biais négatif est représenté par une cellule rouge (biais A-T) ou par une cellule orange (biais C-G). Une cellule blanche indique un biais neutre, une cellule noire, des données manquantes. Les cellules de couleur claire indiquent un biais non significatif. Lorsqu'un gène montre une position inversée sur le génome (par rapport au CO1 et à sa position chez *Ammonothea carolinensis*), les cellules correspondantes sont encadrées de noir.

### Phylogénie

La taille des différents fragments du génome mitochondrial utilisés dans les analyses, et le nombre de caractères significatifs, sont indiqués dans le tableau 7. Les analyses sur les

données concaténées sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons (fig. 22) donnent une topologie très robuste, où la plupart des nœuds sont soutenus par des probabilités postérieures (PP) maximales. Toutefois, les analyses en maximum de vraisemblance, ainsi que les analyses SuperTRI réalisées à partir des analyses séparées des alignements de 12 gènes protéiques (tous les gènes codant pour des protéines, à l'exception d'ATP8, dont l'alignement comportait trop de régions ambiguës) apportent un message plus contrasté sur ces nœuds. Nous nous sommes appuyés sur deux indices SuperTRI : l'indice de répétabilité (Rep), qui indique le nombre de topologies obtenues à partir des analyses séparées supportant chaque nœud ; et la probabilité postérieure moyenne (MPP), qui donne la moyenne des probabilités postérieures obtenues dans les analyses séparées. Les analyses SuperTRI ayant été faites à partir des alignements bruts et d'alignements recodés (RY en 3<sup>e</sup> positions de codons), nous désignerons lorsque nécessaire ces indices comme Rep et MPP (données brutes) et Rep<sub>RY</sub> et MPP<sub>RY</sub> (avec recodage).

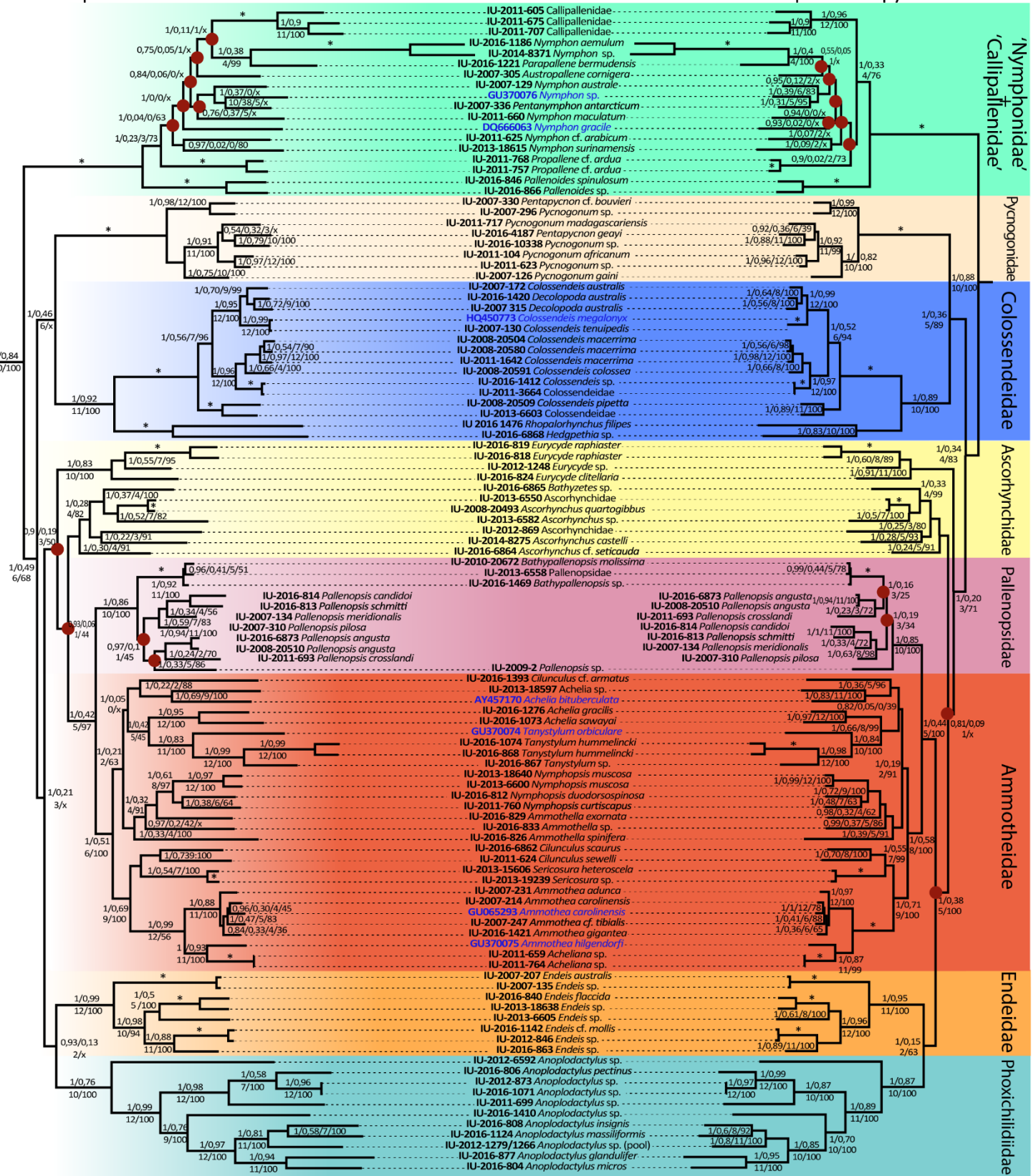
Tableau 7. Taille des alignements utilisés pour les analyses phylogénétiques.

	ATP6	CO1	CO2	CO3	CytB	ND1	ND2
Sites nucléotidiques (nt)	<b>598</b>	<b>1515</b>	<b>648</b>	<b>758</b>	<b>1122</b>	<b>891</b>	<b>720</b>
#caractères informatifs sans recodage	513	915	467	556	840	705	653
#caractères informatifs avec recodage	497	777	418	506	779	614	639
#caractères informatifs sans recodage, sans groupes externes	500	885	455	547	814	670	639
#caractères informatifs avec recodage, sans groupes externes	483	738	401	495	746	562	624
	ND3	ND4	ND4L	ND5	ND6	Concaténation	
Sites nucléotidiques (nt)	<b>282</b>	<b>1275</b>	<b>216</b>	<b>1495</b>	<b>258</b>	<b>9768</b>	
#caractères informatifs sans recodage	229	1099	189	1245	228	7369	
#caractères informatifs avec recodage	216	1068	185	1199	224	7122	
#caractères informatifs sans recodage, sans groupes externes	214	1083	186	1216	219	7428	
#caractères informatifs avec recodage, sans groupes externes	199	1048	182	1169	215	6862	

# Chapitre III. Phylogénie des pycnogonides et génome mitochondrial

Pas de recodage  
des 3e positions de codons

Recodage des 3e positions  
de codons en purines et pyrimidines



0,3

◀ Figure 22. Reconstructions phylogénétiques obtenues par analyse bayésienne sur la concaténation de douze gènes mitochondriaux ATP6, CO1, CO2, CO3, CytB, ND1, ND2, ND3, ND4, ND4L, ND5, ND6, pour les analyses sans (arbre de gauche) et avec (arbre de droite) recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons en purines/pyrimidines. Les nœuds conflictuels entre les deux topologies sont marqués d'un point rouge. Les valeurs aux nœuds indiquent dans l'ordre : PP, MPP, Rep, Bootstrap des analyses de maximum de vraisemblance. Les croix (x) indiquent les topologies non retrouvées en maximum de vraisemblance. Les astérisques (\*) indiquent les nœuds ayant des soutiens maximaux pour tous les indices. Les noms d'espèces en bleu correspondent aux séquences de Genbank. Les groupes externes sont exclus de la figure pour plus de lisibilité.

#### *Pycnogonida*

La monophylie de Pycnogonida est retrouvée avec des soutiens maximaux dans les analyses concaténées recodées ou non (PP= 1, Bootstrap = 100). Elle est répétée dans la plupart des analyses séparées des gènes protéiques (Rep = 10) et est soutenue par de fortes probabilités postérieures moyennes (MPP/ MPP<sub>RY</sub> = 0,84/0,87).

#### *Ammotheidae*

La monophylie des Ammotheidae (PP = 1 et Bootstrap = 100 dans les analyses concaténées) est répétée dans la moitié des analyses séparées, que les données soient ou non recodées (Rep = 6 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,51/0,58).

La monophylie des Ammotheinae (*Ammothea*, *Seicosura*, *Acheliana*, *Cilunculus* exclus *Cilunculus* cf. *armatus* IU-2016-1393) (PP = 1 dans les analyses concaténées) est soutenue et répétée (Rep = 8 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,69/0,71). Les genres *Sericosura* (Rep = 12 ; MPP = 1) et *Cilunculus* (excl. *Cilunculus* cf. *armatus* IU-2016-1393) sont retrouvés monophylétiques dans la plupart des 12 analyses séparées (Rep = 9 ; Rep<sub>RY</sub> = 8 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,69/0,71). Les *Ammothea* sont retrouvés paraphylétiques par inclusion du genre *Acheliana* (Rep = 12 ; MPP = 1). Les relations au sein des Ammotheinae telles qu'elles sont présentées en figure 22 (*Ammothea* incl. *Acheliana* en groupe frère du clade [*Cilunculus* excl. *Cilunculus* cf. *armatus* ; *Sericosura*]) sont bien soutenues par les indices de répétabilité (Rep= 7 - 8 ; MPP = 0,54 - 0,69 ; MPP<sub>RY</sub>=0,55 - 0,71).

Le groupe des Achelinae (*Achelia*, *Ammothella*, *Nymphopsis*, *Tanystylum*, *Cilunculus* cf. *armatus* IU-2016-1393) est retrouvé monophylétique (PP = 1, Bootstrap = 63 dans les analyses concaténées), mais cette topologie n'est répétée que par deux gènes (Rep = 2 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,21/0,19). La paraphylie de cette sous-famille dans la plupart des analyses est liée à la présence de trois taxons (*Tanystylum*, [*Achelia sawayai*, *A. gracilis*], *Nymphopsis*), qui peuvent se brancher avec ou au sein des Ammotheinae, ou alors avec une autre famille. Par conséquent, les relations entre les différents groupes d'Achelinae sont peu soutenues et



répétées. On distingue toutefois au moins deux groupes bien soutenus : *Tanystylum* (Rep/Rep<sub>RY</sub> = 11/10 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,83/0,84) et *Nymphopsis* (Rep/Rep<sub>RY</sub> = 8/9 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,61/0,72). *Achelia* apparaît paraphylétique dans 10 des 12 analyses, souvent du fait de la séparation entre les clades bien soutenus [*Achelia sawayai*, *Achelia gracilis*] et [*Achelia* sp., *Achelia bituberculata*], mais aucune de ces topologies n'est répétée ou soutenue.

### ***Ascorhynchidae***

Les Ascorhynchidae sont retrouvés paraphylétiques dans 11 des 12 analyses séparées (toutes sauf ND4 ; PP = 0,84) avec des soutiens pouvant atteindre PP = 1 ; les topologies sont cependant très variables. Différents profils de paraphylie sont observés : exclusion des *Eurycyde* des Ascorhynchidae, éclatement des *Ascorhynchus* et/ou des *Eurycyde* ; avec des soutiens qui peuvent être maximaux. Ceci explique que la monophylie des *Ascorhynchus* (incl. *Bathyzetes*) soit peu répétée par les analyses (Rep/Rep<sub>RY</sub> = 4/5). En revanche, la monophylie des *Eurycyde* est bien répétée lors des analyses séparées (Rep/Rep<sub>RY</sub> = 10/11).

### ***Colossendeidae***

Les Colossendeidae sont retrouvés monophylétiques dans la plupart des analyses (PP = 1, Bootstrap = 100 ; Rep/Rep<sub>RY</sub> = 11/10 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,92/0,89). Les deux sous-familles reconnues par Bamber et al. (2018), Colossendeinae (*Colossendeis*, *Decolopoda*) et Hedgpethinae (*Rhopalorhynchus*, *Hedgpethia*), sont retrouvées monophylétiques avec de bons soutiens et de forts indices SuperTRI (Rep  $\geq$  10/12 ; MPP/MPP<sub>RY</sub>  $\geq$  0,81/0,83). Les topologies alternatives à la monophylie des Colossendeinae et des Hedgpethinae (gènes ND4L avec ou sans recodage ; et ATP6 avec recodage) excluent *Rhopalorhynchus*, mais sont peu soutenues (PP < 0,7) et sont probablement dues aux longues branches entre Colossendeinae, *Hedgpethia* et *Rhopalorhynchus*. *Colossendeis* est systématiquement retrouvé paraphylétique par inclusion de *Decolopoda* (Rep = 12 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,95/0,99).

### ***Pallenopsidae***

La monophylie des Pallenopsidae est retrouvée dans toutes les analyses avec de bons soutiens et de bons indices de répétabilité (Rep = 10 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,86/0,84). Le genre *Bathypallenopsis* (incl. Pallenopsidae IU-2013-658) est retrouvé monophylétique (Rep = 12 ;

MPP/MPP<sub>RY</sub> = 1). La monophylie de *Pallenopsis* est faiblement soutenue dans l'analyse concaténée sans recodage (PP = 0,97, Bootstrap = 45) et est faiblement répétée (Rep = 1 ; MPP = 0,1). Sous recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons, les *Pallenopsis* sont paraphylétiques dans 11 des 12 analyses séparées (toutes exceptées ND5), avec des topologies variables.

### ***Pycnogonidae***

La famille des Pycnogonidae est retrouvée monophylétique avec des soutiens maximaux dans toutes les analyses (Rep = 12 ; MPP/ MPP<sub>RY</sub> = 1). *Pycnogonum* et *Pentapycnon* sont tous les deux retrouvés paraphylétiques (Rep = 12 ; MPP/ MPP<sub>RY</sub> = 0,98/0,99).

### ***Phoxichilidiidae et Endeidae***

Les deux familles sont retrouvées monophylétiques avec de forts soutiens dans toutes les analyses (Rep ≥ 10 ; MPP ≥ 0,81).

### ***Callipallenidae et Nymphonidae***

Les Nymphonidae et Callipallenidae forment ensemble un clade soutenu et répété (PP/MPP = 1 ; Bootstrap = 100 ; Rep = 12). Les relations entre Nymphonidae et Callipallenidae sont majoritairement non résolues, en l'absence de soutien ou de répétition, et varient selon le codage des 3<sup>e</sup> positions de codons. La paraphylie des Nymphonidae et des Callipallenidae est toutefois soutenue par au moins un tiers des analyses séparées (Rep = 4), qui soutiennent par exemple la divergence précoce des *Pallenoides*, ou la monophylie du clade [*Parapallene bermudensis*, *Nymphon* sp., *Nymphno aemulum*]. Le clade [*Nymphon aemulum*, *Nymphon* sp.] présente une branche particulièrement longue dans les analyses sur les données concaténées.

### ***Relations phylogénétiques entre les familles***

Le clade [Nymphonidae + Callipallenidae] présente une branche très longue, et est fortement soutenu par tous les indices. Il apparaît comme le premier groupe à diverger avec de forts soutiens dans les analyses sur les données concaténées (PP = 1, Bootstrap = 100). Cette divergence basale est répétée par la moitié des analyses séparées sans recodage, et par un tiers des analyses recodées en 3<sup>e</sup> positions de codons (Rep/Rep<sub>RY</sub> = 6/4 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,49/0,34).

L'alternative selon laquelle les Colossendeidae sont le premier groupe divergent est néanmoins fortement répétée : par les marqueurs CytB, ND1, ND2, ND3 en l'absence de recodage (PP = 0,41 – 0,88 ; Rep = 4) ; et par ND1, ND2, ND3, ND6 avec recodage (PP = 0,34 – 0,98 ; Rep<sub>RY</sub> = 4). Le regroupement des Colossendeidae et des Pycnogonidae est également proposé comme premier groupe divergent par deux analyses (CO2, CytB avec recodage) ou Colossendeidae, puis Pycnogonidae (CytB sans recodage).

Le clade [Pycnogonidae, Colossendeidae] est retrouvé comme second groupe divergent dans les topologies obtenues sur les données concaténées (avec ou sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons). Il est retrouvé dans la moitié des analyses séparées en l'absence de recodage (Rep = 6 ; MPP = 0,46), et un peu moins lorsque les 3<sup>e</sup> positions de codons sont recodées (Rep<sub>RY</sub> = 5 ; MPP<sub>RY</sub> = 0,36). La seule topologie alternative répétée (ND1, ND2) est celle qui place les Pycnogonidae en groupe frère de [Nymphonidae + Callipallenidae], mais elle est peu soutenue (PP < 0,5).

Le clade [Ammonotheidae, Ascorhynchidae, Endeidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae] est retrouvé dans 25% des analyses séparées (Rep = 3 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,21/0,20). Il n'y a pas de topologie alternative répétée. Les relations au sein de ce clade varient selon que les 3<sup>e</sup> positions de codons soient ou non recodées. En l'absence de recodage, le clade [Endeidae, Phoxichilidiidae] (peu soutenu) diverge en premier, les *Eurycyde* en second, et les *Ascorhynchus* (incl. *Bathyzetes*) et le clade [Pallenopsidae, Ammonotheidae] en troisième. Ces nœuds sont cependant peu soutenus par rapport à la plupart des nœuds de l'arbre (PP = 0,93). A l'inverse, les résultats obtenus sur les données concaténées avec recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons, indiquent que les *Eurycyde* puis les *Ascorhynchus* (incl. *Bathyzetes*) divergent en premier, suivis des clades [Endeidae, Phoxichilidiidae] et [Ammonotheidae, Pallenopsidae]. Le clade [Ammonotheidae, Endeidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae] est d'ailleurs nettement plus soutenu que la topologie alternative sans recodage (PP = 1). Elle est aussi plus répétée (Rep/Rep<sub>RY</sub> = 3/5). Le soutien du clade [Endeidae, Phoxichilidiidae] est maximal dans cette topologie (PP = 1), bien que l'indice de répétabilité ne change pas par rapport aux analyses sur les données sans recodage (Rep = 2).

Le clade [Pallenopsidae, Ammonotheidae] est soutenu avec des supports maximaux pour les analyses concaténées avec ou sans recodage. Les indices SuperTRI calculés pour ce regroupement sont assez élevés par rapport aux autres nœuds profonds de l'arbre (Rep = 5 ; MPP/MPP<sub>RY</sub> = 0,42/0,44). Dans la plupart des topologies alternatives, la paraphylie du clade [Ammonotheidae, Pallenopsidae] correspond à une paraphylie des Ammonotheidae, soit par

exclusion de quelques espèces, principalement des Achelinae (*Achelia sawayai* et *A. gracilis*, ou *Ammothella spinifera*), soit par inclusion d'un taxon au sein des Ammotheidae (e.g. Phoxichilidiidae).

## Discussion

La plupart des nœuds des topologies obtenues par les analyses concaténées montrent des soutiens maximaux en ce qui concerne les probabilités postérieures issues des inférences Bayésiennes (PP = 1). Pourtant, les jeux de données de grande taille comme le génome mitochondrial ne sont pas dépourvus de défauts, puisqu'ils n'éliminent pas l'erreur systématique due au signal non-phylogénétique (Jeffroy et al. 2006), en particulier les problèmes de saturation mutationnelle et les changements de biais de composition en bases (Hassanin et al. 2005). Ce signal non-phylogénétique peut même, s'il est assez fort, masquer le signal phylogénétique, et générer une topologie artéfactuelle fortement soutenue (Hassanin et al. 2005 ; Jeffroy et al. 2006 ; Philippe et al. 2011).

Nous avons tenté de limiter l'impact du signal non-phylogénétique selon plusieurs paramètres : (i) l'échantillonnage, du fait de sa densité et couverture taxonomique, est censé assurer une meilleure détection des substitutions multiples et (ii) le traitement des données (élimination des zones ambiguës pour l'alignement, environ 1/3 du génome, et recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons en RY) a pour but de limiter l'effet de la saturation et des changements de contraintes mutationnelles en 3<sup>e</sup> position de codons. Nous avons également confronté les topologies obtenues à partir des données concaténées aux analyses séparées des 12 gènes, *via* le logiciel SuperTRI (Ropiquet et al. 2009), afin de mettre en évidence le signal phylogénétique répété dans les différents gènes. L'interprétation des indices de répétabilité et des probabilités postérieures moyennes doit tenir compte de plusieurs facteurs : le premier est que les gènes du génome mitochondrial, du fait qu'ils se trouvent sur une même molécule, n'ont pas une histoire évolutive indépendante ; on s'attend donc à ce que les topologies soient fortement répétées (Ropiquet et al. 2009). Là où pour des gènes nucléaires sur des chromosomes séparés, une topologie répétée par deux gènes peut déjà être considérée comme robuste, on recherche des indices beaucoup plus élevés pour le génome mitochondrial. Cependant, l'approche SuperTRI est justifiée dans notre situation par la forte variation des indices de répétabilité (Rep) et des probabilités postérieures moyennes (MPP) que l'on observe sur les topologies obtenues. Un deuxième facteur à prendre en compte est la profondeur du nœud évalué. En effet, du fait du

nombre de nœuds terminaux qu'il implique, la probabilité qu'un nœud profond soit retrouvé par plusieurs gènes du fait d'un signal non-phylogénétique est plus faible qu'un nœud plus récent, qui implique moins de taxons. Par exemple, un nœud contenant trois taxons implique qu'il existe au maximum trois hypothèses de parenté, et en l'absence de signal phylogénétique fort, on s'attend à ce que les trois hypothèses soient répétées aléatoirement dans 1/3 des analyses séparées.

### **Conflits entre les topologies obtenues avec et sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons**

La forte congruence topologique entre les arbres Bayésiens reconstruits à partir des alignements avec et sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons (fig. 22) suggère que la densité de l'échantillonnage taxonomique a permis de contrebalancer l'impact du biais (Jeffroy et al. 2006). Les deux topologies diffèrent seulement en trois points de l'arbre : (i) les positions relatives des clades [Ammonotheidae, Pallenopsidae], [Endeidae, Phoxichilidiidae], *Ascorhynchus* (incl. *Bathyzetes*) et *Eurycyde*, (ii) les nœuds internes au clade [Nymphonidae + Callipallenidae], et (iii) les nœuds internes aux Pallenopsidae.

(i) Dans la topologie obtenue sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codon, le clade [Ammonotheidae, Pallenopsidae] est regroupé avec les genres *Ascorhynchus* et *Eurycyde* en groupe frère de [Endeidae, Phoxichilidiidae]. Après recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons, cependant, le clade [Ammonotheidae, Pallenopsidae] est directement placé en groupe frère du clade [Endeidae, Phoxichilidiidae], excluant *Ascorhynchus* et *Eurycyde*. Cette seconde hypothèse est beaucoup plus soutenue et répétée. De plus, elle est en congruence avec les données morphologiques, puisque les familles Ammonotheidae, Endeidae, Pallenopsidae et Phoxichilidiidae présentent toutes des ovigères sans griffe terminale, un caractère toutefois partagé avec certains Callipallenidae et le genre *Austrodecus* (qui ne possède pas de strigilis). Ces résultats suggèrent que la topologie obtenue sans recodage est fortement impactée par les transitions en 3<sup>e</sup> position de codons, et donc probablement par la saturation des données. Cette hypothèse est cohérente avec le fait que la divergence entre ces familles est ancienne. En effet, on retrouve des fossiles d'Endeidae, et peut-être d'Ammonotheidae dès le Jurassique (Charbonnier et al. 2007b).

(ii) La faible congruence entre les deux topologies au sein du clade [Nymphonidae + Callipallenidae] est sans équivalent ailleurs dans les topologies. Les nœuds concernés sont tous extrêmement peu soutenus ou répétés (Rep = 0 à 2), et ne sont souvent pas retrouvés dans les

analyses en maximum de vraisemblance. *A contrario*, les relations basales du clade sont soutenues et répétées. Un faible soutien des nœuds dans les analyses concaténées, et une faible répétition peuvent être le signe d'une radiation évolutive (Ropiquet et al. 2009).

(iii) Les Pallenopsidae présentent quatre groupes dont les relations changent selon qu'il y ait ou non recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons : le clade [*Pallenopsis angusta*, *P. crosslandi*], le clade [*P. candidoi*, *P. meridionalis*, *P. pilosa*, *P. schmitti*], le clade [*Bathypallenopsis molissima*, *Bathypallenopsis* sp., Pallenopsidae], et *Pallenopsis* sp. Deux de ces clades regroupent des spécimens ayant une composition en bases du génome mitochondrial atypique : *Pallenopsis angusta* IU-2008-510 présente une inversion significative du biais au niveau des gènes ATP6, CO1 et CO2, ainsi qu'une inversion non significative au niveau des gènes ATP8, CytB, ND2, ND3 et ND6 ; *P. angusta* IU-2008-510 présente une inversion significative du biais au niveau des gènes ATP6, CO1 et CO2, ainsi qu'une inversion non significative au niveau des gènes ATP8, ND2, ND3 et ND6 ; *P. crosslandi* présente une inversion significative du biais au niveau des gènes CO1 et CO2, ainsi qu'une inversion non significative au niveau des gènes ATP6, ATP8, CytB, ND2 et ND3 ; et *Pallenopsis* sp. présente une inversion significative du biais au niveau des gènes CO1 et CytB, et une inversion non significative au niveau des gènes ATP6, CO2, ND2 et ND3 (fig. 21). *Pallenopsis* sp. et [*Pallenopsis angusta*, *P. crosslandi*] sont regroupés en l'absence de recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons, mais ne le sont plus après recodage. Il est donc probable que leur regroupement soit un artéfact généré par la saturation en 3<sup>e</sup> position de codons. Il est particulièrement remarquable de voir que le nœud qui regroupe ces deux clades est assez soutenu et répété (Rep= 5), ce qui montre la nécessité de prendre en compte le biais de composition en bases dans l'interprétation des phylogénies.

Plus subtilement, le recodage des troisièmes positions de codons impacte le soutien de certains nœuds relativement profonds qui sont répétés dans les analyses avec et sans recodage. C'est notamment le cas de la monophylie des Ammotheidae. Nous avons déjà abordé le problème de la monophylie de ce groupe au chapitre précédent (Sabroux et al. 2017) et avons montré que l'hétérogénéité de la composition en bases du génome mitochondrial favorisait les topologies artéfactuelles sur les marqueurs mitochondriaux. Dans notre analyse sans recodage, on retrouve bien la monophylie des Ammotheidae, avec les analyses séparées de six gènes. En passant au recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons, ce soutien passe à 8 gènes. Un constat similaire peut être fait pour le genre *Nymphopsis*. Cependant l'effet contraire existe également, des clades bien soutenus dans les analyses sans recodage, mais réunissant des taxons avec des compositions en bases hétérogènes (e.g. Colossendeinae et Hedgpethinae, ou *Anoplodactylus*

sp. (IU-2012-6592) et les autres *Anoplodactylus*) sont moins soutenus lorsque les 3<sup>e</sup> positions de codons sont recodées en purine/pyrimidine.

### **Enracinement et attraction de longues branches**

Trouver le clade [Nymphonidae + Callipallenidae] comme premier groupe divergent dans la phylogénie des pycnogonides est un résultat inédit. Arango & Wheeler (2007) trouvent le clade [Austrodecidae, Colossendeidae, Pycnogonidae, *Phoxichilidium*] comme groupe frère de tous les autres pantopodes ; Arabi et al. (2010) indiquent que les Austrodecidae, Pycnogonidae et Colossendeidae seraient les premiers groupes divergents, avec une position des Austrodecidae reposant sur une topologie obtenue avec le gène 18S seul. Nous avons nous même retrouvé des résultats similaires à Arabi et al. (Sabroux et al. 2017). L'ensemble de ces topologies souffre cependant d'un manque de soutien des nœuds profonds.

La branche par laquelle le clade [Nymphonidae + Callipallenidae] s'insère au sein de Pycnogonida est l'une des plus longues retrouvées dans les topologies. Une telle branche se retrouve d'ailleurs également chez Arabi et al. (2010) et Sabroux et al. (2017). Elle marque une forte divergence des Nymphonidae et Callipallenidae, qui présentent une organisation très différente du génome mitochondrial (fig. 17, 20 ; Podsiadlowski & Bradand 2006 ; Masta et al. 2010). Ce type de longue branche peut favoriser une attraction vers la racine lorsque les groupes externes sont très divergents (Bergsten 2005), ce qui est typiquement le cas chez les pycnogonides (e.g. Arabi et al. 2010). Il est donc très vraisemblable que cet enracinement soit artéfactuel.

Dans notre étude, les topologies obtenues à partir des analyses sur les gènes séparés suggèrent régulièrement une divergence basale des Colossendeidae (quatre gènes, avec ou sans recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons), une hypothèse généralement peu soutenue mais congruente avec les résultats d'Arabi et al. (2010, 2012). Cette hypothèse est d'autant plus convaincante qu'elle est étayée par des caractères discrets du génome mitochondrial : Dietz et al. (2011) mentionnent que le gène mitochondrial codant pour l'ARNt-A possède un bras D réduit chez *Achelia bituberculata*, *Ammonothea hilgendorfi*, *Nymphon gracile*, *Nymphon* sp. et *Tanystylum obiculare*, tandis qu'il est complet chez *Colossendeis megalonyx*, un caractère partagé avec les groupes externes. Nous confirmons ce résultat pour l'ensemble des Colossendeidae dans nos données, et retrouvons également ce bras D chez les Pycnogonidae, alors qu'il est absent chez tous les autres génomes mitochondriaux de pycnogonides séquencés.

Nous observons également que la séquence de l'anticodon de la Lysine des Colossendeidae (AAG) est partagée avec les Pycnogonidae et la plupart des groupes externes (excepté les Crustacés), mais pas avec la plupart des autres pycnogonides qui présentent un anticodon AAA (exception faite de deux espèces d'*Ascorhynchus*). Les familles Pycnogonidae et Colossendeidae sont retrouvées en groupes frères avec de forts soutiens et une forte répétition, en particulier pour un nœud interfamilial ( $Rep/Rep_{RY} = 6/5$ ). Au vu de ces données, ces deux familles sont de meilleures candidates à une divergence précoce que le clade [Nymphonidae + Callipallenidae]. En l'état, il est difficile de se prononcer sur le premier des deux taxons à avoir divergé, vus les faibles soutiens qu'ont l'une ou l'autre des topologies chez Arabi et al. (2010), Sabroux et al. (2017) ou les résultats de ce chapitre.

### **Relations phylogénétiques soutenues**

#### ***Paraphylie des Callipallenidae***

Le clade [Callipallenidae + Nymphonidae] est un nœud fortement soutenu dans toutes les analyses. Les Callipallenidae sont retrouvés paraphylétiques du fait de la divergence basale des *Pallenoides* dans le clade [Callipallenidae + Nymphonidae], un résultat soutenu par les analyses séparées ( $Rep/Rep_{RY} = 3/4$ ). Contrairement aux Nymphonidae qui montrent une morphologie très homogène (chela avec des dactyles fins et denticulés, palpes à 5 articles, ovigères avec un strigilis portant des épines composées lancéolées et une griffe terminale), les Callipallenidae sont morphologiquement très variables, ce qui est illustré par un nombre de genres particulièrement élevé dans cette famille (18 genres reconnus par Bamber et al. 2018). Certains genres partagent d'ailleurs des traits avec les Nymphonidae, ce qui soutient l'hypothèse de la paraphylie : la présence de palpes (un à quatre articles) chez les mâles des genres *Anoropallene*, *Mimipallene*, *Neopallene*, *Oropallene*, *Propallene*, *Safropallene* alors que les palpes sont absents chez les autres genres de la famille. Les ovigères des *Cheilopallene*, *Meridionale*, *Parapallene*, *Pseudopallene*, *Safropallene*, *Seguapallene* et *Stylopallene* portent une griffe terminale, comme chez les Nymphonidae, ce caractère étant absent chez les genres *Austropallene*, *Callipallene*, *Pallenoides* et *Propallene* (Child 1982 ; Arnaud & Child 1988 ; Staples 2014). Enfin, cette paraphylie est étayée par des caractères neuroanatomiques : « l'organe ventral » (un centre de prolifération des cellules neurales) s'internalise dans le ganglion nerveux au début de la phase post-embryonnaire de la grande majorité des pycnogonides étudiés (Ammotheidae, Endeidae, Phoxichilidiidae, Pycnogonidae), y compris



certaines Callipallenidae (*Callipallene*) ; tandis que chez les Nymphonidae, mais aussi les Callipallenidae *Meriodionale* et *Pseudopallene*, l'organe ventral se détache et se positionne à l'extérieur du ganglion, sur sa face ventrale, suggérant un rapprochement entre ces taxons (Brenneis et al. 2014, 2018). Toutefois, les relations au sein du clade [Callipallenidae + Nymphonidae] sont trop faiblement résolues dans notre analyse pour tenter de valider certains regroupements par la morphologie. Il semble également prématuré de commenter la paraphylie des Nymphonidae, car le nœud soutenu (Rep = 4) entre *Parapallene bermudensis* et le clade [*Nymphon aemulum*, *Nymphon gracile*] peut résulter d'une attraction des longues branches et d'une convergence liée à une composition en base originale du génome mitochondrial (fig. 21).

### ***Ammotheidae et Pallenopsidae***

La monophylie du clade [Ammotheidae, Pallenopsidae] est l'une des relations interfamiliales les plus soutenues dans les différentes analyses. La paraphylie du clade n'est trouvée que dans 2 analyses (sans recodage) et s'explique par une position instable des Achelinae, soit par exclusion du clade [*Achelia gracilis*, *A. sawayai*] (CO1), soit par exclusion d'*Ammothella spinifera* (ATP6), ces deux groupes étant caractérisés par un biais de composition en bases majoritairement positif. Nous avons déjà commenté cette instabilité au sein des Achelinae sur les marqueurs mitochondriaux (Sabroux et al. 2017), qui est vraisemblablement due à la forte variation du biais de composition en bases qui favorise les attractions de longues branches. Le regroupement des Ammotheidae et Pallenopsidae n'est à notre connaissance jamais suggéré dans la littérature taxonomique, bien qu'il soit parfois trouvé (sans soutien) dans certaines phylogénies (Arabi et al. 2010 ; Sabroux et al. 2017). Ces taxons présentent des caractères très différents au niveau des appendices céphaliques : les chélifères des Ammotheidae sont réduits, rarement fonctionnels, alors qu'ils sont développés chez les Pallenopsidae ; les palpes des Ammotheidae portent entre 4 et 9 articles, alors qu'ils sont réduits à un bourgeon chez les Pallenopsidae. Ces caractères expliquent que les Ammotheidae aient été plus souvent rapprochés des Ascorhynchidae (Stock 1994), et les Pallenopsidae des Callipallenidae (Hedgpeth 1947) ou des Phoxichilidiidae (Bouvier 1923). Bamber (2007b) et Bamber et al. (2018) les classent même respectivement dans les superfamilles des Ascorhynchoidea, et des Nymphonoidea. Il est cependant intéressant de constater que les deux familles partagent certains caractères : les ovigères portent tous deux une structure à 10 articles (probablement plésiomorphe), avec un strigilis à quatre articles inégaux. Chez les deux familles,

il y a un fort dimorphisme sexuel au niveau des ovigères, et le strigilis est souvent non-fonctionnel chez les femelles.

### **Relations phylogénétiques peu soutenues**

#### ***Endeidae et Phoxichilidiidae***

Le clade [Endeidae, Phoxichilidiidae] est peu soutenu dans les analyses (Rep = 1 à 2), bien que le recodage des 3<sup>e</sup> positions de codons entraîne une légère augmentation du soutien des analyses concaténées (PP = 0,93 → 1). Cependant, ce nœud mérite d'être discuté plus avant, puisqu'il est l'une des rares relations interfamiliales de cette analyse à être régulièrement citée dans la littérature taxonomique : par exemple, Bamber (2007b) classe les Phoxichilidiidae et Endeidae au sein d'une même superfamille, les Phoxichilidoidea. Le genre *Endeis* a même été considéré comme un représentant sans chélifères de la famille Phoxichilidiidae par Stock (e.g. 1994). Trois caractères morphologiques étayent ce regroupement (Arango & Wheeler 2007) : l'absence de palpes chez l'adulte, la structure des ovigères (nombre d'articles réduit entre 6 et 8, strigilis fortement transformé par rapport aux autres familles) et la perte complète des ovigères chez les femelles. L'une des raisons qui pourrait expliquer la difficulté à joindre Phoxichilidiidae et Endeidae est la forte variation de la composition en bases du génome mitochondrial (fig. 21), particulièrement hétérogène chez les Phoxichilidiidae, alors que la composition en bases du génome mitochondrial des Endeidae est très stable.

#### ***Paraphylie des Ascorhynchidae***

La paraphylie des Ascorhynchidae est répétée dans les deux analyses mais faiblement soutenues par les indices Rep, MPP, PP et de bootstrap. Ce n'est pas la première fois que les Ascorhynchidae apparaissent paraphylétiques dans les analyses sur les marqueurs mitochondriaux (Arabi et al. 2010 ; Sabroux et al. 2017). Cependant, ces mêmes études retrouvaient les Ascorhynchidae monophylétiques sur les marqueurs nucléaires (18S). Dans notre échantillonnage, deux spécimens montrent une composition atypique du génome mitochondrial : *Ascorhynchus* sp. (IU-2013-6852) montre une inversion significative des biais A-T et C-G au niveau du CO1, et des inversions non significatives pour les gènes ATP6, CO2, CO3, CytB, ND2 (biais A-T), ND4, ND5 (biais C-G) et ATP8 (biais A-T et C-G); *Bathyzetes* sp. montre une inversion non significative du biais A-T sur les gènes CO1 et CO3, et du biais

C-G sur le gène ND2. Cette hétérogénéité peut participer à rendre les Ascorhynchidae paraphylétiques dans les analyses sur le génome mitochondrial (et en effet la monophylie des *Ascorhynchus* n'est répétée que 4 fois), mais le problème le plus répété est la séparation entre *Eurycyde* et *Ascorhynchus* (retrouvée dans 11 analyses sur 12 dans les analyses sans recodage). Les deux groupes sont très différents morphologiquement (notamment sur la structure du proboscis) mais aussi dans l'organisation du génome mitochondrial, les *Eurycyde* se caractérisant par une inversion du sens du gène de l'ARNt-P par rapport aux *Ascorhynchus*. Mais ils possèdent aussi des caractères morphologiques communs, notamment la structure du strigilis qui porte toujours deux rangées d'épines composées. La divergence entre *Ascorhynchus* et *Eurycyde* est vraisemblablement ancienne à en croire notre identification d'un *Eurycyde* dès le Jurassique supérieur (chapitre I). Il est donc possible que la divergence ancienne des taxons et la saturation qu'elle entraîne (Ropiquet et al. 2009) expliquent les difficultés à retrouver le taxon monophylétique avec les gènes mitochondriaux.

## Conclusions et Perspectives

Nos résultats mettent en évidence pour la première fois des relations phylogénétiques bien soutenues entre certaines familles de pycnogonides : les Ammotheidae sont retrouvés groupe frère des Pallenopsidae ; ce clade se regroupe avec les Endeidae et les Phoxichilidiidae avec de bons soutiens ; et le clade [Callipallenidae + Nymphonidae], déjà décrit chez Arabi et al. (2010) et Sabroux et al. (2017) est retrouvé. Ces résultats ne donnent qu'une idée partielle des relations interfamiliales ; ils n'apportent qu'un faible soutien au clade [Endeidae, Phoxichilidiidae], ne confirment pas la monophylie des Ascorhynchidae, ni ne permettent de statuer de leur position, et ils ne permettent pas d'identifier les divergences basales. Pourtant, ces résultats remettent d'ores et déjà en cause la classification des pycnogonides (voir Bamber et al 2018) : les Pallenopsidae, considérés longtemps comme proches des Callipallenidae et des Nymphonidae, sont retrouvés ici en groupe frère des Ammotheidae, qui ont longtemps été vus comme proches des Ascorhynchidae. Ils montrent aussi que les Callipallenidae, dans leur acceptation actuelle, sont probablement paraphylétiques. Ces résultats remettent en question les caractères utilisés dans la systématique de ce groupe, en particulier l'importance des appendices céphaliques (chélifères, palpes, ovigères), dont l'évolution semble en fait extrêmement homoplasique : ne serait-ce qu'au sein du clade [Ammotheidae, Endeidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae], les palpes sont par exemple

présents chez les Ammotheidae, absentes chez les Endeidae et Phoxichilidiidae et réduits à un bourgeon chez les Pallenopsidae ; les chélifores sont présents chez les Pallenopsidae et Phoxichilidiidae, absents chez les Endeidae, ou réduits chez les Ammotheidae (caractère qu'il partage avec les Ascorhynchidae). L'évolution des ovigères semble cependant plus cohérente avec nos résultats, puisque la monophylie du clade [Ammotheidae, Endeidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae] est soutenue par la perte de la griffe terminale des ovigères, tandis que celle du clade [Ammotheidae, Pallenopsidae] se retrouve dans la structure proche du strigilis chez ces deux familles.

Alors que la plupart des nœuds de nos topologies sont fortement soutenues par les PP, il est intéressant de voir que certains nœuds basaux montrent des soutiens plus faibles (PP = 0,9). Ce faible soutien est plus fortement marqué par les MPP et les valeurs de Bootstrap, et se combine à de faibles indices de répétabilité. C'est également le cas des nœuds profonds du clade [Nymphonidae+Callipallenidae], en dehors de la divergence précoce des *Pallenoides*. Ces résultats sont également retrouvés dans d'autres analyses qui combinent marqueurs nucléaires et mitochondriaux (Arabi et al. 2010 ; Sabroux et al. 2017). Cela pourrait être le signe de deux événements de radiation évolutive distincts chez les pycnogonides (Ropiquet et al. 2009), l'un à la base des pantopodes, l'autre, plus récent, à la base du clade [Nymphonidae + Callipallenidae].

Le génome mitochondrial présente quelques limites dans les analyses phylogénétiques : les gènes sont tous regroupés sur une seule molécule, ce qui implique qu'ils partagent la même histoire évolutive ; le biais brin-spécifique nécessite un traitement particulier des données, par exemple par recodage ou élimination des 3<sup>e</sup> positions de codons (Delsuc et al. 2003 ; Jeffroy et al. 2006) ou avec le modèle NTE (*Neutral Transition Exclusion* ; Hassanin et al. 2006), ce qui diminue la quantité d'information. Pire encore, si le biais et ses inversions ne sont pas pris en compte, ils peuvent impacter la reconstruction phylogénétique (Hassanin et al. 2005 ; Hassanin 2006 ; Arabi et al. 2010 ; Sabroux et al. 2017). Pour ces raisons l'inclusion de nouvelles données du génome nucléaire doit être la prochaine étape à l'étude de la phylogénie des pycnogonides. Nous avons tenté d'extraire les séquences des gènes 18S et 28S en même temps que le génome mitochondrial à partir des séquençages en multiplexage, mais la faible variabilité de certaines régions de ces gènes sont propices à la construction de séquences chimériques issues de plusieurs espèces différentes. Il faut donc envisager le séquençage massif du génome nucléaire des pycnogonides selon des approches différentes : le séquençage du génome complet, la capture de fragments génomiques et le séquençage du transcriptome.

Le séquençage du génome complet des pycnogonides apporterait à coup sûr une grande quantité de données pour la phylogénie : à titre de comparaison avec le génome mitochondrial (~ 15 kb), le génome nucléaire de la limule (*L. polyphemus*, *C. rotundicauda* et *T. trispinosus*) représente entre 1,5 et 2,8 Gb (Kenny et al. 2016). Cependant, du fait de l'importante proportion de séquences intergéniques, et de la présence de gènes en multicopies, une grande quantité d'ADN est nécessaire si l'on souhaite obtenir une couverture suffisante. Il sera donc très difficile de séquencer le génome entier de petites espèces, et les grandes espèces antarctiques seront privilégiées. Un second problème réside dans l'assemblage et l'annotation du premier génome de pycnogonide, sachant qu'aucune référence proche n'est actuellement disponible pour ce taxon. L'absence de génome complet de pycnogonide est aussi très limitant pour envisager une approche par capture de fragments génomiques.

Le séquençage du transcriptome (e.g. Rehm et al. 2014 ; Sharma et al. 2014) consiste à séquencer (indirectement) les ARN (Wen et al. 2015) exprimés dans un tissu ou un individu. Après filtration du jeu de données, cette approche permet d'obtenir un grand nombre de gènes orthologues en copie unique (> 1 500 chez Rehm et al. 2014 ; > 3 500 chez Sharma et al. 2014). Toutefois, les molécules d'ARN sont beaucoup plus instables que les molécules d'ADN ; leur durée de vie est très courte (demi-vie de 9h pour l'ARNm, 30 à 50h pour l'ARNr ; Abelson et al. 1974), ce qui implique qu'elles disparaissent rapidement après la mort de l'animal. Afin d'assurer la conservation de l'ARN, il est nécessaire de conserver les spécimens dans du *RNA later* et au congélateur. Un autre problème est la proportion de données manquantes dans les transcriptomes, en particulier dans le cas d'organismes de petite taille (63,8 à 24,9% selon les analyses pour Sharma et al. 2014), ce qui peut poser des problèmes de reconstruction phylogénétique (Wiens 2006).

**Données supplémentaires 1** – Liste des 137 séquences analysées (pycnogonides et groupes externes).

Voir annexe 3 en fin de document

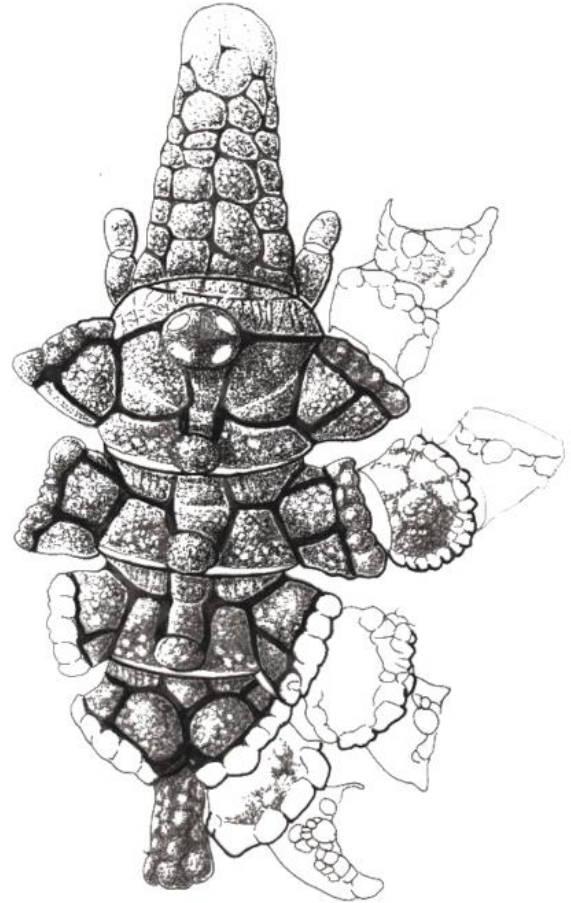
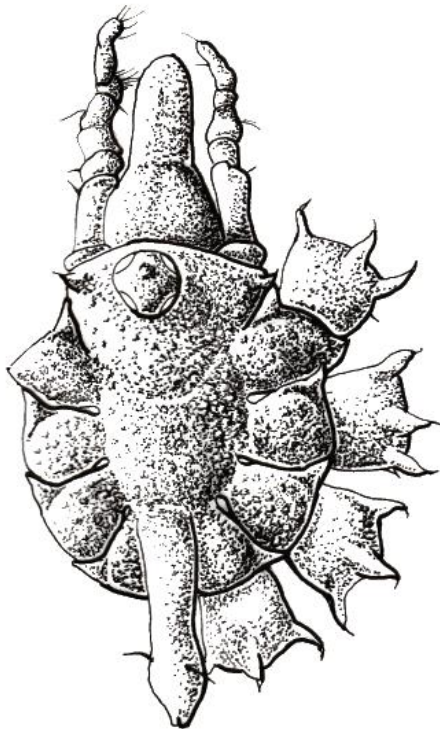
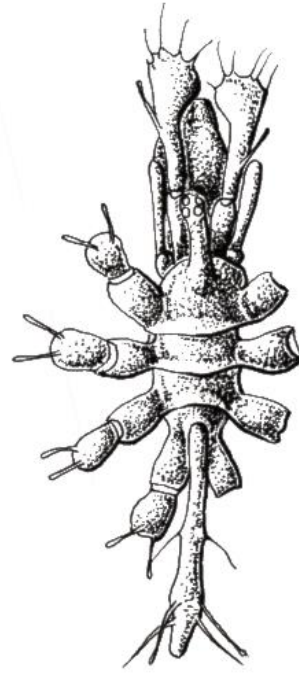
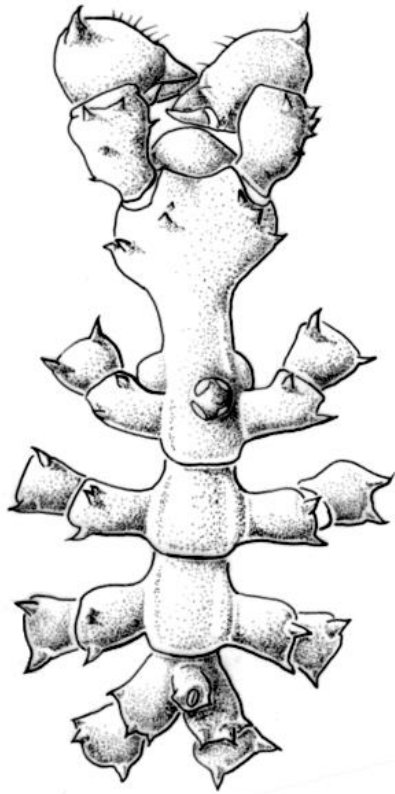
**Données supplémentaires 2** – Liste des anticodons identifiés sur les 137 génomes mitochondriaux analysés (pycnogonides et groupes externes).

Voir annexe 3 en fin de document

**Données supplémentaires 3** – Types d'organisations des génomes mitochondriaux de pycnogonides dans l'échantillonnage.

Voir annexe 3 en fin de document





# CHAPITRE IV -

Biodiversité des pycnogonides  
de Martinique (Petites Antilles  
françaises)



*Recto* : Quelques nouvelles espèces probables de Martinique. De gauche à droite puis de haut en bas, *Pallenoides* sp. 1 (« la Manman dlo »), *Ammothella* sp. 1 (« de Dirberg »), *Tanystylum* sp. 3 (« l'échassier »), *Pycnogonum* sp. 1 (« de Césaire »), vue dorsale du corps.

## Contexte du projet

Entre septembre et octobre 2016, j'ai eu l'opportunité de participer à l'expédition du MNHN, Madibenthos (<https://expeditions.mnhn.fr/campaign/madibenthos>) en Martinique (Petites Antilles françaises). Nous avons étudié la diversité de ces collectes particulièrement riches afin de mettre en évidence les lacunes dans les connaissances de la faune des Caraïbes et de proposer des pistes pour l'exploration de la diversité des pycnogonides.

## Pourquoi la Martinique ?

Les compactus du MNHN recèlent une quantité remarquable de pycnogonides collectés ces 10 dernières années lors des missions des programmes *La Planète Revisitée*, *Tropical Deep-Sea Benthos* et antarctiques (CEAMARC, POKER, REVOLTA) (tableau 8). D'une manière générale, la faune tropicale des pycnogonides est nettement moins explorée que la faune antarctique, qui concentre l'essentiel des études de génétique des populations (*e.g.* Arango et al. 2011 ; Soler-Membrives 2017 ; Collins et al. 2018) ou de taxonomie intégrative (*e.g.* Krabbe et al. 2010 ; Dietz et al. 2013, 2015 ; Weis et al. 2014). Pourtant, la faune Antarctique ne représente que 20% de la diversité mondiale (Munilla & Soler-Membrives 2015 ; Soler-Membrives et al. 2017). Les pycnogonides ont toujours été un taxon phare de l'océan Austral, du fait de leur abondance et souvent de leur gigantisme qui les rend faciles à collecter et à observer. C'est d'ailleurs l'un des premiers taxons marins décrits en Antarctique (Eights 1835). La présence dans l'océan Austral de sept des neuf espèces polymères (cinq à six paires de pattes ; Bouvier 1911) a aussi attisé la curiosité des biologistes pour cette région. A l'inverse, les pycnogonides tropicaux sont nettement plus petits (la longueur du tronc dépasse rarement les 3 mm ; Stock 1986). Le taxon n'étant pas considéré comme important économiquement, étant difficile d'identification et ne jouant pas le rôle d'indicateur biologique (ne serait-ce que parce qu'on connaît très mal leur écologie), peu d'efforts ont été faits pour les collecter en dehors de l'Antarctique, et ils sont rarement cités dans les inventaires marins tropicaux, même lors des inventaires « tous taxons » ou supposés être exhaustifs (*e.g.* Hoeksema 2016).

Les missions organisées par le MNHN ont permis de constituer des collections de pycnogonides originales, intégrant des zones géographiques rarement voire jamais explorées pour ce taxon. De ce fait, elles renferment de nombreux spécimens qui restent encore à identifier au niveau taxonomique et dont certains pourraient appartenir à des espèces nouvelles. Une

## Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles françaises)

grande partie de ces collections provient de l'Indo-Pacifique : Madagascar (Miriky, 2009 Atimo-Vatae, 2010), Mozambique (Mainbaza, 2009) ; Papouasie-Nouvelle Guinée (Papua Niugini 2012 ; Kavieng, 2014), Nouvelle-Calédonie (Kanacono, 2016 ; Biomaglo, 2017), Vanuatu (Santo 2006).

Tableau 8. Liste des campagnes récentes du Muséum et nombre de spécimens.

Année	Campagne	Localité géographique	#spécimens	Profondeur	Programme
2008	CEAMARC	Antarctique	2442	139-2065 m	Antarctique
2009	MAINBAZA	Mozambique	72	87-1820 m	La Planète revisitée
2009	MIRIKY	Nord Madagascar	10	22-1100 m	La Planète revisitée
2009	TARASOC	Polynésie Française	8	40-1500 m	Tropical Deep Sea Benthos
2010	POKER II	Kerguelen	56	67-951 m	Antarctique
2010	ATIMO VATAE	Sud Madagascar	185	0-991 m	La Planète revisitée
2010	BIOPAPUA	Papouasie-Nouvelle Guinée	37	80-1390 m	Tropical Deep Sea Benthos
2011	EXBODI	Nouvelle Calédonie	23	70-1180m	Tropical Deep Sea Benthos
2012	PAPUA NIUGINI	Papouasie-Nouvelle Guinée	405	0-1065 m	La Planète revisitée
2012	PAKAIHI I TE MOANA	Marquises (Polynésie)	27	0-60 m	AAMP
2012	KARUBENTHOS 2012	Guadeloupe	~200	0-130 m	La Planète revisitée
2013	Taiwan 2013	Taiwan	19	300-1200 m	Tropical Deep Sea Benthos
2014	Guyane 2014	Guyane	130	21-599 m	La Planète revisitée
2014	Iles du Salut	Guyane	132	0-15 m	La Planète revisitée
2014	KAVIENG 2014	Papouasie-Nouvelle Guinée	212	0-1252 m	La Planète revisitée
2014	MADEEP	Papouasie-Nouvelle Guinée	25	100-1274 m	Tropical Deep Sea Benthos
2015	KARUBENTHOS 2015	Guadeloupe	5	60-835 m	Tropical Deep Sea Benthos
2015	ZhongSha 2015	Taiwan	15	161-1634 m	Tropical Deep Sea Benthos
2016	KANACONO	Nouvelle Calédonie	99	48-1027 m	Tropical Deep Sea Benthos
<b>2016</b>	<b>MADIBENTHOS</b>	<b>Martinique</b>	<b>803</b>	<b>0-80 m</b>	<b>La Planète revisitée</b>
2017	KANADEEP	Nouvelle Calédonie	~100	120-1260 m	Tropical Deep Sea Benthos
2017	BIOMAGLO	Mayotte	3	82-1080 m	Tropical Deep Sea Benthos
2017	WALTER SHOALS	Au large de l'Afrique du Sud	5	0-2500 m	Tropical Deep Sea Benthos

#### Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles françaises)

Cette richesse nous a permis de développer, au-delà de l'aspect phylogénétique, une approche taxonomique pour décrire la diversité tropicale. Parmi les collections les plus riches, nous souhaitons dans un premier temps étudier les collections de Madagascar, où seule une quarantaine d'espèces ont été décrites (Bouvier 1911 ; Stock 1965, Arnaud 1971a, b, 1972, 1973 ; Stock 1974 ; Child 1988b ; Turpaeva 1991). Cela représente seulement 2 à 3% de la diversité totale des pycnogonides alors que cette région est connue pour héberger une très riche biodiversité marine (Roberts et al. 2002). Mais cette étude de la faune malgache s'est heurtée à plusieurs problèmes :

*Ampleur de travail.* La faune malgache est encore peu connue, et les localités alentour (golfe d'Aden et ouest de l'océan Indien) sont également peu prospectées. D'une manière générale, les connaissances sur l'Indo-Ouest Pacifique reposent surtout sur quelques localités, e.g. Philippines (Child 1988a), Nouvelle Calédonie (e.g. Stock 1991b, c ; Bamber 2007a), Japon (e.g. Nakamura & Child 1983, 1991). Nous nous sommes rapidement rendu compte que l'identification taxonomique du matériel de Madagascar poserait de nombreux problèmes logistiques liés à l'accès aux spécimens types des espèces décrites dans la région et de celles susceptibles d'y être présentes.

*Matériel disponible.* Bien qu'importantes, les collections de Madagascar du MNHN représentent « seulement » environ 300 spécimens, ce qui limite la représentation des espèces rares. De plus, le barcoding des spécimens de Madagascar s'est fait sans expertise taxonomique préalable (données CO1 produites avant mon arrivée en thèse). Par conséquent, une fraction importante des espèces collectées (~1/4-1/3), notamment des espèces rares, n'ont pas été barcodées. Aujourd'hui, il est trop tard pour envisager une extraction d'ADN sur ces taxons car beaucoup de temps a passé depuis leur collecte (8 ans) et on peut anticiper une dégradation importante des molécules. En effet, nous avons constaté que les extraits d'ADN réalisés sur des spécimens de plus de 6-8 ans ne permettent pas une amplification du gène CO1. Les seules exceptions concernent les espèces géantes (longueur du tronc > 10 mm), pour lesquels les tissus sont plus abondants et ont probablement été mieux fixés dans l'éthanol à 80%. En revanche, l'ADN ne se conserve pas bien chez les taxons de petite taille en raison de la faible quantité de tissus présente dans les pattes, celles-ci étant souvent particulièrement fines, avec un volume interne majoritairement constitué de la lumière des diverticules digestives (Arnaud & Bamber 1987).

Ainsi, nous avons considéré que la Martinique pouvait représenter une excellente alternative pour mener à terme une étude sur la biodiversité des pycnogonides. En effet, la zone

Atlantique Ouest tropicale (golfe du Mexique, Bermudes, Bahamas et Caraïbes ; voir Spalding et al. 2007) est parmi les mieux explorées pour le groupe en dehors de l'Antarctique (Hedgpeth 1948 ; Stock 1986), avec 130 espèces connues dans la région. La littérature est également plus abondante, avec au moins une quarantaine de publications (voir données supplémentaires de l'article 4), dont plusieurs reposent sur un effort d'échantillonnage important (e.g. Hedgpeth 1948 ; Child 1992 ; Müller & Krapp 2009). Enfin, du fait de ma participation à l'expédition en Martinique, un effort particulièrement marqué a été fait pour y collecter des pycnogonides. C'est probablement pour cette raison que leur abondance dépasse de très loin celle des autres localités tropicales prospectées auparavant par le MNHN (tableau 8) : plus de 800 spécimens collectés en Martinique ; contre 3 à 405 spécimens collectés par mission dans les autres localités tropicales. Sur la base d'une identification taxonomique préliminaire sur le terrain, nous avons pu effectuer une sélection éclairée des spécimens à barcoder.

## **Enjeux et implications**

Mais étudier la diversité des pycnogonides martiniquais n'est pas seulement une « solution par défaut » par rapport à Madagascar. En effet, il est souvent admis dans la littérature que la diversité des pycnogonides de l'Ouest Atlantique est « assez bien explorée » (Hedgpeth 1948 ; Stock 1986). Cette affirmation semble d'ailleurs confirmée par le fait que le nombre de nouvelles occurrences dans la région tend à se stabiliser depuis une dizaine d'années (fig. 23a). Toutefois, ce résultat peut aussi être lié à une diminution des études de biodiversité marine dans l'Ouest Atlantique (Hoeksema et al. 2017). Pour les pycnogonides, cette hypothèse est corroborée par le fait que la littérature de la région tend à décliner depuis les années 1980 (fig. 23b). Ainsi, trouver une grande quantité de nouvelles espèces en Martinique en utilisant une approche de collecte massive (qui a fait ses preuves pour d'autres taxons difficiles, tels que les micro-mollusques ; Bouchet et al. 2002 ; Albano et al. 2011) prouverait que nos connaissances restent lacunaires dans cette région pourtant considérée comme bien explorée. Cela pourrait avoir un impact important sur la manière d'appréhender la biodiversité des pycnogonides.

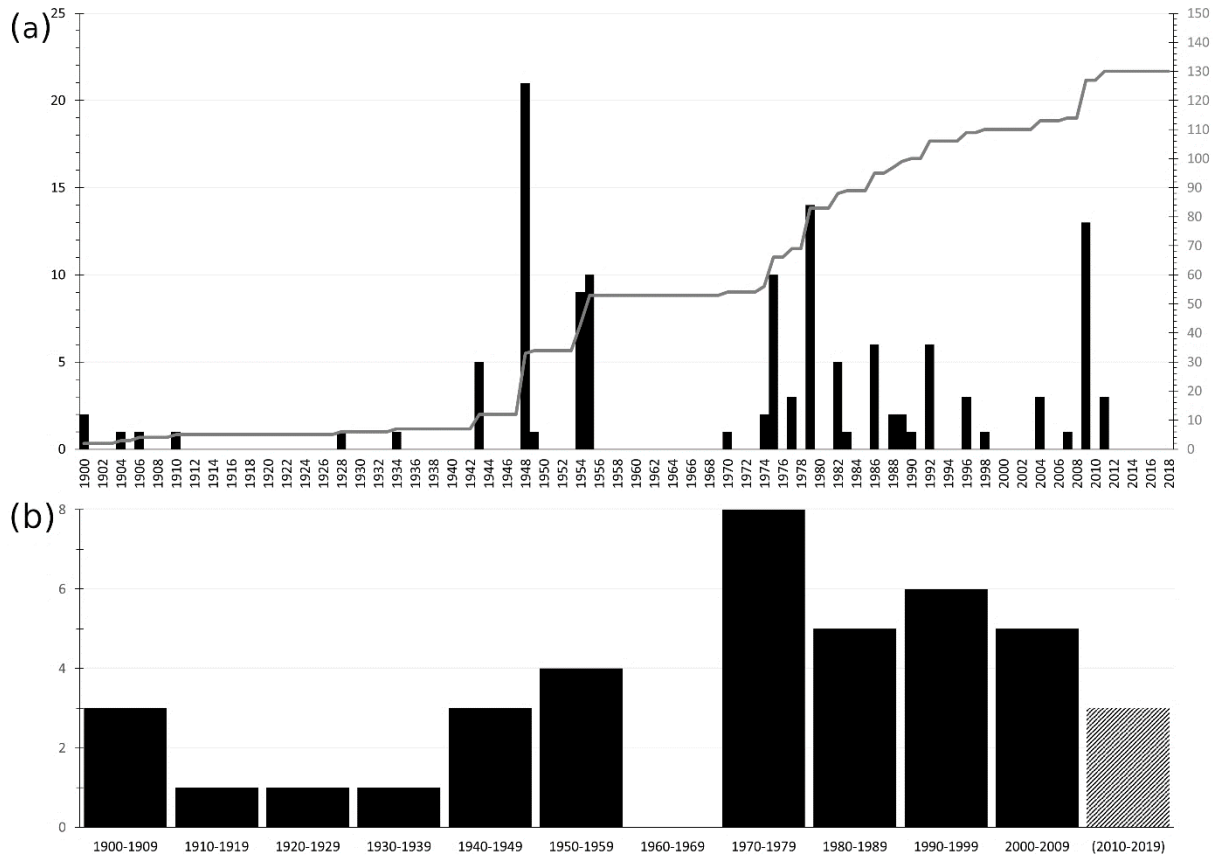


Figure 23. Historique de la description des pycnogonides dans la région Atlantique Ouest tropicale (selon la définition de Spalding et al. (2017), à laquelle on ajoute Trinidad & Tobago, et le nord du golfe du Mexique). (a) nombre de nouvelles occurrences dans la région par année (courbe noire) et courbe d'accumulation des espèces (gris) ; (b) nombre de publications taxinomiques incluant les pycnogonides de la région par décennie.

Trois études ont été publiées sur les pycnogonides du littoral martiniquais (Bourdillon 1955 ; Müller 1990 ; Müller & Krapp 2009), recensant ainsi un total de 20 espèces (dont une, *Nymphon macabou*, seulement connue de l'île) pour 60 spécimens (tableau 9). Pour l'ensemble de l'arc Est Caraïbes (des îles Vierges jusqu'à Grenade), le nombre d'espèces s'élève à seulement 48, alors que cette région est considérée comme riche pour la biodiversité marine (Miloslavich et al. 2010).

L'étude des plus de 800 pycnogonides collectés lors de l'expédition Madibenthos a permis de révéler 53 morpho-espèces supplémentaires pour la Martinique dont 47 sont de nouvelles occurrences pour l'arc Est Caraïbe, 13 étant nouvelles pour la Science. Suite à cette étude, la diversité connue de l'île est multipliée par quatre, et les analyses de la diversité (données moléculaires, données de collectes) suggèrent que davantage de collectes devraient permettre d'y découvrir d'autres espèces, et ce d'autant plus si de nouveaux habitats (e.g. milieu interstitiel) sont explorés.

Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles françaises)

Tableau 9. Faune décrite sur le littoral martiniquais et références associées.

Taxonomie		Bourdillon (1955)	Müller (1990), Müller & Krapp (2009)	
AMMOTHEIDAE	<i>Achelia</i>	<i>A. gracilis</i>	X	
		<i>A. sawayai</i>	X	
	<i>Ammothella</i>	<i>A. appendiculata</i>	X	
		<i>A. exornata</i>		X
		<i>A. marcusii</i>		X
		<i>A. rugulosa</i>	X	
		<i>A. spinifera</i>		X
	<i>Tanystylum</i>	<i>T. acuminatum</i>		X
		<i>T. birkelandi</i>		X
		<i>T. isthmiacum</i>		X
<i>T. geminum</i>		X	X	
<i>T. tayronae</i>			X	
ASCORHYNCHIDAE	<i>Ascorhynchus</i>	<i>A. sp.</i>	X	
CALLIPALLENIDAE	<i>Callipallene</i>	<i>C. emaciata</i>	X	
NYMPHONIDAE	<i>Nymphon</i>	<i>N. macabou</i>	X	
		<i>A. batangensis</i>	X	X
		<i>A. californicus</i>	X	X
		<i>A. micros</i>	X	
PHOXICHILIDIIDAE	<i>Anoplodactylus</i>	<i>A. montrema</i>	X	

## ARTICLE 3

(soumis à *Journal of Marine Biodiversity*)

---

### **Four times more species of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) in Martinique Island (Lesser Antilles)**

Romain Sabroux<sup>1</sup>, Alexandre Hassanin<sup>1</sup>, Laure Corbari<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Institut de Systématique Évolution Biodiversité (ISYEB, UMR 7205), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, 57 rue Cuvier, CP 51, 75005 Paris, France.

\*Corresponding author: corbari@mnhn.fr

---

#### **ABSTRACT**

The marine biodiversity of the tropical northwestern Atlantic (TNWA) has been explored by many great naturalists' expeditions. After more than one century of marine exploration, how well do we know its biodiversity? As a poorly studied taxon, sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) are excellent candidates to address this issue. Here we report the results from the Madibenthos survey conducted on the coasts of Martinique during fall 2016, in which sea spiders were collected on 138 sampling events by different methods. A total of 67 pycnogonid species, including 13 species probably new to science, were identified during the Madibenthos survey, whereas only 20 species were previously known from Martinique. Relying on an extensive and intensive sampling, the collection of pycnogonid from Madibenthos survey is one of the richest for TNWA. DNA barcoding based on 172 new CO1 sequences helped to discriminate species with inconspicuous diagnostic characters and pointed out 11 additional possible cryptic species. Richness estimators and species rarity indicate that the diversity of Martinique still remains underestimated. Results suggest that Martinique is not a sea spider hot-spot and that similar levels of biodiversity might be expected in most other islands of the TNWA if similar sampling methods were applied. Finally, we show that the Caribbean and Atlantic coasts of Martinique harbor different sea spider faunas.

Keywords: Pycnogonida – tropical northwestern Atlantic – Caribbean biodiversity – Lesser Antilles – Integrative taxonomy



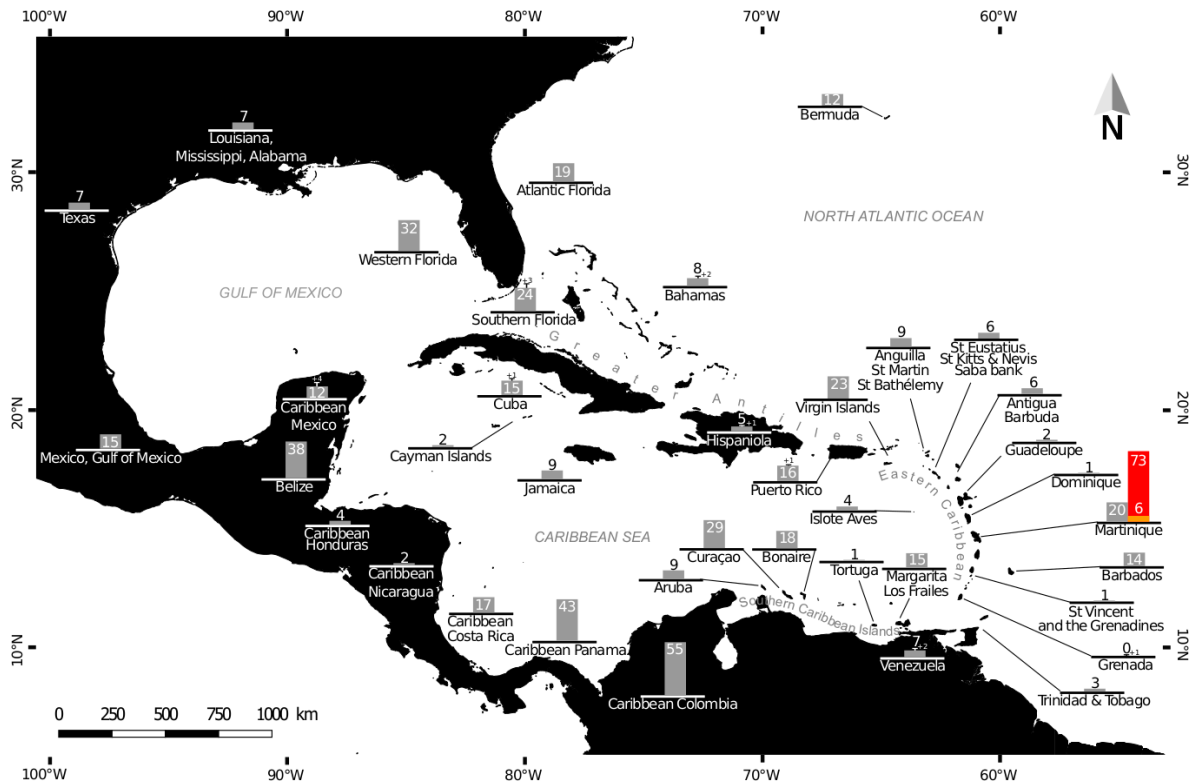
## INTRODUCTION

The tropical northwestern Atlantic (TNWA) marine province (*sensu* Spalding et al. 2007 comprising the West Indies (Caribbean Sea with surrounding lands and islands), the Gulf of Mexico and the Bermuda Islands, is considered as a hot-spot of diversity in the Atlantic (Macpherson 2002; Miloslavich et al. 2010) as well as at global scale (Roberts et al. 2002). For example, the Caribbean Sea gathers more than 12,000 marine species (Miloslavich et al. 2010), as many as the whole European Atlantic (Costello et al. 2010) and 25% more than the Tropical Southwestern Atlantic waters (Miloslavich et al. 2011). The Gulf of Mexico is even richer with more than 15,000 species recorded (Costello et al. 2010). The TNWA has been the focus of several cruises since the historical Blake expedition led by A. Agassiz (1878-1879), including the Smithsonian-Roebling expedition to Cuba (1937), the Président Théodore Tissier cruise in the West Atlantic (1951), the Panama surveys of the Smithsonian Institution (1910, 1971-1978), or more recent Naturalis Biodiversity Center studies in St. Eustatius (2015). The number of publications dealing with TNWA biodiversity has declined in recent years though (Hoeksema et al. 2017); and most surveys have focused on flagship or umbrella species with an economic or conservation importance, easy to spot or identify (Zacharias and Roff 2001). Therefore, more challenging taxa are routinely forgotten in marine biodiversity surveys and remain poorly known.

Sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) are a typical example of such forgotten taxa, and this group of over 1,400 species (Bamber et al. 2018 and additional records) is generally overlooked in the records (e.g. Hoeksema 2016). This may be attributed to difficulties

in collecting and identifying these animals during field surveys, mostly because sea spider populations are inconspicuous with low densities and because regional taxonomic keys are rare. Only 9.5% of their global diversity is recorded in the Caribbean Sea (Müller and Krapp 2009), two times less than in the Southern Ocean (Munilla and Soler-Membrives 2015; Soler-Membrives et al. 2017); but this difference may be partly explained by the higher population densities and average specimen size of Southern Ocean taxa, which greatly facilitates their sampling (Munilla and Soler-Membrives 2015). The Caribbean Sea is the second most-explored area for sea spiders after the Antarctic (Stock 1986; Müller and Krapp 2009), and the high proportion of new species in recent publications, e.g. 3 out of 16 in Child (2004), 7 out of 50 in Müller and Krapp (2009), suggests that many new taxa remain to be discovered. Furthermore, extensive explorations for sea spiders has been carried out only in a few TNWA localities (*i.e.* Florida, Panama, Colombia, Belize, and the Southern Caribbean Islands of Curaçao and Bonaire) (Fig. 1; see supplementary material 1 for references).

The Madibenthos survey, conducted by the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, Paris) during fall 2016, provided a comprehensive sampling of the coastal marine invertebrate fauna of Martinique (French Lesser Antilles, Eastern Caribbean), including 803 sea spiders collected on 138 sampling events. Although considered as one of the richest marine areas within the TNWA (Miloslavich et al. 2010), the Eastern Caribbean has the lowest diversity for sea spiders (Fig. 1). For a total of 48 sea spider species recorded in the area, diversity never reaches 15 species per island, except for Virgin Islands (23 species) and Martinique



**Fig. 1.** Knowledge of Caribbean sea spiders (tropical northwestern Atlantic following Spalding et al. (2007) and including North Mexico Gulf and Trinidad and Tobago). The number of described species in the different TNWA locations above 100m found in the literature are indicated by grey histograms, and total number of species after this study is indicated by the red histogram. The orange histogram represents the 6 species known from Martinique but not found during the Madibenthos expedition. Detailed species list and references are available in supplementary material 1.

(20 species) (Fig. 1). Here, we present an overview of the sea spider diversity of Martinique collected during the Madibenthos survey, combining morphological and molecular data in an integrative taxonomic approach. Our aims were to (i) describe the composition and richness of sea spiders in Martinique; (ii) underline the relevance of intensive and extensive surveying to build an accurate picture of marine biodiversity; and (iii) estimate the contribution of Martinique's biodiversity towards the entire TNWA marine province.

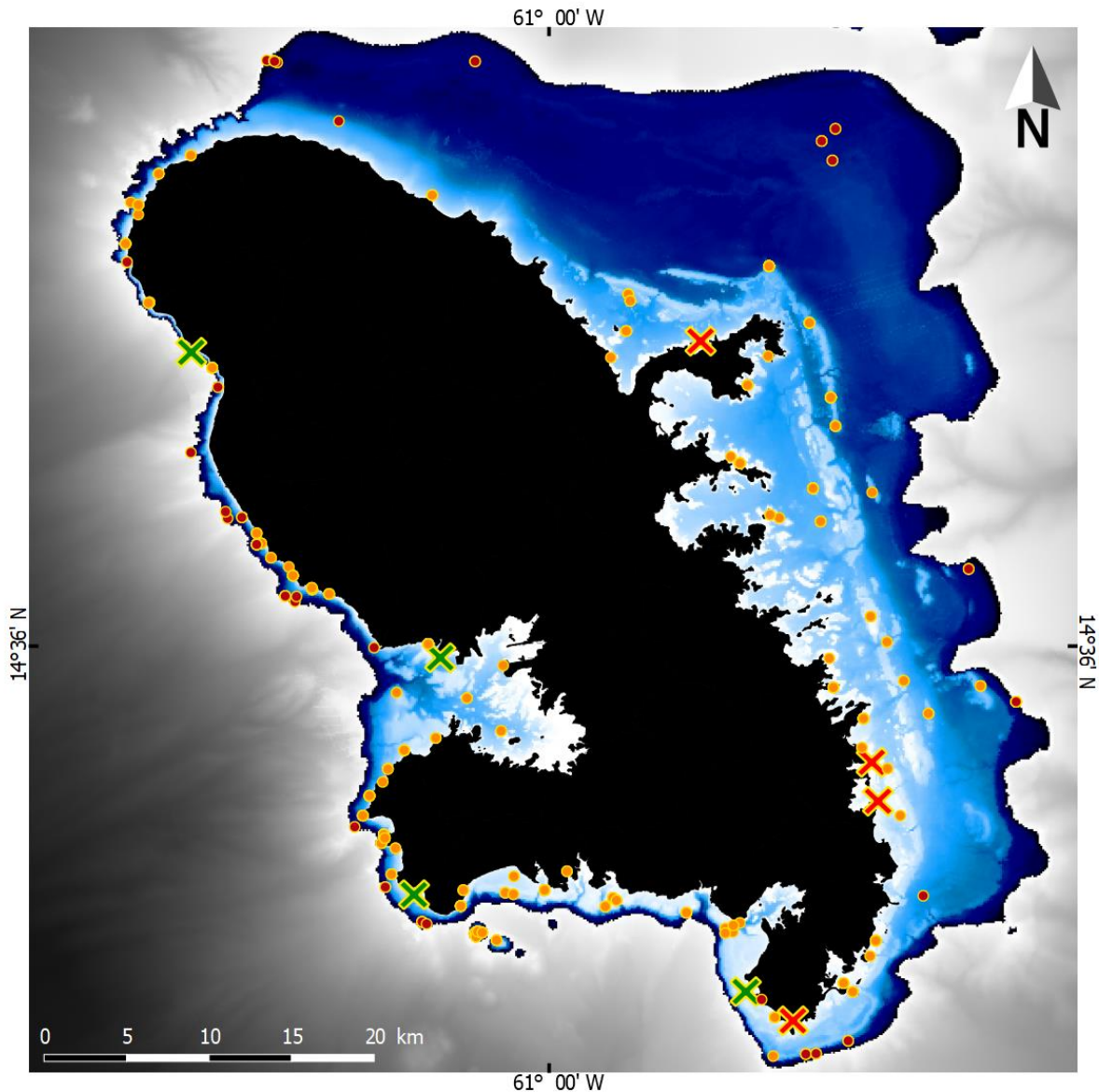
## MATERIAL AND METHODS

### Study area and sampling methods

The Martinique island (French Lesser Antilles; Fig. 1, 2) stands at the middle of the Eastern Caribbean (14°40'N, 61°00'W). The East coast, facing the Atlantic, is windy, sculpted of inlets and lagoons occupied by algae communities covering sheltering reefs; and contrasting with the calm, linear Caribbean West coast, hosting rich and complex reef systems (Legrand et al 2010). The Madibenthos survey (<https://expeditions.mnhn.fr/campaign/madibenthos>) took place in Martinique in 2016 (September 5<sup>th</sup> - October 11<sup>th</sup>). A total of 503 sampling events (ranging from 0 to 100 m depth) were carried out during the 6-week expedition, and thousands of specimens were

collected, sorted and identified by 45 participants (researchers, naturalists and experienced scuba-divers). The sampling methods included hand-picking during scuba-diving, intertidal (by walking or snorkeling around the tidal zone), brushing and suction samplings, and near-shore dredging and traps (Bouchet et al. 2002; Albano et al. 2011; Bouchet et al. 2011). Massive bulk samples collected by

brushings, suction samplings and near-shore dredging were sieved by size ( $> 40$  mm, 40 – 10 mm, 10 – 5 mm, 5 – 1 mm, 1 – 0.5 mm), and weighted (light *versus* heavy fractions) for the smallest sizes (below 10 mm) (Bouchet et al. 2011). The total number of sampling events for each method is indicated in supplementary material 2. Semi-quantitative samplings were conducted on potentially rich and diverse habitats for



**Fig. 2.** Madibenthos samplings events of sea spiders during the survey in Martinique. The bathymetric range in blue rises above 100 m depth, grey areas are below this depth. Madibenthos sampling events are indicated by circles in orange (shallow samples, down to 32 m) or dark red (deep samples, below 32 m). Approximate locations of the specimens reported previously in the literature are indicated by crosses, in green for Bourdillon (1955) and red for Müller (1990).

maximizing the sampling of molluscs and crustaceans.

### Species discrimination

Species identification of sea spiders was initially performed using morphology (observation under stereo- and light microscopes) based on available literature (main references detailed in supplementary material 1), but DNA barcoding was also used to identify potential cryptic species. DNA extraction, partial amplification and sequencing of the first subunit of the cytochrome c oxidase (CO1) were done as detailed in Sabroux et al. (2017). The new CO1 were compared to sequences available in GenBank (length > 500 bp) for all pycnogonid species currently known in the TNWA. Bayesian analyses were conducted on MrBayes v3.2.6 (Ronquist et al. 2012) with partition by codon position,  $10^6$  generations, 4 chains, and burn-in 25% (convergence was reached). The model GTR+G+I was used for first and second codon positions, GTR+G for third codon positions, according to the Akaike information criterion output by MEGA7 (Kumar et al 2016). Species delimitation was further studied on ABGD (Puillandre et al. 2012) with gap width  $X = 1$  (maximal value for which ABGD find several species) and other parameters to default. When several clusters (called “species” by ABGD) were detected within the same morphospecies, the specimens were re-examined and compared to identify potentially overlooked morphological differences. In absence of clear diagnostic morphological differences, specimens of different clusters (possible cryptic species) were kept under the same species name. Several juveniles and females were not identifiable to the species level with

morphology alone (e.g. in Phoxichilidiidae and Endeidae), but were identified based on high CO1 similarity with specimens identified morphologically.

### Rarefaction curve and species richness estimators

Rarefaction curve and species richness estimators were computed on EstimateS v.9.1.0 (Colwell 2013) using the data available for the 770 specimens identified at the species level (excluding the 33 unidentifiable specimens for which no DNA sequences were available). We used a sample-based approach and plotted the curve according to the number of individuals (Gotelli and Colwell 2001, 2011). As recommended, we processed 100 randomizations without replacement and used the no bias-correction formula for Chao2. Three analyses were done: all data; comparison by depth range, shallow (0-32 m) *versus* deep water (32-100 m); comparison between sampling methods (brushing, dredging and suction sampling performed between 0 and 32 m depth). The most abundant species found during the Madibenthos survey are defined by being in the first quartile considering both their abundance ( $\geq 11$  specimens) and sampling effort ( $\geq 6$  sampling events).

## RESULTS

### Integrative taxonomic approach of the biodiversity

A total of 803 specimens were collected during 138 sampling events all around Martinique, between 0 and 100 m depth (Fig. 2). Most sea spider specimens were sorted in the small light fraction of bulk samples, occasionally in the heavy fraction (e.g. *Pycnogonum* Brünnich, 1764, *Nymphopsis*

Haswell, 1884), associated to other animals or in the 40-10 mm fraction (e.g. *Pallenopsis* Wilson, 1881), or visually collected (some *Ammothella* Verrill, 1900).

A total of 770 specimens were identified to the species level. They have been separated in 67 morphospecies assigned to 9 families and 16 genera (Table 1). The family Phoxichilidiidae Sars, 1891 (only represented here by the genus *Anoplodactylus* Wilson, 1878) is the most diversified group in this collection with 22 morphospecies (a third of total diversity), followed by Ammotheidae Dohrn, 1881 (15 species), Ascorhynchidae Hoek, 1881 (7 species), Callipallenidae Hilton, 1942 (6 species), Nymphonidae Wilson, 1878 (5 species), Endeidae Norman, 1908 and Pycnogonidae Wilson, 1878 (4 species respectively), Rhynchothoracidae Thompson, 1909 and Pallenopsidae Fry, 1978 (2 species respectively). Twenty-eight species are found on both western and eastern coasts of Martinique, 20 only on the Atlantic coast, and 19 on the Caribbean coast. Among the 67 species, 45 were previously recorded from the TNWA, 13 are probably new to science, while 4 remaining species, although clearly different from other species, lack characters to be completely identified to species level (i.e. only juveniles and/or females). Finally, 5 species were already known out of the TNWA: 3 of them are described from Brazil: *Anoplodactylus stictus*, also known from Argentina, *Pallenopsis candidoi* also known from Georgia (USA), Surinam and *Pycnogonum ornans*; the 2 remaining ones, *Pycnogonum pusillum* and *Anoplodactylus robustus*, are amphi-atlantic (Müller 1993).

A total of 172 CO1 sequences (133 haplotypes) were produced from the Madibenthos specimens (representing 62 of the total 67 morphospecies) and were

deposited in GenBank under the accession numbers XXX–XXX (Supplementary material 3). The molecular tree reconstructed using 200 CO1 sequences, including 172 new sequences (133 haplotypes) from Madibenthos and 28 sequences (22 haplotypes) from GenBank (16 additional species) is shown in Figure 3. The ABGD analysis identified a minimum of 73 clusters from the new sequences (91 including GenBank sequences) in initial partition for prior-intra specific divergence  $< 0.1$  (74 and 92 clusters in the recursive partition for prior-intra specific divergence  $< 0.0359$ ) (see Puillandre et al. 2012). Therefore, ABGD analysis suggests the presence of at least 11 additional species, not discriminated by morphology in the Madibenthos material. All clusters have maximal support (posterior probability=1) in the Bayesian tree of Fig. 3. Further species splitting was suggested by the ABGD analysis for 7 morphospecies (colored squares in Fig. 3). However, they were treated as a single morphospecies, because we did not find any morphological characters to support species diagnosis. At the species level, high nucleotide distances can be found between Madibenthos and GenBank specimens ( $> 9\%$ ; asterisks in Fig. 3). Most of these results can be however explained by the large geographic distances separating Martinique from the localities where GenBank specimens were collected (e.g. Colombia, Argentina, USA and Canada Atlantic Pacific, Southern Ocean). Only one specimen is indicated from “Caribbean” (DQ390131 *Eurycyde raphiaster* Loman, 1912; Arango and Wheeler 2007).

### Rarity and abundance

The average number of specimens per species is 11.5 and 15 species reach this abundance, whereas the median number of specimens per species is 4. These results indicate that the number of specimens per species is unevenly

**Table 1.** diversity of sea spiders found in the Madibenthos survey, with information on repartition and depth range around Martinique.

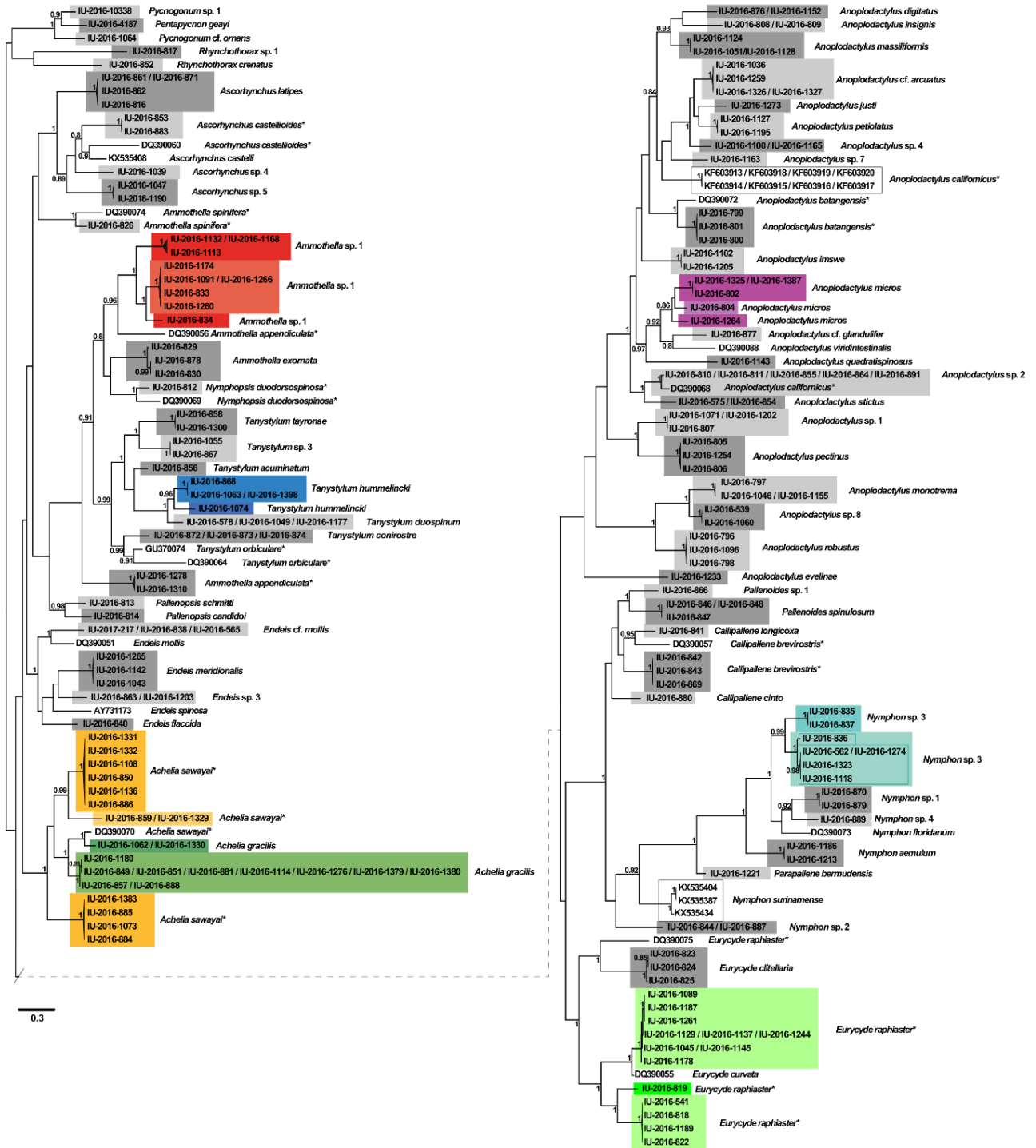
Family	Genus	Species	# specimens	# sampling events	most abundant	depth range	coasts
Ammonoidea Dohrn, 1881	<i>Achelia</i> Hodge, 1864	<i>Achelia gracilis</i> Verrill, 1900	18	10	X	1-28 m	Both
		<i>Achelia sawayai</i> Marcus, 1940	22	11	X	2-65 m	Both
	<i>Ammothella</i> Verrill, 1900	<i>Ammothella appendiculata</i> (Dohrn, 1881)	5	3		0-17 m	Both
		<i>Ammothella exornata</i> Stock, 1975	20	10	X	0-18 m	Both
		<i>Ammothella marcusii</i> Hedgpeth, 1948	1	1		15 m	Atlantic
		<i>Ammothella spinifera</i> Cole, 1904	35	18	X	0-25 m	Both
		<i>Ammothella</i> sp. 1 n. sp. ?	109	36	X	1-80 m	Both
	<i>Nymphopsis</i> Haswell, 1884	<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i> Hilton, 1942	1	1		3 m	Caribbean
	<i>Tanystylum</i> Miers, 1879	<i>Tanystylum acuminatum</i> Stock, 1954	1	1		16 m	Atlantic
		<i>Tanystylum birkelandi</i> Child, 1979	1	1		10 m	Atlantic
		<i>Tanystylum conirostre</i> (Dohrn, 1881)	3	1		1 m	Caribbean
		<i>Tanystylum duospinum</i> Hilton, 1939	3	3		10-23 m	Atlantic
		<i>Tanystylum hummelincki</i> Stock, 1954	8	5		2-25 m	Both
		<i>Tanystylum tayronae</i> Müller & Krapp, 2009	5	3		2-15 m	Both
<i>Tanystylum</i> sp. 3 n. sp. ?		2	2		37-80 m	Both	
Ascorhynchidae Hoek, 1881	<i>Ascorhynchus</i> Sars, 1877	<i>Ascorhynchus castellioides</i> Stock, 1957	21	3		1-25 m	Both
		<i>Ascorhynchus horologium</i> Child, 1992	2	1		90 m	Atlantic
		<i>Ascorhynchus latipes</i> (Cole, 1906)	5	4		2-9 m	Caribbean

		<i>Ascorhynchus</i> sp. 4 n. sp. ?	1	1		80 m	Atlantic
		<i>Ascorhynchus</i> sp. 5	2	2		14-23 m	Atlantic
	<i>Eurycyde</i> Schiödte, 1857	<i>Eurycyde clitellaria</i> Stock, 1955	68	21	X	8-90 m	Caribbean
		<i>Eurycyde raphiaster</i> Loman, 1912	97	38	X	1-90 m	Both
<b>Callipallenidae</b> Hilton, 1942		<i>Callipallene brevirostris</i> (Johnston, 1837)	5	5		2-15 m	Both
	<i>Callipallene</i> Flynn, 1929	<i>Callipallene cinto</i> Müller & Krapp, 2009	1	1		16 m	Atlantic
		<i>Callipallene longicoxa</i> Stock, 1955	7	1		28 m	Caribbean
	<i>Pallenoides</i> Stock, 1951	<i>Pallenoides spinulosum</i> Stock, 1955	10	7		3-30 m	Both
		<i>Pallenoides</i> sp. 1 n. sp. ?	1	1		66 m	Caribbean
	<i>Parapallene</i> Carpenter, 1892	<i>Parapallene bermudensis</i> Lebour, 1949	1	1		24 m	Caribbean
<b>Endeidae</b> Norman, 1908	<i>Endeis</i> Philippi, 1843	<i>Endeis flaccida</i> Calman, 1923	2	1		2 m	Caribbean
		<i>Endeis meridionalis</i> (Böhm, 1879)	11	6	X	1-35 m	Both
		<i>Endeis</i> cf <i>mollis</i> (Carpenter, 1904)	5	1		1 m	Caribbean
		<i>Endeis</i> sp. 3	2	2		80 m	Atlantic
<b>Nymphonidae</b> Wilson, 1878	<i>Nymphon</i> Fabricius, 1794	<i>Nymphon aemulum</i> Stock, 1975	11	7	X	1-20 m	Atlantic
		<i>Nymphon</i> sp. 1 n. sp. ?	4	3		16-63 m	Atlantic
		<i>Nymphon</i> sp. 2 n. sp. ?	6	2		70-90 m	Both
		<i>Nymphon</i> sp. 3 n. sp. ?	14	9	X	15-65 m	Both
		<i>Nymphon</i> sp. 4 n. sp. ?	13	7	X	12-65 m	Both
<b>Pallenopsidae</b> Fry, 1978	<i>Pallenopsis</i> Wilson, 1881	<i>Pallenopsis candidoi</i> Mello-Leitao, 1949	1	1		14 m	Atlantic
		<i>Pallenopsis schmitti</i> Hedgpeth, 1943	1	1		74 m	Caribbean

		<i>Anoplodactylus cf arcuatus</i> Child, 1977	11	4		10-56 m	Caribbean
		<i>Anoplodactylus batangensis</i> (Helfer, 1938)	66	27	X	0-23 m	Both
		<i>Anoplodactylus digitatus</i> (Böhm, 1879)	4	1		1 m	Caribbean
		<i>Anoplodactylus evelinae</i> Marcus, 1940	2	2		1-14 m	Atlantic
		<i>Anoplodactylus glandulifer</i> Stock, 1954	6	4		1-12 m	Both
		<i>Anoplodactylus imswe</i> Child, 1982	7	5		2-29 m	Atlantic
		<i>Anoplodactylus insignis</i> (Hoek, 1881)	2	2		60-100 m	Both
		<i>Anoplodactylus cf. justii</i> Müller, 1992	1	1		70 m	Caribbean
		<i>Anoplodactylus maritimus</i> Hodgson, 1914	1	1		25 m	Atlantic
Phoxichilidiidae Sars, 1891	<i>Anoplodactylus</i> Wilson, 1878	<i>Anoplodactylus massiliformis</i> Stock, 1975	4	4		7-32 m	Both
		<i>Anoplodactylus micros</i> Bourdillon, 1955	46	18	X	2-29 m	Both
		<i>Anoplodactylus monotrema</i> Stock, 1979	28	21	X	2-90 m	Both
		<i>Anoplodactylus pectinus</i> Hedgpeth, 1948	18	11	X	12-29 m	Caribbean
		<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Krøyer, 1844)	4	4		7-40 m	Both
		<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i> Hedgpeth, 1943	2	2		1-12 m	Both
		<i>Anoplodactylus robustus</i> (Dohrn, 1881)	5	4		8-12 m	Caribbean
		<i>Anoplodactylus stictus</i> Marcus, 1940	4	1		1 m	Caribbean
		<i>Anoplodactylus</i> sp. 1 n. sp. ?	15	8	X	2-15 m	Both
		<i>Anoplodactylus</i> sp. 2 n. sp. ?	7	4		1-2 m	Both



		<i>Anoplodactylus</i> sp. 4	2	2	0-4 m	Both
		<i>Anoplodactylus</i> sp. 7 n. sp. ?	1	1	35 m	Atlantic
		<i>Anoplodactylus</i> sp. 8	2	2	17-65 m	Caribbean
	<i>Pentapycnon</i> Bouvier, 1910	<i>Pentapycnon geayi</i> Bouvier, 1911	1	1	2 m	Caribbean
Pycnogonidae Wilson, 1878		<i>Pycnogonum</i> cf <i>ornans</i> Stock, 1992	1	1	20 m	Atlantic
	<i>Pycnogonum</i> Brünnich, 1764	<i>Pycnogonum</i> cf <i>pusillum</i> Dohrn, 1881	2	2	2-17 m	Atlantic
		<i>Pycnogonum</i> sp. 1 n. sp. ?	1	1	6 m	Atlantic
Rhynchothoracidae Thopson, 1909	<i>Rhynchothorax</i> Costa, 1861	<i>Rhynchothorax crenatus</i> Child, 1982	1	1	23 m	Atlantic
		<i>Rhynchothorax</i> sp. 1 n. sp. ?	1	1	65 m	Caribbean



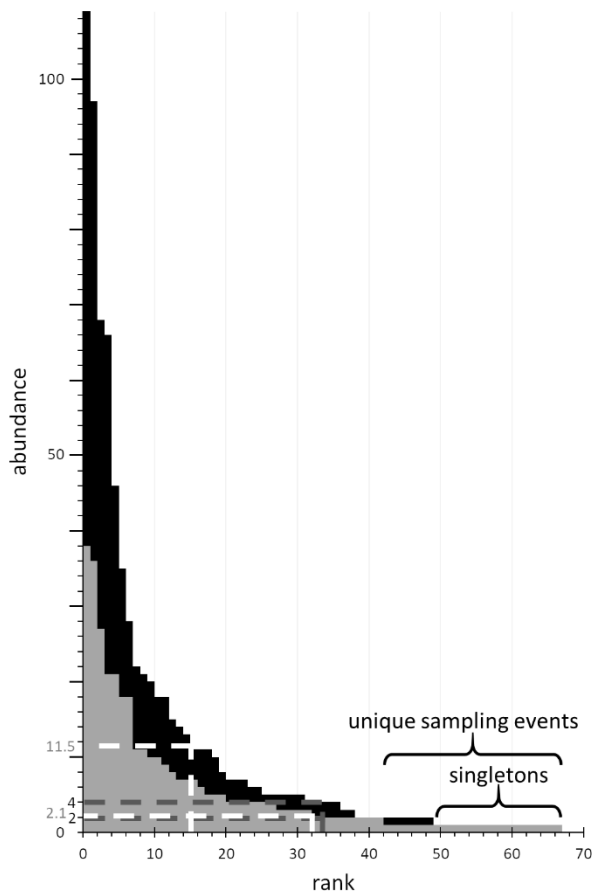
**Fig. 3.** Bayesian tree based on 200 CO1 sequences, including 172 specimens (133 haplotypes) from Madibenthos (IU- codes) and 28 sequences (22 haplotypes) from GenBank (GenBank codes) Numbers at nodes indicate posterior probabilities (when  $\geq 0.8$ ). Branches are collapsed after the most distal supported node (posterior probability  $\geq 0.8$ ). The 91 squared clusters are indicated as a single species by ABGD analyses. White rectangles materialize clusters of GenBank sequences exclusively; grey rectangles, clusters including Madibenthos specimens and fitting with morphospecies identifications; colored rectangles, Madibenthos morphospecies split in at least two clusters. Discrepancies between Madibenthos material and GenBank names, or between GenBank names alone, are indicated by asterisks after species names. Additional rectangles within clusters indicate additional splits proposed by ABGD in the alternative 92 clusters hypothesis.

distributed, with a strong trend towards few specimens per species. This is confirmed by the long tail of the diagram shown in Figure 4. Eighteen species (26.9% of the total) are represented by single specimens (singletons), and more than half of the species (53.7%) by six specimens or less. Inversely, a few species are particularly abundant, with 4 species represented by more than 50 specimens, and *Ammothella* sp. 1 presenting up to 109 specimens.

The average number of sampling events per species is low (2.1 events per species), reached by about half of the species (47.8%) and is close to the median (2.0 events). However, the tail of the diagram remains long (Fig. 4): of the 25 species sampled from only one sampling event, 18 are represented by singletons and 7 species by 2 specimens. Twenty species are collected in more than 5 sampling events, and 11 in more than 10 sampling events. Five species were collected more than 20 times, up to 38 sampling events for *Eurycyde raphiaster*; which is also the second most abundant species in terms of specimen number (97 specimens).

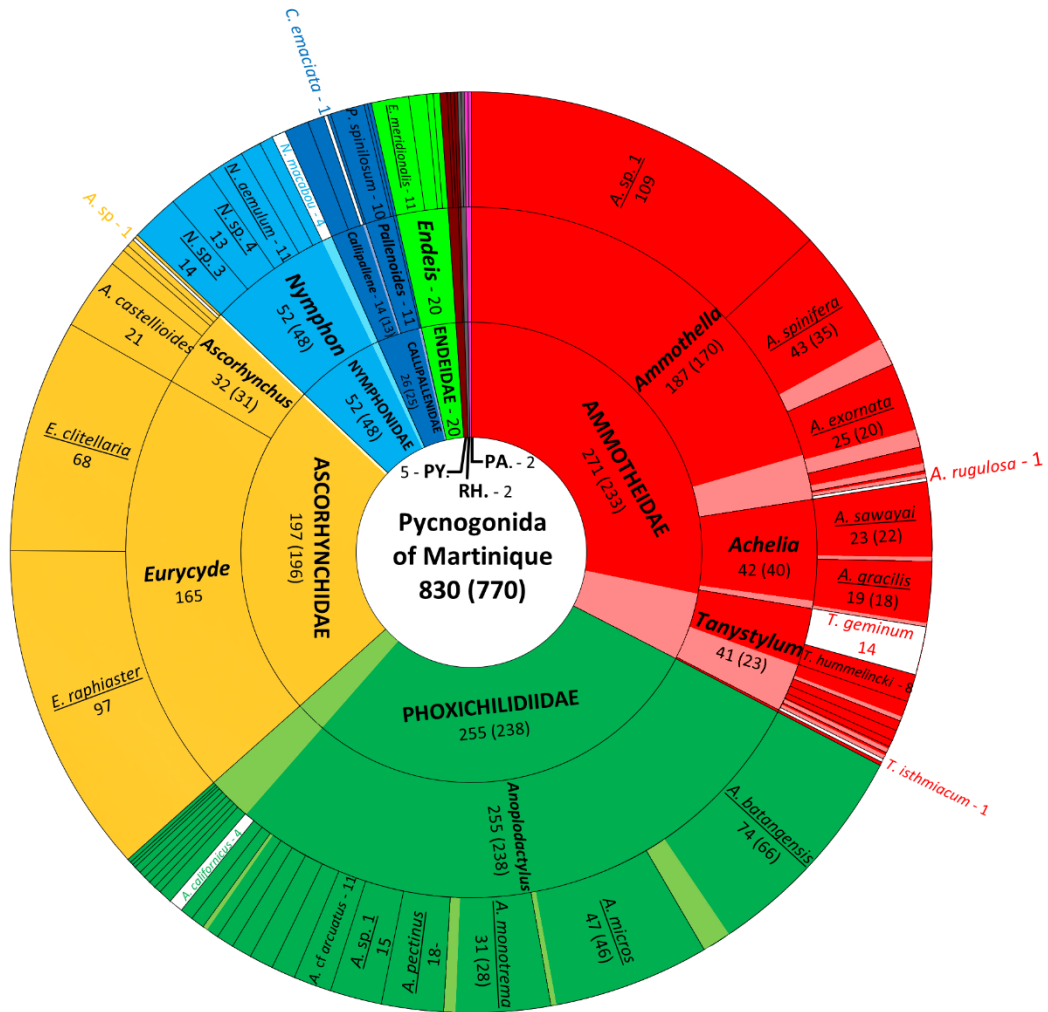
Among the 770 specimens identified to species-level, Phoxichilidiidae is the most abundant family with 238 specimens (30.9% of the total sampling), followed by Ammotheidae with 233 specimens. Ascorhynchidae are also abundant with 196 specimens (including 165 *Eurycyde* specimens). Nymphonidae are less abundant with 48 specimens (6.23%). Other families are much rarer: Callipallenidae (25 specimens), Endeidae (20 specimens), Pycnogonidae (5 specimens), Pallenopsidae and Rhynchothoracidae (2 specimens respectively) (Fig. 5).

The 16 most abundant species are distributed through 5 families: Ammotheidae and



**Fig. 4.** Rarity of sea spiders collected during the Madibenthos survey. “Ecological” rarity (grey) and specimen rarity (black) indicate respectively the number of species by number of sampling events and by number of specimens. For both datasets, the dotted lines indicate median values (grey) and average values (white line). Where sampling event diagram (black) overlaps completely the species diagram (grey): their values are equal.

Phoxichilidiidae (5 species respectively), Nymphonidae (3 species), Ascorhynchidae (2 species), Endeidae (1 species) and 6 genera: *Anoplodactylus* (5 species), *Ammothella* and *Nymphon* Fabricius, 1794 (3 species respectively), *Achelia* Hodge, 1864 and *Eurycyde* Schiödte, 1857 (2 species respectively) and *Endeis* Philippi, 1843 (1 species).



**Fig. 5.** Sea spider diversity known in Martinique. The total number of specimens is indicated if different, the number of specimens collected during the Madibenthos survey is shown between brackets. Light red (Ammotheidae), light green (Phoxichilidiidae), light orange (Ascorhynchidae) or light blue (Nymhponidae) portions represent specimens studied by Bourdillon (1955) or Müller (1990). White portions are species found in prior studies but not in the presently studied material. The names of the most abundant species are underlined. Specimens not identified at the specific level were excluded from the diagram.

### Sampling performance

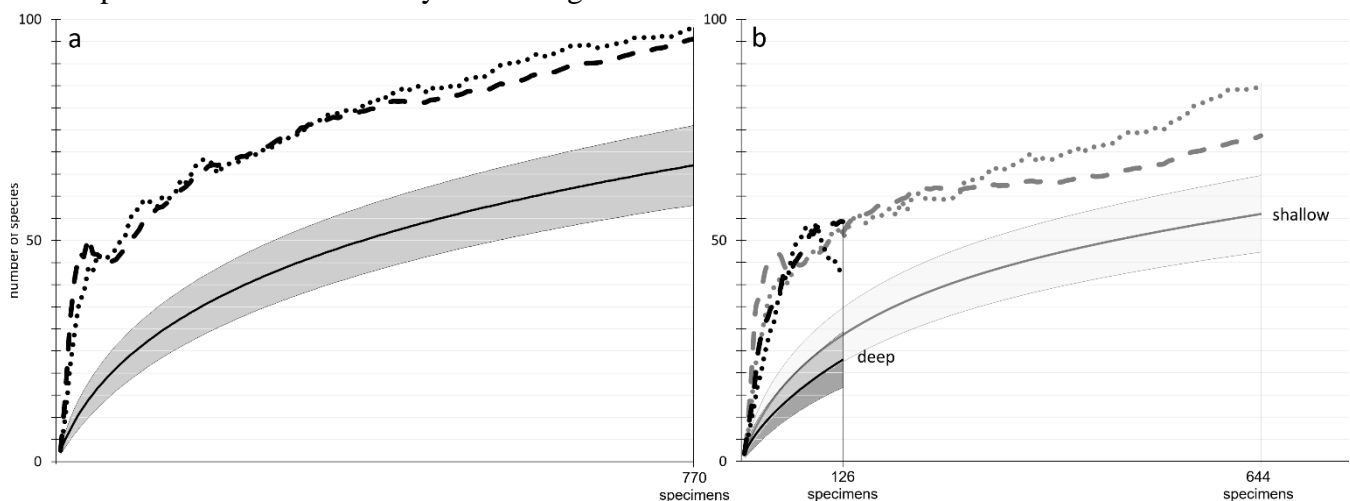
The rarefaction curve (Fig. 6a) does not indicate a plateau, meaning that species saturation is not reached. The indices of species richness ICE and Chao2 (Colwell 2013) come to 95 and 98 species respectively. The sampled diversity drops strongly when passing the 30 m depth (Supplementary material 2). The number of species exceeds 25 for each 10 m layer in the 0-30 m depth range, whereas for deeper samplings it never reaches 15 species. The number of species collected at each depth range is strongly

correlated with the number of sampling events. The number of specimens is also much higher above 30 m depth. To test if the difference may be due to a methodological shift at 32 m (this depth is the last at which regular dives have been performed in our sampling), we examined the differences between sampling events above 32 m (hereafter called “shallow”) and below 32 m (hereafter called “deep”). The rarefaction curves (Fig. 6b) show that shallow sampling events are closer to saturation than the deep ones. The confidence interval (at 95%)

between shallow and deep curves are overlapping, with the shallow curve showing a steeper slope. Fifty-six and 23 species are recorded in shallow and deep waters, respectively. The ICE and Chao2 species richness estimators indicate significant differences between shallow and deep species richness, with a total number of species in the prospected areas estimated respectively at 74 to 86 (shallow samplings) and 54 to 42 (deep samplings), suggesting that the species found in deep waters represent at least 54.8% of the estimated diversity, against 75.7% for shallow waters.

The sampling performance has also been tested on the number of specimens/species regarding to sampling method (Supplementary material 4). Brushing, which provided more than 55% of the total number of specimens, is the most efficient sampling method, followed by the dredging (20.2%), suction samplings (12.3%), intertidal samplings (9.3%) and hand-picking (2.9%). Regarding the number of specimens per sampling events, there is twice more specimens collected by brushing and

intertidal samplings (7.50 to 8.20 specimens per events) than by suction sampling and dredging (4.26 to 4.50); hand-picking has the lowest ratio of specimens per sample (1.77). The brushing is also the most effective method for the number of species (71.6%), followed by dredging (49.3%) and suction (34.3%) sampling (respectively 71.6%, 49.3% and 34.3% of total species). Compared to the number of sampling events with sea spiders, the number of species is similar between sampling methods (0.87-1.05 species per events), but intertidal samplings provided a higher ratio (1.89). The percentage of total sampling events where sea spiders have been caught is higher for dredging (73.1%), suction sampling (51.2%) and brushing (43.2%), than hand-picking (6.5%) and intertidal samplings (8.6%). On rarefaction curves (Supplementary material 4), saturation is not reached for comparable methods (i.e. brushing, dredging above 32 m and suction sampling). Confidence intervals for the rarefaction curves of the three sampling methods are overlapping (Supplementary material 4). The number of



**Fig. 6.** Rarefaction curve and species richness estimation for the total material (a) Rarefaction curve (plain bold line) with its 95% confidence interval (grey area), and species richness estimation (Chao2, dotted line; ICE, dashed line). (b) Differential rarefaction curves and species richness estimators for shallow (0-32 m; grey) and deep (33-100 m; black) samplings, with 95% confidence interval (respectively light grey and dark grey areas), and species richness estimation, respectively in grey and black (Chao2 dotted line, ICE dashed line). The estimations are based on morphospecies only (possible cryptic species suggested by CO1 analysis were not considered).

species exclusive to one method is low in all samples (0-3), although the maximum is reached by intertidal samplings.

## DISCUSSION

### Four times more pycnogonid species in Martinique than previously recorded

A total of 20 species (60 specimens) were recorded from Martinique before the present study (Bourdillon 1955; Müller 1990; Müller and Krapp 2009). During the Madibenthos survey, we found 67 species, including 53 new to Martinique: 14 species previously recorded (Fig. 5), 40 new occurrences and 13 possibly new species for Martinique. The total number of species found in Martinique therefore rises to 73, i.e. almost four times more than previously recorded (365%).

The proportions among different taxa agree with previous studies in tropical areas (Fig. 5): *Anoplodactylus* and Ammotheidae (mainly *Achelia*, *Ammothella*, and *Tanystylum* Miers, 1879) are the main components of sea spider shallow fauna followed by Ascorhynchidae (mostly *Eurycyde*), while Nymphonidae and Callipallenidae are much less abundant and diversified than in the Southern Ocean (Hedgpeth 1948). Rare families are Endeidae, Pallenopsidae, Pycnogonidae, Rhynchothoracidae. These proportions are comparable to those found in other well-prospected tropical areas, such as Colombia (Müller and Krapp 2009), Brazil (Lucena and Christoffersen 2018a) or even the Philippines (Child 1988). Many rare species have been collected, since 18 species were found as singletons (individual rarity) and 25 in a single sampling event (ecological rarity; Bouchet et al. 2002) (Fig. 4). Several aspects

of the Madibenthos survey explain this successful collection of rare taxa: extensive and intensive sampling, focus on sea spiders and the combination of morphological systematics with a DNA barcoding approach (integrative taxonomy).

### Sampling effort

The two previous studies on Martinique have provided limited efforts to collect rare sea spiders: 12 specimens (9 species) observed by Bourdillon (1955) were obtained from 4 sampling events, all on the Caribbean coast; 48 specimens (14 species) studied by Müller (1990) were collected on 8 different locations, but mostly on the Atlantic coast (Fig. 2). An extensive sampling is the easiest way to increase chances to collect individually rare species (Albano et al. 2011) since a large number of sampling events can overcome the statistic difficulty to find less abundant taxa as well as ecologically rare species. Heavily prospected areas have provided a rich diversity of species in previous studies, either through sampling during a long period of time (Belize, Florida, Panama; e.g. Hedgpeth 1948; Stock 1975, 1979, 1986; Child 1979, 1982, 1992, 1998) or during a single intensive collection trip (Colombia; Müller and Krapp 2009).

The Madibenthos survey relied mainly on “blind sampling” methods (brushing, suction sampling, dredging), which are more efficient for collecting small inconspicuous animals. These methods brought 78.1% of the total specimens and 91% of sea spider species. Considering only the sampling events including sea spiders, the ratio of species per event is not lower in the hand-picking method than in blind samplings, but regarding the whole survey, only 6.4% of the total hand-picking and 8.6% of intertidal

samples gathered sea spiders, against 51.8 % of blind samplings (Supplementary material 4). Blind sampling methods allowed us to collect more specimens of inconspicuous sea spiders, i.e., those characterized by a small size, a body color or pattern resembling their natural habitats, and/or with short and/or slender legs. According to Stock (1986), the diversity of shallow tropical sea spiders shows a trend to small-size. In our sampling, 26 species are less than 1 mm in trunk length, 26 species have a trunk between 1 and 2 mm, and there are only 3 “large” species (over 5 mm trunk length). Stout species are rare outside Pycnogonidae (Rhynchothoracidae are stout as well, however their leg span hardly reaches 1 mm).

Sampling methods are rarely discussed in taxonomic accounts (Bouchet et al. 2002), but the sea spiders studied by Müller and Krapp (2009) were collected by hand. Among the blind samplings performed during Madibenthos, there is no evidence that some methods would be more efficient than others in term of species richness (Supplementary material 4). However, these approaches are at least complementary regarding depth range: (i) intertidal samplings and snorkeling were performed where scuba-diving or dredging were impossible (above ~ 2 m); (ii) dredging can be performed deeper than scuba-diving (below ~ 30 m); (iii) brushing and suction methods allow divers to spot and prospect a representative sampling of micro-habitats (between 2 and 30 m).

#### *Focus on sea spiders on the field*

During surveys, spotting sea spiders in the rubbles of the samples, sorting and preserving them in alcohol are time consuming but necessary steps to improve

species inventories. First of all, most of coastal surveys focus on a few taxa. Even the “all-taxa surveys” are not completely holistic (neither Madibenthos) and taxa for which specialists are rare (such as sea spiders) are often not collected. This is explained by the necessity to process quickly a large number of samples before their decomposition in the containers. Secondly, the spotting of discreet sea spiders requires a good training. In Madibenthos, sea spiders were considered as a target taxon not only by the two pycnogonid specialists, who collected most of the discreet specimens, but by all the crew, improving chances to collect rare, less discreet species. In other surveys, the training of a non-expert team to collect and identify sponges resulted in several new species discoveries in Martinique (Pérez et al. 2017), while the great number of collectors looking for micro-molluscs revealed unexpected diversity in New Caledonia (Bouchet et al. 2002) and Vanuatu (Albano et al. 2011).

#### *DNA barcoding*

Sea spiders include many species complexes which are difficult to decipher using only morphology (e.g. Krabbe et al. 2010; Dietz et al. 2013; Weis et al. 2014; Dietz et al. 2015; Sabroux et al. 2017). DNA barcoding is a powerful tool for identifying species differing on a few inconspicuous characters. For example, *Anoplodactylus pectinus* is easily recognized by its two pectinated spines on the propodal heel, but CO1 analyses revealed two clusters (Fig. 3). After a thorough re-examination, it is now possible to confidently discriminate a new species *Anoplodactylus* sp. 2 based on the shorter distance between the lateral processes. The main limitation for molecular barcoding methods in pycnogonids is the quick decay of

their DNA. Some of the small species were not suitable for DNA sequencing after less than a year. Medium size sea spiders (3 to 5 mm trunk length) older than 8 years almost never yield suitable DNA for PCR amplification (personal observations), probably due to the small amount of tissues in the legs (which are commonly used for DNA extraction), combined to non-suitable preservation conditions. We even observed that some of the small species are no more suitable for DNA sequencing after less than a year. To avoid such DNA degradation, we recommend performing sea spider DNA extractions by the six months after their collect.

### More species to be found

Madibenthos provided the largest inventory for sea spiders in the TNWA (Fig.1b) but the rarefaction curve and richness estimators (Fig. 6a) indicate that the diversity in the area has not been completely discovered. About a third of the species are represented by singletons (Table 1; Fig. 5, 6) and 6 out of the 20 species previously recorded from Martinique have not been found (Fig. 5), including *Tanystylum geminum* which was rather abundant in previous samplings. Species richness estimators ranged from 95 (ICE) to 98 (Chao2) species for saturation, suggesting that a minimum of another 28 species could be found in the prospected area. Considering that 6 species have been previously reported by Bourdillon (1955) and Müller (1990) but were not found in our samples, at least 22 other species might be expected to be found, which is about one third (30.1%) of the currently known sea spider fauna of Martinique. Furthermore, richness estimators do not take into consideration unexplored habitats (Gotelli

and Colwell 2011), such as interstitial habitats where new sea spider taxa can be found (Stock 1989). Typical interstitial genera such as *Rhynchothorax* (Stock 1989; Arnaud and Krapp 1990) include the smallest pycnogonids known, with scarce worldwide records (19 species with only 5 known from the TNWA). Before this study, no *Rhynchothorax* had been found in Eastern Caribbean or Greater Antilles. Only two specimens (from two different species, one probably new) have been collected during Madibenthos, but much more are expected to be found if using the appropriate methods (see Stock 1989).

Sampling is also incomplete regarding depth, notably below 32 meters, probably due to the lesser number of samplings below this limit. The number of species found in shallow waters (23/42) is also much closer to estimators than deep waters (56/74). Although our results suggest that deep sea spiders are less diverse than shallow ones (Fig. 6b; Costello and Chaudhary 2017), it should be considered that our estimations only account for the prospected locations (Gotelli and Colwell 2011), and that deep areas have been under-sampled (31/138 pycnogonid samples, 85/503 total samples).

Species delimitation analyses based on CO1 sequences suggest also further cryptic diversity. The Madibenthos material can be divided into at least 73 ABGD clusters (Fig. 3) with high genetic distances (> 7.7%; 6.4% if including GenBank sequences), suggesting up to 11 additional species. In agreement with this view, two morphospecies show a polyphyletic pattern in Fig. 3, *Achelia sawayai* and *Eurycyde raphiaster*.



### Is Martinique a Caribbean hot-spot?

The 73 coastal morphospecies reported from Martinique after this study represent 48% of the 152 species known from the TNWA (including north of the Gulf of Mexico and Trinidad and Tobago), 53.7% of the 136 species from the Caribbean Sea, and 89% of the 82 species from Eastern Caribbean (including this study). Species richness estimators suggest even a minimum of 22 additional species.

Is Martinique really the most diversity-rich spot of the TNWA for sea spiders? So far, only *Nymphon macabou* was uniquely recorded from Martinique (Müller et al. 1990), known from only 4 specimens collected on the same site. It was not found in our own sampling, suggesting individual and/or ecological rarity rather than true endemism. In the Madibenthos collection, the 13 putative new species may be also endemic to Martinique. However, most of them are rare (5 of them are singletons), and we can only discuss this point for the four most abundant taxa: *Ammothella* sp. 1, *Anoplodactylus* sp. 1, *Nymphon* sp. 3 and *Nymphon* sp. 4. The first two have apparently been collected elsewhere: *Ammothella* sp. 1 may be the second form of *A. appendiculata* described as “elongated” by Stock (1955) in the Virgin Islands; and *Anoplodactylus* sp. 1 has been previously collected from Caribbean Colombia, where it was confused with *A. californicus* Hall, 1912 by Arango and Wheeler (2007) (Figure 3; grouping of the DQ390068 GenBank sequence with our specimens). Finally, only *Nymphon* sp. 3 and *Nymphon* sp. 4 are potentially endemic of Martinique. Even though, this remains a fragile assumption considering the feeble amount of data available from the Eastern Caribbean.

Many sea spider species found in Martinique are widely distributed in the TNWA. For example, 16 species of Martinique are also recorded from Brazil (26 from the whole TNWA) (Lucena and Christoffersen 2018a, b), and several species are amphi-atlantic (e.g. *Ascorhynchus latipes*, *Callipallene brevisrostris*, *Eurycyde raphiaster*) or even pantropical (e.g. *Achelia sawayai*, *Anoplodactylus batangensis*, *Endeis meridionalis*; Müller 1993). Forty-six species of Martinique are reported from at least one other location in the TNWA, among which 42 (57.3% of total Martinique diversity) can also be found on the continental coast. In addition, 42.3 % of species recorded previously in the TNWA (55/130) have been recorded only once, and 41.3% of species known both from Martinique and elsewhere in the TNWA (19/46) are unknown elsewhere in the Eastern Caribbean. All these data show that our current knowledge of sea spider diversity is incomplete (due to species rarity and uneven taxonomic work) and suggest that most species found in Martinique might be more widely distributed within the TNWA.

### Evidence for species differences between Caribbean and Atlantic coasts of the Martinique

Considering species found in at least two sampling events, 14 species are restricted to either the Eastern (8) or the Western (6) coast of Martinique while 28 species are recorded on both sides. Three of the “restricted” species are considered as abundant, namely *Anoplodactylus pectinus* and *Eurycyde clitellaria* from the Caribbean coast, and *Nymphon aemulum* from the Atlantic coast (Table 1). The reasons of such geographic partitioning are unclear. The Antilles archipelago could act as a soft barrier to

dispersal between Atlantic and Caribbean waters, but the distribution of these species elsewhere in the TNWA and in the world contradicts this hypothesis. For example, *N. aemulum* is also found in the Caribbean Colombia (Müller and Krapp 2009), *A. pectinus* is reported up to Madagascar, Philippines and Japan (Nakamura and Child 1988), and *E. clitellaria* is also reported from North Carolina, USA (McCloskey 1967) and the Pacific coast of Mexico (Child 1979). As an alternative hypothesis, the Eastern and Western coasts of Martinique might harbor different types of pycnogonid habitat. For instance, the large plateau of the East coast is more exposed to wind (Windward coast) than the steep slopes of the West coast (Leeward coast; Legrand et al. 2010). Further exploration is needed to better understand the spatial distribution of sea spiders along the TNWA.

## CONCLUSION

The era of big data facilitated greatly the analysis of biodiversity at large geographic scale, in order modelling the structure of diversity, identifying hot spots, patterns of distribution, etc. for marine species (e.g. Miloslavich et al. 2010, 2011). However, these models rely on the known diversity. But according to Appeltans et al. (2012), only one-third to one-fourth of the marine species has been described, and species distribution is often poorly known. At local scales, the TNWA has been barely explored. Data from other marine taxa suggest that sea spiders is not an exception. For instance, Pérez et al. (2017) showed that special effort drawn on sponges yielded 173 species of which 39 were not identified to species level, with at least 11 are new to science; Dean (2017) reported 66 new occurrences from Costa Rica

shallow waters for Polychaeta, multiplying by 10 the diversity of the area. Bouchet et al. (2002), Albano et al. (2011) and this study showed that a long-time intensive sampling with special efforts dedicated to difficult and poorly studied taxa can reveal a rich, unrecorded diversity. However, in most of papers dealing on the magnitude of the marine biodiversity, there is any foresights or recommendations for pursuing field studies or organizing large marine biodiversity surveys (but see Hoeksema 2017). The “field” remains a Pandora box that few scientists dare to open.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank the crew of the Madibenthos expedition for collecting the material and preserving the specimens, with special thanks to Paula Martin-Lefèvre and Guillaume Dirberg who significantly enriched the samples. The MADIBENTHOS expedition was spearheaded by the French Agency for Marine Protected Areas (now part of the French Agency for Biodiversity), the Regional Directorate for the Environment (DEAL), and the Martinique Water Bureau (ODE), with support from the Directorate of the Sea (DM) and the Martinique Natural Regional Park (PNRM). It was implemented by Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, Principal Investigator Philippe Bouchet), with funding from the European Regional Development Fund (ERDF), the Territorial Collectivity of Martinique (CTM). We are grateful to Enrique Macpherson and Ferran Palero for their useful comments in the first version of the manuscript.

## REFERENCES

- Albano PG, Sabelli B, Bouchet P (2011) The challenge of small and rare species in marine biodiversity surveys: microgastropod diversity in a complex tropical coastal environment. *Biodivers Conserv* 20(13): 3223-3237. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0117-x>
- Appeltans W, Ah Yong ST, Anderson G et al (2012) The magnitude of global marine species diversity. *Curr Biol* 22(23): 2189-2202. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036>
- Arango CP, Wheeler WC (2007) Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics* 23(3): 255-293. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00143.x>
- Arnaud F, Krapp F (1990) The genus *Rhynchothorax* (Pycnogonida) in the Mediterranean Sea. *Beaufortia* 41(1): 1-7
- Bamber RN, El Nagar A, Arango C (2018) Pycnabase: World Pycnogonida Database. Internet: <http://www.marinespecies.org/pycnabase>. (Accessed 1 June 2018)
- Bouchet P, Lozouet P, Maestrati P, Héros V (2002) Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biol J Linn Soc* 75(4): 421-436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00052.x>
- Bouchet P, Héros V, Lozouet P, Maestrati P, Von Cosel R (2011) The marine molluscs of Santo. *The Natural History of Santo. Patri Nat* 70: 421-431
- Bourdillon A (1955) Les pycnogonides de la croisière 1951 du « Président Théodore Tissier ». *Rev Trav Inst Pêches Marit* 19(4): 581-609
- Child CA (1979) Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panama and the coasts of Middle America. *Smithson Contrib Zool* 23: 1-86
- Child CA (1982) Pycnogonida from Carrie Bow Cay, Belize. *Smithson Contrib Mar Sci* 12: 355-380.
- Child CA (1988) Pycnogonida of the western Pacific islands, III: recent Smithsonian-Philippine expeditions. *Smithson Contr Zool* 468:1 - 32
- Child CA (1992) Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. *Mem Hourglass Cruises* 9: 1-86
- Child CA (1998) *Nymphon torulum*, new species and other pycnogonida associated with the coral *Oculina varicosa* on the east coast of Florida. *B Mar Sci* 63(3): 595-604
- Child CA (2004) Some Pycnogonida from the western Caribbean with descriptions of three new species. *B Mar Sci* 74(1): 143-161
- Colwell RK (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2 User's Guide and application 2009
- Costello MJ, Coll M, Danovaro R, Halpin P, Ojaveer H, Miloslavich P (2010) A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PloS one* 5(8): e12110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012110>
- Costello MJ, Chaudhary C (2017) Marine biodiversity, biogeography, deep-sea gradients, and conservation. *Curr Biol* 27(11): R511-R527. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.060>
- Dean HK (2017) Some intertidal and shallow water polychaetes of the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev Biol Trop* 65(1): 127-152. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i1.14949>
- Dietz L, Krapp F, Hendrickx ME, Arango CP, Krabbe K, Spaak JM, Leese F (2013) Evidence from morphological and genetic data confirms that *Colossendeis tenera* Hilton, 1943 (Arthropoda: Pycnogonida): does not belong to the *Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881 complex. *Org Divers Evol* 13(2): 151-162. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0120-4>
- Dietz L, Pieper S, Seefeldt M A, Leese F (2015) Morphological and genetic data clarify the taxonomic status of *Colossendeis robusta* and *C. glacialis* (Pycnogonida) and reveal overlooked diversity. *Arthropod Syst Phylogeny* 73: 107-28
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* 4(4): 379-391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Gotelli NJ, Colwell RK (2011) Estimating species richness. In Magurran AE, McGill BJ (ed) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, Oxford University Press, Oxford, England, UK, pp 39-54

## Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles françaises)

- Krabbe, K, Leese F, Mayer C, Tollrian R, Held C (2010) Cryptic mitochondrial lineages in the widespread pycnogonid *Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881 from Antarctic and Subantarctic waters. *Polar Biol* 33(3): 281-292. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0703-5>
- Hedgpeth JW (1948) The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean. *Proc US Natl Mus* 97(3216), 157-342
- Hoeksema BW (2016) Marine biodiversity survey of St Eustatius, 2015.
- Hoeksema BW, Reimer JD, Vonk R (2017) biodiversity of Caribbean coral reefs (with a focus on the Dutch Caribbean) *Mar Biodivers* 47(1): 1-10. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0641-3>
- Kumar S, Stecher, G Tamura K (2016) MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol Biol Evol* 33(7): 1870-1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Legrand H, Lenfant P, Sotheran IS, Foster-Smith RL, Galzin R, Maréchal JP (2010) Mapping marine benthic habitats in Martinique (French West Indies). *Caribb J Sci* 46(2-3): 267-282. <https://doi.org/10.18475/cjos.v46i2.a15>
- Lucena, RA, Christoffersen, ML (2018a) An annotated checklist of Brazilian sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Zootaxa* 4370(2): 101-122. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4370.2.1>
- Lucena, RA, Christoffersen, ML (2018b) *Anoplodactylus* (Pycnogonida: Phoxichilidiidae) from Brazil, new records and two new species. *Turk J Zool* 42. <https://doi.org/10.3906/zoo-1712-1>
- Macpherson E (2002) Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269(1501): 1715-1720. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2091>
- McCloskey L R (1967) New and little-known benthic pycnogonids from North Carolina. *J Nat Hist* 1(1): 119-134. <https://doi.org/10.1080/00222936700770681>
- Miloslavich P, Díaz JM, Klein E, Alvarado JJ, Díaz C, Gobin J, Bastidas AC (2010) Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PloS one* 5(8): e11916. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011916>
- Miloslavich P, Klein E, Díaz JM, Hernandez CE, Bigatti G, Campos L, Carranza A (2011) Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PloS one* 6(1): e14631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014631>
- Müller HG (1990) Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n. sp. *Bonn Zool Beitr* 41(3-4): 277-285
- Müller HG (1993) World Catalogue and bibliography of the Recent Pycnogonida. Wissenschaftlicher Verlag, Laboratory for Tropical Ecosystems, Research & Information Service, Wetzlar, Germany.
- Müller HG, Krapp F (2009) The pycnogonid fauna (Pycnogonida, Arthropoda) of the Tayrona National Park and adjoining areas on the Caribbean coast of Colombia. *Zootaxa* 2319: 1-138
- Munilla T, Soler-Membrives A (2015) Pycnogonida from the Bellingshausen and Amundsen seas: taxonomy and biodiversity. *Polar Biol* 38(3): 413-430. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1585-8>
- Nakamura K, Child CA (1988) Pycnogonida of the Western Pacific Islands, IV On some species from the Ryukyu Islands. *Proc Biol Soc Wash* 101(3): 662-670
- Pérez T, Diaz, MC, Ruiz C, Condor-Lujan B, Klautau M, Hajdu E, Carteron S (2017) How a collaborative integrated taxonomic effort has trained new spongiologists and improved knowledge of Martinique Island (French Antilles, eastern Caribbean Sea) marine biodiversity. *PloS one* 12(3): e0173859. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173859>
- Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz G (2012) ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation *Mol Ecol* 21(8): 1864-1877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JE, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Vynne C (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295(5558): 1280-1284. <https://doi.org/10.1126/science.1067728>
- Ronquist F; Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol* 61(3): 539-542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

## Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles françaises)

- Sabroux R, Corbari L, Krapp F, Bonillo C, le Prieur S, Hassanin A (2017) Biodiversity and phylogeny of Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonida). *Eur J Taxon* (286). <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.286>
- Soler-Membrives A, Linse K, Miller KJ, Arango CP (2017) Genetic signature of Last Glacial Maximum regional refugia in a circum-Antarctic sea spider. *R Soc open Sci* 4(10): 170-615. <https://doi.org/10.1098/rsos.170615>
- Stock JH (1955) Pycnogonida from the West Indies, Central America and the Pacific Coast of North America Papers from Dr Th Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. *Vidensk Medd Dansk naturhist Foren* 117: 209-266
- Stock JH (1975) Pycnogonida from the continental shelf, slope, and deep sea of the tropical Atlantic and East Pacific. Biological results of the University of Miami deep-sea expeditions, No. 108. *Bull Mar Sci*, 24: 957-1092
- Stock JH (1979) Pycnogonida from the mediolittoral and infralittoral zones in the tropical Western Atlantic. Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands 59(1): 1-32
- Stock, JH (1986) Pycnogonida from the Caribbean and the Straits of Florida. *B Mar Sci* 38(3): 399-441
- Stock, JH (1989) Pycnogonida collected in intersticia of coral sand and rubble in the Netherlands Antilles Amsterdam Expeditions to the West Indian Islands, Report 58. *Bijdr Dierk* 59(2): 87-96
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdana ZA, Finlayson MAX, Martin KD. (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57(7): 573-583. <https://doi.org/10.1641/B570707>
- Weis A, Meyer R, Dietz L, Dömel JS, Leese F, Melzer RR (2014) *Pallenopsis patagonica* (Hoek, 1881) –a species complex revealed by morphology and DNA barcoding, with description of a new species of *Pallenopsis* Wilson, 1881. *Zool J Linn Soc* 170(1): 110-131. <https://doi.org/10.1111/zoj.12097>
- Zacharias MA, Roff JC (2001) Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquat Conserv* 11: 59-76. <https://doi.org/10.1002/aqc.429>

**Supplementary material 1** – Records of sea spiders in the TNWA.

(voir annexe 4 en fin du document)

**Supplementary material 2** – Performance of the different sampling methods for Madibenthos pycnogonids.

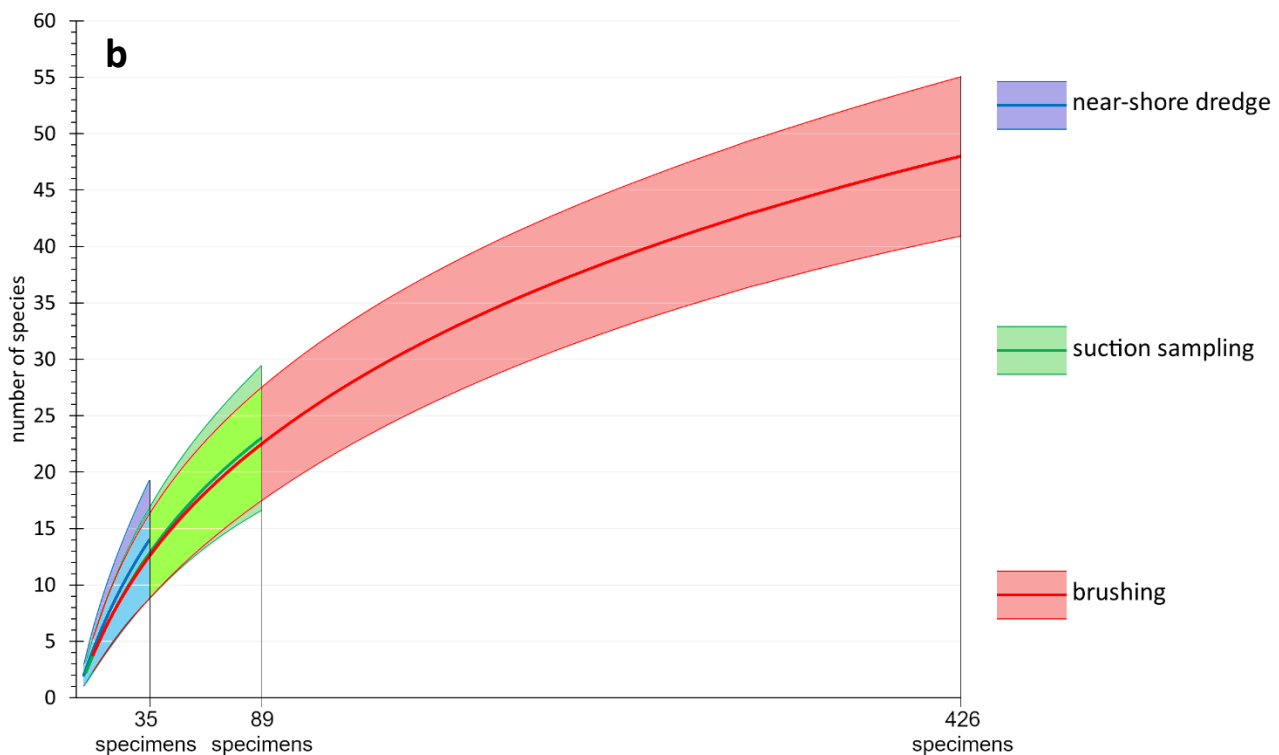
**Supplementary material 3** – list of sequences CO1 sequences used in the Bayesian Inference and ABGD analyses.

(voir annexe 4 en fin du document)

**Supplementary material 4** – Depth range influence.



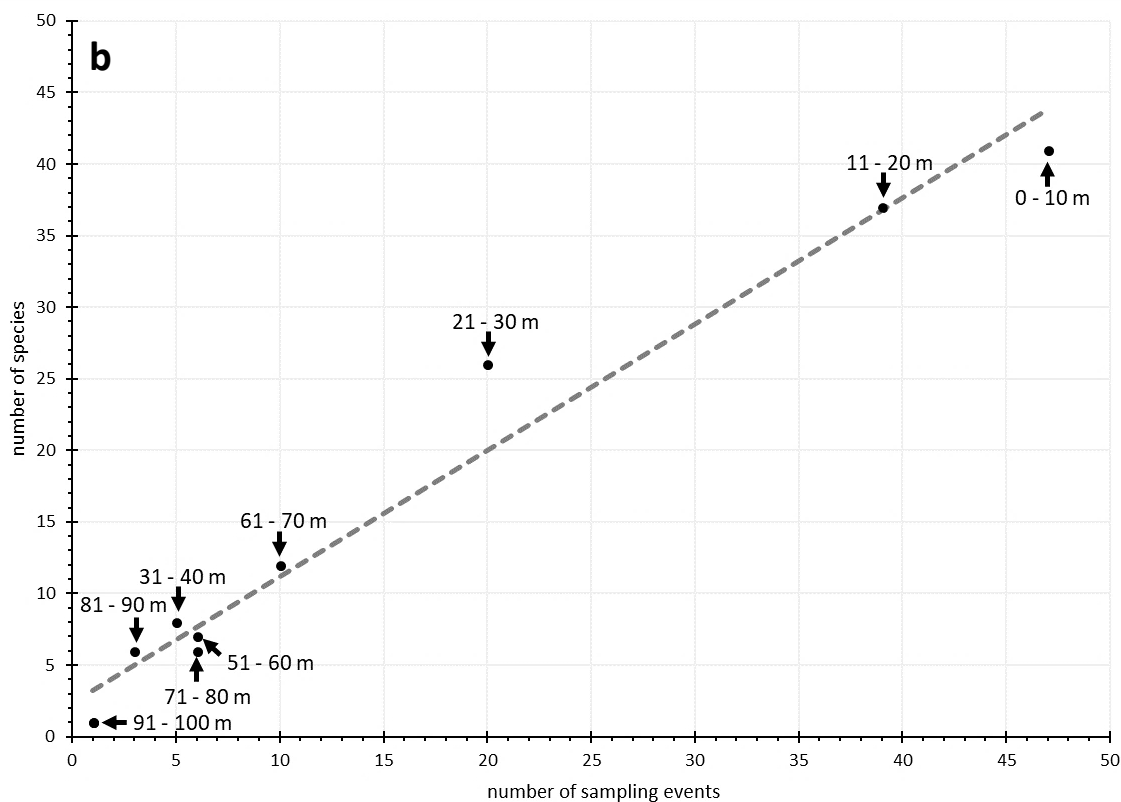
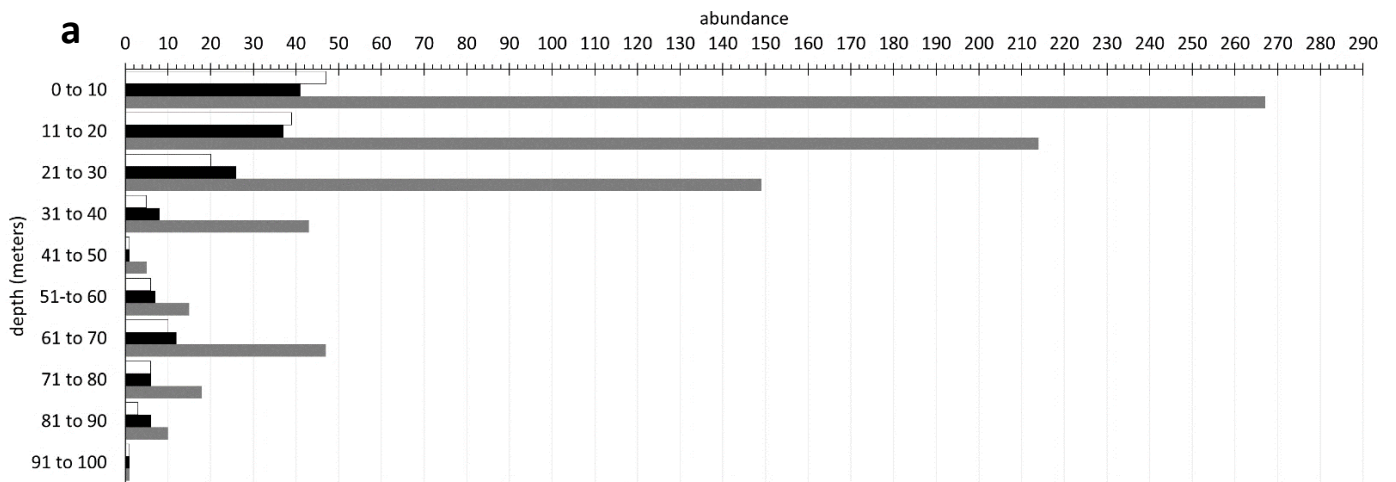
a	number of samples with pycnogonids (total number)	specimens			species			number of exclusive species	
		number	% of total	ratio per sample	Number	% of total	ratio per sample	no bias-correction	with bias correction
<b>Brushing</b>	54 (125)	443	55.2%	8.20	48	71.6%	0.89	14	1
<b>Hand-picking</b>	13 (201)	23	2.9%	1.77	12	17.9%	0.92	1	0
<b>Near-shore dredge</b>	38 (52)	162	20.2%	4.26	33	49.3%	0.87	12	1
<b>Intertidal sampling</b>	10 (116)	75	9.3%	7.50	18	26.9%	1.89	4	3
<b>Trap</b>	1 (12)	1	(negligible)	1.00	0 (juvenile)	0	0	0	0
<b>Suction sampling</b>	22 (43)	99	12.3%	4.50	23	34.3%	1.05	1	0



**Supplementary material 2.** Performance of the different sampling methods for *Madibenthos* pycnogonids. **a:** Number of species and specimens per sampling methods. The bias correction of the number of species specific to one sampling method takes into account only the species for which four specimens have been collected (so it could numerically be present in at least the four most performant approaches, *i.e.* brushing, near-shore dredge, intertidal sampling, suction sampling). **b:** Rarefaction curve produced on EstimateS v9.1.0 (Colwell 2013) for the different sampling methods between 0 and 32 m (in bold) for near-shore dredge (blue), suction sampling (green) and brushing (red). Colored areas around the curves indicate the 95% confidence interval. Note that the analysis on EstimateS only include specimens discriminated to the species level, excluding therefore unidentifiable young or poorly-preserved specimens, so the numbers is different between the table a and the figure b. **Reference:** Colwell RK 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application. 2009.







**Supplementary material 4. Depth range influence. a:** The number of pycnogonid sampling events (white), species (black) and specimens (grey) are given for each depth interval of 10 m. **b:** Relationship between number of pycnogonid sampling events by depth (10 meters intervals) and number of species. Linear regression in grey dashed line ( $\tau = 0.8837$ ,  $R^2 = 0.9691$ ,  $p\text{-value}=0.00055$ ).



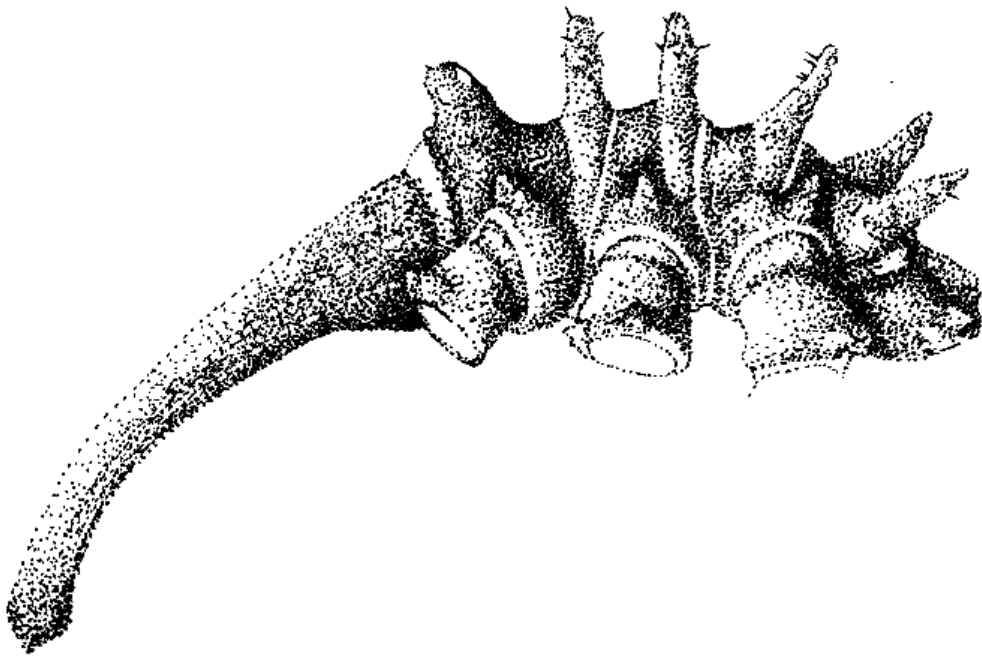
## Perspectives

D'autres régions de l'Ouest Atlantique ont été explorées par le MNHN avant la Martinique : il serait intéressant de comparer la faune martiniquaise avec les spécimens collectés en Guadeloupe (Karubenthos, 2012, 2015). Si l'on considère la faible distance entre ces deux îles (~130 km), il est étonnant de constater qu'elles partagent seulement 60-70% de leur biodiversité pour d'autres groupes d'invertébrés marins comme les Conoidea, Pectinoidea, Majoidea et Portunoidea. Ces comparaisons suggèrent ainsi de forts taux d'endémicité, aussi bien en Martinique qu'en Guadeloupe (Dirberg & Devaux, données non publiées). Cela pourrait s'expliquer par des reliefs côtiers très différents entre les deux îles ; la côte Atlantique de la Guadeloupe est en effet plus pentue que celle de la Martinique, à l'exception de la pointe Sud-Est (Terre-de-Haut et Terre-de-Bas) qui forme un plateau peu profond. Il serait intéressant de tester si les patrons de distribution des faunes sont également influencés par la géomorphologie et l'influence des masses d'eau « Caraïbes » ou Atlantique. Plus au Sud, la Guyane a aussi fait l'objet d'une mission littorale (Ile du Salut, 2014). Comparer les faunes martiniquaise et guyanaise nous donnerait des informations supplémentaires sur les « influences sud-américaines » que l'on retrouve dans les Caraïbes et dans le reste de l'Atlantique Ouest tropical. Enfin, des missions de collecte en milieu profond ont également été réalisées en Guyane (Guyane 2014) et certaines sont envisagées à court terme pour la Guadeloupe et la Martinique. Les faunes profondes étant considérées comme moins diversifiées que les faunes littorales (Costello & Chaudhary 2017), il serait intéressant de tester l'influence de ce paramètre sur la diversité des pycnogonides des Caraïbes.

Parallèlement, la problématique des espèces cryptiques mérite d'être explorée plus avant : les analyses ABGD (Puillandre et al. 2012) à partir des données moléculaires ont révélé un grand nombre de *clusters* chez les morpho-espèces *Achelia gracilis*, *Achelia sawayai*, *Ammothella* sp. 1, *Anoplodactylus micros*, *Eurycyde raphiaster*, *Nymphon* sp. 3, *Tanystylum hummelincki*, ce qui suggère l'existence d'espèces cryptiques. Ces informations pourraient être corroborées par des données morphologiques. La morphologie des spécimens de Martinique a été étudiée par les outils classiques d'observation (loupe binoculaire et microscope), ce qui ne permet pas toujours d'apprécier l'ensemble des caractères discrets (serration, denticulation des ovigères, spinulation des propodes, structure de la cuticule). Dans certains cas, l'utilisation de la microscopie électronique à balayage (MEB) pourrait s'avérer performante pour améliorer l'observation et donc l'interprétation de ces caractères (e.g. Dietz et al. 2013 ; Weis et al 2014). De plus, l'importance de l'échantillonnage a permis de détecter chez certaines espèces un important polymorphisme (e.g. les tubercules des coxae 1 d'*Eurycyde raphiaster*), qui pourrait en fait cacher des caractères diagnostiques pour l'identification des espèces au sein des complexes mis en évidence. L'utilisation des outils de morphométrie, combinée aux séquences d'ADN déjà produites, pourrait par ailleurs faire émerger les caractères utiles à la caractérisation d'un certain nombre de ces taxons. Jusqu'à maintenant, les approches de morphométrie menées sur les pycnogonides se sont limitées à quelques structures étudiées sur des spécimens de grande taille (espèces antarctiques

#### Chapitre IV. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (Petites Antilles Françaises)

ou subantarctiques) (e.g. Dietz et al. 2013 ; Weis et al. 2014) : taille relative des articles des pattes par rapport au corps, taille du proboscis, taille de l'abdomen. Faire des analyses similaires sur des spécimens tropicaux, bien plus petits (Stock 1986), pourrait poser un défi supplémentaire. D'autres caractères que ceux déjà utilisés dans les références antérieures pourraient s'avérer également utiles, mais peuvent poser des difficultés techniques supplémentaire : par exemple, la mesure du tubercule oculaire d'*Ammothella* sp. 1, qui montre un certain polymorphisme, nécessite une prise de vue standardisée en vue latérale ou frontale, ce qui est difficile à mettre en place pour des animaux dont la longueur du tronc ne dépasse pas 1 mm. Du fait de la petite taille de ces spécimens, ainsi que les risques de dessiccation plus importants les approches 2D (e.g. Mazancourt et al. 2017), semblent mieux adaptées que les approches 3D (AST-RX ou scan surfacique).



**CONCLUSION**

*Recto* : *Pycnogonum* sp., (« *il dottore della peste* »), potentielle nouvelle espèce, spécimen du Mozambique. Vue latérale du corps.

## I. Résumé des principaux résultats

Cette thèse repose sur une approche pluridisciplinaire autour de la biodiversité des pycnogonides : l'origine des pantopodes, leur histoire évolutive et leur diversité actuelle. En s'appuyant sur les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, elle contribue à notre connaissance des pycnogonides sur plusieurs points :

1. Diversité passée des pantopodes (chapitre I) :
  - Deux nouveaux fossiles de pycnogonides sont décrits, et sept autres sont illustrés, contribuant ainsi à enrichir le registre fossile encore très lacunaire du taxon ;
  - Les pantopodes étaient probablement présents au Jurassique aussi bien dans des environnements très profonds (fossiles de La Voulte-sur-Rhône ; Charbonnier et al. 2007a, b) que dans des environnements moins profonds (fossiles de Solnhofen). Aucun fossile de pycnogonide non pantopode n'est trouvé parmi les plus de 60 spécimens (et au moins 5 espèces) du Jurassique collectés à ce jour, ce qui suggère que la transition d'une faune non pantopode vers une faune pantopode s'est produite durant le hiatus de 250 MA entre le Dévonien inférieur et le Jurassique moyen ;
  - Tous les pantopodes qui ont pu être identifiés sont rattachés à des familles actuelles, au nombre de quatre en comptant les spécimens décrits par Charbonnier et al. (2007) : Ammotheidae (?), Ascorhynchidae, Colossendeidae et Endeidae. Cela suggère que les pantopodes étaient non seulement présents au Jurassique, mais aussi que la diversification qui est à l'origine de la faune actuelle (*crown-group*) avait, en partie au moins, déjà eu lieu.
2. Phylogénie et biodiversité des Ammotheidae (chapitre II) :
  - La famille des Ammotheidae forme un groupe monophylétique, mais la position de la famille des Rhynchothoracidae au sein ou au-dehors de ce taxon reste irrésolue ;
  - Les Ammotheidae comprennent deux sous-familles, les Ammotheinae et les Achelinae ;
  - Plusieurs propositions de révision de la taxonomie des Ammotheidae sont suggérées : synonymie des genres *Acheliana* avec *Ammothea* ; nouvelle assignation de l'espèce *Cilunculus gracilis* au genre *Ammothella* ; description du genre *Teratonotum* ; exclusion de l'espèce *Ammothella biunguiculata* du genre *Ammothella* ; et nécessité de réviser le genre *Achelia* ;
  - Le marqueur CO1 montre de nombreuses inversions du biais de composition en bases, notamment au niveau des Achelinae qui semblent avoir subi plusieurs inversions successives au cours de leur histoire évolutive ;



- Les données morphologiques et moléculaires (gène CO1) suggèrent que la diversité des Ammotheidae, notamment dans l'Indo-Pacifique, est méconnue et sous étudiée.
3. Phylogénie sur le génome mitochondrial (chapitre III) :
- Les pycnogonides présentent de nombreux types d'organisation du génome mitochondrial, caractérisés notamment par différents ordres des gènes des ARNt. Ces arrangements permettent de révéler certains clades : e.g. l'orientation du gène de l'ARNt-P chez les *Eurycyde*, la position des gènes des ARNt-Q, -M, -I chez les Colossendeidae, la position des gènes des ARNt-N, -P, -Q chez le clade [Callipallenidae + Nymphonidae] ;
  - Les Ammotheidae sont retrouvés en groupe frère des Pallenopsidae. Le clade [Ammotheidae, Pallenopsidae] est lui-même retrouvé en groupe frère des Endeidae et des Phoxichilidiidae ;
  - Deux évènements de radiation évolutive, l'un à la base des pycnogonides, l'autre à la base du clade [Nymphonidae + Callipallenidae], sont suggérés.
4. Biodiversité des pycnogonides de Martinique (chapitre IV) :
- 73 espèces de pycnogonides sont maintenant connues de Martinique, contre 20 seulement avant cette étude ;
  - L'exploration de la diversité des pycnogonides nécessite un important effort de collecte sur le terrain. Leur petite taille et leur discrétion impliquent l'utilisation de méthodes de collecte adaptées (e.g. brossage, drague, suceuse) ; leur rareté et les possibles spécificités écologiques de certaines espèces nécessitent un échantillonnage intensif et sur de grandes échelles géographiques ; les difficultés taxonomiques de ce groupe, notamment en lien avec la forte proportion d'espèces potentiellement cryptiques, incitent à une utilisation systématique des données de *barcoding* avec une approche de taxonomie intégrative ;
  - La diversité des pycnogonides en Martinique est vraisemblablement plus importante que les 73 espèces actuellement recensées. Nos estimations suggèrent plutôt 95 à 98 espèces, et cela sans même prendre en compte les habitats non prospectés (e.g. le milieu interstitiel) et les potentielles espèces cryptiques (11 cas possibles identifiés) ;
  - La diversité des pycnogonides de l'Atlantique ouest tropical reste encore largement à explorer.

## II. Discussion et perspectives générales

### A. Origine des pantopodes et diversification

Les pantopodes se sont peut-être diversifiés entre le Dévonien inférieur et le Jurassique moyen, comme semble le montrer le registre fossile. Il est pour le moment difficile d'être plus précis. La plupart des phylogénies obtenues (Arango & Wheeler 2007 ; Arabi et al. 2010 ; Sabroux et al. 2017) montrent une longue branche par laquelle les pantopodes s'insèrent au sein des arthropodes, ce qui suggère une diversification récente par rapport à l'origine des pycnogonides (e.g. Arango 2003), certains auteurs privilégiant même l'hypothèse d'une diversification au Mésozoïque (Charbonnier et al. 2007b ; Arabi et al. 2010). Les relations interfamiliales peu soutenues peuvent également être le signe d'une diversification rapide (radiation), qui n'aurait pas laissé suffisamment de temps pour que s'installe des synapomorphies (Ropiquet et al. 2009). Mais cette hypothèse ne peut être testée que selon certaines conditions : (i) un registre fossile plus riche, notamment pour mieux connaître la diversité des pycnogonides durant la période charnière entre le Dévonien et le Jurassique, et apporter de nouveaux points de calibrations pour la datation des arbres ; et (ii) la production d'une phylogénie robuste et répétée, grâce à l'utilisation combinée et massive de marqueurs mitochondriaux et nucléaires sur une grande diversité taxonomique.

L'absence de calcification de la cuticule des pycnogonides ainsi que leur fragilité limitent les découvertes de fossiles de pycnogonides en dehors des *Konservat lagerstätten*, qui restent donc les sites à privilégier. Par exemple, le bassin du sud-ouest de la Chine présente de nombreux fossiles marins du Trias, notamment sur le site de Luoping (Yunnan) où des fossiles de limules, de crustacés et mêmes de méduses ont été retrouvés (Hu et al. 2011 ; Benton et al. 2013). Les conditions supposées de la fossilisation sur le site de Luoping sont proches de celles décrites à Solnhofen : il s'agit de calcaires formés dans des conditions d'anoxie, au centre d'un paysage marin où des traces de vie (bioturbation) ont été retrouvées (Benton et al. 2013). Rien ne s'oppose donc à ce que des pycnogonides y soient conservés. Les datations sur les conodontes indiquent que le site date de l'Asinien (c.a. 245 MA ; Zhang et al. 2009), soit moins de 10 MA après les événements du Permien-Trias, une période tout particulièrement intéressante puisqu'elle a notamment été à l'origine de l'extinction de deux grands groupes d'arthropodes marin, les trilobites et les euryptérides (Erwin 1994 ; Tetlie 2007 ; Lerosey-Aubril & Feist 2012), mais a aussi contribué à la diversification des malacostracés (Hull 2015) Cependant, de nombreux autres événements de crise peuvent également être envisagés : par exemple, le Toarcien (Jurassique inférieur, c.a. 180 MA) a connu un événement d'anoxie

océanique qui a affecté la faune marine (e.g. Vörös 2002), et la crise Trias-Jurassique a impacté fortement certains groupes qui font partie des proies des pycnogonides actuels (Dietz et al. 2018), comme les coraux ou les éponges (Hull 2015).

Un registre fossile plus fourni est aussi un prérequis indispensable pour envisager de réaliser des datations moléculaires, car seuls des fossiles bien datés et correctement positionnés par rapport au taxon actuels peuvent être utilisés comme points de calibration. Ces approches nécessitent cependant que la répartition temporelle et taxonomique de ces fossiles permette de « cerner » la période et les nœuds de diversification supposée, et il est même fortement recommandé de renseigner un âge maximal de divergence, ce qui est particulièrement difficile (Laurin 2012), *a fortiori* avec un registre fossile aussi pauvre. Il est également nécessaire de replacer ces spécimens dans la taxonomie du groupe, soit par une hypothèse taxonomique solide, soit de les intégrer dans une matrice de caractères pour que leur position soit résolue par analyse phylogénétique (Donoghue & Yang 2016). Dans les deux cas, une bonne préservation des caractères est nécessaire pour permettre l'identification et/ou le codage des caractères des fossiles dans une matrice. Pour le moment, le manque de données sur les fossiles de pycnogonides est un problème majeur (e.g. Siveter et al. 2004). Par ailleurs, la plupart des caractères diagnostiques sont portés sur les appendices céphaliques, dont la conservation est souvent problématique (Charbonnier et al. 2007b).

Une autre condition *sine qua non* à la production de datations moléculaires est évidemment la reconstruction de phylogénies soutenues. Celles-ci doivent être réalisées avec un large échantillonnage taxonomique afin de casser les longues branches, et une diversité de marqueurs intégrant le génome mitochondrial et plusieurs marqueurs nucléaires. Le jeu de données mitochondrial que nous avons produit est un bon point de départ puisqu'il produit 103 références pour neuf des onze familles de pycnogonides, et une bonne représentativité générique et géographique. Il facilitera donc l'assemblage de nouveaux génomes mitochondriaux séquencés par des approches similaires (*shotgun*), ce qui permettra d'accélérer le processus de production de données. Le champ du séquençage du génome nucléaire est quant à lui encore à explorer, mais sera très certainement investi dans les années qui viennent, puisque des jeux de données transcriptomiques non publiés sont déjà produits ou en cours de production (Dietz et al. 2018).

## B. Description de la diversité et phylogénie

Plusieurs problèmes concernant la taxonomie des pantopodes ont été soulevés au cours de cette thèse. Le besoin de révision du genre *Cilunculus*, dont le caractère diagnostique, le « capuchon », semble avoir été acquis indépendamment chez différents groupes d'Ammonotheidae ; des problèmes de synonymie, notamment en ce qui concerne les genres polymères (notamment *Pentapycnon* et *Decolopoda*), mais aussi certains genres rares comme les *Acheliana*, qui forment un groupe d' « *Ammonothea* » connu seulement de Madagascar ; l'abondance d'espèces cryptiques et l'existence de plusieurs complexes d'espèces (e.g. *Achelia* groupe *sawayai*). D'autres problèmes qui ne sont pas abordés dans le cadre de cette thèse peuvent aussi être cités, notamment le cas des espèces à large répartition, aussi bien côtières (e.g. *Anoplodactylus batangensis*, *Rhynchothorax mediterraneus*) (Stock 1974 ; Müller & Krapp 2009) que profondes (e.g. *Colossendeis macerrima*, *Bathypallenopsis mollissima*) (Bamber 2010). A plus long terme, les approches phylogénétiques combinées aux outils de délimitation d'espèces sont susceptibles de résoudre ces difficultés taxonomiques. Mais est-il possible aujourd'hui de proposer une révision de la taxonomie des pycnogonides ?

Le matériel mis à disposition des taxonomistes reste limité, d'autant plus si l'on souhaite utiliser les données moléculaires (puisque seuls les spécimens collectés il y a moins de 6-8 ans semblent encore utilisables dans cette perspective). Mais la plupart des spécimens qui sont collectés de nos jours proviennent de l'océan Austral, et sont pour la plupart des espèces de grande taille. Pourtant, les approches phylogénétiques dépendent en grande partie de la richesse et de la diversité de l'échantillonnage. Au niveau inter-familial, l'introduction des Austrodecidae et Rhynchothoracidae dans les phylogénies s'avérera certainement cruciale : les Austrodecidae ont peut-être divergé très tôt au sein des pycnogonides (Arabi et al. 2010 ; Sabroux et al. 2017), et revêtent donc une grande importance pour résoudre les relations basales du groupe ; la question de la position des *Rhynchothorax* au sein des pycnogonides est la principale interrogation qui reste en lien avec la monophylie des Ammonotheidae (Arango & Wheeler 2007 ; Nakamura et al. 2007). Ces deux familles seront ainsi peut-être déterminantes pour casser les longues branches (e.g. Nymphonidae + Callipallenidae). Au sein des familles, la grande diversité des genres et des espèces doit être mieux représentée. Nos observations sur la phylogénie des Ammonotheidae (chapitre II et III) montrent par exemple en quoi un échantillonnage riche en espèces permet de contrecarrer les artefacts de reconstruction dus au biais de composition en bases du génome mitochondrial. D'une manière générale, les taxons qui posent le plus de problèmes dans nos phylogénies (Ammonotheidae, Ascorhynchidae et

Callipallenidae) sont les groupes les plus diversifiés parmi les pycnogonides, et un grand nombre de genres, et *a fortiori* d'espèces manquent à l'appel dans les analyses phylogénétiques publiées jusqu'à présent. Enfin, certains de ces taxons rares, jamais intégrés dans les phylogénies portent des combinaisons de caractères originales (e.g. *Parapnymphon*, ou les « *Ascorhynchoidea incertae sedis* » *sensu* Bamber et al. (2018)), et leur étude moléculaire semble indispensable à la résolution des difficultés taxonomiques qui les entourent.

### III. Regard optimiste sur l'avenir de l'étude des pycnogonides

Les pycnogonides connaissent depuis une dizaine d'années un regain d'intérêt. Cela se traduit par le fleurissement de la littérature sur la phylogénie (e.g. Arango & Wheeler 2007 ; Arabi et al. 2010), la génétique des populations (e.g. Arango et al. 2010 ; Soler-Membrives et al. 2017), la taxonomie intégrative (e.g. Krabbe et al. 2010 ; Dietz et al. 2013, 2015 ; Weis et al. 2014), le développement (e.g. Brenneis et al. 2017, 2018) ; et plus généralement sur la biologie (e.g. Lane et al. 2017 ; Dietz et al. 2018 ; Lehmann et al. 2018). Ces questions sont intimement liées à l'exploration de la biodiversité, puisque (i) ces études reposent sur le matériel disponible et (ii) toute étude en biologie comparative doit se faire dans un cadre taxonomique bien défini. Il semble donc probable que ce regain d'intérêt pour les pycnogonides participe à motiver les organisateurs d'expéditions à collecter ces animaux, et contrecarre le ralentissement de l'exploration de la faune (fig. 8). Ajoutons à cela que le contexte actuel est excellent pour le développement de l'exploration de la biodiversité (Costello et al. 2013 ; Raupach et al. 2016), grâce au développement d'outils de plus en plus performant et diversifiés (e.g. barcoding ; Hebert et al. 2003 ; turbotaxonomie Butcher et al. 2012 ; méthodes de visualisation et de reconstruction 3D ; e.g. Clément et al. 2012) et un nombre croissant de taxonomistes, qui peuvent partager ou stocker de plus en plus facilement leurs données (Wheeler 2004 ; Costello et al. 2013). D'ailleurs, il n'est pas anodin que deux thèses sur la taxonomie des pycnogonides soient actuellement en préparation en Corée du Sud et au Mexique.

Il n'est donc pas illusoire d'espérer que les prochaines années connaissent un développement important de l'étude des pycnogonides et de l'exploration de leur biodiversité. Certaines grandes questions sont d'ailleurs propices à intéresser un grand nombre de scientifiques : par exemple, la position phylogénétique des pycnogonides reste l'un des plus grands mystères à l'échelle de la phylogénie des arthropodes ; et le mode de reproduction et de développement des Colossendeidae, toujours inconnu, représente un défi majeur de

l'exploration des faunes abyssales. Dans cette thèse, nous avons tenté de montrer en quoi l'étude des pycnogonides représente même un intérêt scientifique majeur dans le cadre des sciences naturelles : (i) les pycnogonides représentent peut-être un exemple de taxon relique, dont la diversité aurait été fortement réduite à un moment durant le hiatus Permien-Jurassique, avant que la lignée survivante, les pantopodes, ne se diversifie pour former le type de faune que l'on connaît aujourd'hui. (ii) Parce que ce qu'ils sont ubiquistes, sous-étudiés et nécessitent d'importants moyens pour être collectés en abondance, les pycnogonides sont d'excellents indicateurs de la connaissance des taxons marins orphelins et négligés d'une région donnée, et peuvent permettre d'orienter les prochaines missions d'exploration, même dans des régions que l'on pensait bien connues. (iii) Enfin, l'hétérogénéité de l'évolution de leur génome mitochondrial leur donne toutes les qualités d'un taxon modèle pour étudier l'impact des réarrangements et des variations de biais sur les reconstructions phylogénétiques, et peut-être pour en comprendre les mécanismes.



## Références bibliographiques

---

**Abelson, H. T., Johnson, L. F., Penman, S. T., & Green, H. (1974)** - Changes in RNA in relation to growth of the fibroblast: II. The lifetime of mRNA, rRNA, and tRNA in resting and growing cells. *Cell*, 1(4): 161-165.

**Akaike, H. (1973)**. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In *Selected papers of Hirotugu Akaike*. Springer, New York, NY.

**Albano, P.G., Sabelli, B., & Bouchet, P. (2011)** - The challenge of small and rare species in marine biodiversity surveys: microgastropod diversity in a complex tropical coastal environment. *Biodiversity Conservation*, 20(13): 3223-3237.

**Allison, P. A. (1986)** - Soft-bodied animals in the fossil record: The role of decay in fragmentation during transport. *Geology*, 14(12): 979-981.

**Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., de Bruijn, M. H., Coulson, A. R., Drouin, J., Eperon, I. C., Nierlich, D. P., Roe, B. A., Sanger, F., Schreier, P. H., Smith A. J. H., Staden, R., & Young, L. G. (1981)** - Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290(5806): 457.

**Appeltans, W., Ah Yong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N., Bamber, R., Barber, A., Bartsch, I., Berta, A., Błażewicz-Paszkowycz, M., ... Costello, M. J. (2012)** - The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology*, 22(23): 2189-2202.

**Arabi, J. (2010)** - Phylogénie des Chelicerata et étude des taux de substitution dans leurs gènes mitochondriaux et nucléaires. Thèse de doctorat. Paris, Muséum national d'histoire naturelle.

**Arabi, J., Cruaud, C., Couloux, A., & Hassanin, A. (2010)** - Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: sea spiders (Pycnogonida) as a case study. *Comptes Rendus Biologies*, 333(5): 438-453.

**Arabi, J., Judson, M. L., Deharveng, L., Lourenço, W. R., Cruaud, C., & Hassanin, A. (2012)** - Nucleotide composition of CO1 sequences in Chelicerata (Arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution*, 74(1-2): 81-95.

**Arango, C. P. (2002)** - Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) - *Organisms Diversity & Evolution*, 2(2): 107-125.



- Arango, C. P. (2003)** - Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular phylogenetics and evolution*, 28(3): 588-600.
- Arango, C. P., & Wheeler, W. C. (2007)** - Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics*, 23(3): 255-293.
- Arango, C. P., Soler-Membrives, A., & Miller, K. J. (2011)** - Genetic differentiation in the circum-antarctic sea spider *Nymphon australe* (Pycnogonida; Nymphonidae). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(1-2): 212-219.
- Arango, C. P., & Linse, K. (2015)** - New *Sericosura* (Pycnogonida: Ammotheidae) from deep-sea hydrothermal vents in the Southern Ocean. *Zootaxa*, 3995: 37-50.
- Arnaud, F. (1971a)** - *Acheliana tropicalis* n. gen., n. sp., pycnogonide des récifs coralliens du sud-ouest de Madagascar. *Beaufortia*, 18(241): 199-204.
- Arnaud, F. (1971b)** - Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 2. Redescription de *Pycnogonum madagascariensis* Bouvier, 1911. *Téthys*, Suppl. 1 : 161-163.
- Arnaud, F. (1972)** - Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar 3. Famille des Callipallenidae. *Téthys*, Suppl. 3 : 157-64.
- Arnaud, F. (1973)** - Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 4. Colossendeidae, Phoxichilidiidae et Endeidae. *Téthys*, 4(4): 953-960.
- Arnaud, F. (1978)** - A new species of *Ascorhynchus* (Pycnogonida) found parasitic on an opisthobranchiate mollusc. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63(1-2): 99-104.
- Arnaud, F., & Bamber, R. N. (1987)** - The biology of Pycnogonida. In *Advances in marine Biology*, Academic Press. Vol. 24, pp. 1-96.
- Arnaud, F., & Child, C. A. (1988)** - The South African Museum's Meiring Naude cruises. Part 17. Pycnogonida. *Annals of the South African Museum*, 98(6): 121-187.
- Arnaud, F., & Krapp, F. (1990)** - The genus *Rhynchothorax* (Pycnogonida) in the Mediterranean Sea. *Beaufortia*, 41(1): 1-7.
- Audo, D., Schweigert, G., Martin, J. P. S., & Charbonnier, S. (2014)** - High biodiversity in Polychelida crustaceans from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Geodiversitas*, 36(4): 489-525.

- Bain, B. A., & Govedich, F. R. (2004)** - Courtship and mating behavior in the Pycnogonida (Chelicerata: Class Pycnogonida): a summary. *Invertebrate reproduction & development*, 46(1): 63-79.
- Bamber, R. N. (2007a)** - Pycnogonida of New Caledonia. *Compendium of marine species of New Caledonia. Documents Scientifiques et Techniques*, 117: 255-257.
- Bamber, R. N. (2007b)** - A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda). *Zootaxa*, 1668(1): 295-312.
- Bamber, R. N. (2010)** - Sea-spiders (Pycnogonida) of the North-east Atlantic: Keys and Notes for the Identification of the Species. In *Synopses of the British Fauna*. J. H. Crothers and P. J. Hayward Eds. Linnean Society of London, 5: 1-249.
- Bamber, R. N. (2012)** - Anthropogenic spread of the immigrant sea-spider *Ammothea hilgendorffii* (Arthropoda: Pycnogonida: Ammotheidae) in UK waters. *Marine Biodiversity Records*, 5: e78.
- Bamber, R. N., El Nagar, A., & Arango, C. (2018)** - Pycnobase: World Pycnogonida Database. Internet: <http://www.marinespecies.org/pycnobase> (04/10/2018).
- Barthel, K. W., Swinburne, N. H. M., & Morris, S. C. (1990)** - Solnhofen. CUP Archive.
- Behura, S. K. (2007)** - Analysis of nuclear copies of mitochondrial sequences in honeybee (*Apis mellifera*) genome. *Molecular biology and evolution*, 24(7): 1492-1505.
- Benton, M. J., Zhang, Q., Hu, S., Chen, Z. Q., Wen, W., Liu, J., Huang, J., Zhou, C., Xie, T., Tong, J., & Choo, B. (2013)** - Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. *Earth-Science Reviews*, 125: 199-243.
- Bergsten, J. (2005)** - A review of long-branch attraction. *Cladistics*, 21(2): 163-193.
- Bergström, J., Stürmer, W., & Winter, G. (1980)** - *Palaeoisopus*, *Palaeopantopus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, 54(1-2): 7-54.
- Bogomolova, E. V. (2007)** - Larvae of three sea spider species of the genus *Nymphon* (Arthropoda: Pycnogonida) from the White Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 33(3): 145-160.

- Boore, J. L., & Brown, W. M. (1998)** - Big trees from little genomes: mitochondrial gene order as a phylogenetic tool. *Current opinion in genetics & development*, 8(6): 668-674.
- Boore, J. L., Lavrov, D. V., & Brown, W. M. (1998)** - Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, 392(6677): 667.
- Bouchet, P., Lozouet, P., Maestrati, P., & Heros, V. (2002)** - Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 75(4): 421-436.
- Bourdillon, A. (1955)** - Les pycnogonides de la croisière 1951 du «Président Théodore Tissier». *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 19(4): 581-609.
- Bouvier, E. L. (1910)** - Les Pycnogonides à cinq paires de pattes recueillis par la Mission antarctique Jean Charcot à bord du "Pourquoi Pas?". *Comptes Rendus des Séances Hebdomadaires de l'Académie des Sciences (Paris)* 151 : 26-32.
- Bouvier, E. L. (1911)** - Observations sur les Pycnogonomorphes et principalement sur le *Pentapycnon geayi*, espèce tropicale à dix pattes. *Comptes Rendus Hebdomadaires de Séances de l'Académie des Science (Paris)* 152 : 491-494.
- Bouvier, E. L. (1917)** - Pycnogonides provenant des campagnes scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco (1885-1913). *Résumé Campagnes Scientifiques accomplies sur son Yacht par Albert Ier Prince Souverain de Monaco*, 51: 1-56.
- Bouvier, E. L. (1923)** - Pycnogonides. *Faune de France*, 7: 1-69.
- Brenneis, G., Ungerer, P., & Scholtz, G. (2008)** - The chelifores of sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) are the appendages of the deutocerebral segment. *Evolution & development*, 10(6): 717-724.
- Brenneis, G., & Scholtz, G. (2014)** - The 'ventral organs' of Pycnogonida (Arthropoda) are neurogenic niches of late embryonic and post-embryonic nervous system development. *PloS one*, 9(4): e95435.
- Brenneis, G., Bogomolova, E. V., Arango, C. P., & Krapp, F. (2017)** - From egg to "no-body": an overview and revision of developmental pathways in the ancient arthropod lineage Pycnogonida. *Frontiers in zoology*, 14(1): 6.

- Brenneis, G., Scholtz, G., & Beltz, B. S. (2018)** - Comparison of ventral organ development across Pycnogonida (Arthropoda, Chelicerata) provides evidence for a plesiomorphic mode of late neurogenesis in sea spiders and myriapods. *BMC evolutionary biology*, 18(1): 47.
- Brewer, M. S., Sierwald, P., & Bond, J. E. (2012)** - Millipede taxonomy after 250 years: classification and taxonomic practices in a mega-diverse yet understudied arthropod group. *PLoS One*, 7(5), e37240.
- Briggs, D. E. (1995)** - Experimental taphonomy. *Palaios*, 10(6): 539-550.
- Brown, T. A., & Clayton, D. A. (2006)** - Genesis and wanderings: origins and migrations in asymmetrically replicating mitochondrial DNA. *Cell Cycle*, 5(9): 917-921.
- Brusca, R. C., & Brusca, G. J. (2003)** - Invertebrates 2nd edition. Sunderland, MA.
- Budd, G. E. (2002)** - A palaeontological solution to the arthropod head problem. *Nature*, 417(6886): 271.
- Budd, G. E., & Telford, M. J. (2005)** - Evolution: along came a sea spider. *Nature*, 437(7062): 1099.
- Burger, G., Gray, M. W., & Lang, B. F. (2003)** - Mitochondrial genomes: anything goes. *Trends in genetics*, 19(12): 709-716.
- Butcher, B. A., Smith, M. A., Sharkey, M. J., & Quicke, D. L. (2012)** - A turbo-taxonomic study of Thai *Aleiodes* (*Aleiodes*) and *Aleiodes* (*Arcaleiodes*) (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) based largely on COI barcoded specimens, with rapid descriptions of 179 new species. *Zootaxa*, 3457(1): 232.
- Cano, E., & López-González, P. J. (2013)** - Two new species of *Ammothea* (Pycnogonida, Ammotheidae) from Antarctic waters. *Helgoland marine research*, 67(2): 337.
- Carapelli, A., Torricelli, G., Nardi, F., & Frati, F. (2013)** - The complete mitochondrial genome of the Antarctic sea spider *Ammothea carolinensis* (Chelicerata; Pycnogonida) - *Polar biology*, 36(4): 593-602.
- Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J. P., & Hantzpergue, P. (2007a)** - The La Voulte Lagerstätte (Callovian): evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 250(1-4): 216-236.

- Charbonnier, S., Vannier, J., & Riou, B. (2007b)** - New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1625): 2555-2561.
- Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., & Gaillard, C. (2009)** - Ecological significance of the arthropod fauna from the Jurassic (Callovian) La Voulte Lagerstätte. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55(1): 111-132.
- Chen, J., Waloszek, D., & Maas, A. (2004)** - A new “great appendage” arthropod from the Lower Cambrian of China and homology of chelicerate chelicerae and raptorial antro-ventral appendages. *Lethaia* 37(1): 3-20.
- Chen, D. S., Jin, P. Y., & Hong, X. Y. (2014)** - The complete mitochondrial genome of *Tetranychus truncatus* Ehara (Acari: Tetranychidae) - Mitochondrial DNA Part A, 27(2): 1480-1481.
- Child, C. A. (1982)** - Deep-sea Pycnogonida from the North and South Atlantic basins. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 349: 1-54.
- Child, C. A. (1988a)** - Pycnogonida of the western Pacific islands, III: recent Smithsonian-Philippine expeditions. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 468: 1-32.
- Child, C. A. (1988b)** - Pycnogonida from Aldabra atoll. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 8: 45-78.
- Child, C. A. (1992)** - Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises* 9: 1-86
- Child, C. A. (1994a)** - Antarctic and Subantarctic Pycnogonida: 1. The Family Ammotheidae. *Biology of the Antarctic seas XXIII. Antarctic research series*, 63: 1-48.
- Child, C. A. (1994b)** - Antarctic and Subantarctic Pycnogonida: 2. The Family Austrodecidae. *Biology of the Antarctic seas XXIII. Antarctic research series*, 63: 49-99.
- Child, C. A. (1995a)** - Antarctic and Subantarctic Pycnogonida: 4. The families Colossendeidae and Rhynchothoracidae. *Biology of the Antarctic seas XXIV. Antarctic research series*, 69: 69-111.
- Child, C. A. (1995b)** - Antarctic and Subantarctic Pycnogonida 5: The families Pycnogonidae, Phoxichilidiidae, Endeididae, and Callipallenidae, including the Genus *Pallenopsis*. *Biology of the Antarctic seas XXIV. Antarctic research series*, 69: 69-111.

- Child, C. A. (2004)** - Some Pycnogonida from the western Caribbean with descriptions of three new species. *Bulletin of Marine Science*, 74(1): 143-161.
- Child, C. A., & Segonzac, M. (1996)** - *Sericosura heteroscela* and *S. cyrtoma*, new species, and other Pycnogonida from Atlantic and Pacific hydrothermal vents, with notes on habitat and environment. *Oceanographic Literature Review*, 6(44): 617-618.
- Clayton, D. A. (1982)** - Replication of animal mitochondrial DNA. *Cell*, 28(4): 693-705.
- Clément G., Garcia-Sanz M., Goussard F., Balzeau A. (2012)** - The AST-RX platform: a new efficient micro-CT facility for the paleontology community. 4ème Symposium Georges Cuvier, Octobre 8-12, 2012, Montbéliard, France.
- Collins, E. E., Galaska, M. P., Halanych, K. M., & Mahon, A. R. (2018)** - Population Genomics of *Nymphon australe* Hodgson, 1902 (Pycnogonida, Nymphonidae) in the Western Antarctic. *The Biological Bulletin*, 234(3): 000-000.
- Colwell, R. K., (2013)** - EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2 User's Guide and application 2009.
- Costello, M. J., May, R. M., & Stork, N. E. (2013)** - Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, 339(6118): 413-416.
- Costello, M. J., & Chaudhary, C. (2017)** - Marine biodiversity, biogeography, deep-sea gradients, and conservation. *Current Biology*, 27(11): R511-R527.
- Crampton-Platt, A., Timmermans, M. J., Gimmel, M. L., Kutty, S. N., Cockerill, T. D., Vun Khen, C., & Vogler, A. P. (2015)** - Soup to tree: the phylogeny of beetles inferred by mitochondrial metagenomics of a Bornean rainforest sample. *Molecular biology and evolution*, 32(9): 2302-2316.
- Delsuc, F., Phillips, M. J., & Penny, D. (2003)** - Comment on "Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic?". *Science*, 301 (5639): 1482.
- Dencker, D. V. (1974)** - Das Skelettmuskelsystem von *Nymphon rubrum* Hodge, 1862 (Pycnogonida: Nymphonidae) - *Zoologische Jahrbücher Abteilung Anatomie*, 93: 272-287.
- Dietz, L., Mayer, C., Arango, C. P., & Leese, F. (2011)** - The mitochondrial genome of *Colossendeis megalonyx* supports a basal position of Colossendeidae within the Pycnogonida. *Molecular phylogenetics and evolution*, 58(3): 553-558.

- Dietz, L., Krapp, F., Hendrickx, M. E., Arango, C. P., Krabbe, K., Spaak, J. M., & Leese, F. (2013)** - Evidence from morphological and genetic data confirms that *Colossendeis tenera* Hilton, 1943 (Arthropoda: Pycnogonida): does not belong to the *Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881 complex. *Organisms Diversity & Evolution*, 13(2): 151-162.
- Dietz, L., Pieper, S., Seefeldt, M. A., & Leese, F. (2015)** - Morphological and genetic data clarify the taxonomic status of *Colossendeis robusta* and *C. glacialis* (Pycnogonida) and reveal overlooked diversity. *Arthropod Systematics Phylogeny*, 73(1): 107-28.
- Dietz, L., Dömel, J. S., Leese, F., Lehmann, T., & Melzer, R. R. (2018)** - Feeding ecology in sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida): what do we know? *Frontiers in Zoology*, 15(1): 7.
- Donoghue, P. C., & Yang, Z. (2016)** - The evolution of methods for establishing evolutionary timescales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371(1699): 20160020.
- Dohrn, A. (1881)** - Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Monographie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 3: 1-252.
- Dowton, M., Castro, L. R., & Austin, A. D. (2002)** - Mitochondrial gene rearrangements as phylogenetic characters in the invertebrates: The examination of genome “morphology”. *Invertebrate Systematics*, 16(3): 345 - 56.
- Dunlop, J. A., & Arango, C. P. (2004)** - Pycnogonid affinities: a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43(1): 8-21.
- Dunlop, J. A., & Bechly, G. (2015)** - Kieferklauenträger (Chelicerata) - Pp. 292-298 in G. Arratia, H.-P. Schultze, H. Tischlinger, & G. Viohl (eds) Solnhofen. Ein Fenster in die Jurazeit, 1, Dr. Frederick Pfeil, Munich.
- Dunlop, J. A., Penney, D., & Jekel, D. (2015)** A summary list of fossil spiders and their relatives. In *World Spider Catalog*. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 18.5.
- Edgecombe, G. D., Wilson, G. D., Colgan, D. J., Gray, M. R., & Cassis, G. (2000)** - Arthropod cladistics: combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. *Cladistics*, 16(2): 155-203.
- Eights, J. (1835)** - Description of a new animal belonging to the Arachnides of Latreille; discovered in the sea along the shores of the New South Shetland Islands. *Boston Journal of Natural History*, 1 (2): 203-206.

- Erwin, D. H. (1994)** - The Permo-Triassic extinction. *Nature*, 367(6460): 231.
- Fenn, J. D., Song, H., Cameron, S. L., & Whiting, M. F. (2008)** - A preliminary mitochondrial genome phylogeny of Orthoptera (Insecta) and approaches to maximizing phylogenetic signal found within mitochondrial genome data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(1): 59-68.
- Firstman, B. (1973)** - The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite. *Journal of Arachnology*, 1(1): 1-54.
- Fonseca, M. M., Harris, D. J., & Posada, D. (2014)** - The inversion of the control region in three mitogenomes provides further evidence for an asymmetric model of vertebrate mtDNA replication. *PloS one*, 9(9): e106654.
- Francino, M. P., & Ochman, H. (1997)** - Strand asymmetries in DNA evolution. *Trends in Genetics*, 13(6): 240-245.
- Fry, W. G. (1978)** - A classification within the pycnogonids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63(1-2): 35-58.
- Gersträcker, C.E.A. (1863)** - Pantopoda. In: Carus & Gerstaecker: *Handbuch der Zoologie*, 2: 248-350.
- Gilbert, M. T. P., Hansen, A. J., Willerslev, E., Rudbeck, L., Barnes, I., Lynnerup, N., & Cooper, A. (2003)** - Characterization of genetic miscoding lesions caused by postmortem damage. *The American Journal of Human Genetics*, 72(1): 48-61.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D., & Wheeler, W. C., (2001)** - Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413: 157-161.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D., Wheeler, W. C., & Babbitt, C. (2002)** - Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18: 5-70.
- Goddard, J. M., & Wolstenholme, D. R. (1978)** - Origin and direction of replication in mitochondrial DNA molecules from *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 75(8): 3886-3890.
- Goddard, J. M., & Wolstenholme, D. R. (1980)** - Origin and direction of replication in mitochondrial DNA molecules from the genus *Drosophila*. *Nucleic acids research*, 8(4): 741.



**Gower, J. C. (1971)** - A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4): 857-871.

**Guindon, S., Lethiec, F., Duroux, P., & Gascuel, O. (2005)** - PHYML Online—a web server for fast maximum likelihood-based phylogenetic inference. *Nucleic acids research*, 33(suppl\_2), W557-W559.

**Hassanin, A., Léger, N., & Deutsch, J. (2005)** - Evidence for multiple reversals of asymmetric mutational constraints during the evolution of the mitochondrial genome of Metazoa, and consequences for phylogenetic inferences. *Systematic biology*, 54(2): 277-298.

**Hassanin, A. (2006)** - Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Molecular phylogenetics and evolution*, 38(1): 100-116.

**Hedgpeth, J. W. (1947)** - On the evolutionary significance of the Pycnogonida. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 106(18): 1-54.

**Hedgpeth, J. W. (1948)** - The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean. *Proceedings of the United States National Museum*, 97(3216): 157-342.

**Hedgpeth, J. W. (1954)** - On the phylogeny of the Pycnogonida. *Acta zoologica*, 35(3): 193-213.

**Hedgpeth, J. W. (1955)** - Pycnogonida. In *Treatise on invertebrate paleontology, Part P, Arthropoda 2*, Moore R. C. (ed.) - Geological Society of America, Boulder and University of Kansas Press, Lawrence, 163-170.

**Hedgpeth, J. W. (1978)** - A reappraisal of the Palaeopantopoda with description of a species from the Jurassic. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63(1-2): 23-34.

**Hebert, P. D., Cywinska, A., & Ball, S. L. (2003)** - Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1512): 313-321.

**Hoek, P. P. C. (1881a)** - Report on the Pycnogonida dredged by HMS Challenger 1873-76. *Reports of the Scientific Results of the Exploring Voyage of HMS Challenger*, 3: 1-21.

**Hoek P. P. C. (1881b)** - The pycnogonids, dredged during the cruises of the Willem Barents in the years 1878 and 1879. *Niederlandisches Archiv für Zoologie. Suppl. I*, 1-28.

**Hoeksema, B. W. (2016)** - Marine biodiversity survey of St Eustatius, 2015.

- Hoeksema, B. W., Reimer, J.D., & Vonk R. (2017)** - Biodiversity of Caribbean coral reefs (with a focus on the Dutch Caribbean). *Marine Biodiversity*, 47(1): 1-10.
- Hong, J.-S., & Kim, I.-H. (1987)** - Korean pycnogonids chiefly based on the collections of the Korea Ocean Research and Development Institute. *The Korean Journal of Systematic Zoology*, 3(2): 137-164.
- Horton, T., Blazewicz-Paszkowycz, M., Staples, D. A., & Bird, G. J. (2015)** - A collection of taxonomic studies commemorating Roger N. Bamber 1949-2015) Foreword. *Zootaxa*, 3995(1): 5-19.
- Hu, S. X., Zhang, Q. Y., Chen, Z. Q., Zhou, C. Y., Lü, T., Xie, T., Wen, W., Huang, J., & Benton, M. J. (2011)** - The Luoping biota: exceptional preservation, and new evidence on the Triassic recovery from end-Permian mass extinction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1716): 2274-2282.
- Hull, P. (2015)**. Life in the aftermath of mass extinctions. *Current Biology*, 25(19) : R941-R952.
- Jager, M., Murienne, J., Clabaut, C., Deutsch, J., Le Guyader, H., & Manuel, M. (2006)** - Homology of arthropod anterior appendages revealed by Hox gene expression in a sea spider. *Nature*, 441(7092): 506.
- Jeffroy, O., Brinkmann, H., Delsuc, F., & Philippe, H. (2006)** - Phylogenomics: the beginning of incongruence? *Trends in Genetics*, 22(4): 225-231.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., & Meintjes, P. (2012)** - Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12): 1647-1649.
- Kenny, N. J., Chan, K. W., Nong, W., Qu, Z., Maeso, I., Yip, H. Y., Chan, T. F., Kwan, H. S., Holland, P. W. H., Chu, K. H. & Hui, J. H. L. (2016)** - Ancestral whole-genome duplication in the marine chelicerate horseshoe crabs. *Heredity*, 116(2): 190.
- Krabbe, K., Leese, F., Mayer, C, Tollrian, R., & Held, C. (2010)** - Cryptic mitochondrial lineages in the widespread pycnogonid *Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881 from Antarctic and Subantarctic waters. *Polar Biology*, 33(3): 281-292.
- Krøyer, H. (1840)** - Om Pycnogonidernes Forvandlinger. *Naturhistorik Tidsskrift*, Kjobenhavn, 1(3): 299-306.

- Kühl, G., Poschmann, M. & Rust, J. (2013)** - A ten-legged sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Lower Devonian Hunsrück Slate (Germany) - *Geological Magazine*, 150(3): 556-564.
- Kumar, S., Stecher, G., & Tamura, K. (2016)** - MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution*, 33(7): 1870-1874.
- Lane, S. J., Shishido, C. M., Moran, A. L., Tobalske, B. W., Arango, C. P., & Woods, H. A. (2017)** - Upper limits to body size imposed by respiratory-structural trade-offs in Antarctic pycnogonids. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 284(1865): 20171779.
- Laurin, M. (2012)** - Recent progress in paleontological methods for dating the Tree of Life. *Frontiers in genetics*, 3(130): 1-16.
- Leach, W. E. (1815)** - A tabular View of the external Characters of Four Classes of Animals, which Linné arranged under Insecta; with the Distribution of the Genera composing Three of these Classes into Orders, &c. and Descriptions of several New Genera and Species. *Transactions of the Linnean Society of London*, 11(2): 306-400.
- Lehmann, T., Heß, M., & Melzer, R. R. (2017)** - Sense organs in Pycnogonida: A review. *Acta Zoologica*, 99(3): 211-230.
- Lerosey-Aubril, R. & Feist, R. (2012)** - Quantitative approach to diversity and decline in Late Palaeozoic trilobites. In *Earth and Life*, Talent J. A. (ed). Springer, Dordrecht. Pp.535-555.
- Lindahl, T. (1993)** - Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature*, 362(6422): 709.
- Loman, J.C.C. (1908)** - Die Pantopoden der Siboga-Expedition. *Siboga Expedition*, 40: 1-88.
- Manuel, M., Jager, M., Murienne, J., Clabaut, C., & Le Guyader, H. (2006)** - Hox genes in sea spiders (Pycnogonida) and the homology of arthropod head segments. *Development Genes and Evolution*, 216(7-8): 481-491.
- Masta, S. E., McCall, A., & Longhorn, S. J. (2010)** - Rare genomic changes and mitochondrial sequences provide independent support for congruent relationships among the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) - *Molecular phylogenetics and evolution*, 57(1): 59-70.

- Maxmen, A., Browne, W. E., Martindale, M. Q., & Giribet, G. (2005)** - Neuroanatomy of sea spiders implies an appendicular origin of the protocerebral segment. *Nature*, 437(7062): 1144.
- de Mazancourt, V., Marquet, G., & Keith, P. (2017)** - The “Pinocchio-shrimp effect”: first evidence of variation in rostrum length with the environment in *Caridina* H. Milne-Edwards, 1837 (Decapoda: Caridea: Atyidae) - *Journal of Crustacean Biology*, 37(3): 249-257.
- Meyer, C. P., & Paulay, G. (2005)** - DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLoS biology*, 3(12): e422.
- Miller, J. A., Beentjes, K. K., van Helsdingen, P., & IJland, S. (2013)** - Which specimens from a museum collection will yield DNA barcodes? A time series study of spiders in alcohol. *ZooKeys*, (365): 245.
- Miloslavich, P., Díaz, J. M., Klein, E., Alvarado, J. J., Díaz, C., Gobin, J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J. J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A. C., Robertson, R., Zapata, F., Martin, A., Castillo, J., Kazandjian, A., & Ortiz, M. (2010)** - Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PloS one*, 5(8): e11916.
- Miyazaki, K., Kobayashi, Y., Toba, M., & Tsuchiya, H. (2010)** - Biology of *Nymphonella tapetis* Ohshima, 1927, a harmful pycnogonid endoparasitic on the commercial bivalve, *Ruditapes philippinarum*. In *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 28: 45-54.
- Müller, H. G. (1990)** - Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n. sp. *Bonner zoologische Beiträge*, 41(3/4): 277-285.
- Müller, H. G. (1993)** - World catalogue and bibliography of the recent Pycnogonida. *Wissenschaftlicher Verlag, Laboratory for Tropical Ecosystems Research & Information Service: Wetzlar*. ISBN 3-930311-07-0. 405 pp.
- Müller, H. G., & Krapp, F. (2009)** - The pycnogonid fauna (Pycnogonida, Arthropoda) of the Tayrona National Park and adjoining areas on the Caribbean coast of Colombia. *Zootaxa*, 2319: 1-138.
- Munilla, T. (1999)** - Evolución y filogenia de los picnogónidos. *Boletín de la SEA*, (26): 273-279.
- Munilla, T., & Membrives, A. S. (2009)** - Check-list of the pycnogonids from Antarctic and sub-Antarctic waters: zoogeographic implications. *Antarctic Science*, 21(2): 99-111.

- Munilla, T., & Soler-Membrives, A. (2015)** - Pycnogonida from the Bellingshausen and Amundsen seas: taxonomy and biodiversity. *Polar Biology*, 38(3): 413-430.
- Nakamura, K., & Child, C. A. (1983)** - Shallow-water pycnogonida from the Izu Peninsula, Japan. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 386: 1-71
- Nakamura, K., & Child, C. A. (1991)** - Pycnogonida of waters adjacent to Japan. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 512 :1-74.
- Nakamura, K., Kano, Y., Suzuki, N., Namatame, T., & Kosaku, A. (2007)** - 18S rRNA phylogeny of sea spiders with emphasis on the position of Rhynchothoracidae. *Marine Biology*, 153(2): 213-223.
- Page, R. D., & Holmes, E. C. (1998)** - *Molecular evolution: a phylogenetic approach*. Oxford.: Blackwell Science Ltd.
- Park, S. J., Lee, Y. S., & Hwang, U. W. (2007)** - The complete mitochondrial genome of the sea spider *Achelia bituberculata* (Pycnogonida, Ammotheidae): arthropod ground pattern of gene arrangement. *BMC genomics*, 8(1): 343.
- Philippe, H., Brinkmann, H., Lavrov, D. V., Littlewood, D. T. J., Manuel, M., Wörheide, G., & Baurain, D. (2011)** - Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. *PLoS biology*, 9(3): e1000602.
- Pisani, D., Carton, R., Campbell, L. I., Akanni, W. A., Mulville, E., & Rota-Stabelli, O. (2013)** - An overview of arthropod genomics, mitogenomics, and the evolutionary origins of the arthropod proteome. In *Arthropod biology and evolution*, Springer, Berlin. pp. 41-61.
- Podsiadlowski, L., & Braband, A. (2006)** - The complete mitochondrial genome of the sea spider *Nymphon gracile* (Arthropoda: Pycnogonida) - *BMC genomics*, 7(1): 284.
- Poschmann, M. & Dunlop, J. A. (2006)** - A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology*, 49(5): 983–989.
- Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S., & Achaz, G. (2012)** - ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular ecology*, 21(8): 1864-1877.
- Raupach, M. J., Amann, R., Wheeler, Q. D., & Roos, C. (2016)** - The application of “-omics” technologies for the classification and identification of animals. *Organisms Diversity & Evolution*, 16(1): 1-12.

- Regier, J. C., Shultz, J. W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer, R., Martin, J. W., & Cunningham, C. W. (2010)** - Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, 463(7284): 1079.
- Rehm, P., Borner, J., Meusemann, K., von Reumont, B. M., Simon, S., Hadrys, H., Misof, B., & Burmester, T. (2011)** - Dating the arthropod tree based on large-scale transcriptome data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(3): 880-887.
- Rehm, P., Meusemann, K., Borner, J., Misof, B., & Burmester, T. (2014)** - Phylogenetic position of Myriapoda revealed by 454 transcriptome sequencing. *Molecular phylogenetics and evolution*, 77: 25-33.
- Reyes, A., Gissi, C., Pesole, G., & Saccone, C. (1998)** - Asymmetrical directional mutation pressure in the mitochondrial genome of mammals. *Molecular Biology and Evolution*, 15(8): 957-966.
- Roberti, M., Bruni, F., Polosa, P. L., Gadaleta, M. N., & Cantatore, P. (2006)** - The *Drosophila* termination factor DmTTF regulates in vivo mitochondrial transcription. *Nucleic acids research*, 34(7): 2109-2116.
- Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Mittermeier, C. G., Schueler, F. W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C., Werner, T. B. (2002)** - Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295(5558): 1280-1284.
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. P. (2003)** - MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12): 1572-1574.
- Ropiquet, A., Li, B., & Hassanin, A. (2009)** - SuperTRI: A new approach based on branch support analyses of multiple independent data sets for assessing reliability of phylogenetic inferences. *Comptes Rendus Biologies*, 332(9): 832-847.
- Rudkin, D. M., Cuggy, M. B., Young, G. A., & Thompson, D. P. (2013)** - An Ordovician pycnogonid (sea spider) with serially subdivided 'head' region. *Journal of Paleontology*, 87(3): 395-405.
- Rust, J., Bergmann, A., Bartels, C., Schoenemann, B., Sedlmeier, S., & Kühl, G. (2016)** - The Hunsrück Biota: a unique window into the ecology of lower Devonian Arthropods. *Arthropod structure & development*, 45(2): 140-151.

- Sabroux, R., Corbari, L., Krapp, F., Bonillo, C., le Prieur, S., & Hassanin, A. (2017)** - Biodiversity and phylogeny of Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonida) - European Journal of Taxonomy, (286).
- Salinas-Giegé, T., Giegé, R., & Giegé, P. (2015)** - tRNA biology in mitochondria. International journal of molecular sciences, 16(3): 4518-4559.
- Sars, G.O. (1891)** - Pycnogonidea. Norway North-Atlantic Expedition, 1876-1878, 6 (Zool. 20): 1-163.
- Sharma, P. P., Kaluziak, S. T., Perez-Porro, A. R., Gonzalez, V. L., Hormiga, G., Wheeler, W. C., & Giribet, G. (2014)** - Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. Molecular Biology and Evolution, 31(11): 2963-2984.
- Siveter, D. J., Sutton, M. D., Briggs, D. E. & Siveter, D. J. (2004)** - A Silurian sea spider. Nature, 431(7011): 978–980.
- Soler-Membrives, A., Linse, K., Miller, K. J., & Arango, C. P. (2017)** - Genetic signature of Last Glacial Maximum regional refugia in a circum-Antarctic sea spider. Royal Society open science, 4(10): 170615.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M. A. X., Happern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A. & Robertson, J. (2007)** - Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. AIBS Bulletin, 57(7): 573-583.
- Staples, D. (2014)** - A revision of the callipallenid genus *Pseudopallene* Wilson, 1878 (Pycnogonida, Callipallenidae). Zootaxa, 3765(4): 339-359.
- Staton, J. L., Daehler, L. L., & Brown, W. M. (1997)** - Mitochondrial gene arrangement of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* L.: conservation of major features among arthropod classes. Molecular biology and evolution, 14(8): 867-874.
- Stebbing, T.R.R. (1902)** - The Nobodies - a sea-faring family. Knowledge, 25: 37-40, 73-76, 137-140, 185-189; 26: 14-17, 145-148.
- Stock, J.H. (1950)** - The taxonomic status of “*Pycnogonum*” *claudum* Loman, 1908. Treubia, 20(3): 627-629.
- Stock, J. H. (1965)** - Pycnogonida from the southwestern Indian Ocean. Beaufortia, 13(151): 13-33.

- Stock, J. H. (1974)** - Medio-and infralittoral Pycnogonida collected during the IIOE near the landbase on Nossi-Be, Madagascar. *Bulletin Zoologisch Museum*, 4(3): 11-18.
- Stock, J. H. (1986)** - Pycnogonida from the Caribbean and the Straits of Florida. *Bulletin of marine Science*, 38(3): 399-441.
- Stock, J. H. (1991a)** - Pycnogonides de la campagne Seamount 1 au large de la Péninsule Ibérique et dans le Golfe Ibéro-Marocain. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et écologie animales*, 13(1-2): 135-142.
- Stock, J. H. (1991b)** - Deep-water Pycnogonida from the surroundings of New Caledonia. In *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, Crosnier, A (Ed). *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelles*, Paris, 8 (151): 125-212.
- Stock, J. H. (1991c)** - Pycnogonida of the MUSORSTOM campaigns to the Philippines. In *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, Crosnier, A (Ed). *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelles*, Paris, 8 (151): 213-228.
- Stock, J. H. (1994)** - Indo-west pacific Pycnogonida collected by some major oceanographic expeditions. *Beaufortia*, 44(3): 17-77.
- Sun, S., Li, Q., Kong, L., & Yu, H. (2018)** - Multiple reversals of strand asymmetry in molluscs mitochondrial genomes, and consequences for phylogenetic inferences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 118, 222-231.
- Swofford, D. L., Waddell, P. J., Huelsenbeck, J. P., Foster, P. G., Lewis, P. O., & Rogers, J. S. (2001)** - Bias in phylogenetic estimation and its relevance to the choice between parsimony and likelihood methods. *Systematic biology*, 50(4): 525-539.
- Taanman, J. W. (1999)** - The mitochondrial genome: structure, transcription, translation and replication. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1410(2): 103-123.
- Tanaka, M., & Ozawa, T. (1994)** - Strand asymmetry in human mitochondrial DNA mutations. *Genomics*, 22(2): 327-335.
- Tetlie, O. E. (2007)** - Distribution and dispersal history of Eurypterida (Chelicerata) - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 252(3-4): 557-574.
- Turpaeva, E. P. (1991)** - Pantopods (Pycnogonida) from the shelf of South Eastern Africa and Surrounding waters. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 70(12): 33-43.



- Vilpoux, K., & Waloszek, D. (2003)** - Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum litorale* (Ström, 1762) and the tagmosis of the body of Pantopoda. *Arthropod structure & development*, 32(4): 349-383.
- Viohl, G. (1996)** - The paleoenvironment of the Late Jurassic fishes from the southern Franconian Alb (Bavaria, Germany). *Arratia and Viohl*, 513-528.
- Vörös, A. (2002)** - Victims of the Early Toarcian anoxic event: the radiation and extinction of Jurassic Koninckinidae (Brachiopoda). *Lethaia*, 35(4): 345-357.
- Wagner, P., Dömel, J. S., Hofmann, M., Hübner, J., Leese, F., & Melzer, R. R. (2017)** - Comparative study of bisected proboscides of Pycnogonida. *Organisms Diversity & Evolution*, 17(1): 121-135.
- Waloszek, D., & Dunlop, J. A. (2002)** - A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian “Orsten” of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. *Palaeontology*, 45(3): 421-446.
- Wang, J., Zhang, L., Yang, X. Z., Zhou, M. Q., & Yuan, M. L. (2017)** - The first mitochondrial genome for the subfamily Podopinae (Hemiptera: Pentatomidae) and its phylogenetic implications. *Mitochondrial DNA Part B*, 2(1): 219-220.
- Wang, J., Huang, D., Shi, X., Lin, R., & Niu, W. (2018)** - First record and a new species of *Sericosura* Fry & Hedgpeth, 1969 (Arthropoda: Pycnogonida: Ammotheidae) from a hydrothermal vent of Southwestern Indian Ridge. *Zootaxa*, 4420(1): 131-138.
- Wei, S. J., Shi, M., Sharkey, M. J., van Achterberg, C., & Chen, X. X. (2010)** - Comparative mitogenomics of Braconidae (Insecta: Hymenoptera) and the phylogenetic utility of mitochondrial genomes with special reference to Holometabolous insects. *BMC genomics*, 11(1): 371.
- Weis, A., Meyer, R., Dietz, L., Dömel, J. S., Leese, F., & Melzer, R. R. (2014)** - *Pallenopsis patagonica* (Hoek, 1881)-a species complex revealed by morphology and DNA barcoding, with description of a new species of *Pallenopsis* Wilson, 1881. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170(1): 110-131.
- Wen, J., Egan, A. N., Dikow, R. B., & Zimmer, E. A. (2015)** - Utility of transcriptome sequencing for phylogenetic inference and character evolution. In: Hörandl, E. & Appelhans, M.S. (eds.), *Next-Generation Sequencing in Plant Systematics*. International Association for Plant Taxonomy, 41 pp.

- Wheeler, Q. D. (2004)** - Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1444): 571-583.
- Wilson, E. B. (1878)** - Report on the Pycnogonida of New England and adjacent waters. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 5: 1-26.
- Wilson, E. B. (1881)** - Report on the Pycnogonida. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, along the East Coast of the United States, during the Summer of 1880, by the U.S. Coast Survey Steamer "Blake", Commander J. R. Bartlett, U. S. N., commanding. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 8(12): 239-256.
- Wiens, J. J. (2006)** - Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of biomedical informatics*, 39(1): 34-42.
- Winter, V. G. (1980)** - Beiträge zur Morphologie und Embryologie des vorderen Kdrperabschnitts (Cephalosoma) der Pantopoda Gerstaecker, 1863: Entstehung und Struktur des Zentralnervensystems. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 18(1): 27-61.
- Wolstenholme, D. R. (1992)** - Animal mitochondrial DNA: structure and evolution. *International review of cytology*, 141: 173-216.
- Woods, H. A., Lane, S. J., Shishido, C., Tobalske, B. W., Arango, C. P., & Moran, A. L. (2017)** - Respiratory gut peristalsis by sea spiders. *Current Biology*, 27(13): R638-R639.
- Zhang, Q., Zhou, C., Lu, T., Xie, T., Lou, X., Liu, W., Sun, Y., Huang, J., & Zhao, L. (2009)** - A conodont-based Middle Triassic age assignment for the Luoping Biota of Yunnan, China. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 52(10): 1673.
- Zrzavý, J., Hyspa, V., Vlášková, M. (1998)** - Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets. In: Fortey, R. A.; Thomas, R. H. (eds): *Arthropod Relationships*. London: Chapman & Hall, pp. 97-107.



## ANNEXE 1

Listes taxonomiques pour les  
familles, genres, espèces actuelles  
et fossiles



Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

Liste taxonomique des familles et genres de pycnogonides actuels.

Famille	Genres	Nombre d'espèces
<b>Ammotheidae Dohrn, 1881</b>	<i>Achelia</i> Hodge, 1864 ; <i>Acheliana</i> Arnaud, 1971 ; <i>Ammothea</i> Leach, 1814 ; <i>Ammothella</i> Verrill, 1900 ; <i>Austroraptus</i> Hodgson, 1907 ; <i>Cilunculus</i> Loman, 1908 ; <i>Dromedopycnon</i> Child, 1982 ; <i>Elassorhis</i> Child, 1982 ; <i>Hedgpethius</i> Child, 1974 ; <i>Hemichela</i> Stock, 1954 ; <i>Megarhetus</i> Child, 1982 ; <i>Nymphopsis</i> Haswell, 1884 ; <i>Pasithoe</i> Goodsir, 1842 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Oorhynchus</i> Hoek, 1881 ; <i>Paranymphon</i> Caullery, 1896 ; <i>Pariboea</i> Philippi, 1843 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Proboehmia</i> Stock, 1991 ; <i>Prototrygaeus</i> Stock, 1975 ; <i>Scipiolus</i> Loman, 1908 ; <i>Sericosura</i> Fry & Hedgpeth, 1969 ; <i>Tanystylum</i> Miers, 1879 ; <i>Teratonotum</i> Sabroux, Corbari, Krapp, Bonillo, Le Prieur & Hassanin 2017 ; <i>Trygaeus</i> Dohrn, 1881.	299
<b>Ascorhynchidae Hoek, 1881</b>	<i>Ascorhynchus</i> Sars, 1877 ; <i>Bathyzetes</i> Stock, 1955 ; <i>Boehmia</i> Hoek, 1881 ; <i>Caplypsopycnon</i> Hedgpeth, 1948 ; <i>Eurycyde</i> Schiödte, 1857 ; <i>Heterofragilia</i> Hedgpeth, 1943 ; <i>Nymphonella</i> Ohshima, 1927 ; <i>Pycnofragilia</i> Stock, 1974.	115
<b>Austrodecidae Stock, 1954</b>	<i>Austrodecus</i> Hodgson, 1907 ; <i>Pantopipetta</i> Stock, 1963.	58
<b>Callipallenidae Hilton, 1942</b>	<i>Anoropallene</i> Stock, 1956 ; <i>Austropallene</i> Hodgson, 1915 ; <i>Bamberene</i> Staples, 2014 ; <i>Bradypallene</i> Kim & Hong, 1987 ; <i>Callipallene</i> Flynn, 1929 ; <i>Cheilopallene</i> Stock, 1955 ; <i>Cordylochele</i> Sars, 1888 ; <i>Meridionale</i> Staples, 2014 ; <i>Neopallene</i> Dohrn, 1881 ; <i>Oropallene</i> Schimkewitsch, 1930 ; <i>Pallenoides</i> Stock, 1951 ; <i>Parapallene</i> Carpenter, 1892 ; <i>Propallene</i> Schimkewitsch, 1909 ; <i>Pseudopallene</i> Wilson, 1878 ; <i>Safropallene</i> Arnaud & Child, 1988 ; <i>Seguapallene</i> Pushkin, 1975 ; <i>Stylopallene</i> Clark, 1963.	152
<b>Colossendeidae Jarzinsky, 1870</b>	<i>Colossendeis</i> Jarzinsky, 1870 ; <i>Decolopoda</i> Eights, 1835 ( <b>genre polymère</b> ) ; <i>Dodecolopoda</i> Calman & Gordon, 1933 ( <b>genre polymère</b> ) ; <i>Hedgpethia</i> Turpaeva, 1973 ; <i>Notoendeis</i> Hodgson, 1915 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Pentacolossendeis</i> Hedgpeth, 1943 ( <b>genre polymère</b> ) ; <i>Rhopalorhynchus</i> Wood-Mason, 1873.	106
<b>Endeidae Norman, 1908</b>	<i>Endeis</i> Philippi, 1843	20

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

<b>Nymphonidae Wilson, 1878</b>	<i>Boreonymphon</i> Sars, 1888 ; <i>Heteronymphon</i> Gordon, 1932 ; <i>Neonymphon</i> Stock, 1955 ; <i>Nymphon</i> Fabricius, 1794 ; <i>Pentanymphton</i> Hodgson, 1904 ( <b>genre polymère</b> ) ; <i>Sexanymphton</i> Hedgpeth & Fry, 1964 ( <b>genre polymère</b> ).	282
<b>Pallenopsidae Fry, 1978</b>	<i>Bathypallenopsis</i> Stock, 1975 ; <i>Pallenopsis</i> Wilson, 1881	85
<b>Phoxichilidiidae Sars, 1891</b>	<i>Anoplodactylus</i> Wilson, 1878 ; <i>Phoxochilidium</i> Milne Edwards, 1840 ; <i>Phoxiphilyra</i> Stock, 1975 ; <i>Pycnosomia</i> Losina-Losinsky, 1961	168
<b>Pycnogonidae Wilson, 1878</b>	<i>Pentapycnon</i> Bouvier, 1910 ( <b>genre polymère</b> ) ; <i>Pycnogonum</i> Brünnich, 1764 ; <i>Pycnopallene</i> Stock, 1950	77
<b>Rhynchothoracidae Thompson, 1909</b>	<i>Rhynchothorax</i> Costa, 1861	19
<b><i>Incertae sedis</i></b>	<i>Alcynous</i> Costa, 1861 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Bango</i> Bamber, 2004 ; <i>Chonothea</i> Nakamura & Child, 1983 ; <i>Decachela</i> Hilton, 1939 ; <i>Foxichilus</i> Costa, 1836 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Hannonia</i> Hoek, 1881 ; <i>Mimipallene</i> Child, 1982 ; <i>Oiceobathys</i> Hesse, 1867 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Oomerus</i> Hesse, 1874 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Paritoca</i> Philippi, 1842 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Pephredo</i> Goodsir, 1842 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Pigrogromitus</i> Calman, 1927 ; <i>Pycnothea</i> Loman, 1921 ; <i>Platychelus</i> Costa, 1861 ( <i>nomen dubium</i> ) ; <i>Queubus</i> Barnard, 1946.	-

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

Liste taxonomique des genres et espèces fossiles.

Genre	Espèce	Site de découverte
<i>Cambropycnogon</i> Waloskek & Dunlop, 2002	<i>Cambropycnogon klausmuelleri</i> Waloskek & Dunlop, 2002	Örsten (Suède)
<i>Colossopantopodus</i> Charbonnier, Vannier & Riou, 2007	<i>Colossopantopodus boissinensis</i> Charbonnier, Vannier & Riou, 2007	La Voulte-sur-Rhône (France)
<i>Flagellopantopus</i> Poschman & Dunlop, 2006	<i>Flagellopantopus blocki</i> Poschman & Dunlop, 2006	Hunsrück (Allemagne)
<i>Haliestes dasos</i> Siveter, Sutton, Briggs & Siveter, 2004	<i>Haliestes dasos</i> Siveter, Sutton, Briggs & Siveter, 2004	Herefordshire (Royaume Uni)
<i>Paleoendeis</i> Charbonnier, Vannier & Riou, 2007	<i>Paleoendeis elmii</i> Charbonnier, Vannier & Riou, 2007	La Voulte-sur-Rhône (France)
<i>Palaeioispus</i> Broili, 1928	<i>Palaeoisopus problematicus</i> Broili, 1928	Hunsrück (Allemagne)
<i>Palaeomarachne</i> Rudkin, Cuggy, Young & Thompson, 2013	<i>Palaeomarachne granulata</i> Rudkin, Cuggy, Young & Thompson, 2013	Lac William (Canada)
<i>Palaeopantopus</i> Broili, 1929	<i>Palaeopantopus maucheri</i> Broili, 1929	Hunsrück (Allemagne)
<i>Pentapantopus</i> Kühl, Poschmann & Rust, 2013	<i>Pentapantopus vogteli</i> Kühl, Poschmann & Rust, 2013 (espèce polymère)	Hunsrück (Allemagne)
<i>Palaeopycnogonides</i> Charbonnier, Vannier & Riou, 2007	<i>Palaeopycnogonides gracilis</i> Charbonnier, Vannier & Riou, 2007	La Voulte-sur-Rhône (France)
<i>Palaeothea</i> Bergström, Stürmer & Winter, 1980	<i>Palaeothea devonica</i> Bergström, Stürmer & Winter, 1980	Hunsrück (Allemagne)



Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

Liste taxonomique complète des espèces actuelles reconnues dans cette thèse (complétée d'après Bamber et al. 2018).

	<b>Famille</b>	<b>Genre</b>	<b>Espèce</b>	<b>Remarque</b>
1	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia adelpha</i> Child, 1970	
2	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia alaskensis</i> (Cole, 1904)	
3	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia anomala</i> Arnaud, 1974	
4	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia armata</i> Bouvier, 1916	
5	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia aspera</i> Loman, 1923	
6	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia assimilis</i> (Haswell, 1885)	
7	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia australiensis</i> Stock, 1954	
8	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia barnardi</i> Stock, 1959	
9	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia besnardi</i> Sawaya, 1951	
10	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia bituberculata</i> Hedgpeth, 1949	
11	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia borealis</i> (Schimkewitsch, 1895)	
12	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia boschi</i> Stock, 1992	
13	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia brevicauda</i> (Loman, 1904)	
14	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia brevirostris</i> Losina-Losinsky, 1961	
15	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia bullosa</i> Child, 1996	
16	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia chelata</i> (Hilton, 1939)	
17	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia columnaris</i> Stock, 1992	
18	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia communis</i> (Bouvier, 1906)	
19	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia crurispinifera</i> Kim & Kim, 1985	
20	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia cuneatis</i> Child, 1999	
21	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia curticauda</i> Nakamura, Miyazaki & Child, 1996	
22	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia deodata</i> Muller, 1990	
23	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia discoidea</i> Exline, 1936	
24	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia dohrni</i> (Thompson, 1884)	
25	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia echinata</i> Hodge, 1864	
26	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia euryfrontalis</i> Turpaeva, 2000	
27	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia fernandeziana</i> (Loman, 1920)	
28	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia germanica</i> (Hodgson, 1915)	<i>nomen dubium</i>
29	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia gracilipes</i> (Cole, 1904)	
30	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia gracilis</i> Verrill, 1900	
31	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia hariatetae</i> Marcus, 1940	
32	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia hispida</i> Hodge, 1864	<i>nomen dubium</i>
33	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia hoekii</i> (Pfeffer, 1889)	
34	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia japonica</i> Ortmann, 1890	
35	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia kiiensis</i> Utinomi, 1951	
36	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia kurilensis</i> Losina-Losinsky, 1961	
37	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia laevis</i> Hodge, 1864	
38	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia lagena</i> Child, 1994	
39	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia lagenaria</i> Stock, 1992	
40	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia langi</i> (Dohrn, 1881)	
41	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia latifrons</i> (Cole, 1904)	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

42	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia megacephala</i> Hodgson, 1915	<i>nomen dubium</i>
43	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia megova</i> (Hilton, 1943)	
44	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia mixta</i> Stock, 1994	
45	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia nana</i> (Loman, 1908)	
46	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia neotenica</i> Krapp, 1986	
47	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia orientalis</i> Schimkewitsch, 1913	
48	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia orpax</i> Nakamura & Child, 1983	
49	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia ovosetosa</i> (Hilton, 1942)	
50	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia parvula</i> (Loman, 1923)	
51	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia pribilofensis</i> (Cole, 1904)	
52	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia quadridentata</i> (Hodgson, 1910)	
53	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia rostrata</i> Turpaeva, 2000	
54	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia salebrosa</i> Losina-Losinsky, 1961	
55	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia sawayai</i> Marcus, 1940	
56	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia scabra</i> Wilson, 1880	
57	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia segmentata</i> Utinomi, 1954	<i>nomen dubium</i>
58	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia serratipalpis</i> (Bouvier, 1911)	
59	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia setulosa</i> (Loman, 1912)	
60	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia shepherdii</i> Stock, 1973	
61	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia simplex</i> (Giltay, 1934)	
62	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia simplissima</i> (Hilton, 1939)	
63	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia socors</i> (Loman, 1908)	
64	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia spatula</i> Nakamura, K. & C.A. Child., 1983	
65	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia spicata</i> (Hodgson, 1915)	
66	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia spinosa</i> (Stimpson, 1853)	
67	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia spinoseta</i> (Hilton, 1939)	
68	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia sufflata</i> Gordon, 1944	
69	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia superba</i> (Loman, 1911)	
70	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia tenuipes</i> Stock, 1990	
71	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia transfuga</i> Stock, 1954	
72	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia transfugoides</i> Stock, 1973	
73	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia turba</i> Stock, 1990	
74	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia vulgaris</i> (Costa, 1861)	
75	<b>Ammotheidae</b>	<i>Achelia</i>	<i>Achelia watamu</i> (Müller, 1990)	
76	<b>Ammotheidae</b>	<i>Acheliana</i>	<i>Acheliana tropicalis</i> Arnaud, 1971	
77	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea acheliata</i> Child, 1998	
78	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea adunca</i> Child, 1994	
79	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea allopodes</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
80	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea antipodensis</i> Clark, 1972	
81	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea armentis</i> Child, 1994	
82	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea australiensis</i> (Flynn, 1919)	
83	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea bentartica</i> Munilla, 2001	
84	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea bicorniculata</i> Stiboy-Risch, 1992	
85	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea bigibbosa</i> Munilla & Ramos, 2005	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

86	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea brevicauda</i> Loman, 1904	
87	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea calmani</i> Gordon, 1932	
88	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea carolinensis</i> Leach, 1814	
89	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea childi</i> Cano & López-González, 2013	
90	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea clausi</i> Pfeffer, 1889	
91	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea cuspidata</i> Hodgson, 1910	<i>nomen dubium</i>
92	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea depolaris</i> Stock, 1966	
93	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea dorsiplicata</i> (Hilton, 1943)	
94	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea gigantea</i> Gordon, 1932	
95	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea glacialis</i> (Hodgson, 1907)	
96	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea gordonae</i> Child, 1994	
97	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea hedgpethi</i> (Utinomi, 1959)	
98	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea hesperidensis</i> Munilla, 2000	
99	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea hilgendorfi</i> (Böhm, 1879)	
100	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea insularis</i> Child, 1992	
101	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea longispina</i> Gordon, 1932	
102	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea magniceps</i> Thompson, 1884	
103	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea makara</i> Clark, 1977	
104	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea meridionalis</i> Hodgson, 1915	
105	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea minor</i> (Hodgson, 1907)	
106	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea ovatoides</i> Stock, 1973	
107	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea profunda</i> Losina-Losinsky, 1961	
108	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea pseudospinosa</i> Cano & López-González, 2013	
109	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea sextarticulata</i> Munilla, 1991	
110	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea spicula</i> Nakamura & Child, 1983	
111	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea spinosa</i> (Hodgson, 1907)	
112	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea striata</i> (Möbius, 1902)	
113	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea stylirostris</i> Gordon, 1932	
114	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea tetrapora</i> Gordon, 1932	
115	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea tibialis</i> Munilla, 2002	
116	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea uru</i> Clark, 1977	
117	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothea</i>	<i>Ammothea victoriae</i> Cano & López-González, 2007	
118	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella alcalai</i> Child, 1988	
119	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella appendiculata</i> (Dohrn, 1881)	
120	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella biunguiculata</i> (Dohrn, 1881)	
121	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella cymosa</i> Nakamura & Child, 1983	
122	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella dawsoni</i> Child & Hedgpeth, 1971	
123	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella elegantula</i> Stock, 1968	
124	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella exornata</i> Stock, 1975	
125	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella fistella</i> Lee & Arango, 2003	
126	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella gertrudae</i> Müller & Krapp, 2009	
127	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella gibraltarensis</i> Munilla, 1993	
128	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella hedgpethi</i> Fage, 1953	
129	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella heterosetosa</i> Hilton, 1942	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

130	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella indica</i> Stock, 1954	
131	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella longioculata</i> (Faraggiana, 1940)	
132	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella longipes</i> (Hodge, 1864)	
133	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella marcusii</i> Hedgpeth, 1948	
134	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella menziesii</i> Hedgpeth, 1951	
135	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella monotuberculata</i> Hong & Kim, 1987	
136	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella nimia</i> Stock, 1991	
137	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella omanensis</i> Stock, 1992	
138	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella ovalis</i> Stock, 1994	
139	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella pacifica</i> Hilton, 1942	
140	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella panamensis</i> Child, 2004	
141	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella paradisiaca</i> Loman, 1923	
142	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella pilosa</i> Losina-Losinsky, 1961	
143	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella proluxa</i> Child, 1990	
144	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella rostrata</i> Losina-Losinsky, 1961	
145	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella rotundata</i> Child, 1988	
146	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella rugulosa</i> Verrill, 1900	
147	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella schmitti</i> Child, 1970	
148	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella setacea</i> (Helper, 1938)	
149	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella setosa</i> Hilton, 1942	
150	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella spinifera</i> Cole, 1904	
151	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella stauromata</i> Child, 1982	
152	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella stocki</i> Clark, 1963	
153	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella symbia</i> Child, 1979	
154	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella thetidis</i> Clark, 1963	
155	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella tippula</i> Child, 1983	
156	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella tuberculata</i> Cole, 1904	
157	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella tubicen</i> Stock, 1978	
158	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella uniunguiculata</i> (Dohrn, 1881)	
159	<b>Ammotheidae</b>	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella vanninii</i> Stock, 1982	
160	<b>Ammotheidae</b>	<i>Austroraptus</i>	<i>Austroraptus calcaratus</i> Gordon, 1944	
161	<b>Ammotheidae</b>	<i>Austroraptus</i>	<i>Austroraptus juvenilis</i> Calman, 1915	
162	<b>Ammotheidae</b>	<i>Austroraptus</i>	<i>Austroraptus polaris</i> Hodgson, 1907	
163	<b>Ammotheidae</b>	<i>Austroraptus</i>	<i>Austroraptus praecox</i> Calman, 1915	
164	<b>Ammotheidae</b>	<i>Austroraptus</i>	<i>Austroraptus sicarius</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
165	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus acanthus</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
166	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus achelioides</i> Stock, 1991	
167	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus alcicornis</i> Stock, 1978	
168	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus antillensis</i> Stock, 1955	
169	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus armatus</i> (Böhm, 1879)	
170	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus ateuchus</i> Bamber, 2004	
171	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus australiensis</i> Clark, 1963	
172	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus battenae</i> Bamber & Thurston, 1993	
173	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus bifidus</i> (Stock, 1968)	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

174	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus cactoides</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
175	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus compactus</i> Stock, 1991	
176	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus crinitus</i> Stock, 1991	
177	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus cymobostrychos</i> Bamber, 2004	
178	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus europaeus</i> Stock, 1978	
179	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus frontosus</i> Loman, 1908	
180	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus galeritus</i> Nakamura & Child, 1991	
181	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus gracilis</i> Nakamura & Child, 1991	
182	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus haradai</i> Nakamura & Child, 1983	
183	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus hirsutus</i> Clark, 1963	
184	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus japonicus</i> (Turpaeva, 1990)	
185	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus kravcovi</i> Pushkin, 1973	
186	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus mergus</i> Bamber, 2004	
187	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus misesetosus</i> Turpaeva, 2005	
188	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus pedatus</i> Stock, 1991	
189	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus perspicax</i> Loman, 1908	
190	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus profundus</i> (Hedgpeth, 1949)	
191	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus roni</i> Bamber, 2013	
192	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus scaurus</i> Stock, 1997	
193	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus sekiguchii</i> Nakamura & Child, 1983	
194	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus sewelli</i> Calman, 1938	
195	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus spinicristus</i> Child, 1987	
196	<b>Ammotheidae</b>	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus tubicinis</i> Child, 1982	
197	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Dromedopycnon</i></b>	<i>Dromedopycnon acanthus</i> Child, 1982	
198	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Dromedopycnon</i></b>	<i>Dromedopycnon arthritis</i> Bamber, 2004	
199	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Elassorhis</i></b>	<i>Elassorhis laterospinata</i> Child, 1982	
200	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Hedgpethius</i></b>	<i>Hedgpethius interstitialis</i> Stock, 1989	
201	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Hedgpethius</i></b>	<i>Hedgpethius mamillatus</i> Child, 1982	
202	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Hedgpethius</i></b>	<i>Hedgpethius tridentatus</i> Child, 1974	
203	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Hemichela</i></b>	<i>Hemichela longiunguis</i> Staples, 1982	
204	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Hemichela</i></b>	<i>Hemichela micrasterias</i> Stock, 1954	
205	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Hemichela</i></b>	<i>Hemichela nanhaiensis</i> Wang et al., 2015	
206	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Megarhethus</i></b>	<i>Megarhethus brevicheliferus</i> (Hedgpeth, 1948)	
207	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis acinacispinatus</i> Williams, 1933	
208	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis anarthra</i> Loman, 1928	
209	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis armatus</i> Haswell, 1884	
210	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis bathursti</i> Williams, 1940	
211	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis curtiscapus</i> Stock, 1974	
212	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis cuspidata</i> Hodgson, 1910	
213	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis dromedaria</i> McCloskey, 1967	
214	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i> Hilton, 1942	
215	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis korotnewi</i> Schimkewitsch, 1887	
216	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis melidae</i> Sawaya, 1947	
217	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis muscosa</i> Loman, 1908	
218	<b>Ammotheidae</b>	<b><i>Nymphopsis</i></b>	<i>Nymphopsis spinosissimum</i> Hall, 1912	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

219	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis varipes</i> Stock, 1962	
220	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Oorhynchus</i>	<i>Oorhynchus aucklandiae</i> Hoek, 1881	
221	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Paranymphon</i>	<i>Paranymphon bifilarium</i> Arango, 2009	
222	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Paranymphon</i>	<i>Paranymphon filarium</i> Stock, 1986	
223	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Paranymphon</i>	<i>Paranymphon magnidigitatum</i> Hong & Kim, 1987	
224	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Paranymphon</i>	<i>Paranymphon spinosum</i> Caullery, 1896	
225	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Pariboea</i>	<i>Pariboea spinipalpis</i> Philippi, 1843	<i>nomen dubium</i>
226	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Pasithoe</i>	<i>Pasithoe vesiculosa</i> Goodsir, 1842	<i>nomen dubium</i>
227	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Proboehmia</i>	<i>Proboehmia tubirostris</i> Stock, 1991	
228	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Prototrygaeus</i>	<i>Prototrygaeus ammothelloides</i> Stock, 1975	
229	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Prototrygaeus</i>	<i>Prototrygaeus contrarius</i> Child, 1992	
230	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Prototrygaeus</i>	<i>Prototrygaeus jordanae</i> Child, 1990	
231	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Scipiolus</i>	<i>Scipiolus plumosus</i> Loman, 1908	
232	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Scipiolus</i>	<i>Scipiolus spinosus</i> Utinomi, 1955	
233	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Scipiolus</i>	<i>Scipiolus validus</i> Stock, 1957	
234	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura bamberi</i> Arango & Linse, 2015	
235	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura cochleifovea</i> Child, 1989	
236	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura conta</i> Bamber, 2009	
237	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura curva</i> Arango & Linse, 2015	
238	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura cyrtoma</i> Child & Segonzac, 1996	
239	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura dentatus</i> Wang, Lin, Bamber & Huang, 2013	
240	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura dimorpha</i> Arango & Linse, 2015	
241	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura dissita</i> Child, 2000	
242	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura duanqiaoensis</i> Wang et al. 2018	
243	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura gemmaemonsis</i> Wang, Lin, Bamber & Huang, 2013	
244	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura hedgpethi</i> Bamber, 2009	
245	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura heteroscela</i> Child & Segonzac, 1996	
246	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura mitrata</i> (Gordon, 1944)	
247	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura venticola</i> Child, 1987	
248	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura verenae</i> (Child, 1987)	
249	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum acuminatum</i> Stock, 1954	
250	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum antipodum</i> Clark, 1977	
251	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum bealensis</i> Gillespie & Bain, 2005	<i>nomen nudum</i>
252	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum beuroisi</i> Arnaud, 1974	
253	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum bigibbosum</i> Fage & Stock, 1966	
254	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum birkelandi</i> Child, 1979	
255	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum bredini</i> Child, 1970	
256	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum brevicaudatum</i> Fage & Stock, 1966	
257	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum brevipes</i> (Hoek, 1881)	
258	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum calicrostrum</i> Schimkewitsch, 1890	
259	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum californicum</i> Hilton, 1939	
260	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavidorsum</i> Stock, 1957	
261	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum chierchiae</i> Schimkewitsch, 1887	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

262	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cinctum</i> Child, 1992	
263	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum conirostre</i> (Dohrn, 1881)	
264	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum distinctum</i> Child & Hedgpeth, 1971	
265	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum dohrnii</i> Schimkewitsch, 1890	
266	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum dowi</i> Child, 1979	
267	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum duospinum</i> Hilton, 1939	
268	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum evelinae</i> Marcus, 1940	
269	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum excuratum</i> Stock, 1954	
270	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum geminum</i> Stock, 1954	
271	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum grossifemorum</i> (Hilton, 1942)	
272	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum haswelli</i> Child, 1990	
273	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum hoekianum</i> Schimkewitsch, 1889	
274	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum hooperi</i> Clark, 1977	
275	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum hummelincki</i> Stock, 1954	
276	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum intermedium</i> Cole, 1904	
277	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum isabellae</i> Marcus, 1940	
278	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum isthmiacum</i> Stock, 1955	
279	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum malpelensis</i> Child, 1979	
280	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum neorhetum</i> Marcus, 1940	
281	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum nesiotis</i> Child, 1970	
282	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum nudum</i> Hilton, 1942	<i>nomen dubium</i>
283	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum occidentalis</i> (Cole, 1904)	
284	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum oedinotum</i> Loman, 1923	
285	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum orbiculare</i> Wilson, 1878	
286	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum ornatum</i> Flynn, 1928	
287	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum papuensis</i> Child, 1996	
288	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum paramexicanum</i> Müller & Krapp, 2009	
289	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum pfefferi</i> Loman, 1923	
290	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum philippinensis</i> Child, 1988	
291	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum rehderi</i> Child, 1970	
292	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum scrutator</i> Stock, 1954	
293	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum sinoabductus</i> Bamber, 1992	
294	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum stylicherum</i> (Miers, 1875)	
295	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum tayronae</i> Müller & Krapp, 2009	
296	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum thermophilum</i> Barnard, 1946	
297	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum ulreungum</i> Kim, 1983	
298	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum zuytdorpi</i> Arango, 2009	
299	<b>Ammonotheidae</b>	<i>Trygaeus</i>	<i>Trygaeus communis</i> Dohrn, 1881	
300	<b>Ascorhynchidae</b>	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus abyssi</i> Sars, 1877	
301	<b>Ascorhynchidae</b>	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus agassizi</i> Schimkewitsch, 1893	
302	<b>Ascorhynchidae</b>	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus antipodus</i> Child, 1987	
303	<b>Ascorhynchidae</b>	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus arenicola</i> (Dohrn, 1881)	
304	<b>Ascorhynchidae</b>	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus armatus</i> (Wilson, 1881)	
305	<b>Ascorhynchidae</b>	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus athenus</i> Child, 1982	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

306	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus auchenicus</i> (Slater, 1879)	
307	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus bacescui</i> Stock, 1975	
308	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus birsteini</i> Turpaeva, 1971	
309	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus breviscapus</i> Stock, 1968	
310	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus bucerus</i> Turpaeva, 1971	
311	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus cactoides</i> Stock, 1954	
312	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus castelli</i> (Dohrn, 1881)	
313	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus castellioides</i> Stock, 1957	
314	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus colei</i> Hedgpeth, 1943	
315	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus comatus</i> Child, 1992	
316	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus compactus</i> Clark, 1963	
317	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus constrictus</i> Stock, 1997	
318	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus cooki</i> Child, 1987	
319	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus corderoi</i> du Bois-Reymond Marcus, 1952	
320	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus crenatus</i> Child, 1992	
321	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus cryptopygius</i> Ortmann, 1890	
322	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus cuculus</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
323	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus dietheus</i> Child, 2002	
324	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus discrepans</i> Stock, 1955	
325	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus endoparasiticus</i> Arnaud, 1978	
326	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus extenuata</i> (Calman, 1938)	
327	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus foresti</i> Stock, 1991	
328	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus fragilis</i> Stock, 1991	
329	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus justiculus</i> Nakamura, K. & C.A. Child., 1983	
330	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus glaber</i> Hoek, 1881	
331	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus glaberrimus</i> Schimkewitsch, 1913	
332	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus heuresis</i> Bamber, 2002	
333	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus hippos</i> Turpaeva, 1994	
334	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus horologius</i> Child, C.A., 1992	
335	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus inflatus</i> Stock, 1963	
336	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus insularus</i> Clark, 1972	
337	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus ios</i> Bamber & Thurston, 1993	
338	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus japonicus</i> Ives, 1891	
339	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus laterospinus</i> Hilton, W.A., 1942	
340	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus latipes</i> (Cole, 1906)	
341	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus levissimus</i> Loman, 1908	
342	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus levivani</i> Turpaeva, 1994	
343	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus longicollis</i> (Haswell, 1885)	
344	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus losinalosinskii</i> Turpaeva, 1971	
345	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus mariae</i> Turpaeva, 1971	
346	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus melwardi</i> Flynn, 1929	
347	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus meteor</i> Muller, 1989	
348	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus miniscapus</i> Stock, 1993	
349	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus minutus</i> Hoek, 1881	



Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

350	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus okai</i> Nakamura & Child, 1983	
351	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus ornatus</i> (Helfer, 1938)	
352	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus orthorhynchus</i> Hoek, 1881	
353	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus orthostomus</i> Child, 1988	
354	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus ovicoxa</i> Stock, 1975	
355	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus pararmatus</i> Stock, 1975	
356	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus parvituberculatus</i> Stock, 1953	
357	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus paxillus</i> Child, C.A., 1992	
358	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus pennai</i> Mello-Leitao, 1946	
359	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus petilus</i> Child, 1996	
360	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus pilipes</i> Stock, 1991	
361	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus prosus</i> Nakamura, K. & C.A. Child, 1983	
362	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus pubescens</i> (Ortmann, 1890)	
363	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus pudicus</i> Stock, 1970	
364	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i> McCloskey, 1967	
365	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus quartogibbus</i> Bamber, 2013	
366	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus ramipes</i> (Böhm, 1879)	
367	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus serratus</i> Hedgpeth, 1948	
368	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus seticauda</i> Stock, 1991	
369	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus simile</i> Fage, 1942	
370	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus simplex</i> Nakamura & Child, 1991	
371	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus somaliensis</i> Stock, 1994	
372	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus stocki</i> Hong & Kim, 1987	
373	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus tenuirostris</i> Carpenter, 1892	
374	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus tuberosus</i> Utinomi, 1962	
375	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus turritus</i> Stock, 1978	
376	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus utinomii</i> Nakamura & Child, 1982	
377	Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus verrucosus</i> Stock, 1991	
378	Ascorhynchidae	<i>Bathyzetes</i>	<i>Bathyzetes setigera</i> (Loman, 1908)	
379	Ascorhynchidae	<i>Bathyzetes</i>	<i>Bathyzetes umbrella</i> Bamber, 2004	
380	Ascorhynchidae	<i>Bathyzetes</i>	<i>Bathyzetes virago</i> (Loman, 1908)	
381	Ascorhynchidae	<i>Boehmia</i>	<i>Boehmia chelata</i> (Bohm, 1879)	
382	Ascorhynchidae	<i>Boehmia</i>	<i>Boehmia dubia</i> Hedgpeth, 1950	<i>nomen dubium</i>
383	Ascorhynchidae	<i>Boehmia</i>	<i>Boehmia longirostris</i> Stock, 1957	
384	Ascorhynchidae	<i>Boehmia</i>	<i>Boehmia tuberosa</i> Möbius, 1902	
385	Ascorhynchidae	<i>Calypsopycnon</i>	<i>Calypsopycnon georgiae</i> Hedgpeth, 1948	
386	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde acanthopus</i> Stock, 1979	
387	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde antarctica</i> Child, 1987	
388	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde arctica</i> Child, 1995	
389	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde bamberi</i> de Leon-Espinosa & de Leon-Gonzalez, 2015	
390	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde clitellaria</i> Stock, 1955	
391	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde curvata</i> Child, 1979	
392	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde depressa</i> Child, 1995	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

393	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde diacantha</i> Stock, 1990	
394	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde flagella</i> Nakamura & Chullasorn, 2000	
395	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde gorda</i> Child, 1979	
396	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde hispida</i> (Krøyer, 1844)	
397	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde longiocolata</i> Muller, 1990	
398	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde longisetosa</i> Hilton, 1942	
399	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde muricata</i> Child, 1995	
400	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde platyspina</i> Stock, 1992	
401	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde raphiaster</i> Loman, 1912	
402	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde sertula</i> Child, 1991	
403	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde setosa</i> Child, 1988	
404	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde spinosa</i> Hilton, 1916	
405	Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde unispina</i> Stock, 1986	
406	Ascorhynchidae	<i>Heterofragilia</i>	<i>Heterofragilia amica</i> Stock, 1954	
407	Ascorhynchidae	<i>Heterofragilia</i>	<i>Heterofragilia brevicauda</i> Stock, 1991	
408	Ascorhynchidae	<i>Heterofragilia</i>	<i>Heterofragilia fimbriata</i> Hedgpeth, 1943	
409	Ascorhynchidae	<i>Heterofragilia</i>	<i>Heterofragilia hirsuta</i> Nakamura & Child, 1991	
410	Ascorhynchidae	<i>Heterofragilia</i>	<i>Heterofragilia major</i> Stock, 1986	
411	Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella lambertensis</i> Stock, 1959	
412	Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i> Ohshima, 1927	
413	Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphopsis abstrusus</i> Loman, 1922	
414	Ascorhynchidae	<i>Pycnofragilia</i>	<i>Pycnofragilia hamisetosa</i> (Loman, 1908)	
415	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus aconae</i> (Hedgpeth & McCain, 1971)	
416	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus bamberi</i> Wang, Huang, Lin & Zheng, 2013	
417	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus bathyale</i> Stock, 1991	
418	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus breviceps</i> Gordon, 1938	
419	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus calcaricauda</i> Stock, 1957	
420	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus calvum</i> Stock, 1991	
421	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus cestum</i> Child, 1994	
422	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus childi</i> Arango, 2003	
423	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus confusum</i> Stock, 1957	
424	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus conifer</i> Stock, 1991	
425	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus crenatum</i> Child, 1994	
426	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus curtipes</i> Stock, 1957	
427	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus elegans</i> Stock, 1957	
428	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus enzoi</i> Clark, 1971	
429	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus excelsum</i> Stock, 1991	
430	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus fagei</i> Stock, 1957	
431	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus frigorigugum</i> Stock, 1954	
432	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus fryi</i> Child, 1994	
433	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus glabrum</i> Stock, 1957	
434	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus glaciale</i> Hodgson, 1907	
435	Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus gordonae</i> Stock, 1954	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

436	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus goughense</i> Stock, 1957	
437	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus kelpi</i> Pushkin, 1977	
438	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus latum</i> Stock, 1991	
439	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus longispinum</i> Stock, 1957	
440	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus macrum</i> Child, 1994	
441	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus minutum</i> Clark, 1972	
442	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus nausinoos</i> Svara & Melzer 2016	
443	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus offerrecans</i> Bamber, 2000	
444	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus palauense</i> Child, 1983	
445	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus pentamerum</i> Stock, 1968	
446	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus profundum</i> Stock, 1957	
447	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus pushkini</i> Child, 1994	
448	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus serratum</i> Child, 1994	
449	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus simulans</i> Stock, 1957	
450	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus sinuatum</i> Stock, 1957	
451	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus staplesi</i> Stock, 1990	
452	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus stocki</i> Child, 1988	
453	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus tristanense</i> Stock, 1955	
454	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus tuberculatum</i> Stock, 1991	
455	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus tubiferum</i> Stock, 1957	
456	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus valdiviens</i> Turpaeva, 1990	
457	<b>Austrodecidae</b>	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus varum</i> Child, 1994	
458	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta angusta</i> Stock, 1981	
459	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta armata</i> Arnaud & Child, 1988	
460	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta armoricana</i> Stock, 1978	
461	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta australis</i> (Hodgson, 1914)	
462	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta auxiliata</i> Stock, 1968	
463	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta bilobata</i> Arnaud & Child, 1988	
464	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta brevopilata</i> Turpaeva, 1990	
465	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta buccina</i> Child, 1994	
466	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta capensis</i> (Barnard, 1946)	
467	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta clavata</i> Stock, 1994	
468	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta gracilis</i> Turpaeva, 1993	
469	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta lata</i> Stock, 1981	
470	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta longituberculata</i> (Turpaeva, 1955)	
471	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta oculata</i> Stock, 1968	
472	<b>Austrodecidae</b>	<i>Pantopipetta</i>	<i>Pantopipetta weberi</i> (Loman, 1904)	
473	<b>Callipallenidae</b>	<i>Anoropallene</i>	<i>Anoropallene laysani</i> Child, 1972	
474	<b>Callipallenidae</b>	<i>Anoropallene</i>	<i>Anoropallene palpida</i> (Hilton, 1939)	
475	<b>Callipallenidae</b>	<i>Anoropallene</i>	<i>Anoropallene valida</i> (Haswell, 1884)	
476	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene brachyura</i> (Bouvier, 1911)	
477	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene bucera</i> Pushkin, 1993	
478	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene calmani</i> Gordon, 1944	
479	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene cornigera</i> (Möbius, 1902)	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

480	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene cristata</i> (Bouvier, 1911)	
481	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene gracilipes</i> Gordon, 1944	
482	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene lukini</i> Turpaeva, 2002	
483	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene spinicornis</i> Pushkin, 1993	
484	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene tcherniai</i> Fage, 1952	
485	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene tenuicornis</i> Pushkin, 1993	
486	<b>Callipallenidae</b>	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene tibicina</i> Calman, 1915	
487	<b>Callipallenidae</b>	<i>Bamberene</i>	<i>Bamberene dorsospina</i> (Clark, 1963)	
488	<b>Callipallenidae</b>	<i>Bradyallene</i>	<i>Bradyallene espina</i> Kim & Hong, 1987	
489	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene abrothiensis</i> Lucena & Chirstoffersen, 2015	
490	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene acribica</i> Krapp, 1975	
491	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene acus</i> (Meinert, 1898)	
492	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene africana</i> Arnaud & Child, 1988	
493	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene amaxana</i> (Ohshima, 1933)	
494	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene belizae</i> Child, 1982	
495	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene brevirostris</i> (Johnston, 1837)	
496	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene bullata</i> Nakamura & Child, 1991	
497	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene californiensis</i> (Hall, 1913)	
498	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene catulus</i> Lee & Arango, 2003	
499	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene cinto</i> Müller & Krapp, 2009	
500	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene conirostris</i> Stock, 1954	
501	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene cuspidata</i> Stock, 1954	
502	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene dubiosa</i> Hedgpeth, 1949	
503	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene emaciata</i> (Dohrn, 1881)	
504	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene ersei</i> Bamber, 1997	
505	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene evelinae</i> Marcus, 1940	
506	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene fallax</i> Stock, 1994	
507	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene gabriellae</i> Correa, 1948	
508	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene longicoxa</i> Stock, 1955	
509	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene margarita</i> (Gordon, 1932)	
510	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene micracantha</i> Stock, J.H., 1954	
511	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene minuta</i> Müller & Krapp, 2009	
512	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene novaezealandiae</i> (Thomson, 1884)	
513	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene ovigerosetosus</i> (Hilton, 1942)	<i>nomen dubium</i>
514	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene pacifica</i> Hedgpeth, 1939	
515	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene palpida</i> Hilton, 1939	
516	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene panamensis</i> Child, 1979	
517	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene pectinata</i> (Calman, 1923)	
518	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene phantoma</i> (Dohrn, 1881)	
519	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene producta</i> (Sars, 1888)	
520	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene sagamiensis</i> Nakamura & Child, 1983	
521	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene seychellensis</i> Child, 1988	
522	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene spectrum</i> (Dohrn, 1881)	
523	<b>Callipallenidae</b>	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene tiberi</i> (Dohrn, 1881)	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

524	Callipallenidae	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene tridens</i> Nakamura & Child, 1988	
525	Callipallenidae	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene vexator</i> Stock, 1956	
526	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene bamberi</i> Staples, 2015	
527	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene brevichela</i> Clark, 1961	
528	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene clavigera</i> Stock, 1955	
529	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene coralliophila</i> Muller, 1992	
530	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene gigantea</i> Child, 1987	
531	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene hirta</i> Child, 1988	
532	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene nodulosa</i> Hong & Kim, 1987	
533	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene ogasawarensis</i> Nakamura & Akiyama, 2015	
534	Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene trappa</i> Clark, 1972	
535	Callipallenidae	<i>Cordylochele</i>	<i>Cordylochele longicollis</i> Sars, 1891	
536	Callipallenidae	<i>Cordylochele</i>	<i>Cordylochele malleolata</i> G. O. Sars, 1879	
537	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale ambigua</i> (Stock, 1956)	
538	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale brevicephala</i> (Staples, 2008)	
539	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale chevron</i> (Staples, 2007)	
540	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale constricta</i> (Arango & Brenneis, 2013)	
541	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale difficile</i> (Arango, 2009)	
542	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale dubia</i> (Clark, 1963)	taxon inquirendum
543	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale flava</i> (Arango & Brenneis, 2013)	
544	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale gracilis</i> (Arango & Brenneis, 2013)	
545	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale harrisi</i> (Arango & Brenneis, 2013)	
546	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale inflata</i> (Staples, 2005)	
547	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale laevis</i> (Hoek, P.P.C., 1881)	
548	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale pachycheira</i> (Haswell, 1885)	
549	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale reflexa</i> (Stock, 1968)	
550	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale tasmania</i> (Arango & Brenneis, 2013)	
551	Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale watsonae</i> (Staples, 2004)	
552	Callipallenidae	<i>Neopallene</i>	<i>Neopallene antipoda</i> Stock, 1954	
553	Callipallenidae	<i>Neopallene</i>	<i>Neopallene azorensis</i> Arnaud, 1974	
554	Callipallenidae	<i>Neopallene</i>	<i>Neopallene campanellae</i> Dohrn, 1881	
555	Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene dimorpha</i> (Hoek, 1898)	
556	Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene dolichodera</i> Child, 1995	
557	Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene metacaula</i> Child, 1995	
558	Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene minjerriba</i> Bamber, 2008	
559	Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene minor</i> Clark, 1963	
560	Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene polaris</i> Hedgpeth, 1963	
561	Callipallenidae	<i>Pallenoides</i>	<i>Pallenoides amazonica</i> Stock, 1975	
562	Callipallenidae	<i>Pallenoides</i>	<i>Pallenoides magnicollis</i> Stock, 1951	
563	Callipallenidae	<i>Pallenoides</i>	<i>Pallenoides opuntia</i> Stock, 1965	
564	Callipallenidae	<i>Pallenoides</i>	<i>Pallenoides proboscidea</i> Barnard, 1955	
565	Callipallenidae	<i>Pallenoides</i>	<i>Pallenoides spinulosum</i> Stock, 1955	
566	Callipallenidae	<i>Pallenoides</i>	<i>Pallenoides stylirostrum</i> Stock, 1973	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

567	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene algoae</i> Barnard, 1946	
568	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene arnaudae</i> Stock, 1991	
569	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene australiensis</i> (Hoek, 1881)	
570	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene avida</i> Stock, 1973	
571	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene bermudensis</i> Lebour, 1949	
572	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene calmani</i> Flynn, 1928	
573	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene capillata</i> Stock, 1954	
574	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene capra</i> Loman, 1908	
575	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene challengerii</i> Calman, 1937	
576	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene exigua</i> Stock, 1954	
577	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene famelica</i> Flynn, 1929	
578	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene gowlettae</i> Staples, 2007	
579	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene haddoni</i> Carpenter, 1892	
580	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene hodgsoni</i> Barnard, 1946	
581	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene hospitalis</i> Loman, 1908	
582	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene invertichelata</i> Arnaud & Child, 1988	
583	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene longipes</i> Calman, 1938	
584	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene nierstraszi</i> Loman, 1908	
585	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene obtusirostris</i> Clark, 1963	
586	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene parviungicularis</i> Stock, 1986	
587	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene spinosa</i> (Möbius, 1902)	
588	Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene virgosa</i> Child, 1996	
589	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene ardua</i> Stock, 1975	
590	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene crassimanus</i> Stock, 1959	
591	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene crinipes</i> Stock, 1968	
592	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene curtupalpus</i> Child, 1988	
593	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene cyathus</i> Staples, 1979	
594	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene dubitans</i> (Hodgson, 1910)	
595	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene gibber</i> (Helfer, 1938)	<i>nomen dubium</i>
596	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene kempii</i> (Calman, 1923)	
597	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene languida</i> (Hoek, 1881)	<i>nomen dubium</i>
598	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene longiceps</i> (Bohm, 1879)	
599	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene magnicollis</i> (Stock, 1951)	
600	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene saengeri</i> Staples, 1979	
601	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene similis</i> Barnard, 1955	
602	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene socotrana</i> Bartolini & Krapp, 2007	
603	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene stocki</i> Fage, 1956	
604	Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene vagus</i> Staples, 1979	
605	Callipallenidae	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene brevicollis</i> (Sars, 1891)	
606	Callipallenidae	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene centrotus</i> Pushkin, 1990	
607	Callipallenidae	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene circularis</i> (Goodsir, 1842)	
608	Callipallenidae	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene collaris</i> Turpaeva, 2002	
609	Callipallenidae	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene gilchristi</i> Flynn, 1928	<i>taxon inquirendum</i>
610	Callipallenidae	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene glutus</i> Pushkin, 1975	<i>taxon inquirendum</i>

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

611	<b>Callipallenidae</b>	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene pacifica</i> Losina-Losinsky, 1961	
612	<b>Callipallenidae</b>	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene spinipes</i> (Fabricius, 1780)	
613	<b>Callipallenidae</b>	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene variabilis</i> Arango & Brenneis, 2013	taxon inquirendum
614	<b>Callipallenidae</b>	<i>Pseudopallene</i>	<i>Pseudopallene zamboangae</i> Stock, 1953	taxon inquirendum
615	<b>Callipallenidae</b>	<i>Safropallene</i>	<i>Safropallene longimana</i> Arnaud & Child, 1988	
616	<b>Callipallenidae</b>	<i>Seguapallene</i>	<i>Seguapallene aculeata</i> (Stock, 1954)	
617	<b>Callipallenidae</b>	<i>Seguapallene</i>	<i>Seguapallene crassa</i> Child, 1990	
618	<b>Callipallenidae</b>	<i>Seguapallene</i>	<i>Seguapallene echinata</i> (Calman, 1938)	
619	<b>Callipallenidae</b>	<i>Seguapallene</i>	<i>Seguapallene insignata</i> Pushkin, 1975	
620	<b>Callipallenidae</b>	<i>Seguapallene</i>	<i>Seguapallene micronesica</i> Child, 1983	
621	<b>Callipallenidae</b>	<i>Seguapallene</i>	<i>Seguapallene tricuspidata</i> Stock, 1991	
622	<b>Callipallenidae</b>	<i>Stylopallene</i>	<i>Stylopallene cheilorhynchus</i> Clark, 1963	
623	<b>Callipallenidae</b>	<i>Stylopallene</i>	<i>Stylopallene longicauda</i> Stock, 1973	
624	<b>Callipallenidae</b>	<i>Stylopallene</i>	<i>Stylopallene tubirostris</i> Clark, 1963	
625	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis acuta</i> Stiboy-Risch, 1993	
626	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis adelpha</i> Child, 1998	
627	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis angusta</i> Sars, 1877	
628	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis aperta</i> Turpaeva, 2005	
629	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis arcanus</i> Turpaeva, 2008	
630	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis arcuata</i> A. Milne-Edwards, 1885	
631	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis australis</i> Hodgson, 1907	
632	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis avidus</i> Pushkin, 1970	
633	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis belekurovi</i> Pushkin, 1993	
634	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis bicincta</i> Schimkewitsch, 1893	
635	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis bouvetensis</i> Dietz et al. 2015	
636	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis brevirostris</i> Child, 1995	
637	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis bruuni</i> Fage, 1956	
638	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis clavata</i> Meinert, 1899	
639	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis colossea</i> Wilson, 1881	
640	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis concedis</i> Child, 1995	
641	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis cucurbita</i> Cole, 1909	
642	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis curtirostris</i> Stock, 1963	
643	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis dalli</i> Child, 1995	
644	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis drakei</i> Calman, 1915	
645	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis elephantis</i> Child, 1995	
646	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis enigmatica</i> Turpaeva, 1974	
647	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis ensifer</i> Child, 1995	
648	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis fjiigrypos</i> Bamber, 2004	
649	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis fragilis</i> Pushkin, 1993	
650	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis gardineri</i> Carpenter, 1907	
651	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis geoffroyi</i> Mane-Garzon, 1944	
652	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis glacialis</i> Hodgson, 1907	
653	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis gracilis</i> Hoek, 1881	
654	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis grassus</i> Pushkin, 1993	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

655	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis hoeki</i> Gordon, 1944	
656	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis insolitus</i> Pushkin, 1993	
657	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis korotkevitschi</i> Pushkin, 1984	
658	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis kurtchatovi</i> Turpaeva, 1993	
659	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis leniensis</i> Pushkin, 1993	
660	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis leptorhynchus</i> Hoek, 1881	
661	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis longirostris</i> Gordon, 1938	
662	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis losinskii</i> Turpaeva, 2002	
663	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis macerrima</i> Wilson, 1881	
664	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis media</i> Hoek, 1881	
665	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis megalonyx</i> Hoek, 1881	
666	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis melancholicus</i> Stock, 1975	
667	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis mica</i> Pushkin, 1970	
668	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis microsetosa</i> Hilton, 1943	
669	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis minor</i> Schimkewitsch, 1893	
670	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis minuta</i> Hoek, 1881	
671	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis mycterismos</i> Bamber, 2004	
672	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis nasuta</i> Hedgpeth, 1949	
673	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis notialis</i> Child, 1995	
674	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis oculifera</i> Stock, 1963	
675	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis peloria</i> Child, 1994	
676	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis perforata</i> Turpaeva, 1993	
677	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis pipetta</i> Stock, 1991	
678	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis potentis</i> Turpaeva, 2008	
679	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis proboscidea</i> (Sabine, 1824)	
680	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis pseudochelata</i> Pushkin, 1993	
681	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis robusta</i> Hoek, 1881	
682	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis rostrata</i> Turpaeva, 1994	
683	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis scoresbii</i> Gordon, 1932	
684	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis scotti</i> Calman, 1915	
685	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis sinuosa</i> Stock, 1997	
686	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis spicula</i> Child, 1994	
687	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis stramenti</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
688	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis subminuta</i> Schimkewitsch, 1893	
689	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis tasmanica</i> Staples, 2007	
690	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis tenera</i> Hilton, 1943	
691	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis tenuipedis</i> Pushkin, 1993	
692	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis tethya</i> Turpaeva, 1974	
693	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis tortipalpis</i> Gordon, 1932	
694	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis vityazi</i> Turpaeva, 1973	
695	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis weddellensis</i> Turpaeva, 2008	
696	<b>Colossendeidae</b>	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis wilsoni</i> Calman, 1915	
697	<b>Colossendeidae</b>	<b>Decolopoda</b>	<i>Decolopoda australis</i> Eights, 1835	
698	<b>Colossendeidae</b>	<b>Decolopoda</b>	<i>Decolopoda qasimi</i> Sree, Sreepada & Parulekar, 1993	



Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

699	Colossendeidae	<i>Dodecolopoda</i>	<i>Dodecolopoda mawsoni</i> Calman & Gordon, 1933	
700	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia articulata</i> (Loman, 1908)	
701	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia atlantica</i> (Stock, 1970)	
702	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia bicornis</i> (Losina-Losinsky & Turpaeva, 1958)	
703	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia brevitarsis</i> (Losina-Losinsky & Turpaeva, 1958)	
704	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia californica</i> (Hedgpeth, 1939)	
705	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia calva</i> Arango, 2009	
706	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia caudata</i> Turpaeva, 1993	
707	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia chitinosa</i> (Hilton, 1943)	
708	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia dampieri</i> (Child, 1975)	
709	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia dofleini</i> (Loman, 1911)	
710	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia eleommata</i> Child, 1998	
711	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia elongata</i> Takahashi, Dick & Mawatari, 2007	
712	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia germanica</i> (Hodgson, 1915)	<i>nomen nudum</i>
713	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia magnirostris</i> Arnaud & Child, 1988	
714	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia nasica</i> Child, 1994	
715	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia spinosa</i> Takahashi, Kajihara & Mawatari, 2012	
716	Colossendeidae	<i>Hedgpethia</i>	<i>Hedgpethia tibialis</i> Stock, 1991	
717	Colossendeidae	<i>Notoendeis</i>	<i>Notoendeis germanica</i> Hodgson, 1915	<i>nomen dubium</i>
718	Colossendeidae	<i>Pentacolossendeis</i>	<i>Pentacolossendeis reticulata</i> Hedgpeth, 1943	
719	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus cinclus</i> Bamber, 2001	
720	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus claudus</i> Stock, 1975	
721	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus clavipes</i> Carpenter, 1893	
722	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus filipes</i> Stock, 1991	
723	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus gracillimus</i> Carpenter, 1907	
724	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i> Wood-Mason, 1873	
725	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus lomani</i> Stock, 1958	
726	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus magdalena</i> Staples, 2009	
727	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus mortenseni</i> Stock, 1958	
728	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus pedunculatus</i> Stock, J.H., 1957	
729	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus sibogae</i> Stock, 1958	
730	Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus tenuissimus</i> (Haswell, 1885)	
731	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis australis</i> (Hodgson, 1907)	
732	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis biseriata</i> Stock, 1968	
733	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis boehmi</i> (Schimkewitsch, 1890)	
734	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis charybdae</i> (Dohrn, 1881)	
735	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis clipeata</i> Möbius, 1902	
736	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis didactyla</i> Philippi, 1843	<i>nomen dubium</i>
737	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis difficilis</i> Müller & Krapp, 2009	
738	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis flaccida</i> Calman, 1923	
739	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis ghaziei</i> Rajagopal, 1963	<i>nomen dubium</i>
740	Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis holthuisi</i> Stock, 1961	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

741	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis leviseminentia</i> Takahashi, Dick & Mawatari, 2007	
742	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis meridionalis</i> (Böhm, 1879)	
743	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis mollis</i> (Carpenter, 1904)	
744	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis nodosa</i> Hilton, 1942	
745	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis pauciporosa</i> Stock, 1970	
746	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis procera</i> (Loman, 1908)	
747	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis raleighi</i> Bamber, 1992	
748	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	
749	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis straughani</i> Clark, 1970	
750	<b>Endeidae</b>	<i>Endeis</i>	<i>Endeis viridis</i> Pushkin, 1976	
751	<b>incertae sedis</b>	<i>Alcynous</i>	<i>Alcynous megacephalus</i> Costa, 1861	<i>nomen dubium</i>
752	<b>incertae sedis</b>	<i>Bango</i>	<i>Bango polyonyx</i> Bamber, 2004	
753	<b>incertae sedis</b>	<i>Chonothea</i>	<i>Chonothea hians</i> Nakamura & Child, 1983	
754	<b>incertae sedis</b>	<i>Chonothea</i>	<i>Chonothea verrucosa</i> Nakamura & Child, 1991	
755	<b>incertae sedis</b>	<i>Decachela</i>	<i>Decachela discata</i> Hilton, 1939	
756	<b>incertae sedis</b>	<i>Decachela</i>	<i>Decachela dogieli</i> Losina-Losinsky, 1961	
757	<b>incertae sedis</b>	<i>Ephyrogymna</i>	<i>Ephyrogymna circularis</i> Hedgpeth, 1943	
758	<b>incertae sedis</b>	<i>Foxichilus</i>	<i>Foxichilus pygmaeus</i> Costa, 1836	<i>nomen dubium</i>
759	<b>incertae sedis</b>	<i>Hannonia</i>	<i>Hannonia echinata</i> Stock, 1990	
760	<b>incertae sedis</b>	<i>Hannonia</i>	<i>Hannonia spinipes</i> Stock, 1956	
761	<b>incertae sedis</b>	<i>Hannonia</i>	<i>Hannonia stocki</i> Munilla, 1993	
762	<b>incertae sedis</b>	<i>Hannonia</i>	<i>Hannonia typica</i> Hoek, 1881	
763	<b>incertae sedis</b>	<i>Mimipallene</i>	<i>Mimipallene atlantis</i> Child, 1982	
764	<b>incertae sedis</b>	<i>Oiceobathys</i>	<i>Oiceobathys arachne</i> Hesse, 1867	<i>nomen dubium</i>
765	<b>incertae sedis</b>	<i>Oomerus</i>	<i>Oomerus stigmatiphorus</i> Hesse, 1874	<i>nomen dubium</i>
766	<b>incertae sedis</b>	<i>Paritoca</i>	<i>Paritoca spinipalpis</i> Philippi, 1842	<i>nomen dubium</i>
767	<b>incertae sedis</b>	<i>Pephredo</i>	<i>Pephredo hirsuta</i> Goodsir, 1842	<i>nomen dubium</i>
768	<b>incertae sedis</b>	<i>Pephredo</i>	<i>Pephredo capillata</i> Goodsir, 1842	<i>nomen dubium</i>
769	<b>incertae sedis</b>	<i>Pigrogromitus</i>	<i>Pigrogromitus timsanus</i> Calman, 1927	
770	<b>incertae sedis</b>	<i>Platychelus</i>	<i>Platychelus sardonicus</i> Costa, 1861	<i>nomen dubium</i>
771	<b>incertae sedis</b>	<i>Pycnothea</i>	<i>Pycnothea flynni</i> Williams, 1940	
772	<b>incertae sedis</b>	<i>Pycnothea</i>	<i>Pycnothea selkirkii</i> Loman, 1921	
773	<b>incertae sedis</b>	<i>Queubus</i>	<i>Queubus echidna</i> Bamber & Steffani, 2007	
774	<b>incertae sedis</b>	<i>Queubus</i>	<i>Queubus jamesanus</i> Barnard, 1946	
775	<b>Nymphonidae</b>	<i>Boreonymphon</i>	<i>Boreonymphon abyssorum</i> (Norman, 1873)	
776	<b>Nymphonidae</b>	<i>Boreonymphon</i>	<i>Boreonymphon compactum</i> Just, 1972	
777	<b>Nymphonidae</b>	<i>Boreonymphon</i>	<i>Boreonymphon ossiansarsi</i> Knaben in Just, 1972	
778	<b>Nymphonidae</b>	<i>Boreonymphon</i>	<i>Boreonymphon robustum</i> (Bell, 1855)	
779	<b>Nymphonidae</b>	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon abyssale</i> (Stock, 1968)	
780	<b>Nymphonidae</b>	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon bioculatum</i> Turpaeva, 1956	
781	<b>Nymphonidae</b>	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon birsteini</i> (Turpaeva, 1956)	
782	<b>Nymphonidae</b>	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon caecigenum</i> Child, 1997	
783	<b>Nymphonidae</b>	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon exiguum</i> (Hodgson, 1927)	
784	<b>Nymphonidae</b>	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon horikoshii</i> Nakamura, 1985	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

785	Nymphonidae	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon krappi</i> Munilla & Soler <i>Memberives</i> 2015	
786	Nymphonidae	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon ponsitor</i> Child, 1982	
787	Nymphonidae	<i>Heteronymphon</i>	<i>Heteronymphon profundum</i> Turpaeva, 1956	
788	Nymphonidae	<i>Neonymphon</i>	<i>Neonymphon caecum</i> Stock, 1955	
789	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon aculeatum</i> Child, 1994	
790	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon adami</i> Giltay, 1937	
791	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon adareanum</i> Hodgson, 1907	
792	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon adenense</i> Muller, 1989	
793	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon adenopus</i> Stock, 1991	
794	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon aemulum</i> Stock, 1975	
795	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon aequidigitatum</i> Haswell, 1885	
796	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon akanei</i> Nakamura & Child, 1983	
797	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon akanthochoeros</i> Bamber & Thurston, 1995	
798	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon albatrossi</i> Hedgpeth, 1949	
799	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon aldabrense</i> Child, 1988	
800	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon andamanense</i> Calman, 1923	
801	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon andriashevi</i> Pushkin, 1993	
802	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon angolense</i> Gordon, 1932	
803	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon apertum</i> Turpaeva, 2004	
804	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon apeles</i> Child, 1979	
805	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon apicatum</i> Stock, 1991	
806	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon arabicum</i> Calman, 1938	
807	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon arcuatum</i> Child, 1995	
808	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon aritai</i> Nakamura & Child, 1991	
809	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon articulare</i> Hodgson, 1908	
810	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon australe</i> Hodgson, 1902	
811	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon banzare</i> Gordon, 1944	
812	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon barnardi</i> Arnaud & Child, 1988	
813	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon basispinosum</i> Hilton, 1942	
814	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon benthos</i> Hedgpeth, 1949	
815	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bergi</i> Losina-Losinsky, 1961	
816	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon biarticulatum</i> (Hodgson, 1907)	
817	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bicornum</i> Arnaud & Child, 1988	
818	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon biformidens</i> Stock, 1974	
819	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bigibbulare</i> Losina-Losinsky, 1961	
820	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon biserratum</i> Losina-Losinsky, 1961	
821	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon boogoora</i> Bamber, 2008	
822	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon boraborae</i> Muller, 1990	
823	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bouvieri</i> Gordon, 1932	
824	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon brachyrhynchum</i> Hoek, 1881	
825	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon braschnikowi</i> Schimkewitsch, 1906	
826	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon brevicaudatum</i> Miers, 1875	
827	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon brevirostre</i> Hodge, 1863	
828	Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon brevis</i> Nakamura & Child, 1991	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

829	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon brevitarse</i> Krøyer, 1838	
830	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bucuspidum</i> Child, 1995	
831	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bullatum</i> Stock, 1992	
832	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon bunyipi</i> Clark, 1963	
833	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon caementarum</i> Stock, 1975	
834	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon caldarium</i> Stock, 1987	
835	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon calypso</i> Fage, 1959	
836	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon centrum</i> Child, 1997	
837	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon chaetochir</i> Utinomi, 1971	
838	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon chainae</i> Child, 1982	
839	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon charcoti</i> Bouvier, 1911	
840	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon citerium</i> Nakamura & Child, 1991	
841	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon clarencei</i> Gordon, 1932	
842	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon cognatum</i> Loman, 1928	
843	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon comes</i> Flynn, 1928	
844	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon compactum</i> Hoek, 1881	
845	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon conirostrum</i> Stock, 1973	
846	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon crenatiunguis</i> Barnard, 1946	
847	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon crosnieri</i> Stock, 1965	
848	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon curvidens</i> Stock, 1990	
849	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon dentiferum</i> Child, 1997	
850	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon diabolium</i> Child, 1988	
851	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon discorsicoxae</i> Child, 1982	
852	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon dissimilis</i> Hedgpeth, 1949	
853	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon distensum</i> Möbius, 1902	
854	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon draconum</i> Child, 1990	
855	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon dubitabile</i> Stock, 1973	
856	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon duospinum</i> Hilton, 1942	
857	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon elegans</i> Hansen, 1887	
858	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon elongatum</i> Hilton, 1942	
859	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon eltaninae</i> Child, 1995	
860	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon enteonum</i> Child, 2002	
861	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon exiguum</i> Hodgson, 1915	<i>nomen dubium</i>
862	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon falcatum</i> Utinomi, 1955	
863	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon femorale</i> Fage, 1956	
864	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon filatovae</i> Turpaeva, 1993	
865	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon floridanum</i> Hedgpeth, 1948	
866	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon forceps</i> Nakamura & Child, 1991	
867	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon foresti</i> Fage, 1953	
868	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon forticulum</i> Child, 1995	
869	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon fortunatum</i> Stock, 1997	
870	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon foxi</i> Calman, 1927	
871	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon frigidum</i> Hodgson, 1907	
872	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon galathea</i> Fage, 1956	
873	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon gerlachei</i> Giltay, 1935	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

874	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon giltayi</i> Hedgpeth, 1948	
875	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon giraffa</i> Loman, 1908	
876	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon glabrum</i> Child, 1995	
877	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon gracile</i> Leach, 1814	
878	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon gracilipes</i> Miers, 1875	
879	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon granulatum</i> Arnaud & Child, 1988	
880	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon grossipes</i> (Fabricius, 1780)	
881	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon grus</i> Stock, 1991	
882	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon gruveli</i> Bouvier, 1910	
883	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon gruzovi</i> Pushkin, 1993	
884	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon gunteri</i> Hedgpeth, 1949	
885	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hadale</i> Child, 1982	
886	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hamatum</i> Hoek, 1881	
887	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hampsoni</i> Child, 1982	
888	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hedgpethi</i> Stock, 1953	
889	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon helleri</i> Bohm, 1879	
890	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon heterodenticulatum</i> Hedgpeth, 1941	
891	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon heterodentum</i> Turpaeva, 1991	
892	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon heterospinum</i> Hedgpeth, 1949	
893	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hiemale</i> Hodgson, 1907	
894	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hirsutum</i> Child, 1995	
895	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hirtipes</i> Bell, 1853	
896	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hirtum</i> (Fabricius, 1780)	
897	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hodgsoni</i> Schimkewitsch, 1913	
898	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hoekii</i> Meinert, 1899	<i>nomen dubium</i>
899	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon immane</i> Stock, 1954	
900	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon improcerum</i> Nakamura & Child, 1991	
901	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon inaequipes</i> Stock, 1992	
902	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon inerme</i> Fage, 1956	
903	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon inferum</i> Child, 1995	
904	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon infundibulum</i> Nakamura & Child, 1991	
905	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon inornatum</i> Child, 1995	
906	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon isaenki</i> Pushkin, 1993	
907	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon japonicum</i> Ortmann, 1891	
908	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon kensleyi</i> Child, 1988	
909	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon kodanii</i> Hedgpeth, 1949	
910	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon koichiroi</i> Munilla & Soler Memberives 2015	
911	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon kurilense</i> Losina-Losinsky, 1961	
912	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon kurilocompactum</i> Turpaeva, 2004	
913	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon kurilokamchaticum</i> Turpaeva, 1971	
914	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon lanare</i> Hodgson, 1907	
915	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon laneum</i> Turpaeva, 2006	
916	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon laterospinum</i> Stock, 1963	
917	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon leptocheles</i> Sars, 1888	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

918	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon lituus</i> Child, 1979	
919	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon lobatum</i> Stock, 1962	
920	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon lomani</i> Gordon, 1944	
921	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longicaudatum</i> Carpenter, 1904	
922	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longiceps</i> Grube, 1869	<i>nomen dubium</i>
923	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longicollum</i> Hoek, 1881	
924	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longicoxa</i> Hoek, 1881	
925	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longimanum</i> Sars, 1888	
926	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longisetosum</i> Hodgson, 1915	<i>nomen dubium</i>
927	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longispinum</i> Nakamura & Child, 1991	
928	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longitarse</i> Krøyer, 1844	
929	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon longituberculatum</i> Olsen, 1913	
930	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon macabou</i> Muller, 1990	
931	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon macilentum</i> Stock, 1981	
932	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon macquariensis</i> Child, 1995	
933	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon macrochelatum</i> Pushkin, 1993	
934	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon macronyx</i> Sars, 1877	
935	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon macrum</i> Wilson, 1880	
936	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon maculatum</i> Carpenter, 1910	
937	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon maldivense</i> Clark, 1961	
938	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon maoriana</i> Clark, 1958	
939	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon marinum</i> (Ström, 1762)	<i>nomen dubium</i>
940	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon maruyamai</i> Nakamura & Child, 1991	
941	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon mauritanicum</i> Fage, 1942	
942	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon megacheles</i> Child, 1988	
943	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon megalops</i> Sars, 1877	
944	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon mendosum</i> (Hodgson, 1907)	
945	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon microctenatum</i> Barnard, 1946	
946	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon microgracilipes</i> Pushkin, 1993	
947	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon micronesicum</i> Child, 1982	
948	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon micronyx</i> Sars, 1888	
949	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon micropedes</i> Hedgpeth, 1949	
950	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon microrhynchum</i> G.O. Sars, 1888	
951	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon microsetosum</i> Hilton, 1942	
952	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon minutum</i> Goodsir, 1842	<i>nomen dubium</i>
953	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon modestum</i> Stock, 1959	
954	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon molleri</i> Clark, 1963	
955	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon molum</i> Hilton, 1942	
956	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon monothrix</i> Child, 1995	
957	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon multicens</i> Gordon, 1932	
958	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon multituberculatum</i> Gordon, 1944	
959	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon nagannuense</i> Takahashi, Kajihara & Mawatari, 2012	
960	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon nakamurai</i> Stock, 1994	
961	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon natalense</i> Flynn, 1928	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

962	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon neelovi</i> Pushkin, 1993	
963	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon neumayri</i> Gordon, 1932	
964	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon nipponense</i> Hedgpeth, 1949	
965	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon novaecaledoniae</i> Stock, 1991	
966	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon novaehollandiae</i> Clark, 1963	
967	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon nugax</i> Stock, 1966	
968	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon obesum</i> Arnaud & Child, 1988	
969	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon ochoticum</i> Losina-Losinsky, 1961	
970	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon ohshimai</i> Hedgpeth, 1949	
971	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon okudai</i> Nakamura & Child, 1991	
972	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon orcadense</i> (Hodgson, 1908)	
973	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon ortmanni</i> Helfer, 1938	
974	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pagophilum</i> Child, 1995	
975	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon paralobatum</i> Arnaud & Child, 1988	
976	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon parasiticum</i> Merton, 1906	
977	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon parum</i> Stock, 1991	
978	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon paucidens</i> Gordon, 1932	
979	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon paucituberculatum</i> Gordon, 1944	
980	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pedunculatum</i> Arnaud & Child, 1988	
981	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pellucidum</i> Goodsir, 1842	<i>nomen dubium</i>
982	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon perlucidum</i> Hoek, P.P.C., 1881	
983	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon petri</i> Turpaeva, 1993	
984	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pfefferi</i> Loman, 1923	
985	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon phasma</i> White, 1847	<i>nomen dubium</i>
986	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon phasmatodes</i> Bohm, 1879	
987	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pilosum</i> Möbius, 1902	
988	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pixellae</i> Scott, 1912	
989	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon plectrum</i> Takahashi, Kajihara & Mawatari, 2012	
990	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pleodon</i> Stock, 1962	
991	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon polare</i> Hodgson, 1915	<i>nomen dubium</i>
992	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon polyglia</i> Bamber, 2004	
993	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon premordicum</i> Child, 1995	
994	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon primacoxa</i> Stock, 1968	
995	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon proceroides</i> Bouvier, 1913	
996	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon procerum</i> Hoek, 1881	
997	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon profundum</i> Hilton, 1942	
998	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon prolatum</i> Fage, 1942	
999	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon proximum</i> Calman, 1915	
1000	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pseudograkilipes</i> Pushkin, 1993	
1001	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon puellula</i> Krapp, 1973	
1002	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon pumillum</i> Nakamura & Child, 1991	
1003	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon punctum</i> Child, 1995	
1004	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon quadriclavus</i> Nakamura & Child, 1991	
1005	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon residuum</i> Stock, 1971	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1006	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon rotnnesti</i> Child, 1975	
1007	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon rybakovi</i> Pushkin, 1993	
1008	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon sabellum</i> Child, 1995	
1009	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon sandersi</i> Child, 1982	
1010	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon sarsii</i> Meinert, 1899	
1011	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon schimkewitschi</i> Losina-Losinsky, 1929	
1012	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon schmidti</i> Losina-Losinsky, 1961	
1013	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon scotiae</i> Stock, 1981	
1014	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon serratidentatum</i> Arnaud & Child, 1988	
1015	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon serratum</i> G. O. Sars, 1879	
1016	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon setimanus</i> Barnard, 1946	
1017	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon setipedes</i> Child, 1988	
1018	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon signatum</i> Möbius, 1902	
1019	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon simulare</i> Child, C.A., 1992	
1020	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon simulatum</i> Nakamura & Child, 1991	
1021	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon singulare</i> Stock, 1954	
1022	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon sluiteri</i> Hoek, 1901	
1023	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon soyoi</i> Utinomi, 1955	
1024	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon spinifex</i> Stock, 1997	
1025	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon spiniventris</i> Stock, 1953	
1026	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon stenocheir</i> Norman, 1908	
1027	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon stipulum</i> Child, 1990	
1028	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon stocki</i> Utinomi, 1955	
1029	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon striatum</i> Losina-Losinsky, 1929	
1030	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon stroemi</i> Krøyer, 1844	
1031	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon subtile</i> Loman, 1923	
1032	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon surinamense</i> Stock, 1975	
1033	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tanypalpes</i> Child, 1988	
1034	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tenellum</i> (Sars, 1888)	
1035	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tenuimanum</i> Hodgson, 1915	
1036	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tenuipes</i> Bouvier, 1911	
1037	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon torulum</i> Child, 1998	
1038	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tricuspdatum</i> Soler-Membrives & Munilla, 2011	
1039	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tripectinatum</i> Turpaeva, 1971	
1040	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon trispinum</i> Child, 1998	
1041	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon trituberculum</i> Child, 1995	
1042	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tuberculare</i> Losina-Losinsky, 1961	
1043	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon tubiferum</i> Stock, 1978	
1044	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon typhlops</i> (Hodgson, 1915)	
1045	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon typhlops oculatum</i> Turpaeva, 2000	<i>nomen dubium</i>
1046	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon uncatum</i> Child, 1998	
1047	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon unguiculatum</i> Hodgson, 1915	
1048	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon uniungiculatum</i> Losina-Losinsky, 1933	



Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1049	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon vacans</i> Child, 1997	
1050	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon villosum</i> (Hodgson, 1907)	
1051	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon vulcanellum</i> Stock, 1992	
1052	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon vulsum</i> Stock, 1986	
1053	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon walvisense</i> Stock, 1981	
1054	<b>Nymphonidae</b>	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon zundianum</i> Pushkin, 1993	
1055	<b>Nymphonidae</b>	<i>Pentanympion</i>	<i>Pentanympion antarcticum</i> Hodgson, 1904	
1056	<b>Nymphonidae</b>	<i>Sexanympion</i>	<i>Sexanympion mirabilis</i> Hedgpeth & Fry, 1964	
1057	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis annandalei</i> (Calman, 1923)	
1058	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis antipoda</i> (Clark, 1972)	
1059	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis bicuspidata</i> (Stock, 1968)	
1060	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis calcanea</i> (Stephensen, 1933)	
1061	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis californica</i> (Schimkewitsch, 1893)	
1062	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis comosa</i> (Stock, 1975)	
1063	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis guineensis</i> (Stock, 1975)	
1064	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis juttingae</i> (Stock, 1964)	
1065	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis longimana</i> (Stock, 1991)	
1066	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis longirostris</i> (Wilson, 1881)	
1067	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis longiseta</i> (Turpaeva, 1957)	
1068	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis mollissima</i> (Hoek, 1881)	
1069	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis oculotuberculosis</i> (Hilton, 1942)	
1070	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis paramollis</i> (Stock, 1975)	
1071	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis profundis</i> (Hilton, 1942)	
1072	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis richeri</i> (Bamber, 2000)	
1073	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis safari</i> (Stock, 1984)	
1074	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis scoparia</i> (Fage, 1956)	
1075	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis stylirostris</i> (Hedgpeth, 1949)	
1076	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis tritonis</i> (Hoek, 1883)	
1077	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Bathypallenopsis</i>	<i>Bathypallenopsis tydemani</i> (Loman, 1908)	
1078	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis alcocki</i> Calman, 1923	
1079	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis angusta</i> Stock, 1991	
1080	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis arctica</i> Stock, 1956	
1081	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis boehmi</i> Schimkewitsch, 1930	
1082	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis brevidigitata</i> Möbius, 1902	
1083	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis bulbifera</i> Munilla & Stock, 1984	
1084	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis buphtalmus</i> Pushkin, 1993	
1085	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis candidoi</i> Mello-Leitao, 1949	
1086	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis capensis</i> Barnard, 1946	
1087	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis childi</i> Stock, 1986	
1088	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis cidaribatus</i> Child, 1975	
1089	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis conirostris</i> Turpaeva, 1991	
1090	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis creekiana</i> Larramendy, 1975	
1091	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis crosslandi</i> Carpenter, 1910	
1092	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis denticulata</i> Hedgpeth, 1944	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1093	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis dentifera</i> Stock, 1983	
1094	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis desperado</i> Bamber, 2005	
1095	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis fluminensis</i> (Krøyer, 1844)	
1096	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis forficifera</i> Wilson, 1881	
1097	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis gippslandiae</i> Stock, 1954	
1098	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis gurjanovi</i> Pushkin, 1993	
1099	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis hodgsoni</i> Gordon, 1938	
1100	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis hoeki</i> (Miers, 1884)	
1101	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis hoekiana</i> Schimkewitsch, 1930	
1102	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis intermedia</i> Flynn, 1928	
1103	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis juttingae</i> Stock, 1964	
1104	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis kempfi</i> Stock, 1975	
1105	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis kupei</i> Clark, 1971	
1106	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis latefrontalis</i> Pushkin, 1993	
1107	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis lateralia</i> Child, 1995	
1108	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis lattina</i> Pushkin, 1993	
1109	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis latus</i> Child, 1998	
1110	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis leiopus</i> Pushkin, 1993	
1111	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis macneilli</i> Clark, 1963	
1112	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis macronyx</i> Bouvier, 1911	
1113	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis mariae</i> Larramendy & de Castellanos, 1978	
1114	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis mascula</i> Bamber, 2000	
1115	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis mauii</i> Clark, 1958	
1116	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis meinerti</i> Schimkewitsch, 1930	
1117	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis mixta</i> Stock, 1986	
1118	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis notiosa</i> Child, 1992	
1119	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis obliqua</i> (Thomson, 1884)	
1120	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis ovalis</i> Loman, 1908	
1121	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis patagonica</i> (Hoek, 1881)	
1122	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis persimilis</i> Stock, 1956	
1123	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis phalangoides</i> (Latreille, 1818)	
1124	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis pilosa</i> (Hoek, 1881)	
1125	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis schmitti</i> Hedgpeth, 1943	
1126	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis sexacentra</i> Bamber, 2000	
1127	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis sibogae</i> Loman, 1911	
1128	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis spicata</i> Hodgson, 1915	
1129	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis spinipes</i> Carpenter, 1907	
1130	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis temperans</i> Stock, 1953	
1131	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis tongaensis</i> Clark, 1973	
1132	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis triregia</i> Clark, 1962	
1133	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis truncatula</i> Child, 1992	
1134	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis tumidula</i> Loman, 1923	
1135	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis vanhoffeni</i> Hodgson, 1915	
1136	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis vanhöffeni</i> Hodgson, 1914	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1137	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis varioculata</i> Stock, 1986	
1138	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis verrucosa</i> Stock, 1953	
1139	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis villosa</i> Hodgson, 1907	
1140	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis virgata</i> Loman, 1908	
1141	<b>Pallenopsidae</b>	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis yepayekae</i> Weis, 2014	
1142	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus aculeatus</i> Möbius, 1902	
1143	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus allotrius</i> Child, 1979	
1144	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus amora</i> Bamber & Costa, 2009	
1145	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus amoybius</i> Bamber, 2004	
1146	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus ampullaceus</i> Child, 2004	
1147	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus anarthrus</i> Loman, 1908	
1148	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus angulatus</i> (Dohrn, 1881)	
1149	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus aragai</i> Sawaya, 1950	
1150	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus arcuatus</i> Child, 1977	
1151	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus arescus</i> du Bois-Reymond Marcus, 1959	
1152	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus arnaudae</i> Stock, 1978	
1153	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus australis</i> (Hodgson, 1914)	
1154	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus bahamensis</i> Child, 1977	
1155	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus baldarus</i> Child, 1988	
1156	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus batangensis</i> (Helfer, 1938)	
1157	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus bourboni</i> Muller, 1990	
1158	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus bova</i> Child, 1979	
1159	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus brasiliensis</i> Hedgpeth, 1948	
1160	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus brevicollis</i> Loman, 1908	
1161	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus brevirostris</i> Child, 1988	
1162	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus brochus</i> Child, 1996	
1163	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus brucei</i> Child, 1990	
1164	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus bruuni</i> Child, 1992	
1165	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus californicus</i> Hall, 1912	
1166	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus calliopus</i> Staples, 1982	
1167	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus capensis</i> (Flynn, 1928)	
1168	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus carnatus</i> Nakamura & Child, 1983	
1169	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus chamorrus</i> Child, 1983	
1170	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus chilensis</i> Hedgpeth, 1961	
1171	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus compactus</i> (Hilton, 1939)	
1172	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus compositus</i> Chimenz, Cottarelli & Tosti, 1991	
1173	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus concavicollis</i> Arango, 2003	
1174	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus coxalis</i> Stock, 1968	
1175	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus crassus</i> Nakamura & Child, 1988	
1176	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus cribellatus</i> Calman, 1923	
1177	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus cryptus</i> Stock, 1994	
1178	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus dauphinus</i> Child, 1992	
1179	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus dentimanus</i> Stock, 1979	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1180	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus digitatus</i> (Böhm, 1879)	
1181	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus dissitus</i> Child, 2004	
1182	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus erectus</i> Cole, 1904	
1183	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus eroticus</i> Stock, 1968	
1184	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus erythraeus</i> Bartolini & Krapp, 2007	
1185	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus evansi</i> Clark, 1963	
1186	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus evelinae</i> Marcus, 1940	
1187	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus exaggeratus</i> Stock, 1994	
1188	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus excelsus</i> Nakamura & Child, 1983	
1189	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus falciclavus</i> Child, 1988	
1190	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus galelensis</i> Child, 1979	
1191	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus ganchiformis</i> Lucena & Chirstoffersen, 2018	
1192	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus gestiens</i> (Ortmann, 1890)	
1193	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus gibbifemoris</i> Turpaeva, 1991	
1194	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus glandulifer</i> Stock, 1954	
1195	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus globotuberculosis</i> Turpaeva, 2006	
1196	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus guachaquiae</i> Müller & Krapp, 2009	
1197	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus haswelli</i> (Flynn, 1918)	
1198	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus hokkaidoensis</i> (Utinomi, 1954)	
1199	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus hwanghaensis</i> Kim & Hong, 1986	
1200	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus imperialis</i> Nakamura & Child, 1986	
1201	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus imswe</i> Child, 1982	
1202	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus inermis</i> Losina-Losinsky, 1961	
1203	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus insigniformis</i> Stock, 1974	
1204	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus insignis</i> (Hoek, 1881)	
1205	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus iuleus</i> Stock, 1975	
1206	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus jonesi</i> Child, 1974	
1207	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus jungeri</i> Fage, 1949	
1208	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus justi</i> Müller, 1992	
1209	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus krappi</i> Müller, 1990	
1210	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus lacinosus</i> Child, 1995	
1211	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus lagenus</i> Nakamura & Child, 1983	
1212	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus laminatus</i> Stock, 1994	
1213	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus laminifer</i> Arnaud, 1974	
1214	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus lappa</i> (Böhm, 1879)	<i>nomen dubium</i>
1215	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus lentus</i> Wilson, 1878	
1216	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus lineatus</i> Nakamura & Child, 1991	
1217	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus longiceps</i> Stock, 1951	
1218	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus longiformis</i> Child, 1977	
1219	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus mamillosus</i> Stock, 1954	
1220	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus marcusii</i> (Mello-Leitao, 1949)	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1221	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus maritimus</i> Hodgson, 1914	
1222	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus marshallensis</i> Child, 1982	
1223	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus massiliensis</i> Bouvier, 1916	
1224	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus massiliformis</i> Stock, 1975	
1225	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus micros</i> Bourdillon, 1955	
1226	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus minusculus</i> Clark, 1970	
1227	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus minutissimus</i> Stock, 1954	
1228	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus mirim</i> Lucena & Christoffersen, 2015	
1229	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus monotrema</i> Stock, 1979	
1230	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus morim</i> Lucena, De Araújo & Christoffersen, 2015	
1231	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus muelleri</i> Stock, 1994	
1232	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus nanus</i> Krapp, Kocak & Katagan, 2008	
1233	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus nodosus</i> Hilton, 1942	
1234	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus oculatus</i> Carpenter, 1905	
1235	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus oculospinus</i> Hilton, 1942	
1236	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus ophiurophilus</i> Stock	
1237	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus pacificus</i> Hilton, 1942	
1238	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus paradigitatus</i> Child, 1988	
1239	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus pectinus</i> Hedgpeth, 1948	
1240	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus perissoporus</i> Arango & Krapp, 2007	
1241	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Krøyer, 1844)	
1242	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus pharus</i> Stock, 1975	
1243	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus plumulariae</i> (von Lendenfeld, 1883)	<i>nomen dubium</i>
1244	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus polignaci</i> Bouvier, 1914	
1245	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus proliferus</i> Arango, 2003	
1246	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus prominens</i> Bamber & Takahashi, 2005	
1247	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus pseudotarsalis</i> Muller, 1992	
1248	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus pycnosoma</i> (Helfer, 1938)	
1249	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus pygmaeus</i> (Hodge, 1864)	
1250	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i> Hedgpeth, 1943	
1251	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus reimerae</i> Child, 1979	
1252	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus ricardoi</i> Lucena & Christoffersen, 2018	
1253	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus robustus</i> (Dohrn, 1881)	
1254	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus sandromagni</i> Krapp, 1996	
1255	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus shimodaensis</i> Nakamura & Child, 1982	
1256	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus simulator</i> Stock, 1975	
1257	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus speculus</i> Child, 1995	
1258	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus spinirostrum</i> Stock, 1973	
1259	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus spinosus</i> (Losina-Losinsky, 1961)	
1260	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus spurius</i> Stock, 1992	
1261	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus squalidus</i> Clark, 1973	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1262	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus stellatus</i> Nakamura & Child, 1983	
1263	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus stictus</i> Marcus, 1940	
1264	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus stocki</i> Bacescu, 1958	
1265	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus stri</i> Child, 1979	
1266	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus tanseii</i> Nakamura & Child, 1991	
1267	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus tarsalis</i> Stock, 1968	
1268	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus tenuicarpus</i> Child, 1991	
1269	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus torus</i> Child & Hedgpeth, 1971	
1270	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus trispinosus</i> Stock, 1951	
1271	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus tuberculosis</i> Turpaeva, 2006	
1272	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus tubiferus</i> (Haswell, 1884)	
1273	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus turbidus</i> Stock, 1975	
1274	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus typhloides</i> Stock, 1991	
1275	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus typhlops</i> Sars, 1888	
1276	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus unilobus</i> Stock, 1959	
1277	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus unospinus</i> Hilton, 1942	<i>nomen dubium</i>
1278	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus velamellus</i> Nakamura & Child, 1991	
1279	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus vemae</i> Child, 1982	
1280	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus versluysi</i> Loman, 1908	
1281	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus virescens</i> (Hodge, 1864)	
1282	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i> (Cole, 1904)	
1283	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus viriosus</i> Turpaeva, 2006	
1284	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus vulcanus</i> Child, 1992	
1285	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus xenus</i> Stock, 1980	
1286	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium alis</i> Bamber, 2013	
1287	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium cheliferum</i> Claparède, 1863	<i>nomen dubium</i>
1288	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium femoratum</i> (Rathke, 1799)	
1289	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium forfex</i> Stock, 1991	
1290	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium horribilis</i> Hedgpeth, 1949	
1291	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium micropalpidum</i> Hilton, 1942	
1292	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium mutilatus</i> Frey & Leuckart, 1847	<i>nomen dubium</i>
1293	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium olivaceum</i> Gosse, 1855	<i>nomen dubium</i>
1294	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium plumulariae</i> Lendenfeld, 1883	<i>nomen dubium</i>
1295	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium ponderosum</i> Stock, 1994	
1296	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium pyrgodum</i> Child, 1995	
1297	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium quadridentatum</i> Hilton, W.A., 1942	
1298	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium tuberculatum</i> Stock, 1991	
1299	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium tuberungum</i> Turpaeva, 2006	
1300	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxichilidium</b>	<i>Phoxichilidium ungelatum</i> Hedgpeth, 1949	
1301	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxiphilyra</b>	<i>Phoxiphilyra interjecta</i> Turpaeva, 2006	
1302	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxiphilyra</b>	<i>Phoxiphilyra quadriarticulata</i> (Losina-Losinsky, 1961)	
1303	<b>Phoxichilidiidae</b>	<b>Phoxiphilyra</b>	<i>Phoxiphilyra robusta</i> (Losina-Losinsky, 1961)	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1304	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Pycnosomia</i>	<i>Pycnosomia asterophila</i> Stock, 1981	
1305	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Pycnosomia</i>	<i>Pycnosomia coxata</i> Stock, 1991	
1306	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Pycnosomia</i>	<i>Pycnosomia strongylocentroti</i> (Losina-Losinsky, 1933)	
1307	<b>Phoxichilidiidae</b>	<i>Pycnosomia</i>	<i>Pycnosomia tuberculata</i> Losina-Losinsky, 1961	
1308	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pentapycnon</i>	<i>Pentapycnon bouvieri</i> Pushkin, 1993	
1309	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pentapycnon</i>	<i>Pentapycnon charcoti</i> Bouvier, 1910	
1310	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pentapycnon</i>	<i>Pentapycnon geayi</i> Bouvier, 1911	
1311	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum africanum</i> Calman, 1938	
1312	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum aleuticum</i> Turpaeva, 1994	
1313	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum angulirostrum</i> Stock, 1959	
1314	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum anovigerum</i> Clark, 1956	
1315	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum arbustum</i> Stock, 1966	
1316	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum asiaticum</i> Muller, 1992	
1317	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum aurilineatum</i> Flynn, 1919	
1318	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum bamberi</i> Munilla, Murillo & Soler-Membrives, 2015	
1319	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum benokianum</i> Ohshima, 1935	
1320	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum buticulosum</i> Hedgpeth, 1949	
1321	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum calculum</i> Bamber, 1995	
1322	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum callosum</i> Losina-Losinsky, 1961	
1323	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum carinatum</i> Staples, 2002	
1324	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum cataphractum</i> Möbius, 1902	
1325	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum cessaci</i> Bouvier, 1911	
1326	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum clarki</i> Staples, 2002	
1327	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum coninsulum</i> Bamber, 2008	
1328	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum cranaobyrsa</i> Bamber, 2004	
1329	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum crassirostrum</i> Sars, 1888	
1330	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum crosnieri</i> Stock, 1991	
1331	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum daguilarensis</i> Bamber, 1997	
1332	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum dicerus</i> Marcus, 1940	
1333	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum elephas</i> Stock, 1966	
1334	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum eltanin</i> Fry & Hedgpeth, 1969	
1335	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum forte</i> Flynn, 1928	
1336	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum gaini</i> Bouvier, 1910	
1337	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum gibberum</i> Marcus & du Bois Reymond-M., 1963	
1338	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum gordonae</i> Pushkin, 1984	
1339	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum grumus</i> Arango, 2003	
1340	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum guyanae</i> Stock, 1975	
1341	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum hancocki</i> Schmitt, 1934	
1342	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum indicum</i> Sundara Raj, 1930	
1343	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum kussakini</i> Turpaeva, 2000	
1344	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum litorale</i> (Ström, 1762)	
1345	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum lobipes</i> Stock, 1991	
1346	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum madagascariensis</i> Bouvier, 1911	
1347	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum magellanicum</i> Hoek, 1898	

Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1348	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum magnirostrum</i> Möbius, 1902	
1349	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum microps</i> Loman, 1904	
1350	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum minutum</i> Losina-Losinsky & Kopaneva, 1973	
1351	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum moniliferum</i> Stock, 1991	
1352	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum moolenbeeki</i> Stock, 1992	
1353	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum mucronatum</i> Loman, 1908	
1354	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum musaicum</i> Stock, 1994	
1355	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum nodulosum</i> Dohrn, 1881	
1356	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum occa</i> Loman, 1908	
1357	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum orientale</i> (Dana, 1849)	
1358	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum ornans</i> Stock, 1992	
1359	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum panamum</i> Hilton, 1942	
1360	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum papua</i> Bamber, 2013	
1361	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum paragaini</i> Munilla, 1990	
1362	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum planum</i> Stock, 1954	
1363	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum platylophum</i> Loman, 1923	
1364	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum plumipes</i> Stock, 1960	
1365	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum portus</i> Barnard, 1946	
1366	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum pusillum</i> Dohrn, 1881	
1367	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum pustulatum</i> Stock, 1994	
1368	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum repentinum</i> Turpaeva, 2003	
1369	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum reticulatum</i> Hedgpeth, 1948	
1370	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum rickettsi</i> Schmitt, 1934	
1371	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum saxulum</i> Child, 1998	
1372	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum sivertseni</i> Stock, 1955	
1373	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum spatium</i> Takahashi, Dick & Mawatari, 2007	
1374	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum staplesi</i> Bamber, 2013	
1375	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum stearnsi</i> Ives, 1883	
1376	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum stylidium</i> Child, 1995	
1377	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum tenue</i> Slater, 1879	
1378	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum tessellatum</i> Stock, 1968	
1379	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum torresi</i> Clark, 1963	
1380	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum tuberculatum</i> Clark, 1963	
1381	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum tumulosum</i> Loman, 1908	
1382	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum uedai</i> Nakamura & Child, 1983	
1383	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum ungelatum</i> Loman, 1911	
1384	<b>Pycnogonidae</b>	<i>Pycnopallene</i>	<i>Pycnopallene clauda</i> (Loman, 1908)	
1385	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax alcicornis</i> Krapp, 1973	
1386	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax anopthalmus</i> Arnaud, 1972	
1387	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax architectus</i> Child, 1979	
1388	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax arenicolus</i> Stock, 1989	
1389	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax articulatus</i> Stock, 1968	
1390	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax australis</i> Hodgson, 1907	
1391	<b>Rhynchothoracidae</b>	<i>Rhynchothorax</i>	<i>Rhynchothorax barnardi</i> Child & Hedgpeth, 1971	



Annexe 1. Listes taxonomiques pour les familles, genres, espèces actuelles et fossiles

1392	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax crenatus</i> Child, 1982	
1393	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax malaccensis</i> Stock, 1968	
1394	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax mediterraneus</i> Costa, 1861	
1395	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax monnioti</i> Arnaud, 1974	
1396	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax oblongus</i> (Pushkin, 1977)	
1397	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax orientalis</i> Child, 1988	
1398	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax percivali</i> Clark, 1976	
1399	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax philopsammum</i> Hedgpeth, 1951	
1400	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax tiahurensis</i> Muller, 1989	
1401	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax unicornis</i> Fage & Stock, 1966	
1402	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax vallatus</i> Child, 1990	
1403	<b>Rhynchothoracidae</b>	<b><i>Rhynchothorax</i></b>	<i>Rhynchothorax voxorinus</i> Stock, 1966	

## ANNEXE 2

Données supplémentaires de  
l'article 2



**Appendix 1 - CO1 and 18S sequences used for this study, including GenBank accession numbers.**

Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Ammotheidae	–	Ammotheidae gen sp	IU-2013-18602	KX535450	KX536501	Iles du Salut	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia assimilis</i>	–	DQ390087	DQ389932	Victoria, Australia	Arango & Wheeler 2007
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia assimilis</i>	–	KF603901	–	Chile, Region de los Lagos	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia assimilis</i>	–	KF603907	–	Chile, Region de los Lagos	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia assimilis</i>	–	KF603909	–	Chile, Region de los Lagos	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia bituberculata</i>	–	–	AB292185	Manazuru, Kanagawa	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia boschi</i>	IU-2011-682	KX535401	KX536462	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia boschi</i>	IU-2011-744	–	KX536436	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia boschi</i>	IU-2011-789	KX535415	KX536473	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia boschi</i>	IU-2011-790	KX535370	–	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia boschi</i>	IU-2011-791	KX535438	–	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia echinata</i>	–	–	AF005438	?	Giribet & Ribera 2000
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia hispida</i> voucher	–	FJ862875	FJ862857	Brittany	Arabi <i>et al.</i> 2010
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia hoeki</i>	–	DQ389888	DQ389888	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia mixta</i>	IU-2012-1244	KX535421	–	Madang	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia mixta</i>	IU-2012-1269	–	KX536478	Madang	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia nana</i>	IU-2011-726	KX535354	KX536425	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia nana</i>	IU-2011-727	KX535359	KX536430	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia sawayai</i>	–	DQ390070	DQ389916	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 1	IU-2011-702	KX535360	KX536431	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 1	IU-2011-752	KX535355	KX536426	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 3	IU-2011-712	KX535349	KX536423	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 5	IU-2011-687	KX535419	KX536476	south Madagascar	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 7	IU-2013-18598	KX535449	KX536500	Kavieng	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 9	IU-2012-804	KX535362	KX536433	Marquesas	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 9	IU-2012-811	KX535383	KX536451	Marquesas	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 10	IU-2013-17934	KX535440	KX536493	Kavieng	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 10	IU-2013-18597	KX535372	KX536441	Kavieng	this study
Ammotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 12	IU-2012-1221	KX535422	KX536479	Madang	this study

Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Ammonotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 15	IU-2012-806	KX535371	KX536440	Marquesas	this study
Ammonotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 15	IU-2012-807	KX535369	KX536439	Marquesas	this study
Ammonotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 15	IU-2012-808	–	KX536446	Marquesas	this study
Ammonotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia</i> sp. 15	IU-2012-809	KX535378	KX536448	Marquesas	this study
Ammonotheidae	<i>Achelia</i>	<i>Achelia superba</i>	–	–	AB292186	Shimoda, Izu, Shizuoka	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ammonotheidae	<i>Acheliana</i>	<i>Acheliana</i> sp.	IU-2011-659	KX535416	–	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Acheliana</i>	<i>Acheliana</i> sp.	IU-2011-681	KX535418	KX536475	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Acheliana</i>	<i>Acheliana</i> sp.	IU-2011-764	KX535400	–	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea calmani</i>	–	FJ969346	–	Ross Sea	Nielsen <i>et al.</i> 2009
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea carolinensis</i>	–	FJ969347	–	Ross Sea	Nielsen <i>et al.</i> 2009
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea carolinensis</i>	–	FJ969348	–	Ross Sea	Nielsen <i>et al.</i> 2009
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea clausi</i>	–	DQ300052	DQ389894	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea glacialis</i>	–	FJ969349	–	Ross Sea	Nielsen <i>et al.</i> 2009
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea hilgendorfi</i>	–	DQ390091	DQ389936	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea longispina</i>	–	FJ969350	–	Ross Sea	Nielsen <i>et al.</i> 2009
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea ovatoides</i>	–	DQ390081	DQ389926	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea</i> sp.	–	FJ862871	FJ862850	?	Arabi <i>et al.</i> 2010
Ammonotheidae	<i>Ammonothea</i>	<i>Ammonothea spinosa</i>	–	KF603912	–	Chile	Weis & Melzer 2002
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella appendiculata</i>	–	DQ390056	DQ389899	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella biunguiculata</i>	–	–	AB292060	Shimoda, Izu, Shizuoka	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella biunguiculata</i>	–	–	LC010686	?	Tamaoki <i>et al.</i> (unpubl.)
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella gracilis</i> (ex <i>Cilunculus gracilis</i> )	–	–	AB292188	off Hokkaido	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella indica</i>	–	–	AB292184	Manazuru, Kanagawa	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella setacea</i>	IU-2011-684	KX535350	KX536424	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 1	IU-2013-18601	KX535377	KX536447	Kavieng	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 2	IU-2013-17914	KX535436	KX536490	Iles du Salut	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 5	IU-2013-18604	KX535428	KX536483	Iles du Salut	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 6	IU-2012-963	KX535424	–	Marquesas	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 7	IU-2012-898	KX535380	–	Guadeloupe	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 7	IU-2012-972	KX535368	KX536438	Guadeloupe	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 12	IU-2013-18586	KX535382	KX536450	Madang	this study

Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 14	IU-2012-816	KX535443	KX536495	Marquesas	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella</i> sp. 15	IU-2012-954	KX535374	KX536443	Guadeloupe	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella spinifera</i>	–	DQ390074	DQ389919	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella tippula</i>	IU-2011-679	KX535385	–	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella tippula</i>	IU-2011-703	KX535429	KX536484	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Ammothella</i>	<i>Ammothella tuberculata</i>	–	DQ390094	DQ389938	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus armatus</i>	–	–	AB292187	Shimoda, Izu, Shizuoka	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ammonotheidae	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus roni</i>	IU-2011-2583	KX535367	–	Manus Island	this study
Ammonotheidae	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus scaurus</i>	IU-2007-4650	KX535357	KX536428	New Caledonia	this study
Ammonotheidae	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus sewelli</i>	IU-2011-602	KX535417	KX536474	Mozambic Channel	this study
Ammonotheidae	<i>Cilunculus</i>	<i>Cilunculus sewelli</i>	IU-2011-603	KX535356	KX536427	Mozambic Channel	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis curtiscapus</i>	IU-2011-661	KX535363	KX536434	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis curtiscapus</i>	IU-2011-676	KX535366	KX536437	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis curtiscapus</i>	IU-2011-691	KX535347	–	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis curtiscapus</i>	IU-2011-692	KX535348	–	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis curtiscapus</i>	IU-2011-724	KX535353	–	south Madagascar	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	–	DQ390069	DQ389915	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2012-1204	KX535352	–	Madang	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2012-1206	KX535351	–	Madang	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-18621	KX535448	KX536499	Madang	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-18639	KX535399	KX536461	Kavieng	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-18640	KX535393	–	Kavieng	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-18641	KX535394	–	Kavieng	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-6573	KX535411	–	Madang	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-6580	KX535414	–	Madang	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis muscosa</i>	IU-2013-6600	KX535392	–	Madang	this study
Ammonotheidae	<i>Nymphopsis</i>	<i>Nymphopsis</i> sp.	IU-2013-18608	KX535390	KX536456	Iles du Salut	this study
Ammonotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura heteroscela</i>	IU-2013-15606	KX535444	KX536496	N Medio-Atlantic Ridge, Snake Pit site	this study
Ammonotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura</i> sp. 1	IU-2014-10209	KX535439	KX536492	Futuna	this study
Ammonotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura</i> sp. 1	IU-2014-10210	KX535442	KX536494	Futuna	this study
Ammonotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura</i> sp. 2	IU-2013-19237	KX535437	KX536491	N Medio-Atlantic Ridge, Logatchev site	this study
Ammonotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura</i> sp. 2	IU-2013-19238	KX535384	KX536452	N Medio-Atlantic Ridge, Logatchev site	this study

Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Ammotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura</i> sp. 2	IU-2013-19239	KX535346	KX536422	N Medio-Atlantic Ridge, Lucky Strike site	this study
Ammotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura</i> sp. 2	IU-2013-19242	KX535373	KX536442	N Medio-Atlantic Ridge, Lucky Strike site	this study
Ammotheidae	<i>Sericosura</i>	<i>Sericosura venticola</i>	–	DQ390080	DQ389925	North Pacific vents	Arango & Wheeler 2007
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum californicum</i>	–	DQ3900990	DQ389935	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavadorsum</i> voucher	–	KF603964	–	Chile, Region de los Rios	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavadorsum</i> voucher	–	KF603965	–	Chile, Region de los Rios	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavadorsum</i> voucher	–	KF603966	–	Chile, Region de los Rios	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavadorsum</i> voucher	–	KF603967	–	Chile, Region de los Rios	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavadorsum</i> voucher	–	KF603969	–	Chile, Region de los Rios	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum cavadorsum</i> voucher	–	KF603970	–	Chile, Region de los Rios	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum neorhetum</i> voucher	–	KF603971	–	Chile, Region de Magallanes y de la Antarctica Chilena	Weis & Melzer 2002
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum orbiculare</i>	–	DQ390064	DQ389910	Mar del Plata, Argentina	Arango & Wheeler 2007
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum orbiculare</i>	–	GU370074	–	Massachussetts	Masta <i>et al.</i> 2010
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp.	–	FJ862870	FJ862849	Australia	Arabi <i>et al.</i> 2010
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp. 1	IU-2013-18603	KX535445	KX536497	Iles du Salut	this study
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp. 1	IU-2013-18606	KX535386	KX536453	Iles du Salut	this study
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp. 2	IU-2013-18587	KX535446	–	Kavieng	this study
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp. 2	IU-2013-18589	KX535358	KX536429	Kavieng	this study
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp. 2	IU-2013-18596	KX535379	KX536449	Kavieng	this study
Ammotheidae	<i>Tanystylum</i>	<i>Tanystylum</i> sp. 3	IU-2013-18605	KX535396	KX536458	Iles du Salut	this study
Ammotheidae	<i>Teratonotum</i>	<i>Teratonotum stauromatum</i> (ex <i>Ammothella stauromata</i> )	IU-2012-959	KX535420	KX536477	Marquesas	this study
Ammotheidae	<i>Teratonotum</i>	<i>Teratonotum stauromatum</i> (ex <i>Ammothella stauromata</i> )	IU-2013-18591	KX535361	KX536432	Kavieng	this study
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus auchenicum</i>	–	–	AB292189	Shimoda, Izu, Shizuoka	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus auchenicum</i>	–	–	LC010685	?	Tamaoki <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus castelli</i>	–	FJ862876	FJ862858	Salomon Islands	Arabi <i>et al.</i> 2010
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus castelli</i>	IU-2014-8275	KX535408	KX536468	Iles du Salut	this study
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus castellioides</i>	–	DQ390070	DQ389905	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus cryptopygius</i>	–	–	AB292190	off Taito-zaki,	Chiba Nakamura <i>et al.</i> 2007

Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus glaberrimus</i>	–	–	AB292191	Shimoda, Izu, Shizuoka	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus glaberrimus</i>	–	–	LC010684	?	Tamaoki <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus japonicus</i>	–	–	AB292192	Tosa Bay, Kochi	Nakamura <i>et al.</i> 2007
Ascorhynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	<i>Ascorhynchus japonicus</i>	–	–	LC010683	?	Tamaoki <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde curvata</i>	–	DQ390055	DQ389897	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde raphiaster</i>	–	DQ390075	DQ389920	Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde</i> sp.	IU-2013-18613	KX535388	KX536454	French Guiana	this study
Ascorhynchidae	<i>Eurycyde</i>	<i>Eurycyde spinosa</i>	–	DQ390092	DQ389937	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	AB790611	Japan	Chows <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	AB700615	Japan	Chows <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	AB700612	Japan	Chows <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	AB700616	Japan	Chows <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	AB700614	Japan	Chows <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	LC010682	?	Tamaoki <i>et al.</i> (unpubl.)
Ascorhynchidae	<i>Nymphonella</i>	<i>Nymphonella tapetis</i>	–	–	AB700613	Japan	Chows <i>et al.</i> (unpubl.)
Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	<i>Austrodecus glaciale</i>	–	DQ390048	DQ389890	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene cornigera</i>	–	DQ390077	DQ389922	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene cornigera</i>	IU-2013-18652	KX535376	KX536445	Antarctica	this study
Callipallenidae	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene cornigera</i>	IU-2013-18653	KX535364	KX536435	Antarctica	this study
Callipallenidae	<i>Austropallene</i>	<i>Austropallene cristata</i>	–	DQ390045	DQ389887	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene brevirostris</i>	–	DQ390057	DQ389900	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Callipallene</i>	<i>Callipallene novaezealandiae</i>	–	DQ390082	DQ389927	Victoria, Australia	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Cheilopallene</i>	<i>Cheilopallene nodulosa</i>	IU-2013-18642	KX535430	KX536485	Kavieng	this study
Callipallenidae	<i>Meridionale</i>	<i>Meridionale ambigua</i>	–	DQ390085	DQ389930	Victoria, Australia	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Oropallene</i>	<i>Oropallene minor</i>	–	DQ390059	DQ389994	New South Wales, Australia	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Parapallene</i>	<i>Parapallene avida</i>	–	DQ390083	DQ389928	Victoria, Australia	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Propallene</i>	<i>Propallene longiceps</i>	–	DQ390054	DQ389896	Japan	Arango & Wheeler 2007
Callipallenidae	<i>Stylopallene</i>	<i>Stylopallene longicauda</i>	–	DQ390090	DQ389929	Victoria, Australia	Arango & Wheeler 2007
Colossendeidae	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis stramenti</i>	–	DQ390078	DQ389923	Antarctica, Polarsten Exp.	Arango & Wheeler 2007
Colossendeidae	<i>Colossendeis</i>	<i>Colossendeis tenera</i>	–	DQ390061	DQ389907	North Pacific	Arango & Wheeler 2007
Colossendeidae	<i>Decolopoda</i>	<i>Decolopoda australis</i>	–	DQ390063	DQ389909	Livingstone, Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Colossendeidae	<i>Rhopalorhynchus</i>	<i>Rhopalorhynchus filipes</i>	–	FJ862872	FJ862852	New Caledonia	Arabi <i>et al.</i> 2010



Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis australis</i>	–	DQ390050	DQ389892	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis clipeata</i>	IU-2011-776	KX535441	–	south Madagascar	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis mollis</i>	–	DQ390051	DQ389893	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18550	KX535406	KX536466	Iles du Salut	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18554	KX535447	KX536498	Madang	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18556	KX535381	–	Madang	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18634	KX535405	KX536465	Kavieng	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18637	KX535426	–	Kavieng	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18638	KX535427	KX536482	Kavieng	this study
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis spinosa</i>	–	–	FJ862848	Brittany	Arabi <i>et al.</i> 2010
Endeidae	<i>Endeis</i>	<i>Endeis spinosa</i>	–	AY731173	–	?	Hassanin <i>et al.</i> 2005
Nymphonidae	–	Nymphonidae gen. sp.	IU-2014-8371	KX535433	KX536487	Iles du Salut	this study
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon articulare</i>	IU-2013-18648	KX535398	KX536460	Antarctica	this study
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon articulare</i>	IU-2013-18649	KX535397	KX536459	Antarctica	this study
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon brevicaudatum</i>	–	DQ390087	DQ389889	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon hamatum</i>	–	DQ390076	DQ389921	Antarctica, Polarsten Exp.	Arango & Wheeler 2007
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon surinamense</i>	IU-2013-18614	KX535404	KX536464	French Guiana	this study
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon surinamense</i>	IU-2013-18615	KX535387	–	French Guiana	this study
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon surinamense</i>	IU-2013-18620	KX535434	KX536488	French Guiana	this study
Nymphonidae	<i>Nymphon</i>	<i>Nymphon unguiculatum</i>	–	DQ390053	DQ389895	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Nymphonidae	<i>Pentanympion</i>	<i>Pentanympion antarcticum</i>	–	DQ390049	DQ389891	Palmer S Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis macneilli</i>	–	DQ390086	DQ389931	Victoria, Australia	Arango & Wheeler 2007
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis macronyx</i>	–	DQ390062	–	Livingston, Antarctica	Arango & Wheeler 2007
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis</i> sp. 1	IU-2013-18651	KX535435	KX536489	Terre Adélie	this study
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis</i> sp. 2	IU-2013-18645	KX535409	KX536469	Kavieng	this study
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis</i> sp. 3	IU-2013-18545	KX535402	–	Iles du Salut	this study
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis</i> sp. 3	IU-2013-18546	KX535407	KX536467	Iles du Salut	this study
Pallenopsidae	<i>Pallenopsis</i>	<i>Pallenopsis</i> sp. 4	IU-2013-18610	KX535432	KX536486	French Guiana	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus californicus</i>	–	DQ390068	DQ389914	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	–	DQ390088	DQ389933	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus batagensis</i>	–	DQ390072	DQ389918	Colombian Caribbean	Arango & Wheeler 2007
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus erectus</i>	–	DQ390089	DQ389934	California, USA	Arango & Wheeler 2007

Family	Genus	Species	MNHN code	CO1	18S	Geographical origin	Reference
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18544	KX535391	KX536457	Iles du Salut	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18609	KX535413	KX536472	French Guiana	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18611	KX535412	KX536471	French Guiana	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18632	KX535403	KX536463	Kavieng	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18636	KX535425	KX536481	Kavieng	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18643	KX535395	–	Kavieng	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18644	KX535389	KX536455	Kavieng	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18646	KX535410	KX536470	Kavieng	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-18647	KX535431	–	Kavieng	this study
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2014-8292	KX535423	KX536480	Iles du Salut	this study
Pycnogonidae	<i>Pentapycnon</i>	<i>Pentapycnon charcoti</i>	–	DQ390079	DQ389924	Antarctica, Polarsten Exp.	Arango & Wheeler 2007
Pycnogonidae	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum diceros</i>	–	DQ390095	DQ389939	Antarctica, Polarsten Exp.	Arango & Wheeler 2007
Pycnogonidae	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum stearnsi</i>	–	DQ390058	DQ389902	California, USA	Arango & Wheeler 2007
Pycnogonidae	<i>Pycnogonum</i>	<i>Pycnogonum tuberculatum</i>	IU-2013-18654	KX535375	KX536444	Vanuatu	this study
OUTGROUP	<i>Limulus</i>	<i>Limulus polyphemus</i>	–	–	L81949	–	Spears & Abele 1998
OUTGROUP	<i>Limulus</i>	<i>Limulus polyphemus</i>	–	NC003057	–	–	Lavrov <i>et al.</i> 2000a
OUTGROUP	<i>Lithobius</i>	<i>Lithobius forficatus</i>	–	NC002629	–	–	Lavrov <i>et al.</i> 2000b
OUTGROUP	<i>Lithobius</i>	<i>Lithobius variegatus</i>	–	–	AF000773	–	Giribet & Ribera 1998
OUTGROUP	<i>Mastigoproctus</i>	<i>Mastigoproctus giganteus</i>	–	JN018215	JN018311	–	Arabi <i>et al.</i> 2010
OUTGROUP	<i>Opisthopatus</i>	<i>Opisthopatus cinctipes</i>	–	NC014273	–	–	Braband <i>et al.</i> 2010
OUTGROUP	<i>Orthoporus</i>	<i>Orthoporus</i> sp.	–	–	AY210829	–	Mallatt <i>et al.</i> 2004
OUTGROUP	<i>Peripatoides</i>	<i>Peripatoides novaezealandiae</i>	–	–	AF342794	–	Mallatt & Winchell 2002
OUTGROUP	<i>Squilla</i>	<i>Squilla empusa</i>	–	–	L81946	–	Spears & Abele 1998
OUTGROUP	<i>Squilla</i>	<i>Squilla empusa</i>	–	NC007444	–	–	Swinstrom 2009
OUTGROUP	<i>Thyropygus</i>	<i>Thyropygus</i> sp.	–	NC003344	–	–	Lavrov <i>et al.</i> 2002
OUTGROUP	<i>Triops</i>	<i>Triops longicaudatus</i>	–	–	AF144219	–	Spears & Abele 2000
OUTGROUP	<i>Triops</i>	<i>Triops longicaudatus</i>	–	NC006079	–	–	Cook <i>et al.</i> 2005



Supplementary file - Base composition in CO1 sequences, with composition bias in third codon positions.

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi cant?
<i>Achelia assimilis</i> _DQ390087	35,9 2233 01	17,7 9935 275	32,2 0064 725	14,0 7766 99	618	28,1 5533 981	16,0 1941 748	32,0 3883 495	23,7 8640 777	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	34,9 5145 631	9,70 8737 864	51,9 4174 757	3,39 8058 252	206	0,19 5530 726	0,48 1481 481	0,43 4466 019	3,47 8661 546	1	0,06 5533 981	2,58 8092 019	1
<i>Achelia assimilis</i> _KF603901_voucher	40,9 3851 133	15,0 4854 369	28,8 0258 9	15,2 1035 599	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	33,0 0970 874	23,3 0097 087	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	47,0 8737 864	4,85 4368 932	40,7 7669 903	7,28 1553 398	206	0,07 1823 204	-	0,43 9320 388	1,29 0466 346	0	0,06 0679 612	1,03 1794 303	0
<i>Achelia assimilis</i> _KF603907_voucher	40,9 3851 133	15,0 4854 369	28,9 6440 129	15,0 4854 369	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	33,0 0970 874	23,3 0097 087	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	47,0 8737 864	4,85 4368 932	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,06 5934 066	0,16 6666 667	0,44 1747 573	1,19 0502 309	0	0,05 8252 427	0,84 1370 18	0
<i>Achelia assimilis</i> _KF603909_voucher	40,9 3851 133	15,0 4854 369	28,9 6440 129	15,0 4854 369	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	33,0 0970 874	23,3 0097 087	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	47,0 8737 864	4,85 4368 932	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,06 5934 066	0,16 6666 667	0,44 1747 573	1,19 0502 309	0	0,05 8252 427	0,84 1370 18	0
<i>Achelia hispida</i> _FJ862875_voucher	43,8 1625 442	14,1 3427 562	25,2 6501 767	16,7 8445 23	566	31,2 1693 122	13,2 2751 323	31,7 4603 175	23,8 0952 381	189	44,9 7354 497	26,9 8412 698	14,2 8571 429	13,7 5661 376	189	55,3 1914 894	2,12 7659 574	29,7 8723 404	12,7 6595 745	188	-	0,71 4285 714	0,42 5531 915	5,00 6662 228	1	0,07 4468 085	3,92 8758 019	1
<i>Achelia hoekii</i> _DQ389888	43,0 6569 343	14,7 8102 19	27,1 8978 102	14,9 6350 365	548	31,6 9398 907	13,1 1475 41	30,6 0109 29	24,5 9016 393	183	44,8 0874 317	27,8 6885 246	13,6 6120 219	13,6 6120 219	183	52,7 4725 275	3,29 6703 297	37,3 6263 736	6,59 3406 593	182	0,17 0731 707	0,33 3333 333	0,45 0549 451	2,94 9658 93	1	0,04 9450 549	1,45 0533 089	0
<i>Achelia sawayai</i> _DQ390070	37,0 5501 618	15,6 9579 288	33,3 3333 333	13,9 1585 761	618	27,1 8446 602	14,5 6310 68	34,4 6601 942	23,7 8640 777	206	45,6 3106 796	25,7 2815 534	12,6 2135 922	16,0 1941 748	206	38,3 4951 456	6,79 6116 505	52,9 1262 136	1,94 1747 573	206	0,15 9574 468	0,55 5555 556	0,45 6310 68	2,96 7337 39	1	0,04 3689 32	2,41 0261 949	1
<i>Ammothea calmani</i> _FJ969346_voucher	40,7 6190 476	15,2 3809 524	31,4 2857 143	12,5 7142 857	525	31,2 5 12,5	22,7 2727 273	33,5 2272 273	22,7 2727 273	176	45,4 5454 545	26,7 0454 545	14,7 7272 727	13,0 6818 182	176	45,6 6473 988	6,35 8381 503	46,2 4277 457	1,73 4104 046	173	0,00 6289 308	0,57 1428 571	0,45 9537 572	0,10 7874 472	0	0,04 0462 428	2,18 2704 665	1
<i>Ammothea carolinensis</i> _FJ969347_voucher	40,6 1488 673	15,5 3398 058	31,3 9158 576	12,4 5954 693	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	33,9 8058 252	22,3 3009 709	206	44,6 6019 417	28,1 5533 981	13,5 9223 301	13,5 9223 301	206	46,1 1650 485	5,82 5242 718	46,6 0194 175	1,45 6310 68	206	0,00 5235 602	0,6 3592 233	0,46 8795 187	0,09 6407 767	0	0,03 6407 767	2,36 7283 301	1
<i>Ammothea carolinensis</i> _FJ969348_voucher	40 933	15,7 9831 3277	31,9 6890 311	12,2 756	595	30,3 0303 03	13,1 3131 313	33,3 3333 333	23,2 3232 323	198	44,2 2110 553	28,6 4321 608	13,5 6783 92	13,5 6783 92	199	45,4 5454 545	5,55 5555 556	48,9 8989 899	0 0	198	0,03 7433 155	1 2222 222	0,47 4614 679	0,70 7777 679	0	0,02 7777 778	3,36 3671 463	1
<i>Ammothea clausi</i> _DQ390052	38,6 7313 916	16,6 6666 667	30,7 4433 657	13,9 1585 761	618	29,1 2621 359	13,5 9223 301	33,0 0970 874	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	28,1 5533 981	13,5 9223 301	13,5 9223 301	206	42,2 3300 971	8,25 2427 184	45,6 3106 796	3,88 3495 146	206	0,03 8674 033	0,36 9320 388	0,43 4866 494	0,69 4866 494	0	0,06 0679 612	1,85 7229 745	0
<i>Ammothea glacialis</i> _FJ969349_voucher	39,2 7958 834	16,4 6655 232	31,5 6089 194	12,6 9296 741	583	31,4 4329 897	12,3 7113 402	32,9 8969 072	23,1 9587 629	194	44,6 1538 462	28,2 0512 821	13,8 4615 385	13,3 3333 333	195	41,7 5257 732	8,76 2886 598	47,9 3814 433	1,54 6391 753	194	0,06 8965 517	0,7 8453 608	0,44 4942 204	1,22 4942 204	0	0,05 1546 392	3,21 4437 54	1
<i>Ammothea hilgendorfi</i> _DQ390091	39,6 4401 294	14,8 8673 139	31,2 2977 346	14,2 3948 22	618	30,0 9708 738	13,1 0679 612	32,5 2427 184	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,1 8446 602	13,5 9223 301	14,5 6310 68	206	44,1 7475 728	4,36 8932 039	47,5 7281 553	3,88 3495 146	206	0,03 7037 037	0,05 8823 529	0,45 8737 864	0,69 2091 18	0	0,04 1262 136	0,24 7699 768	0
<i>Ammothea longispina</i> _FJ969350_voucher	40,6 3670 412	14,7 9400 749	33,1 4606 742	11,4 2322 097	534	32,5 8426 966	11,7 9775 281	34,2 6966 292	21,3 4831 461	178	44,9 4382 022	28,0 8988 764	14,6 0674 157	12,3 5955 056	178	44,3 8202 247	4,49 4382 022	50,5 6179 775	0,56 1797 753	178	0,06 5088 757	0,77 7777 778	0,47 4719 101	1,16 7490 966	0	0,02 5280 899	2,36 3398 997	1

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi- cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi- cant?
<b>Ammothea ovato idesDQ390081</b>	39,2 5081 433	16,7 7524 43	31,7 5895 765	12,2 1498 371	614	30,2 4390 244	13,6 5853 659	34,6 3414 634	21,4 6341 463	205	45,0 9803 922	27,9 4117 647	13,2 3529 412	13,7 2549 02	204	42,4 3902 439	8,78 0487 805	47,3 1707 317	1,46 3414 634	205	0,05 4347 826	0,71 4285 714	0,44 8780 488	0,99 2953 24	0,05 1219 512	3,36 0460 07	1	
<b>Ammothea sp_F J862871</b>	41,1 5456 238	15,2 7001 862	32,0 2979 516	11,5 4562 384	537	33,5 1955 307	11,7 3184 358	32,4 0223 464	22,3 4636 872	179	44,6 9273 743	28,4 9162 011	14,5 2513 966	12,2 9050 279	179	45,2 5139 665	5,58 6592 179	49,1 6201 117	0 0	179	0,04 1420 118	0,47 2067 039	0,74 1080 352	0 0	0,02 7932 961	3,20 7390 89	1	
<b>Ammothea spino sa_KF603912_vo ucher</b>	38,5 1132 686	17,3 1391 586	31,0 6796 117	13,1 0679 612	618	30,5 8252 427	13,1 0679 612	33,4 9514 563	22,8 1553 398	206	44,6 6019 417	28,1 5533 981	13,5 9223 301	13,5 9223 301	206	40,2 9126 214	10,6 7961 165	46,1 1650 485	2,91 2621 359	206	0,06 7415 73	0,57 1428 571	0,43 2038 835	1,19 3471 147	0 0	0,06 7961 165	3,13 2015 934	1
<b>Ammothella app endiculata_DQ39 0056</b>	42,2 3300 971	15,2 1035 599	28,1 5533 981	14,4 0129 45	618	31,5 5339 806	12,6 2135 922	31,0 6796 117	24,7 5728 155	206	45,1 4563 107	27,6 6990 291	13,1 0679 612	14,0 7766 99	206	50 825	5,33 9805 214	40,2 9126 039	4,36 8932 214	206	0,10 7526 882	0,45 1456 0,1	1,98 0012 311	0 0	0,04 8543 689	0,45 8480 187	0	
<b>Ammothella spin ifera_DQ390074</b>	36,7 3139 159	16,8 2847 896	32,3 6245 955	14,0 7766 99	618	30,0 9708 738	14,5 6310 68	30,5 8252 427	24,7 5728 155	206	47,0 8737 864	24,7 5728 155	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	33,0 0970 874	11,1 6504 854	53,8 8349 515	1,94 1747 573	206	0,24 0223 464	0,70 3703 704	0,43 4466 019	4,27 3784 185	0 0	0,06 5533 981	3,78 2596 028	1
<b>Ammothella tube rculata_DQ39009 4</b>	45,6 3106 796	13,5 9223 301	26,2 1359 223	14,5 6310 68	618	31,5 5339 806	11,6 5048 544	33,0 0970 874	23,7 8640 777	206	44,6 6019 417	28,1 5533 981	13,1 0679 612	14,0 7766 99	206	60,6 7961 165	0,97 0873 786	32,5 2427 184	5,82 5242 718	206	0,30 2083 333	0,71 4285 714	0,46 6019 417	5,72 8153 492	0 0	0,03 3980 583	2,71 9211 912	1
<b>Anoplodactylus_ batangensis_DQ3 90072</b>	44,0 1294 498	12,9 4498 382	29,7 7346 278	13,2 6860 841	618	33,9 8058 252	10,6 7961 165	33,0 0970 874	22,3 3009 709	206	47,0 8737 864	24,2 7184 466	13,5 9223 301	15,0 4854 369	206	50,9 7087 379	3,88 3495 146	42,7 1844 66	2,42 7184 466	206	0,08 8082 902	0,23 0769 231	0,46 8446 602	1,67 8405 204	0 0	0,03 1553 398	0,84 5496 353	0
<b>Anoplodactylus_ californicus_DQ3 90068</b>	43,5 2750 809	13,4 3042 071	28,9 6440 129	14,0 7766 99	618	34,4 6601 942	10,6 7961 165	33,0 0970 874	21,8 4466 019	206	45,6 3106 796	26,2 1359 223	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	50,4 8543 689	3,39 8058 252	40,7 7669 903	5,33 9805 825	206	0,10 6382 979	0,22 2222 222	0,45 6310 68	1,97 8224 927	0 0	0,04 3689 32	0,96 4104 78	0
<b>Anoplodactylus_ erectus_DQ39008 9</b>	45,7 9288 026	12,6 2135 922	27,5 0809 061	14,0 7766 99	618	33,9 8058 252	11,1 6504 854	33,0 0970 874	21,8 4466 019	206	47,0 8737 864	24,2 7184 466	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	56,3 1067 961	2,42 7184 466	36,4 0776 699	4,85 4368 932	206	0,21 4659 686	0,33 3333 333	0,46 3592 233	4,05 0602 667	0 0	0,03 6407 767	1,31 5157 389	0
<b>Anoplodactylus_ viridintestinalis_ DQ390088</b>	43,6 8932 039	12,9 4498 382	28,4 7896 44	14,8 8673 139	618	33,4 9514 563	12,6 2135 922	31,5 5339 806	22,3 3009 709	206	45,6 3106 796	23,7 8640 777	14,5 6310 68	16,0 1941 748	206	51,9 4174 757	2,42 7184 466	39,3 2038 835	6,31 0679 612	206	0,13 8297 872	0,44 4444 444	0,45 6310 68	2,57 1692 405	0 0	0,04 3689 32	1,92 8209 559	0
<b>Ascorhynchus_c astelloides_DQ3 90060</b>	37,7 6337 115	17,1 7990 276	31,6 0453 809	13,4 5218 801	617	30,5 8252 427	13,5 9223 301	33,9 8058 252	21,8 4466 019	206	44,3 9024 39	27,8 0487 805	12,6 8292 683	15,1 2195 122	205	38,3 4951 456	10,1 9417 476	48,0 5825 243	3,39 8058 252	206	0,11 2359 551	0,43 2038 0,5	1,98 9118 835	0 0	0,06 7961 165	2,74 0513 942	1	
<b>Ascorhynchus_s p_FJ862876_vou cher</b>	39,2 2942 207	18,9 1418 564	28,0 2101 576	13,8 3537 653	571	27,8 9473 684	16,8 4210 526	34,2 1052 632	21,0 5263 158	190	44,5 0261 78	28,2 7225 131	12,5 6544 503	14,6 5968 586	191	45,2 6315 789	11,5 7894 737	37,3 6842 105	5,78 9473 684	190	0,09 5541 401	0,33 3333 333	0,41 3157 895	1,56 2718 666	0 0	0,08 6842 105	2,00 3838 775	1
<b>Austrodecus_gla ciale_DQ390048</b>	39,1 5857 605	18,6 0841 424	26,2 1359 223	16,0 1941 748	618	26,2 1359 223	16,5 0485 437	31,5 5339 806	25,7 2815 534	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	46,6 0194 175	11,6 5048 544	33,9 8058 252	7,76 6990 291	206	0,15 6626 506	0,40 2912 621	2,61 1562 107	0 0	0,09 7087 379	1,33 1181 059	0	

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT sign ifica nt ?	F(C G)	U(C G)	CG sign ifica nt?
<b>Austropallene_cornigera_DQ390077</b>	34,1 4239 482	17,7 9935 275	34,3 0420 712	13,7 5404 531	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	32,0 3883 495	25,7 2815 534	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	32,0 3883 495	11,1 6504 854	56,3 1067 961	0,48 5436 893	206	0,27 4725 275	0,91 6666 667	0,44 1747 573	4,96 0426 287	1	0,05 8252 427	4,62 7535 991	1
<b>Austropallene_cristata_DQ390045</b>	33,1 7152 104	19,2 5566 343	34,6 2783 172	12,9 4498 382	618	26,6 9902 913	16,5 0485 437	33,0 0970 777	23,7 8640 777	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	28,1 5533 981	15,5 3398 058	56,3 1067 961	0	206	0,33 3333 333	1	0,42 2330 097	5,78 5135 013	1	0,07 7669 903	5,89 0223 836	1
<b>Callipallene_brevirostris_DQ390057</b>	34,9 5145 613	17,6 3754 045	33,1 7152 104	14,2 3948 22	618	28,6 4077 67	15,0 4854 369	31,0 6796 117	25,2 4271 845	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	31,5 5339 806	12,1 3592 233	53,8 8349 515	2,42 7184 466	206	0,26 1363 636	0,66 6666 667	0,42 7184 466	4,58 1356 673	1	0,07 2815 534	3,79 2156 873	1
<b>Callipallene_novaezealandiae_DQ390082</b>	35,5 9870 55	17,4 7572 816	33,3 3333 333	13,5 9223 301	618	26,6 9902 913	16,9 9029 126	31,5 5339 806	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	35,4 3689 32	9,70 8737 864	53,8 8349 515	0,97 0873 786	206	0,20 6521 739	0,81 8181 818	0,44 6601 942	3,76 5788 021	1	0,05 3398 058	3,94 4368 385	1
<b>Colossendeis_stramentum_DQ390078</b>	39,9 6763 754	16,1 8122 977	29,6 1165 049	14,2 3948 22	618	30,0 9708 738	15,5 3398 058	30,0 9708 738	24,2 7184 466	206	47,0 8737 864	25,2 4271 845	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	42,7 1844 66	7,76 6990 291	45,6 3106 796	3,88 3495 146	206	0,03 2967 033	0,33 3333 333	0,44 1747 573	0,59 5251 154	0	0,05 8252 427	1,68 2740 36	0
<b>Colossendeis_tenera_DQ390061</b>	39,9 6763 754	16,9 9029 126	29,4 4983 819	13,5 9223 301	618	30,5 8252 427	14,5 6310 68	31,0 6796 117	23,7 8640 777	206	47,5 7281 553	24,7 5728 155	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	41,7 4757 282	11,6 5048 544	44,6 6019 417	1,94 1747 573	206	0,03 3707 865	0,71 4285 714	0,43 2038 835	0,59 6735 574	0	0,06 7961 165	3,91 5019 917	1
<b>Decolopoda_australis_DQ390063</b>	41,2 6213 592	15,8 5760 518	28,9 6440 129	13,9 1585 761	618	30,0 9708 738	16,0 1941 748	30,5 8252 427	23,3 0097 087	206	47,5 7281 553	24,7 5728 155	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	46,1 1650 485	6,79 6116 505	43,6 8932 039	3,39 8058 252	206	0,02 7027 027	0,33 3333 333	0,44 9029 126	0,49 5244 681	0	0,05 0970 874	1,56 8009 256	0
<b>Endeis_australis_DQ390050</b>	32,9 0113 452	20,4 2139 384	31,2 8038 898	15,3 9708 266	617	24,2 7184 466	15,5 3398 058	35,4 3689 32	24,7 5728 155	206	44,1 7475 728	28,1 5533 981	12,1 3592 233	15,5 3398 058	206	30,2 4390 244	17,5 6097 561	46,3 4146 341	5,85 3658 537	205	0,21 0191 083	0,5	0,38 2926 829	3,35 2708 392	1	0,11 7073 171	3,68 6619 077	1
<b>Endeis_mollis_DQ39005</b>	34,6 2783 172	20,2 2653 722	30,5 8252 427	14,5 6310 68	618	23,7 8640 777	18,9 3203 883	33,4 9514 563	23,7 8640 777	206	44,6 6019 417	27,1 8446 602	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	35,4 3689 32	14,5 6310 68	45,1 4563 107	4,85 4368 932	206	0,12 0481 928	0,5	0,40 2912 621	2,00 8893 928	1	0,09 7087 379	3,32 7952 646	1
<b>Endeis_spinosa_AY731173</b>	34,6 2783 172	21,3 5922 33	28,4 7896 44	15,5 3398 058	618	27,1 8446 602	16,5 0485 437	30,5 8252 427	25,7 2815 534	206	44,1 7475 728	28,6 4077 67	13,1 0679 612	14,0 7766 99	206	32,5 2427 184	18,9 3203 883	41,7 4757 282	6,79 6116 505	206	0,12 4183 007	0,47 1698 113	0,37 1359 223	1,93 7343 418	0	0,12 8640 777	3,67 8776 958	1
<b>Eurycyde_curvata_DQ390055</b>	32,2 4222 586	19,9 6726 678	34,0 4255 319	13,7 4795 417	611	22,5 4901 961	19,1 1764 706	35,2 9411 765	23,0 3921 569	204	44,8 2758 621	25,1 2315 271	13,3 0049 261	16,7 4876 847	203	29,4 1176 471	15,6 8627 451	53,4 3137 255	1,47 0588 235	204	0,28 9940 828	0,82 8571 429	0,41 4215 686	4,92 4746 257	1	0,08 5784 314	5,12 6720 503	1
<b>Eurycyde_raphiastrer_DQ390075</b>	33,6 6013 072	18,6 2745 098	32,8 4313 725	14,8 6928 105	612	27,9 4117 647	12,7 4509 804	33,8 2352 941	25,4 9019 608	204	42,6 4705 882	26,9 6078 431	14,2 1568 627	16,1 7647 059	204	30,3 9215 686	16,1 7647 059	50,4 9019 608	2,94 1176 471	204	0,24 8484 848	0,69 2307 692	0,40 4411 765	4,13 5888 57	1	0,09 5588 235	4,54 6198 131	1
<b>Eurycyde_spinosa_DQ390092</b>	37,5 8169 935	16,3 3986 928	32,3 5294 118	13,7 2549 02	612	26,4 7058 824	15,1 9607 843	33,8 2352 941	24,5 0980 392	204	45,0 9803 922	26,9 6078 431	13,2 3529 412	14,7 0588 235	204	41,1 7647 059	6,86 2745 098	1,96 0784 50	1,96 0784 50	204	0,09 6774 194	0,55 5555 556	0,45 5882 353	1,78 9244 238	0	0,04 4117 647	2,41 0801 902	1
<b>IU-2007-4650_Cilunculus_scaurus</b>	34,9 5145 631	18,7 7022 654	31,3 9158 576	14,8 8673 139	618	26,6 9902 913	15,5 3398 058	33,0 0970 874	24,7 5728 155	206	44,1 7475 728	27,6 6990 291	13,5 3529 412	14,5 4854 369	206	33,9 8058 252	13,1 0679 612	47,5 7281 553	5,33 9805 825	206	0,16 6666 667	0,42 1052 632	0,40 7766 99	2,80 7094 836	1	0,09 2233 01	2,72 4212 562	1
<b>IU-2011-2583_Cilunculus_roni</b>	32,3 6245 955	21,0 3559 871	32,6 8608 414	13,9 1585 761	618	26,6 9902 913	16,5 0485 437	33,0 0970 874	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	28,1 5533 981	13,5 3529 412	14,0 4854 369	206	26,2 1359 223	18,4 4660 194	51,4 5631 068	3,88 3495 146	206	0,32 2173 913	0,65 8349 515	0,38 6439 739	5,25 5251 154	1	0,11 1650 485	4,69 2998 379	1

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi cant?
IU-2011-602_Cilunculus sewelli	38,7 3581 848	16,8 5575 365	30,7 9416 532	13,6 1426 256	617	29,2 6829 268	14,1 4634 146	32,1 9512 195	24,3 9024 39	205	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	42,2 3300 971	8,73 7864 078	46,6 0194 175	2,42 7184 466	206	0,04 9180 328	0,56 5217 391	0,44 4174 757	0,89 2375 897	0 0	0,05 5825 243	2,78 9672 631	1
IU-2011-603_Cilunculus sewelli	38,7 3581 848	16,8 5575 365	30,4 7001 621	13,9 3841 167	617	29,2 6829 268	14,1 4634 146	32,1 9512 195	24,3 9024 39	205	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	42,2 3300 971	8,73 7864 078	45,6 3106 796	3,39 8058 252	206	0,03 8674 033	0,44 9320 388	0,43 0,69 0,44	0,43 4866 494	0 0	0,06 0679 612	2,26 9947 466	1
IU-2011-659_Acheliana_s p	39,3 2038 835	15,3 7216 828	31,8 7702 265	13,4 3042 071	618	32,5 2427 184	10,6 7961 165	33,4 9514 563	23,3 0097 087	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	40,7 7669 903	7,76 6990 291	48,5 4368 932	2,91 2621 359	206	0,08 6956 522	0,45 4545 455	0,44 6601 942	1,58 5594 956	0 0	0,05 3398 058	2,19 1315 77	1
IU-2011-661_Nymphopsis curtiscapus	44,9 8381 877	14,0 7766 99	23,3 0097 087	17,6 3754 045	618	32,0 3883 495	11,6 5048 544	32,0 3883 495	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	58,2 5242 718	2,91 2621 359	24,2 7184 466	14,5 6310 68	206	0,41 1764 706	0,66 6666 667	0,41 2621 359	7,00 5102 661	1 1	0,08 7378 641	4,18 7112 954	1
IU-2011-676-Nymphopsis curtiscapus	45,1 4563 107	13,9 1585 761	23,6 2459 547	17,3 1391 586	618	32,0 3883 495	11,6 5048 544	32,0 3883 495	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	58,7 3786 408	2,42 7184 466	25,2 4271 845	13,5 9223 301	206	0,39 8843 931	0,69 6969 697	0,41 9902 913	6,88 7723 376	1 1	0,08 0097 087	4,17 4455 82	1
IU-2011-679_Ammothella tippula	43,2 0388 35	15,5 3398 058	27,6 6990 291	13,5 9223 301	618	31,5 5339 806	13,5 9223 301	31,0 6796 117	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	27,6 6990 291	13,1 0679 612	14,0 7766 99	206	52,9 1262 136	5,33 9805 825	38,8 3495 146	2,91 2621 359	206	0,15 3439 153	0,29 4117 647	0,45 8737 864	2,86 7234 887	1 1	0,04 1262 136	1,23 8498 839	0
IU-2011-681_Acheliana_s p	39,4 8220 065	15,2 1035 599	31,8 7702 265	13,4 3042 071	618	32,5 2427 184	10,6 7961 165	33,4 9514 563	23,3 0097 087	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	41,2 6213 592	7,28 1553 398	48,5 4368 932	2,91 2621 359	206	0,08 1081 081	0,42 8571 429	0,44 9029 126	1,48 5734 042	0 0	0,05 0970 874	2,01 6011 9	1
IU-2011-682_Achelia_boschi	37,3 7864 078	18,9 3203 883	29,2 8802 589	14,4 0129 45	618	30,5 8252 427	13,1 0679 612	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	28,6 4077 67	12,6 2135 922	14,5 6310 68	206	37,3 7864 078	15,0 4854 369	42,7 1844 66	4,85 4368 932	206	0,06 6666 667	0,51 2195 122	0,40 0485 437	1,10 5989 094	0 0	0,09 9514 563	3,45 6121 642	1
IU-2011-684_Ammothella setacea	44,9 8381 877	13,2 6860 841	21,5 2103 56	20,2 2653 722	618	30,5 8252 427	10,1 9417 476	31,0 6796 117	28,1 5533 981	206	44,6 6019 417	26,6 9902 913	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	59,7 0873 786	2,91 2621 359	20,3 8834 951	16,9 9029 126	206	0,49 0909 091	0,70 7317 073	0,40 0485 437	8,14 4101 51	1 1	0,09 9514 563	4,77 2739 411	1
IU-2011-687_Achelia_sp5	41,7 4757 282	13,7 5404 531	30,4 2071 197	14,0 7766 99	618	34,4 6601 942	9,70 8737 864	32,0 3883 495	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	26,6 9902 913	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	45,6 3106 796	4,85 4368 932	46,1 1650 485	3,39 8058 252	206	0,00 5291 005	0,17 6470 588	0,45 8737 864	0,09 8870 169	0 0	0,04 1262 136	0,74 3099 303	0
IU-2011-691_Nymphopsis curtiscapus	45,1 4563 107	13,9 1585 761	23,4 6278 317	17,4 7572 816	618	32,0 3883 495	11,6 5048 544	32,0 3883 495	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	58,7 3786 408	2,42 7184 466	24,7 5728 155	14,0 7766 99	206	0,40 6976 744	0,70 5882 353	0,41 7475 728	6,99 3213 765	1 1	0,08 2524 272	4,29 7090 41	1
IU-2011-692_Nymphopsis curtiscapus	45,1 4563 107	13,9 1585 761	23,4 6278 317	17,4 7572 816	618	32,0 3883 495	11,6 5048 544	32,0 3883 495	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	58,7 3786 408	2,42 7184 466	24,7 5728 155	14,0 7766 99	206	0,40 6976 744	0,70 5882 353	0,41 7475 728	6,99 3213 765	1 1	0,08 2524 272	4,29 7090 41	1
IU-2011-724_Nymphopsis curtiscapus	44,9 8381 877	14,0 7766 99	23,4 6278 317	17,4 7572 816	618	32,0 3883 495	11,6 5048 544	32,0 3883 495	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	58,2 5242 718	2,91 2621 359	24,7 5728 155	14,0 7766 99	206	0,40 3508 772	0,65 7142 857	0,41 5048 544	6,89 9079 068	1 1	0,08 4951 456	4,06 4168 887	1

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi- cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi- cant?
IU-2011-702_Achelia_sp1	40,7 7669 903	15,3 7216 828	28,4 7896 44	15,3 7216 828	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	31,0 6796 117	25,2 4271 845	206	44,1 7475 728	27,1 8446 602	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	47,0 8737 864	6,31 0679 612	41,2 6213 592	5,33 9805 825	206	0,06 5934 066	0,08 3333 333	0,44 1747 573	1,19 0502 309	0	0,05 8252 427	0,42 0685 09	0
IU-2011-703_Ammothella_tippula	43,2 0388 35	15,3 7216 828	27,6 6990 291	13,7 5404 531	618	31,5 5339 806	13,5 9223 301	31,0 6796 117	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	27,1 8446 602	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	52,9 1262 136	5,33 9805 825	38,8 3495 146	2,91 2621 359	206	0,15 3439 153	0,29 4117 647	0,45 8737 864	2,86 7234 887	1	0,04 1262 136	1,23 8498 839	0
IU-2011-712_Achelia_sp3	38,6 7313 916	17,1 5210 356	28,8 0258 9	15,3 7216 828	618	31,0 6796 117	12,1 3592 233	32,5 2427 184	24,2 7184 466	206	45,1 4563 107	27,1 8446 602	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	39,8 0582 524	12,1 3592 233	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,01 7964 072	0,28 2051 282	0,40 5339 806	0,30 1043 036	0	0,09 4660 194	1,85 1205 252	0
IU-2011-726_Achelia_nana	39,4 8220 065	15,2 1035 599	30,4 2071 197	14,8 8673 139	618	30,5 8252 427	12,6 2135 922	32,5 2427 184	24,2 7184 466	206	45,1 4563 107	27,1 8446 602	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	42,7 1844 66	5,82 5242 718	46,1 1650 485	5,33 9805 825	206	0,03 8251 366	0,04 3478 261	0,44 4174 757	0,69 4070 142	0	0,05 5825 243	0,21 4590 202	0
IU-2011-727_Achelia_nana	39,5 8691 91	15,4 9053 356	29,7 7624 785	15,1 4629 948	581	30,4 1237 113	13,4 0206 186	32,4 7422 68	23,7 1134 021	194	45,3 6082 474	26,8 0412 371	12,8 8659 794	14,9 4845 361	194	43,0 0518 135	6,21 7616 58	44,0 4145 078	6,73 5751 295	193	0,01 1904 762	- 0,04	0,43 5233 161	0,20 5324 494	0	0,06 4766 839	0,20 6809 292	0
IU-2011-752_Achelia_sp1	40,7 7669 903	15,2 1035 599	28,3 1715 21	15,6 9579 288	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	31,0 6796 117	25,2 4271 845	206	44,1 7475 728	27,1 8446 602	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	47,0 8737 864	5,82 5242 718	40,7 7669 903	6,31 0679 612	206	0,07 1823 204	- 0,04	0,43 9320 388	1,29 0466 346	0	0,06 0679 612	0,20 6358 861	0
IU-2011-764_Acheliana_spp	39,6 4401 294	15,0 4854 369	31,8 7702 265	13,4 3042 071	618	32,5 2427 184	10,6 7961 165	33,4 9514 563	23,3 0097 087	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	41,7 4757 282	6,79 6116 505	48,5 4368 932	2,91 2621 359	206	0,07 5268 817	0,45 1456 0,4	1,38 6008 311	0,08 8543 686	0	0,04 8543 689	1,83 3920 747	0
IU-2011-776_Endeis_clipeata	35,9 2233 01	18,9 3203 883	32,0 3883 495	13,1 0679 612	618	27,1 8446 602	16,0 1941 748	35,4 3689 32	21,3 5922 33	206	44,6 6019 417	26,6 9902 913	12,6 2135 922	16,0 1941 748	206	35,9 2233 01	14,0 7766 99	48,0 5825 243	1,94 1747 573	206	0,14 4508 671	0,75 7575 758	0,41 9902 913	2,49 5551 948	1	0,08 0097 087	4,53 7451 978	1
IU-2011-789_Achelia_boschi	37,2 1682 848	19,0 9385 113	29,9 3527 508	13,7 5404 531	618	30,5 8252 427	13,1 0679 612	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	28,6 4077 67	12,6 2135 922	14,5 6310 68	206	36,8 9320 388	15,5 3398 058	44,6 6019 417	2,91 2621 359	206	0,09 5238 095	0,68 4210 526	0,40 7766 99	1,60 4054 192	0	0,09 2233 01	4,42 6845 414	1
IU-2011-790_Achelia_boschi	37,2 1682 848	19,0 9385 113	29,7 7346 278	13,9 1585 761	618	30,5 8252 427	13,1 0679 612	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	28,6 4077 67	12,6 2135 922	14,5 6310 68	206	36,8 9320 388	15,5 3398 058	44,1 7475 728	3,39 8058 252	206	0,08 9820 359	0,64 1025 641	0,40 5339 806	1,50 5215 179	0	0,09 4660 194	4,20 7284 664	1
IU-2011-791_Achelia_boschi	37,0 5501 618	19,0 9385 113	29,9 3527 508	13,9 1585 761	618	30,5 8252 427	13,1 0679 612	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	28,6 4077 67	12,6 2135 922	14,5 6310 68	206	36,4 0776 699	15,5 3398 058	44,6 6019 417	3,39 8058 252	206	0,10 1796 407	0,64 1025 641	0,40 5339 806	1,70 5910 537	0	0,09 4660 194	4,20 7284 664	1
IU-2012-1204_Nymphopsis_muscosa	39,6 4401 294	16,0 1941 748	29,1 2621 359	15,2 1035 599	618	29,6 1165 049	13,1 0679 612	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	44,6 6019 417	7,28 1553 398	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,03 9548 023	0,03 4482 759	0,42 9611 65	0,69 6668 355	0	0,07 0388 35	0,19 2597 312	0
IU-2012-1206_Nymphopsis_muscosa	39,6 4401 294	15,8 5760 518	29,1 2621 359	15,3 7216 828	618	29,6 1165 049	12,6 2135 922	32,5 2427 184	25,2 4271 845	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	44,6 6019 417	7,28 1553 398	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,03 9548 023	0,03 4482 759	0,42 9611 65	0,69 6668 355	0	0,07 0388 35	0,19 2597 312	0
IU-2012-1221_Achelia_sp12	42,8 8025 89	13,4 3042 071	29,1 2621 359	14,5 6310 68	618	32,5 2427 184	10,1 9417 476	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	45,1 4563 107	27,1 8446 602	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	50,9 7087 379	2,91 2621 359	41,7 4757 282	4,36 8932 039	206	0,09 9476 44	- -0,2	0,46 3592 233	1,87 7108 553	0	0,03 6407 767	0,78 9094 434	0



	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T- 1	%C- 1	%A- 1	%G- 1	Pos #1 (bp)	%T- 2	%C- 2	%A- 2	%G- 2	Pos #2 (bp)	%T- 3	%C- 3	%A- 3	%G- 3	Pos #3 (bp)	%A- T#3	%C- G#3	F(A T)	U(A T)	AT sign ifica nt ?	F(C G)	U(C G)	CG sign ifica nt?
IU-2012- 1244_Achelia_m ixta	42,5 5663 43	14,0 7766 99	29,2 8802 589	14,0 7766 99	618	34,9 5145 631	10,1 9417 476	32,0 3883 495	22,8 1553 398	206	45,1 4563 107	27,1 8446 602	12,6 2135 922	15,0 4854 369	206	47,5 7281 553	4,85 4368 932	43,2 0388 35	4,36 8932 039	206	0,04 8128 342	0,05 2631 579	0,45 3883 495	0,89 0592 544	0 0	0,04 6116 505	0,23 4895 952	0
IU-2012- 804_Achelia_sp9	40,7 7669 903	14,5 6310 68	29,4 4983 819	15,2 1035 599	618	31,5 5339 806	12,6 2135 922	31,5 5339 806	24,2 7184 466	206	45,1 4563 107	26,6 9902 913	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	45,6 3106 796	4,36 8932 039	43,6 8932 039	6,31 0679 612	206	0,02 1739 13	0,18 1818 182	0,44 6601 942	0,39 6398 739	0 0	0,05 3398 058	0,87 6526 308	0
IU-2012- 806_Achelia_sp1 5	33,9 8058 252	21,3 5922 33	29,6 1165 049	15,0 4854 369	618	24,7 5728 155	17,4 7572 816	33,9 8058 252	23,7 8640 777	206	45,6 3106 796	26,2 1359 223	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	31,5 5339 806	20,3 8834 951	42,2 3300 971	5,82 5242 718	206	0,14 4736 842	0,55 5555 556	0,36 8932 039	2,24 6274 469	1 1	0,13 1067 961	4,37 9569 973	1
IU-2012- 807_Achelia_sp1 5	33,9 8058 252	21,3 5922 33	29,4 4983 819	15,2 1035 599	618	24,7 5728 155	17,4 7572 816	33,9 8058 252	23,7 8640 777	206	45,6 3106 796	26,2 1359 223	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	31,5 5339 806	20,3 8834 951	41,7 4757 282	6,31 0679 612	206	0,13 9072 848	0,52 7272 727	0,36 6504 854	2,14 7134 13	1 1	0,13 3495 146	4,20 0791 757	1
IU-2012- 809_Achelia_sp1 5	33,9 8058 252	21,3 5922 33	29,4 4983 819	15,2 1035 599	618	24,7 5728 155	17,4 7572 816	33,9 8058 252	23,7 8640 777	206	45,6 3106 796	26,2 1359 223	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	31,5 5339 806	20,3 8834 951	41,7 4757 282	6,31 0679 612	206	0,13 9072 848	0,52 7272 727	0,36 6504 854	2,14 7134 13	1 1	0,13 3495 146	4,20 0791 757	1
IU-2012- 811_Achelia_sp9	40,6 1488 673	14,7 2491 909	29,7 7346 278	14,8 8673 139	618	32,0 3883 495	12,1 3592 233	31,5 5339 806	24,2 7184 466	206	45,1 4563 107	26,6 9902 913	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	44,6 6019 417	5,33 9805 825	44,6 6019 417	5,33 9805 825	206	0 0	0 0	0,44 6601 942	0 0	0 0	0,05 3398 058	0 0	0
IU-2012- 963_Ammothella _sp6	45,6 3106 796	12,4 5954 693	24,4 3365 696	17,4 7572 816	618	33,9 8058 252	10,1 9417 476	31,0 6796 117	24,7 5728 155	206	47,0 8737 864	24,2 7184 466	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	55,8 2524 272	2,91 2621 359	29,1 2621 359	12,1 3592 233	206	0,31 4285 714	0,61 2903 226	0,42 4757 282	5,48 1735 799	1 1	0,07 5242 718	3,54 8614 92	1
IU-2012- 816_Ammothella _sp14	45,1 4563 107	13,1 0679 612	25,8 8996 764	15,8 5760 518	618	33,9 8058 252	10,1 9417 476	31,5 5339 806	24,2 7184 466	206	47,0 8737 864	24,2 7184 466	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	54,3 6893 204	4,85 4368 932	33,0 0970 874	7,76 6990 291	206	0,24 4444 444	0,23 0769 231	0,43 6893 204	4,37 0398 511	1 1	0,06 3106 796	1,21 5680 728	0
IU-2012- 954_Ammothella _sp15	36,0 8414 239	16,8 2847 896	33,3 3333 333	13,7 5404 531	618	30,0 9708 738	14,5 6310 68	31,5 5339 806	23,7 8640 777	206	46,6 0194 175	25,2 4271 845	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	31,5 5339 806	10,6 7961 165	55,8 2524 272	1,94 1747 573	206	0,27 7777 778	0,69 2307 692	0,43 6893 204	4,96 6361 944	1 1	0,06 3106 796	3,64 7042 185	1
IU-2012- 898_Ammothella _sp7	38,8 3495 146	17,6 3754 045	28,8 0258 9	14,7 2491 909	618	32,0 3883 495	13,5 9223 301	32,0 3883 495	22,3 3009 709	206	44,6 6019 417	29,1 2621 359	12,1 3592 233	14,0 7766 99	206	39,8 0582 524	10,1 9417 476	42,2 3300 971	7,76 6990 291	206	0,02 9585 799	0,13 5135 135	0,41 0194 175	0,50 0808 998	0 0	0,08 9805 825	0,86 1592 91	0
IU-2012- 972_Ammothella _sp7	38,6 7313 916	17,1 5210 356	28,9 6440 129	15,2 1035 599	618	31,5 5339 806	13,5 9223 301	32,0 3883 495	22,8 1553 398	206	45,1 4563 107	28,6 4077 67	12,1 3592 233	14,0 7766 99	206	39,3 2038 835	9,22 3300 971	42,7 1844 66	8,73 7864 078	206	0,04 1420 118	0,02 7027 027	0,41 0194 175	0,70 1132 597	0 0	0,08 9805 825	0,17 2318 582	0
IU-2012- 959_Ammothella _stauromata	38,0 2588 997	17,9 6116 505	30,7 4433 657	13,2 6860 841	618	26,2 1359 223	16,5 0485 437	34,9 5145 631	22,3 3009 709	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	43,2 0388 35	9,70 8737 864	43,6 8932 039	3,39 8058 252	206	0,00 5586 592	0,48 1481 481	0,43 4466 019	0,09 9390 33	0 0	0,06 5533 981	2,58 8092 019	1
IU-2013- 15606_Sericosura _heteroscela	38,3 4951 456	17,7 9935 275	30,9 0614 887	12,9 4498 382	618	26,6 9902 913	15,5 3398 058	34,4 6601 942	23,3 0097 087	206	43,6 8932 039	28,1 5533 981	14,0 7766 99	14,0 7766 99	206	44,6 6019 417	9,70 8737 864	44,1 7475 728	1,45 6310 68	206	0,00 5464 481	0,73 9130 435	0,44 4174 757	0,09 9152 877	0 0	0,05 5825 243	3,64 8033 44	1
IU-2013- 17914_Ammothell _a_sp2	41,2 6213 592	13,7 5404 531	30,4 2071 197	14,5 6310 68	618	32,5 2427 184	11,1 6504 854	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	46,6 0194 175	24,7 5728 155	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	44,6 6019 417	5,33 9805 825	45,6 3106 796	4,36 8932 039	206	0,01 0752 688	0 0,1	0,45 1456 311	0,19 8001 241	0 0	0,04 8543 689	0,45 8480 187	0

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signification?	F(C G)	U(C G)	CG signification?
IU-2013-17934_Achelia_s p10	39,3 2038 835	14,0 7766 99	30,5 8252 427	16,0 1941 748	618	31,5 5339 806	12,1 3592 233	30,0 9708 738	26,2 1359 223	206	45,1 4563 107	26,6 9902 913	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	41,2 6213 592	3,39 8058 252	48,5 4368 932	6,79 6116 505	206	0,08 1081 081	0,33 3333 333	0,44 9029 126	1,48 5734 042	0	0,05 0970 874	1,56 8009 256	0
IU-2013-18544_Anoplodactylus_sp	43,5 2750 809	13,9 1585 761	29,4 4983 819	13,1 0679 612	618	33,9 8058 252	10,6 7961 165	34,4 6601 942	20,8 7378 641	206	46,1 1650 485	25,2 4271 845	13,5 9223 301	15,0 4854 369	206	50,4 8543 689	5,82 5242 718	40,2 9126 214	3,39 8058 252	206	0,11 2299 465	0,26 3157 895	0,45 3883 495	2,07 8049 27	0	0,04 6116 505	1,17 4479 759	0
IU-2013-18545_Pallenopsis_sp	35,7 6051 78	18,2 8478 964	33,0 0970 874	12,9 4498 382	618	26,6 9902 913	16,9 9029 126	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	28,1 5533 981	13,1 0679 612	13,5 9223 301	206	35,4 3689 32	9,70 8737 864	53,3 9805 825	1,45 6310 68	206	0,20 2185 792	0,73 9130 435	0,44 4174 757	3,66 8656 465	0	0,05 5825 243	3,64 8033 44	1
IU-2013-18546_Pallenopsis_sp	35,7 6051 78	18,2 8478 964	33,0 0970 874	12,9 4498 382	618	26,6 9902 913	16,9 9029 126	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	28,1 5533 981	13,1 0679 612	13,5 9223 301	206	35,4 3689 32	9,70 8737 864	53,3 9805 825	1,45 6310 68	206	0,20 2185 792	0,73 9130 435	0,44 4174 757	3,66 8656 465	1	0,05 5825 243	3,64 8033 44	1
IU-2013-18550_Endeis_sp	36,2 4595 469	19,9 0291 262	30,7 4433 657	13,1 0679 612	618	27,1 8446 602	16,5 0485 437	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	27,6 6990 291	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	37,3 7864 078	15,5 3398 058	46,6 0194 175	0,48 5436 893	206	0,10 9826 59	0,93 9393 939	0,41 9902 913	1,89 6619 48	0	0,08 0097 087	5,62 6440 453	1
IU-2013-18554_Endeis_sp	33,0 0970 874	22,9 7734 628	29,4 4983 819	14,5 6310 68	618	24,2 7184 466	17,9 6116 505	33,0 0970 874	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,1 8446 602	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	30,0 9708 738	23,7 8640 777	42,2 3300 971	3,88 3495 146	206	0,16 7785 235	0,71 9298 246	0,36 1650 485	2,56 3407 25	1	0,13 8349 515	5,85 0336 686	1
IU-2013-18556_Endeis_sp	33,2 2528 363	22,8 5251 216	29,6 5964 344	14,2 6256 078	617	24,3 9024 39	18,0 4878 049	33,1 7073 171	24,3 9024 39	205	44,6 6019 417	27,1 8446 602	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	30,5 8252 427	23,3 0097 087	42,7 1844 252	3,39 8058 641	206	0,16 5562 914	0,74 5454 545	0,36 6504 854	2,55 6112 06	1	0,13 3495 146	5,93 9050 415	1
IU-2013-18586_Ammothella_sp12	42,0 9621 993	13,0 5841 924	30,0 6872 852	14,7 7663 23	582	34,0 2061 856	10,3 0927 835	31,9 5876 289	23,7 1134 021	194	47,6 6839 378	24,3 5233 161	12,9 5336 788	15,0 2590 674	193	44,6 1538 462	4,61 5384 615	45,1 2820 513	5,64 1025 641	195	0,00 5714 286	-	0,44 8717 -0,1	0,10 1810 949	0	0,05 1282 051	0,45 9141 384	0
IU-2013-18587_Tanystylum_sp2	45,9 5469 256	12,6 2135 922	22,3 3009 709	19,0 9385 113	618	33,9 8058 252	9,70 8737 864	30,0 9708 738	26,2 1359 223	206	46,1 1650 485	24,7 5728 155	13,1 0679 612	16,0 1941 748	206	57,7 6699 029	3,39 8058 252	23,7 8640 777	15,0 4854 369	206	0,41 6666 667	0,63 1578 947	0,40 7766 99	7,01 7737 091	1	0,09 2233 01	4,08 6318 843	1
IU-2013-18589_Tanystylum_sp2	46,1 1650 485	12,4 5954 693	22,3 3009 709	19,0 9385 113	618	33,9 8058 252	9,70 8737 864	30,0 9708 738	26,2 1359 223	206	46,1 1650 485	24,7 5728 155	13,1 0679 612	16,0 1941 748	206	58,2 5242 718	2,91 2621 359	23,7 8640 777	15,0 4854 369	206	0,42 0118 343	0,67 5675 676	0,41 0194 175	7,11 1487 772	1	0,08 9805 825	4,30 7964 549	1
IU-2013-18591_Ammothella_stauromata	35,7 6051 78	18,9 3203 883	31,7 1521 036	13,5 9223 301	618	26,6 9902 913	16,0 1941 748	34,9 5145 631	22,3 3009 709	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	35,9 2233 01	13,1 0679 612	46,6 0194 175	4,36 8932 039	206	0,12 9411 765	-	0,41 2621 359	2,20 1603 694	1	0,08 7378 641	3,14 0334 716	1
IU-2013-18596_Tanystylum_sp2	46,1 1650 485	12,4 5954 693	22,4 9190 939	18,9 3203 883	618	33,9 8058 252	9,70 8737 864	30,0 9708 738	26,2 1359 223	206	46,1 1650 485	24,7 5728 155	13,1 0679 612	16,0 1941 748	206	58,2 5242 718	2,91 2621 359	24,2 7184 466	14,5 6310 68	206	0,41 1764 706	0,66 6666 667	0,41 2621 359	7,00 5102 661	1	0,08 7378 641	4,18 7112 954	1
IU-2013-18597_Achelia_s p10	39,1 5857 605	14,2 3948 22	30,4 2071 197	16,1 8122 977	618	31,5 5339 806	12,1 3592 233	29,6 1165 049	26,6 9902 913	206	45,1 4563 107	26,6 9902 913	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	40,7 7669 903	3,88 3495 146	48,5 4368 932	6,79 6116 505	206	0,08 6956 522	0,27 2727 273	0,44 6601 942	1,58 5594 956	0	0,05 3398 058	1,31 4789 462	0
IU-2013-18598_Achelia_s p7	38,8 3495 146	16,0 1941 748	30,2 5889 968	14,8 8673 139	618	30,5 8252 427	13,1 0679 612	33,4 9514 563	22,8 1553 398	206	44,1 7475 728	27,6 6990 291	12,1 3592 233	16,0 1941 748	206	41,7 4757 282	7,28 1553 398	45,1 4563 107	5,82 5242 718	206	0,03 9106 145	0,11 1111 111	0,43 4466 019	0,69 5732 309	0	0,06 5533 981	0,59 7252 004	0

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi- cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi- cant?
IU-2013-18601_Ammothella_sp1	46,4 4012 945	13,5 9223 301	26,3 7540 453	13,5 9223 301	618	34,9 5145 631	10,6 7961 165	31,0 6796 117	23,3 0097 087	206	47,0 8737 864	27,1 8446 602	13,5 9223 301	12,1 3592 233	206	57,2 8155 34	2,91 2621 359	34,4 6601 942	5,33 9805 825	206	0,24 8677 249	0,29 4117 647	0,45 8737 864	4,64 6897 921		0,04 1262 136	1,23 8498 839	0
IU-2013-18602_Ammothella_gen_sp	33,8 1877 023	20,0 6472 492	32,3 6245 955	13,7 5404 531	618	23,7 8640 777	18,9 3203 883	33,9 8058 252	23,3 0097 087	206	45,1 4563 107	25,7 2815 534	13,1 0679 612	16,0 1941 748	206	32,5 2427 184	15,5 3398 058		1,94 1747 573	206	0,21 1764 706	0,77 7777 778	0,41 2621 359	3,60 2624 226		0,08 7378 641	4,88 4965 114	1
IU-2013-18603_Tanystylum_sp1	40,6 1488 673	13,5 9223 301	29,1 2621 359	16,6 6666 667	618	30,0 9708 738	12,1 3592 233	32,0 3883 495	25,7 2815 534	206	45,6 3106 796	26,2 1359 223	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	46,1 1650 485	2,42 7184 466	42,2 3300 971	9,22 3300 971	206	0,04 3956 044	0,58 3333 333	0,44 1747 573	0,79 3668 206		0,05 8252 427	2,94 4795 631	1
IU-2013-18604_Ammothella_sp5	40,7 7669 903	14,5 6310 68	30,2 5889 968	14,4 0129 45	618	31,0 6796 117	12,6 2135 922	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	46,6 0194 175	24,7 5728 155	13,1 0679 612	15,5 3398 058	206	44,6 6019 417	6,31 7184 466	45,1 4563 107	3,88 3495 146	206	0,00 5405 405	0,23 8095 238	0,44 9029 126	0,09 9048 936		0,05 0970 874	1,12 0006 611	0
IU-2013-18605_Tanystylum_sp3	44,8 2200 647	12,2 9773 463	27,1 8446 602	15,6 9579 288	618	33,0 0970 874	11,1 6504 854	32,0 3883 495	23,7 8640 777	206	47,5 7281 553	24,2 7184 466	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	53,8 8349 515	1,45 6310 68	36,4 0776 699	8,25 2427 184	206	0,19 3548 387		0,45 1456 311	3,56 4022 336		0,04 8543 689	3,20 9361 307	1
IU-2013-18606_Tanystylum_sp1	42,2 3300 971	13,5 9223 301	26,6 9902 913	17,4 7572 816	618	31,5 5339 806	11,1 6504 854	31,5 5339 806	25,7 2815 534	206	46,1 1650 485	26,2 1359 223	12,6 0679 612	15,0 4854 369	206	49,0 2912 621	3,39 8058 252	35,9 2233 01	11,6 5048 544	206	0,15 4285 714	0,54 8387 097	0,42 4757 282	2,69 1033 938		0,07 5242 718	3,17 5076 508	1
IU-2013-18608_Nymphopsis_sp	42,3 9482 201	13,9 1585 761	29,1 2621 359	14,5 6310 68	618	30,5 8252 427	11,6 5048 544	33,0 0970 874	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	51,9 4174 757	2,42 7184 466	40,7 7669 903	4,85 4368 932	206	0,12 0418 848	0,33 3333 333	0,46 3592 233	2,27 2289 301		0,03 6407 767	1,31 5157 389	0
IU-2013-18609_Anoplodactylus_sp	44,3 3656 958	14,0 7766 99	27,5 0809 061	14,0 7766 99	618	33,0 0970 874	11,6 5048 544	33,4 9514 563	21,8 4466 019	206	46,1 1650 485	24,7 5728 155	13,1 0679 612	16,0 1941 748	206	53,8 8349 515	5,82 5242 718	35,9 2233 01	4,36 8932 039	206		0,14 2857 143	0,44 9029 126	3,66 4810 637		0,05 0970 874	0,67 2003 967	0
IU-2013-18610_Pallenopsis_sp	33,0 0970 874	20,3 8834 951	33,8 1877 023	12,7 8317 152	618	27,1 8446 602	16,9 9029 126	32,0 3883 495	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	28,1 5533 981	13,1 0679 612	13,5 9223 301	206	26,6 9902 913	16,0 1941 748	56,3 1067 961	0,97 0873 786	206	0,35 6725 146	0,88 5714 286	0,41 5048 544	6,09 9185 843		0,08 4951 456	5,47 7792 847	1
IU-2013-18611_Anoplodactylus_sp	44,3 3656 958	12,4 5954 693	28,9 6440 129	14,2 3948 22	618	32,5 2427 184	11,1 6504 854	34,4 6601 942	21,8 4466 019	206	46,1 1650 485	23,3 0097 087	13,5 9223 301	16,9 9029 126	206	54,3 6893 204	2,91 2621 359	38,8 3495 146	3,88 3495 146	206	0,16 6666 667	0,14 2857 143	0,46 6019 417	3,16 0360 547		0,03 3980 583	0,54 3842 382	0
IU-2013-18613_Eurycydeus_sp	35,9 4771 242	18,3 0065 359	32,0 2614 379	13,7 2549 02	612	28,4 3137 255	13,7 2549 02	36,2 7450 98	21,5 6862 745	204	43,6 2745 098	27,4 5098 039	12,7 4509 804	16,1 7647 059	204	35,7 8431 373	13,7 2549 02	47,0 5882 353	3,43 1372 549	204	0,13 6094 675		0,41 4215 686	2,31 1615 59		0,08 5784 314	3,71 2452 778	1
IU-2013-18614_Nymphon-surinamense	34,1 4239 482	22,4 9190 939	28,9 6440 129	14,4 0129 45	618	25,2 4271 845	18,4 4660 194	33,4 9514 563	22,8 1553 398	206	45,1 4563 107	25,2 4271 845	14,0 7766 99	15,5 3398 058	206	32,0 3883 495	23,7 8640 777	39,3 2038 835	4,85 4368 932	206	0,10 2040 816	0,66 1016 949	0,35 6796 117	1,54 2617 532		0,14 3203 883	5,48 5293 327	1
IU-2013-18615_Nymphon-surinamense	34,3 0420 712	22,3 3009 709	28,8 0258 9	14,5 6310 68	618	25,2 4271 845	18,4 4660 194	33,0 0970 874	23,3 0097 087	206	45,1 4563 107	25,2 4271 845	14,0 7766 99	15,5 3398 058	206	32,5 2427 184	23,3 0097 087	39,3 2038 835	4,85 4368 932	206	0,09 4594 595	0,65 5172 414	0,35 9223 301	1,43 7619 062		0,14 0776 699	5,38 2903 284	1
IU-2013-18620_Nymphon-surinamense	33,0 0970 874	23,4 6278 317	29,1 2621 359	14,4 0129 45	618	24,7 5728 155	19,4 1747 573	32,0 3883 495	23,7 8640 777	206	45,1 4563 107	25,2 4271 845	14,0 7766 99	15,5 3398 058	206	29,1 2621 359	25,7 2815 534	41,2 6213 592	3,88 3495 146	206	0,17 2413 793	0,73 7704 918	0,35 1941 748	2,57 8986 002		0,14 8058 252	6,24 2271 388	1

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi- cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi- cant?
IU-2013-18621_Nymphopsis_muscosa	39,9 6763 754	15,6 9579 288	29,1 2621 359	15,2 1035 599	618	30,0 9708 738	12,6 2135 922	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	45,1 4563 107	6,79 6116 505	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,04 4943 82	-	0,43 2038 835	0,79 5647 432	0	0,06 7961 165	-	0
IU-2013-18632_Anoplodactylus_sp	45,4 8736 462	11,9 1335 74	28,7 0036 101	13,8 9891 697	554	35,1 3513 514	10,2 7027 027	33,5 1351 108	21,0 8108 108	185	47,2 8260 87	23,9 1304 348	-	16,3 0434 783	184	54,0 5405 405	1,62 1621 622	-	4,32 4324 324	185	0,14 9425 287	0,45 4545 455	0,47 0270 27	2,70 8142 733	1	0,02 9729 73	1,53 0478 734	0
IU-2013-18634_Endeis_sp	36,4 0776 699	19,0 9385 113	30,0 9708 738	14,4 0129 45	618	25,7 2815 534	16,9 9029 126	33,4 9514 563	23,7 8640 777	206	44,6 6019 417	27,1 8446 602	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	38,8 3495 146	13,1 0679 612	43,6 8932 039	4,36 8932 039	206	0,05 8823 529	0,5	0,41 2621 359	1,00 0728 952	0	0,08 7378 641	3,14 0334 716	1
IU-2013-18636_Anoplodactylus_sp	42,7 1844 66	12,9 4498 382	27,6 6990 291	16,6 6666 667	618	32,0 3883 495	11,1 6504 854	31,0 6796 117	25,7 2815 534	206	45,6 3106 796	25,2 4271 845	12,6 2135 922	16,5 0485 437	206	50,4 8543 689	2,42 7184 466	39,3 2038 835	7,76 6990 291	206	0,12 4324 324	0,52 3809 524	0,44 9029 126	2,27 8125 531	1	0,05 0970 874	2,46 4014 545	1
IU-2013-18637_Endeis_sp	35,4 3689 32	19,5 7928 803	31,2 2977 346	13,7 5404 531	618	27,1 8446 602	16,5 0485 437	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	27,6 6990 291	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	34,9 5145 631	14,5 6310 68	48,0 5825 243	2,42 7184 466	206	0,15 7894 737	0,71 4285 714	0,41 5048 544	2,69 9639 635	1	0,08 4951 456	4,41 7574 877	1
IU-2013-18638_Endeis_sp	35,2 7508 091	19,7 4110 032	31,2 2977 346	13,7 5404 531	618	27,1 8446 602	16,5 0485 437	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	44,1 7475 728	27,6 6990 291	13,1 0679 612	15,0 4854 369	206	34,4 6601 942	15,0 4854 369	48,0 5825 243	2,42 7184 466	206	0,16 4705 882	0,72 2222 222	0,41 2621 359	2,80 2041 065	1	0,08 7378 641	4,53 6039 034	1
IU-2013-18639_Nymphopsis_muscosa	39,6 4401 294	16,5 0485 437	29,1 2621 359	14,7 2491 909	618	29,1 2621 359	13,5 9223 301	33,0 0970 874	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	45,1 4563 107	8,25 2427 184	40,7 7669 903	5,82 5242 718	206	0,05 0847 458	0,17 2413 793	0,42 9611 65	0,89 5716 456	0	0,07 0388 35	0,96 2986 561	0
IU-2013-18640_Nymphopsis_muscosa	39,8 0582 524	16,3 4304 207	29,2 8802 589	14,5 6310 68	618	29,1 2621 359	13,5 9223 301	33,0 0970 874	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	45,6 3106 796	7,76 6990 291	41,2 6213 592	5,33 9805 825	206	0,05 0279 33	0,18 5185 185	0,43 4466 019	0,89 4512 969	0	0,06 5533 981	0,99 5420 007	0
IU-2013-18641_Nymphopsis_muscosa	39,6 4401 294	16,5 0485 437	29,2 8802 589	14,5 6310 68	618	29,1 2621 359	13,5 9223 301	33,0 0970 874	24,2 7184 466	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	45,1 4563 107	8,25 2427 184	41,2 6213 592	5,33 9805 825	206	0,04 4943 82	0,21 4285 714	0,43 2038 835	0,79 5647 432	0	0,06 7961 165	1,17 4505 975	0
IU-2013-18642_Cheilopallene_nodulosa	38,8 5245 902	16,0 6557 377	32,7 8688 525	12,2 9508 197	610	27,5 8620 69	15,7 6354 68	34,9 7536 946	21,6 7487 685	203	44,8 2758 621	26,1 0837 438	13,7 9310 345	15,2 7093 596	203	44,1 1764 706	6,37 2549 02	49,5 0980 392	0	204	0,05 7591 623	1	0,46 8137 255	1,09 1380 566	0	0,03 1862 745	3,66 4402 83	1
IU-2013-18643_Anoplodactylus_sp	42,3 9482 201	13,2 6860 841	27,6 6990 291	16,6 6666 667	618	32,0 3883 495	11,1 6504 854	31,5 5339 806	25,2 4271 845	206	45,1 4563 107	25,7 2815 534	12,6 2135 922	16,5 0485 437	206	-	2,91 2621 359	38,8 3495 146	8,25 2427 184	206	0,12 5683 06	0,47 8260 87	0,44 4174 757	2,28 0516 181	1	0,05 5825 243	2,36 0492 226	1
IU-2013-18644_Anoplodactylus_sp	42,3 9482 201	15,2 1035 599	29,6 1165 049	12,7 8317 152	618	33,9 8058 252	13,5 9223 301	31,0 6796 117	21,3 5922 33	206	46,6 0194 175	24,7 5728 155	14,0 7766 99	14,5 6310 68	206	46,6 0194 175	7,28 1553 398	43,6 8932 039	2,42 7184 466	206	0,03 2258 065	0,5	0,45 1456 311	0,59 4003 723	0	0,04 8543 689	2,29 2400 934	1
IU-2013-18645_Pallenopsis_sp	41,3 7931 034	14,4 8275 862	29,4 8275 862	14,6 5517 241	580	31,0 8808 29	12,4 3523 316	31,6 0621 762	24,8 7046 632	193	46,6 3212 435	27,4 6113 99	11,9 1709 845	13,9 8963 731	193	46,3 9175 258	3,60 8247 423	44,8 4536 082	5,15 4639 175	194	0,01 6949 153	0,17 6470 588	0,45 6185 567	0,30 5780 127	0	0,04 3814 433	0,74 4090 401	0

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T#3	%C-G#3	F(A/T)	U(A/T)	AT signifi- cant?	F(C/G)	U(C/G)	CG signifi- cant?	
IU-2013-18646_Anoplodactylus_sp	41,2 6213 592	14,8 8673 139	30,7 4433 657	13,1 0679 612	618	33,0 0970 874	12,1 3592 233	32,0 3883 495	22,8 1553 398	206	46,6 0194 175	25,2 4271 845	14,0 7766 99	14,0 7766 99	206	44,1 7475 728	7,28 1553 398	46,1 1650 485	2,42 7184 466	206	0,02 1505 376	0,5	0,45 1456 311	0,39 6002 482		0,04 8543 689	2,29 2400 934		1
IU-2013-18647_Anoplodactylus_sp	42,3 9482 201	13,2 6860 841	27,6 6990 291	16,6 6666 667	618	32,0 3883 495	11,1 6504 854	31,0 6796 117	25,7 2815 534	206	45,1 4563 107	25,7 2815 534	12,6 2135 922	16,5 0485 437	206	2,91 2621 359	39,3 2038 291	7,76 6990 291	206	0,11 9565 217	0,45 4545 455	0,44 6601 942	2,18 0193 065		0,05 3398 058	2,19 1315 77		1	
IU-2013-18648_Nymphonarticulare	36,8 9320 388	18,6 0841 424	30,7 4433 657	13,7 5404 531	618	29,1 2621 359	15,0 4854 369	30,0 9708 738	25,7 2815 534	206	44,6 6019 417	26,2 1359 223	14,0 7766 99	15,0 4854 369	206	36,8 9320 388	14,5 6310 68	48,0 5825 243	0,48 5436 893	206	0,13 1428 571	0,93 5483 871	0,42 4757 282	2,29 2362 243		0,07 5242 718	5,41 6306 983		1
IU-2013-18649_Nymphonarticulare	38,5 1132 686	18,6 0841 424	27,9 9352 751	14,8 8673 139	618	28,6 4077 67	15,5 3398 058	30,0 9708 738	25,7 2815 534	206	44,6 6019 417	26,2 1359 223	14,0 7766 99	15,0 4854 369	206	42,2 3300 971	14,0 7766 99	39,8 0582 524	3,88 3495 146	206	0,02 9585 799	0,56 7567 568	0,41 0194 175	0,50 0808 998		0,08 9805 825	3,61 8690 221		1
IU-2013-18651_Pallenopsis_sp	36,0 8414 239	18,2 8478 964	32,3 6245 955	13,2 6860 841	618	27,6 6990 291	16,0 1941 748	32,5 2427 184	23,7 8640 777	206	45,6 3106 796	26,6 9902 913	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	34,9 5145 631	12,1 3592 233	51,4 5631 068	1,45 6310 68	206	0,19 1011 236	0,78 5714 286	0,43 2038 835	3,38 1501 584		0,06 7961 165	4,30 6521 909		1
IU-2013-18652_Austropallene_cornigera	33,9 8058 252	17,9 6116 505	34,4 6601 942	13,5 9223 301	618	26,6 9902 913	15,5 3398 058	32,0 3883 495	25,7 2815 534	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	30,5 8252 427	12,6 2135 922	56,7 9611 65		206	0,3	1	0,43 6893 204	5,36 3670 899		0,06 3106 796	5,26 7949 823		1
IU-2013-18653_Austropallene_cornigera	33,9 8058 252	17,9 6116 505	34,4 6601 942	13,5 9223 301	618	25,2 4271 845	16,5 0485 437	32,5 2427 184	25,7 2815 534	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	32,0 3883 495	11,6 5048 544	56,3 1067 961		206	0,27 4725 275		0,44 1747 573	4,96 0426 287		0,05 8252 427	5,04 8221 081		1
IU-2013-18654_Pycnogonum_tuberculatum	32,6 8608 414	23,6 2459 547	30,7 4433 657	12,9 4498 382	618	23,3 0097 087	22,3 3009 709	33,4 9514 563	20,8 7378 641	206	43,6 8932 039	27,6 6990 291	15,0 4854 369	13,5 9223 301	206	31,0 6796 117	20,8 7378 641	43,6 8932 039	4,36 8932 039	206	0,16 8831 169	0,65 3846 154	0,37 3786 408	2,64 7596 16		0,12 6213 592	5,04 3994 483		1
IU-2013-19237_Sericosura_sp2	38,5 1132 686	17,1 5210 356	31,8 7702 265	12,4 5954 693	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	34,4 6601 942	23,3 0097 087	206	43,6 8932 039	28,1 5533 981	14,0 7766 99	14,0 7766 99	206	46,1 1650 485	6,79 6116 505	47,0 8737 864		206	0,01 0416 667	1	0,46 6019 417	0,19 7522 534		0,03 3980 583	3,80 6896 677		1
IU-2013-19238_Sericosura_sp2	38,3 4951 456	17,3 1391 586	31,8 7702 265	12,4 5954 693	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	34,4 6601 942	23,3 0097 087	206	43,6 8932 039	28,1 5533 981	14,0 7766 99	14,0 7766 99	206	45,6 3106 796	7,28 1553 398	47,0 8737 864		206	0,01 5706 806	1	0,46 3592 233	0,29 6385 561		0,03 6407 767	3,94 5472 168		1
IU-2013-19239_Sericosura_sp2	38,1 8770 227	17,4 7572 816	31,7 1521 036	12,6 2135 922	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	34,4 6601 942	23,3 0097 087	206	43,6 8932 039	28,1 5533 981	14,0 7766 99	14,0 7766 99	206	45,1 4563 107	7,76 6990 291	46,6 0194 175	0,48 5436 893	206	0,01 5873 016	0,88 2352 941	0,45 8737 864	0,29 6610 506		0,04 1262 136	3,71 5496 517		1
IU-2013-19242_Sericosura_sp2	38,1 8770 227	17,4 7572 816	31,8 1521 036	12,4 5954 693	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	34,4 6601 942	23,3 0097 087	206	43,6 8932 039	28,1 5533 981	14,0 7766 99	14,0 7766 99	206	45,1 4563 107	7,76 6990 291	47,0 8737 864		206	0,02 1052 632	1	0,46 1165 049	0,39 5325 939		0,03 8834 951	4,08 0007 922		1
IU-2013-6573_Nymphopsis_muscosa	39,8 0582 524	15,8 5760 518	28,9 6440 129	15,3 7216 828	618	30,0 9708 738	12,6 2135 922	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	44,6 6019 417	7,28 1553 398	40,7 7669 903	7,28 1553 398	206	0,04 5454 545	0	0,42 7184 466	0,79 6757 682		0,07 2815 534	0	0	
IU-2013-6580_Nymphopsis_muscosa	39,8 0582 524	15,8 5760 518	29,2 8802 589	15,0 4854 369	618	30,0 9708 738	12,6 2135 922	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	44,6 6019 417	7,28 1553 398	41,7 4757 282	6,31 0679 612	206	0,03 3707 865	0,07 1428 571	0,43 2038 835	0,59 6735 574		0,06 7961 165	0,39 1501 992		0
IU-2013-6600_Nymphopsis_muscosa	39,8 0582 524	15,8 5760 518	29,1 2621 359	15,2 1035 599	618	30,0 9708 738	12,6 2135 922	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	44,6 6019 417	7,28 1553 398	41,2 6213 592	6,79 6116 505	206	0,03 9548 023	0,03 4482 759	0,42 9611 65	0,69 6668 355		0,07 0388 35	0,19 2597 312		0

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T- 1	%C- 1	%A- 1	%G- 1	Pos #1 (bp)	%T- 2	%C- 2	%A- 2	%G- 2	Pos #2 (bp)	%T- 3	%C- 3	%A- 3	%G- 3	Pos #3 (bp)	%A- T#3	%C- G#3	F(A T)	U(A T)	AT sign ifica nt ?	F(C G)	U(C G)	CG sign ifica nt?
IU-2014- 8371_Nymphonid ae_gen_sp	51,4 6520 147	11,5 3846 154	20,6 9597 07	16,3 0036 63	546	35,7 1428 571	10,4 3956 044	28,5 7142 857	25,2 7472 527	182	46,1 5384 615	23,6 2637 363	13,7 3626 374	16,4 8351 648	182	72,5 2747 253	0,54 9450 549	19,7 8021 978	7,14 2857 143	182	0,57 1428 571	0,85 7142 857	0,46 1538 462	10,0 9344 099	1	0,03 8461 538	3,27 0648 691	1
IU-2014- 10209_Sericosura _sp1	37,3 7864 078	18,6 0841 424	31,2 2977 346	12,7 8317 152	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	34,9 5145 631	22,8 1553 398	206	44,1 7475 728	28,1 5533 981	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	42,2 3300 971	11,1 6504 854	45,1 4563 107	1,45 6310 68	206	0,03 3333 333	0,76 9230 769	0,43 6893 204	0,59 5963 433	0	0,06 3106 2269	4,05 2269 095	1
IU-2014- 10210_Sericosura _sp1	37,3 7864 078	18,6 0841 424	31,2 2977 346	12,7 8317 152	618	25,7 2815 534	16,5 0485 437	34,9 5145 631	22,8 1553 398	206	44,1 7475 728	28,1 5533 981	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	42,2 3300 971	11,1 6504 854	45,1 4563 107	1,45 6310 68	206	0,03 3333 333	0,76 9230 769	0,43 6893 204	0,59 5963 433	0	0,06 3106 2269	4,05 2269 095	1
IU-2014- 8275_Ascorhync hus_castelli	38,5 1132 686	15,0 4854 369	33,3 3333 333	13,1 0679 612	618	31,0 6796 117	10,6 7961 165	36,4 0776 699	21,8 4466 019	206	44,6 6019 417	28,1 5533 981	12,6 2135 922	14,5 6310 68	206	39,8 0582 524	6,31 0679 612	50,9 7087 379	2,91 2621 359	206	0,12 2994 652	0,36 8421 053	0,45 3883 495	2,27 5958 725	1	0,04 6116 505	1,64 4271 663	0
IU-2014- 8292_Anoplodact ylus_sp	38,6 7313 916	17,4 7572 816	31,0 6796 117	12,7 8317 152	618	26,6 9902 913	17,9 6116 505	33,0 0970 874	22,3 3009 709	206	46,1 1650 485	23,3 0097 087	15,0 4854 369	15,5 3398 058	206	43,2 0388 35	11,1 6504 854	45,1 4563 107	0,48 5436 893	206	0,02 1978 022	0,91 6666 667	0,44 1747 573	0,39 6834 103	0	0,05 8252 427	4,62 7535 991	1
Limulus_polyph emus_NC003057	32,5 2427 184	22,6 5372 168	29,2 8802 589	15,5 3398 058	618	20,3 8834 951	21,3 5922 33	28,6 4077 67	29,6 1165 049	206	44,1 7475 728	27,6 6990 291	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	33,0 0970 874	18,9 3203 883	46,6 0194 175	1,45 6310 68	206	0,17 0731 707	0,85 7142 857	0,39 8058 252	2,81 8116 06	1	0,10 1941 748	5,86 1727 182	1
Lithobius_forficat us_NC002629	33,4 9514 563	21,0 3559 871	28,8 0258 9	16,6 6666 667	618	23,3 0097 087	19,4 1747 573	31,5 5339 806	25,7 2815 534	206	43,6 8932 039	25,7 2815 534	13,1 0679 612	17,4 7572 816	206	33,4 9514 563	17,9 6116 505	41,7 4757 282	6,79 6116 505	206	0,10 9677 419	0,45 0980 392	0,37 6213 592	1,72 8881 068	0	0,12 3786 408	3,44 0628 283	1
Mastigoproctus_ giganteus_JN018 215_voucher	35,4 8951 049	20,6 2937 063	28,3 2167 832	15,5 5944 056	572	26,1 7801 047	19,3 7172 775	28,7 9581 152	25,6 5445 026	191	44,5 0261 78	25,6 5445 026	14,6 5968 586	15,1 8324 607	191	35,7 8947 368	16,8 4210 526	41,5 7894 737	5,78 9473 684	190	0,07 4829 932	0,48 8372 093	0,38 6842 105	1,15 8638 234	0	0,11 3157 895	3,40 0649 834	1
Nymphon_brevic audatum_DQ3900 47	36,0 8414 239	20,0 6472 492	28,4 7896 44	15,3 7216 828	618	28,6 4077 67	15,0 4854 369	30,0 9708 738	26,2 1359 223	206	44,6 6019 417	26,2 1359 223	14,0 7766 99	15,0 4854 369	206	34,9 631 631	18,9 3203 883	41,2 6213 592	4,85 4368 932	206	0,08 2802 548	0,59 1836 735	0,38 1067 961	1,31 8779 064	0	0,11 8932 039	4,41 3623 196	1
Nymphon_hamat um_DQ390076	38,4 7402 597	17,6 9480 519	30,1 9480 519	13,6 3636 364	616	27,6 6990 291	16,0 1941 748	30,5 8252 427	25,7 2815 534	206	44,1 1764 706	26,4 7058 824	14,2 1568 627	15,1 9607 843	204	43,6 8932 039	10,6 7961 165	45,6 3106 796	0	206	0,02 1739 13	0,44 6601 942	0,39 6398 739	0	0,05 3398 058	4,82 0894 693	1	
Nymphon_unguic ulatum_DQ39005 3	43,5 2750 809	13,9 1585 761	26,5 3721 683	16,0 1941 748	618	28,1 5533 981	15,5 3398 058	31,0 6796 117	25,2 4271 845	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,0 7766 99	15,5 3398 058	206	57,7 6699 029	0,48 5436 893	34,4 6601 942	7,28 1553 398	206	0,25 2631 579	- 0,87 5	0,46 1165 049	4,74 3911 273	1	0,03 8834 951	3,57 0006 932	1
Nymphopsis_duo dorsospinosa_D Q390069	42,8 8025 89	14,7 2491 909	26,5 3721 683	15,8 5760 518	618	29,6 1165 049	13,1 0679 612	32,5 2427 184	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	27,6 6990 291	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	54,3 6893 204	3,39 8058 252	33,4 9514 563	8,73 7864 078	206	0,23 7569 061	- 0,44 5	0,43 9320 388	4,26 8465 605	1	0,06 0679 612	2,26 9947 466	1
Opisthopatus_cin ctipes_NC014273	40,7 7669 903	14,5 6310 68	28,8 0258 9	15,8 5760 518	618	30,0 9708 738	14,5 6310 68	28,1 5533 981	27,1 8446 602	206	45,1 4563 107	25,2 4271 845	14,0 7766 99	15,5 3398 058	206	47,0 8737 864	3,88 3495 146	44,1 7475 728	4,85 4368 932	206	0,03 1914 894	0,11 1111 111	0,45 6310 68	0,59 3467 478	0	0,04 3689 32	0,48 2052 39	0
Oropallene_mino r_DQ390059	38,1 8770 227	16,0 1941 748	32,2 0064 725	13,5 9223 301	618	30,0 9708 738	13,5 9223 301	31,5 5339 806	24,7 5728 155	206	45,1 4563 107	25,7 2815 534	14,0 7766 99	15,0 4854 369	206	39,3 2038 835	8,73 7864 078	50,9 7087 379	0,97 0873 786	206	0,12 9032 258	- 0,8	0,45 1456 311	2,37 6014 891	1	0,04 8543 689	3,66 7841 494	1
Pallenopsis_mac neilli_DQ390086	42,2 3300 971	14,0 7766 99	29,9 3527 508	13,7 5404 531	618	31,0 6796 117	12,1 3592 233	32,5 2427 184	24,2 7184 466	206	45,6 3106 796	27,6 6990 291	13,1 0679 612	13,5 9223 301	206	2,42 7184 466	44,1 7475 728	3,39 8058 252	206	0,06 1855 67	0,16 6666 667	0,47 0873 786	1,18 4406 391	0	0,02 9126 214	0,58 5946 528	0	

	%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T#3	%C-G#3	F(A/T)	U(A/T)	AT signifi- cant ?	F(C/G)	U(C/G)	CG signifi- cant?
<b>Pallenopsis macronyx_DQ390062</b>	34,5 1676 529	22,8 7968 442	28,9 9408 284	13,6 0946 746	507	26,0 3550 296	19,5 2662 722	31,3 6094 675	23,0 7692 308	169	46,1 5384 615	27,2 1893 491	13,6 0946 746	13,0 1775 148	169	31,3 6094 675	21,8 9349 112	42,0 1183 432	4,73 3727 811	169	0,14 5161 29	0,64 4444 444	0,36 6863 905	2,03 1482 689	1	0,13 3136 095	4,64 3188 135	1
<b>Parapallene avida_DQ390083</b>	41,5 8576 052	14,5 6310 68	29,6 1165 049	14,2 3948 22	618	32,5 2427 184	12,6 2135 922	30,0 9708 738	24,7 5728 155	206	44,6 6019 417	25,7 2815 534	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	47,5 7281 553	5,33 9805 825	44,1 7475 728	2,91 2621 359	206	0,03 7037 037	0,29 4117 647	0,45 8737 864	0,69 2091 18	0	0,04 1262 136	1,23 8498 839	0
<b>Pentanympyon antarcticum_DQ390049</b>	38,1 8770 227	16,9 9029 126	29,9 3527 508	14,8 8673 139	618	28,1 5533 981	14,5 6310 68	31,0 6796 117	26,2 1359 223	206	44,6 6019 417	26,2 1359 223	14,0 7766 99	15,0 4854 369	206	41,7 4757 282	10,1 9417 476	44,6 6019 252	3,39 8058 525	206	0,03 3707 865	0,43 2038 835	0,59 6735 574	0	0,06 7961 165	2,74 0513 942	1	
<b>Pentapycnon ch arcoti_DQ390079</b>	39,3 2038 835	14,8 8673 139	32,2 0064 725	13,5 9223 301	618	32,5 2427 184	13,5 9223 301	33,4 9514 563	20,3 8834 951	206	45,1 4563 107	26,2 1359 223	12,6 2135 922	16,0 1941 748	206	40,2 9126 214	4,85 4368 932	50,4 8543 689	4,36 8932 039	206	0,11 2299 465	0,05 2631 579	0,45 3883 495	2,07 8049 27	1	0,04 6116 505	0,23 4895 952	0
<b>Propallene longiceps_DQ390054</b>	35,0 0810 373	17,3 4197 731	33,8 7358 185	13,7 7633 712	617	26,2 1359 223	16,5 0485 437	32,0 3883 495	25,2 4271 845	206	44,8 7804 878	25,8 5365 854	14,1 4634 146	15,1 2195 122	205	33,9 8058 252	9,70 8737 864	55,3 3980 583	0,97 0873 786	206	0,23 9130 435	0,81 8181 818	0,44 6601 942	4,36 0386 13	1	0,05 3398 058	3,94 4368 385	1
<b>Meriodionale am bigua_DQ390085</b>	38,6 7313 916	14,8 8673 139	32,8 4789 644	13,5 9223 301	618	31,5 5339 806	13,5 9223 301	30,0 9708 738	24,7 5728 155	206	44,1 7475 728	26,2 1359 223	14,5 6310 68	15,0 4854 369	206	40,2 9126 214	4,85 4368 932	53,8 8349 515	0,97 0873 786	206	0,14 4329 897	0,66 6666 667	0,47 0873 786	2,76 3614 913	1	0,02 9126 214	2,34 3786 111	1
<b>Pycnogonum diceros_DQ390095</b>	39,8 0582 524	14,5 6310 68	33,0 0970 874	12,6 2135 922	618	33,9 8058 252	12,1 3592 233	33,4 9514 563	20,3 8834 951	206	45,1 4563 107	26,6 9902 913	12,6 2135 922	15,5 3398 058	206	40,2 9126 214	4,85 4368 932	52,9 1262 136	1,94 1747 573	206	0,13 5416 667	0,42 8571 429	0,46 6019 417	2,56 7792 945	1	0,03 3980 583	1,63 1527 147	0
<b>Pycnogonum ste arnsi_DQ390058</b>	38,1 8770 227	15,3 7216 828	33,9 8058 252	12,4 5954 693	618	29,1 2621 359	14,0 7766 99	35,9 2233 01	20,8 7378 641	206	45,1 4563 107	27,1 8446 602	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	40,2 9126 214	4,85 4368 932	52,9 1262 136	1,94 1747 573	206	0,13 5416 667	0,42 8571 429	0,46 6019 417	2,56 7792 945	1	0,03 3980 583	1,63 1527 147	0
<b>Rhopalorhynchus filipes_FJ862872_voucher</b>	37,5 4448 399	22,2 4199 288	28,6 4768 683	11,5 6583 63	562	27,8 0748 663	20,3 2085 561	31,0 1604 278	20,8 5561 497	187	44,6 8085 106	27,6 5957 447	14,8 9361 702	12,7 6595 745	188	40,1 0695 187	18,7 1657 754	40,1 0695 187	1,06 9518 717	187	0	0,89 1891 892	0,40 1069 519	0	0	0,09 8930 481	5,71 5232 842	1
<b>Sericosura venticola_DQ390080</b>	40,1 2944 984	16,5 0485 437	30,2 5889 968	13,1 0679 612	618	27,1 8446 602	15,5 3398 058	34,4 6601 942	22,8 1553 398	206	44,1 7475 728	28,1 5533 981	13,5 9223 301	14,0 7766 99	206	49,0 2912 621	5,82 5242 718	42,7 1844 66	2,42 7184 466	206	0,06 8783 069	0,41 1764 706	0,45 8737 864	1,28 5312 191	0	0,04 1262 136	1,73 3898 375	0
<b>Squilla empusa_007444</b>	33,9 8058 252	18,6 0841 424	28,4 7896 44	18,9 3203 883	618	23,7 8640 777	16,5 0485 437	28,6 4077 67	31,0 6796 117	206	43,6 8932 039	26,2 1359 223	12,6 2135 922	17,4 7572 816	206	34,4 6601 942	13,1 0679 612	44,1 7475 728	8,25 2427 184	206	0,12 3456 79	0,22 7272 727	0,39 3203 883	2,01 7209 905	1	0,10 6796 117	1,59 5138 365	0
<b>Stylopallene longicauda_DQ390090</b>	37,0 5501 618	16,9 9029 126	32,6 8608 414	13,2 6860 841	618	27,6 6990 291	14,5 6310 68	34,4 6601 942	23,3 0097 087	206	42,7 1844 66	26,6 9902 913	14,5 6310 68	16,0 1941 748	206	40,7 7669 903	9,70 8737 864	49,0 2912 621	0,48 5436 893	206	0,09 1891 892	0,90 4761 905	0,44 9029 126	1,68 3831 914	0	0,05 0970 874	4,25 6025 123	1
<b>Tanystylum californicum_DQ390090</b>	45,9 5469 256	13,2 6860 841	24,2 7184 466	16,5 0485 437	618	33,0 0970 874	10,6 7961 165	31,0 6796 117	25,2 4271 845	206	46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	58,7 3786 408	2,91 2621 359	28,6 4077 67	9,70 8737 864	206	0,34 4444 444	0,53 8461 538	0,43 6893 204	6,15 8288 81	1	0,06 3106 796	2,83 6588 366	1
<b>Tanystylum cavi dorsum_KF603964_voucher</b>	40,9 3851 133	14,7 2491 909	28,1 5533 981	16,1 8122 977	618	30,0 9708 738	12,6 2135 922	33,4 9514 563	23,7 8640 777	206	46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	46,6 0194 175	5,33 9805 825	37,8 6407 767	10,1 9417 476	206	0,10 3448 276	- 0,31 25	0,42 2330 097	1,79 5386 728	0	0,07 7669 903	1,84 0694 949	0
<b>Tanystylum cavi dorsum_KF603965_voucher</b>	40,6 1488 673	15,0 4854 369	28,3 1715 21	16,0 1941 748	618	30,0 9708 738	12,6 2135 922	33,4 9514 563	23,7 8640 777	206	46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68	206	45,6 3106 796	6,31 0679 612	38,3 4951 456	9,70 8737 864	206	0,08 6705 202	0,21 2121 212	0,41 9902 913	1,49 7331 169	0	0,08 0097 087	1,27 0486 554	0

%T	%C	%A	%G	Total (bp)	%T-1	%C-1	%A-1	%G-1	Pos #1 (bp)	%T-2	%C-2	%A-2	%G-2	Pos #2 (bp)	%T-3	%C-3	%A-3	%G-3	Pos #3 (bp)	%A-T #3	%C-G #3	F(A T)	U(A T)	AT signifi cant ?	F(C G)	U(C G)	CG signifi cant?		
<b>Tanystylum cavi dorsum_KF60396 6_voucher</b>	40,9 3851 133	14,7 2491 909	28,3 1715 21	16,0 1941 748		30,0 9708 738	12,6 2135 922	33,4 9514 563	23,7 8640 777		46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68		46,6 0194 175	5,33 9805 825	38,3 4951 456	9,70 8737 864		0,09 7142 857	0,29 0322 581	0,42 4757 282	1,69 4354 701		0,07 5242 718	1,68 0922 857	0	
<b>Tanystylum cavi dorsum_KF60396 7_voucher</b>	40,6 1488 673	15,0 4854 369	27,9 9352 751	16,3 4304 207		29,6 1165 049	13,1 0679 612	33,4 9514 563	23,7 8640 777		46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68		46,1 1650 485	5,82 5242 718	37,3 7864 078	10,6 7961 165		0,10 4651 163	0,29 4117 647	0,41 7475 728	1,79 8254 968		0,08 2524 272	1,79 0454 338	0	
<b>Tanystylum cavi dorsum_KF60396 9_voucher</b>	40,6 1488 673	15,0 4854 369	28,3 1715 21	16,0 1941 748		29,6 1165 049	13,1 0679 612	33,4 9514 563	23,7 8640 777		46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68		46,1 1650 485	5,82 5242 718	38,3 4951 456	9,70 8737 864		0,09 1954 023	- - 0,25	0,42 2330 097	1,59 5899 314		0,07 7669 903	1,47 2555 959	0	
<b>Tanystylum cavi dorsum_KF60397 0_voucher</b>	40,6 1488 673	15,0 4854 369	28,1 5533 981	16,1 8122 977		29,6 1165 049	13,1 0679 612	33,4 9514 563	23,7 8640 777		46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68		46,1 1650 485	5,82 5242 718	37,8 6407 767	10,1 9417 476		0,09 8265 896	0,27 2727 273	0,41 9902 913	1,69 6975 325		0,08 0097 087	1,63 3482 712	0	
<b>Tanystylum neor hetum_KF603971_voucher</b>	37,6 8352 365	17,1 2887 439	31,8 1076 672	13,3 7683 524		27,9 4117 647	15,6 8627 451	31,8 6274 51	24,5 0980 392		45,8 5365 854	26,8 2926 829	13,1 7073 171	14,1 4634 146		39,2 1568 627	8,82 3529 412	50,4 9019 608	1,47 0588 235		0,12 5683 06	0,71 4285 714	0,44 8529 412	2,28 9502 455		0,05 1470 588	3,36 0904 798	1	
<b>Tanystylum orbiculare_DQ390064</b>	39,8 3471 074	17,3 5537 19	28,4 2975 207	14,3 8016 529		25,2 4752 475	19,3 0693 069	32,6 7326 733	22,7 7227 723		45,0 4950 495	26,7 3267 327	12,8 7128 713	15,3 4653 465		49,2 5373 134	5,97 0149 254	39,8 0099 502	4,97 5124 378		0,10 6145 251	0,09 0909 091	0,44 5273 632	1,90 6723 33		0,05 4726 368	0,43 8570 972	0	
<b>Tanystylum orbiculare_GU370074</b>	41,5 8576 052	13,5 9223 301	29,1 2621 359	15,6 9579 288		31,0 6796 117	11,6 5048 544	32,0 3883 495	25,2 4271 845		46,1 1650 485	26,2 1359 223	13,1 0679 612	14,5 6310 68		47,5 7281 553	2,91 2621 359	42,2 3300 971	7,28 1553 398		0,05 9459 459	0,42 8571 429	0,44 9029 126	1,08 9538 297		0,05 0970 874	2,01 6011 9	1	
<b>Tanystylum sp_F J862870_voucher</b>	44,8 7632 509	14,4 8763 251	24,0 2826 855	16,6 0777 385		31,7 4603 175	12,6 9841 27	29,1 0052 91	26,4 5502 646		46,0 3174 603	25,9 2592 593	13,2 2751 323	14,8 1481 481		56,9 1489 362	4,78 7234 043	29,7 8723 404	8,51 0638 298		0,31 2883 436	- - 0,28	0,43 3510 638	5,30 7383 802		0,06 6489 362	1,44 9000 048	0	
<b>Thyropygus sp_NC003344</b>	32,3 6245 955	24,1 1003 236	27,9 9352 751	15,5 3398 058		22,3 3009 709	19,9 0291 262	29,6 1165 049	28,1 5533 981		44,1 7475 728	28,1 5533 981	13,5 9223 301	14,0 7766 99		30,5 8252 427	24,2 7184 466	40,7 7669 903	4,36 8932 039		0,14 2857 143	0,69 4915 254	0,35 6796 117	2,15 9664 544		0,14 3203 883	5,76 6590 421	1	
<b>Triops longicaudatus_NC006079</b>	35,5 9870 55	17,7 9935 275	26,8 6084 142	19,7 4110 032		25,2 4271 845	16,5 0485 437	26,2 1359 223	32,0 3883 495		42,7 1844 66	26,2 1359 223	12,1 3592 233	18,9 3203 883		38,8 3495 146	10,6 7961 165	42,2 3300 971	8,25 2427 184		0,04 1916 168	0,12 8205 128	0,40 5339 806	0,70 2433 75		0,09 4660 194	0,84 1456 933	0	
<b>Avg.</b>	39,2 6120 893	16,5 2205 482	29,6 3695 771	14,5 854	612, 1111	29,4 8159 442	14,0 5194 947	32,4 1123 938	24,0 5521 673	204, 0444	45,0 6371 161	26,7 4526 247	13,3 6854 716	14,8 2247 876	204, 0444	43,2 3875 395	8,76 8108 049	43,1 3255 637	4,86 0581 636	204, 0222									





## ANNEXE 3

Données supplémentaires du  
chapitre III



## Données supplémentaires 1 - Liste des 137 génomes mitochondriaux utilisés dans les analyses.

	<b>Taxonomie</b>	<b>Identifiant</b>	<b>Origine</b>		
<b>AMMOTHEIDAE</b> (28)	<i>Achelia</i> (4)	<i>A. bituberculata</i>	AY457170	Corée	
		<i>A. gracilis</i>	IU-2016-1276	Martinique	
		<i>A. sawayai</i>	IU-2016-1073	Martinique	
		<i>A. sp.</i>	IU-2013-18597	Kavieng	
	<i>Acheliana</i> (2)	<i>A. sp.</i> {	IU.2011-659	Madagascar	
			IU-2011-764	Madagascar	
	<i>Ammothea</i> (5)	<i>A. adunca</i> <i>A. carolinensis</i> { <i>A. gigantea</i> <i>A. hilgendorfi</i> <i>A. cf. tibialis</i>	IU-2007-231	Antarctique	
			IU-2007-214	Antarctique	
			GU065293	Antarctique	
			IU-2016-1421	Antarctique	
			GU370075	Ouest USA	
	<i>Ammothella</i> (3)	<i>A. exornata</i> <i>A. spinifera</i> <i>A. sp.</i>	IU-2016-829	Martinique	
			IU-2016-826	Martinique	
			IU-2016-833	Martinique	
	<i>Cilunculus</i> (3)	<i>C. scaurus</i> <i>C. sewelli</i> <i>C. cf. armatus</i>	IU-2016-6862	N. Calédonie	
			IU-2011-624	Mozambique	
			IU-2016-1393	N. Calédonie	
	<i>Nymphopsis</i> (4)	<i>N. curtiscapus</i> <i>N. duodorsospinosa</i> <i>N. muscosa</i> {	IU-2011-760	Madagascar	
			IU-2016-812	Martinique	
			IU-2013-6600	Madang	
			IU-2013-18640	Kavieng	
	<i>Sericosura</i> (2)	<i>S. heteroscela</i> <i>S. sp.</i>	IU-2013-15606	Snake pit	
			IU-2013-19239	Lucky strike	
	<i>Tanystylum</i> (4)	<i>T. hummelincki</i> { <i>T. orbiculare</i> <i>T. sp.</i>	IU-2016-868	Martinique	
			IU-2016-1074	Martinique	
			GU370074	Est USA	
	<b>ASCORHYNCHIDAE</b> (11)	<i>Ascorhynchus</i> (4)	<i>A. castelli</i>	IU-2014-8275	I. Salut
			<i>A. quartogibbus</i>	IU-2008-20493	I. Salomons
<i>A. seticauda</i>			IU-2016-6864	N. Calédonie	
<i>A. sp.</i>			IU-2013-6582	Madang	
<i>Bathyzetes</i> (1)		<i>B. sp.</i>	IU-2016-6865	N. Calédonie	
<i>Eurycyde</i> (4)		<i>E. clitellaria</i> <i>E. raphiaster</i> { <i>E. sp.</i>	IU-2016-818	Martinique	
			IU-2016-818	Martinique	
			IU-2016-819	Martinique	
?		<i>Ascorhynchidae</i> <i>Ascorhynchidae</i>	IU-2012-869	Madagascar	
			IU-2013-6550	Madang	
<b>CALLIPALLENIDAE</b> (9)		<i>Austropallene</i> (1)	<i>A. cornigera</i>	IU-2007-305	Antarctique
	<i>Pallenoides</i> (2)		<i>P. spinulosum</i> <i>P. sp.</i>	IU-2016-846 IU-2016-866	Martinique Martinique
	<i>Parapallene</i> (4)	<i>P. bermudensis</i>	IU-2016-1221	Martinique	
	<i>Propallene</i> (2)	<i>P. cf. ardua</i>	IU-2011-757	Madagascar	
			IU-2011-768	Madagascar	
	?	Callipallenidae Callipallenidae Callipallenidae	IU-2011-605	Mozambique	
IU-2011-675			Madagascar		
IU-2011-707			Madagascar		
<b>COLOSSENDEIDAE</b> (15)	<i>Colossendeis</i> (9)	<i>C. australis</i>	IU-2007-172	Antarctique	
		<i>C. colossea</i>	IU-2008-20591	Vanuatu	
		<i>C. macerrima</i>	IU-2008-20504	I. Salomon	
		<i>C. macerrima</i>	IU-2008-20580	Vanuatu	
		<i>C. macerrima</i>	IU-2011-1642	Papouasie N. Guinée	
		<i>C. megalonyx</i> <i>C. pipetta</i>	HQ450773 IU-2008-20509	I. Bouvet N. Calédonie	

Annexe 3. Données supplémentaires du chapitre III

		<i>C. tenuipedis</i>	IU-2007-130	Antarctique
		<i>C. sp.</i>	IU-2016-1412	N. Calédonie
	<b><i>Decolopoda</i></b> <b>(2)</b>	<i>D. australis</i> {	IU-2007-315	Antarctique
			IU-2016-1420	Antarctique
	<b><i>Hedgpethia</i></b> (1)	<i>H. sp.</i>	IU-2016-6868	N. Calédonie
	<b><i>Rhopalorhynchus</i></b> <b>(1)</b>	<i>R. filipes</i>	IU-2016-1476	N. Calédonie
	?	<i>Colossendeidae</i>	IU-2011-3664	Polynésie
	<b>(2)</b>	<i>Colossendeidae</i>	IU-2013-6603	Madang
<b>ENDEIDAE</b> <b>(8)</b>	<b><i>Endeis</i></b> <b>(8)</b>	<i>E. australis</i>	IU-2007-207	Antarctique
		<i>E. flaccida</i>	IU-2016-840	Martinique
		<i>E. cf. mollis</i>	IU-2016-1142	Martinique
		<i>E. sp.</i>	IU-2016-863	Martinique
		<i>E. sp.</i>	IU-2007-135	Antarctique
		<i>E. sp.</i>	IU-2012-846	Guadeloupe
		<i>E. sp.</i>	IU-2013-6605	Madang
		<i>E. sp.</i>	IU-2013-18638	Kavieng
<b>NYMPHONIDAE</b> <b>(9)</b>	<b><i>Nymphon</i></b> <b>(8)</b>	<i>N. aemulum</i>	IU-2016-1186	Martinique
		<i>N. cf. arabicum</i>	IU-2011-625	Mozambique
		<i>N. australe</i>	IU-2007-129	Antarctique
		<i>N. maculatum</i>	IU-2011-660	Madagascar
		<i>N. gracile</i>	DQ666063	Bretagne
		<i>N. surinamensis</i>	IU-2012-18615	Guyane Fr.
		<i>N. sp</i> (complexe <i>unguiculatum</i> )	GU370076	Antarctique
		<i>N. sp</i>	IU-2014-8371	I. Salut
		<b><i>Pentanympion</i></b> <b>(1)</b>	<i>P. antarcticum</i>	IU-2007-336
<b>PALLENOPSIDAE</b> <b>(11)</b>	<b><i>Bathypallenopsis</i></b> <b>(2)</b>	<i>B. molissima</i>	IU-2010-20672	Vanuatu
		<i>B. sp.</i>	IU-2016-1469	N. Calédonie
	<b><i>Pallenopsis</i></b> <b>(8)</b>	<i>P. angusta</i> {	IU-2008-20510	N. Calédonie
			IU-2016-6873	N. Calédonie
		<i>P. candidoi</i>	IU-2016-814	Martinique
		<i>P. crosslandi</i>	IU-2011-693	Madagascar
		<i>P. meridionalis</i>	IU-2007-134	Antarctique
		<i>P. pilosa</i>	IU-2007-310	Antarctique
		<i>P. schmitti</i>	IU-2016-813	Martinique
		<i>P. sp.</i>	IU-2009-2	Mozambique
?	<i>Pallenopsidae</i>	IU-2013-6558	Madang	
<b>(1)</b>				
<b>PHOXICHILIDIIDAE</b> <b>(11)</b>	<b><i>Anoplodactylus</i></b> <b>(11)</b>	<i>A. glandulifer</i>	IU-2016-877	Martinique
		<i>A. insignis</i>	IU-2016-808	Martinique
		<i>A. massiliformis</i>	IU-2016-1124	Martinique
		<i>A. micros</i>	IU-2016-804	Martinique
		<i>A. pectinus</i>	IU-2016-806	Martinique
		<i>A. sp.</i>	IU-2012-873	Guadeloupe
		<i>A. sp.</i>	IU-2016-1071	Martinique
		<i>A. sp.</i>	IU-2012-1279/1266	Madang
		<i>A. sp.</i>	IU-2013-6592	Madang
		<i>A. sp.</i>	IU-2011-699	Madagascar
		<i>A. sp.</i>	IU-2016-1410	N. Calédonie
<b>PYCNOGONIDAE</b> <b>(8)</b>	<b><i>Pentapycnon</i></b> <b>(2)</b>	<i>P. cf. bouvieri</i>	IU-2007-330	Antarctique
		<i>P. geayi</i>	IU-2016-4187	Martinique
	<b><i>Pycnogonum</i></b> <b>(6)</b>	<i>P. africanum</i>	IU-2011-104	Mozambique
		<i>P. gaini</i>	IU-2007-126	Antarctique
		<i>P. madagascariensis</i>	IU-2011-717	Madagascar
		<i>P. sp.</i>	IU-2016-10338	Martinique
		<i>P. sp.</i>	IU-2007-296	Antarctique
<i>P. sp.</i>	IU-2011-623	Mozambique		

## Annexe 3. Données supplémentaires du chapitre III

GROUPES EXTERNES	<b>AMBLYPYGI</b>	<i>Phrynus</i>	<i>P. sp.</i>	EU520641	-
	<b>ARANEAE</b>	<i>Heptathela</i>	<i>H. hangzouhensis</i>	AY309258	-
	<b>BRANCHIOPODA</b>	<i>Triops</i>	<i>T. longicaudatus</i>	AY639934	-
	<b>CHILOPODA</b>	<i>Lithobius</i>	<i>L. forficatus</i>	AJ270997	-
		<i>Scolopocryptos</i>	<i>S. sp.</i>	KC200076	-
	<b>MALACOSTRACA</b>	<i>Pyrhila</i>	<i>P. pisum</i>	KU343210	-
		<i>Squilla</i>	<i>S. mantis</i>	AY639936	-
	<b>ONYCHOPHORA</b>	<i>Opisthopatus</i>	<i>O. cinctipes</i>	HM008997	-
	<b>OPILIONES</b>	<i>Phalangium</i>	<i>P. opilio</i>	EU523757	-
	<b>SOLIFUGAE</b>	<i>Euremobates</i>	<i>E. cf.</i>	EU520642	-
			<i>palpisetulosus</i>		
	<b>UROPYGI</b>	<i>Mastigoproctus</i>	<i>M. giganteus</i>	EU520643	-
		<i>Carcinoscorpius</i>	<i>C. rotundicauda</i>	JX437074	-
	<b>XIPHOSURA</b>	<i>Limulus</i>	<i>L. polyphemus</i>	JX983598	-
<i>Tachypleus</i>		<i>T. tridentatus</i>	FJ860267	-	



**Données supplémentaires 2 - Liste des anticodons identifiés sur les 137 séquences analysées (pyncogonides et groupes externes).**

	Espèce	Identifiant	Met	Trp	Cys	Tyr	Lys	Asp	Gly	Ala	Arg	Asn	Ser1	Glu	Phe	His	Thr	Pro	Ser2	Leu2	Leu1	Val	Gln	Ile
Achelita	<i>A. bituberculata</i>	AY457170	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. gracilis</i>	IU-2016-1276	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sawayai</i>	IU-2016-1073	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sp.</i>	IU-2013-18597	AUG	?	?	?	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	AUC
Ac.	<i>Acheliana sp.</i>	IU.2011-659	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
		IU-2011-764	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Ammonothea	<i>A. adunca</i>	IU-2007-231	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. carolinensis</i>	IU-2007-214	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
		GU065293	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. gigantea</i>	IU-2016-1421	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. hilgendorfi</i>	GU370075	?	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	?
<i>A. cf. tibialis</i>	IU-2007-247	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC	
Ammonothea	<i>A. exornata</i>	IU-2016-829	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. spinifera</i>	IU-2016-826	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sp.</i>	IU-2016-833	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Cilunculus	<i>C. scaurus</i>	IU-2016-6862	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. sewelli</i>	IU-2011-624	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. cf. armatus</i>	IU-2016-1393	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Nymphopstis	<i>N. curtiscapus</i>	IU-2011-760	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>N. duodorsospinosa</i>	IU-2016-812	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
		IU-2013-6600	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
<i>N. muscosa</i>	IU-2013-18640	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC	
Ser.	<i>S. heteroscela</i>	IU-2013-15606	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>Sericosura sp.</i>	IU-2013-19239	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Tansysylum	<i>T. hummelincki</i>	IU-2016-868	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
		IU-2016-1074	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>T. orbiculare</i>	GU370074	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>T. sp.</i>	IU-2016-867	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Ascorhychnus	<i>A. castelli</i>	IU-2014-8275	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. quartogibbus</i>	IU-2008-20493	AUG	?	?	?	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. seticauda</i>	IU-2016-6864	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sp.</i>	IU-2013-6582	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC



	Espèce	Identifiant	Met	Trp	Cys	Tyr	Lys	Asp	Gly	Ala	Arg	Asn	Ser1	Glu	Phe	His	Thr	Pro	Ser2	Leu2	Leu1	Val	Gln	Ile
B.	<i>Bathyzetes</i> sp.	IU-2016-6865	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Eurycyde	<i>E. clitellaria</i>	IU-2016-818	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. raphiaster</i>	IU-2016-818	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. raphiaster</i>	IU-2016-819	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. sp.</i>	IU-2012-1248	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
?	<i>Ascorhynchidae</i>	IU-2012-869	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	?
		IU-2013-6550	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Aus.	<i>Austropallene cornigera</i>	IU-2007-305	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Pal.	<i>P. spinulosum</i>	IU-2016-846	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	?	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>Pallenoides</i> sp.	IU-2016-866	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	?	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Par.	<i>Parapallene bermudensis</i>	IU-2016-1221	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Pro.	<i>Propallene cf. ardua</i>	IU-2011-757	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
		IU-2011-768	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
?	Callipallenidae	IU-2011-605	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	?	CGA	?	?	GAA	UUC	CAC	ACA	?	UCA	?	?	?	?	?
	Callipallenidae	IU-2011-675	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	?	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	Callipallenidae	IU-2011-707	AUG	UGA	UGC	?	AAA	GAC	GGA	?	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Colossendeis	<i>C. australis</i>	IU-2007-172	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. colossea</i>	IU-2008-20591	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. macerrima</i>	IU-2008-20504	?	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	?
	<i>C. macerrima</i>	IU-2008-20580	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. macerrima</i>	IU-2011-1642	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. megalonyx</i>	HQ450773	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. pipetta</i>	IU-2008-20509	?	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	?
	<i>C. tenuipedis</i>	IU-2007-130	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. sp.</i>	IU-2016-1412	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Dec.	<i>Decolopoda. Australis</i>	IU-2007-315	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
		IU-2016-1420	?	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	?
H.	<i>Hedgpethia</i> sp.	IU-2016-6868	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
R.	<i>Rhoplarhynchus filipes</i>	IU-2016-1476	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
?	<i>Colossendeidae</i>	IU-2011-3664	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>Colossendeidae</i>	IU-2013-6603	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC

	Espèce	Identifiant	Met	Trp	Cys	Tyr	Lys	Asp	Gly	Ala	Arg	Asn	Ser1	Glu	Phe	His	Thr	Pro	Ser2	Leu2	Leu1	Val	Gln	Ile
Endeis	<i>E. australis</i>	IU-2007-207	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. flaccida</i>	IU-2016-840	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. cf. mollis</i>	IU-2016-1142	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. sp.</i>	IU-2016-863	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. sp.</i>	IU-2007-135	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. sp.</i>	IU-2012-846	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. sp.</i>	IU-2013-6605	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. sp.</i>	IU-2013-18638	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Nymphon	<i>N. aemulum</i>	IU-2016-1186	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>N. arabicum</i>	IU-2011-625	?	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	?	?	GAA	UUC	CAC	ACA	?	UCA	UUA	CUA	?	?	?
	<i>N. australe</i>	IU-2007-129	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>N. maculatum</i>	IU-2011-660	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	?	?	GAA	UUC	CAC	?	?	?	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>N. gracile</i>	DQ666063	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>N. surinamensis</i>	IU-2012-18615	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>N. sp.</i>	GU370076	?	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	?	CGA	?	?	GAA	UUC	CAC	ACA	?	UCA	UUA	CUA	?	?	AUC
	<i>N. sp.</i>	IU-2014-8371	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	?	CAA	AUC
P.	<i>Pentanympyon antarcticum</i>	IU-2007-336	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
B.	<i>B. molissima</i>	IU-2010-20672	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>Bathypallenopsis</i> sp.	IU-2016-1469	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Pallenopsis	<i>P. angusta</i>	IU-2008-20510	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. angusta</i>	IU-2016-6873	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. candidoi</i>	IU-2016-814	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. crosslandi</i>	IU-2011-693	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. meridionalis</i>	IU-2007-134	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. pilosa</i>	IU-2007-310	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. crosslandi</i>	IU-2007-310	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. schmitti</i>	IU-2016-813	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. sp</i>	IU-2016-813	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
?	<i>P. schmitti</i>	IU-2009-2	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	Pallenopsidae	IU-2013-6558	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
Anoplo-dactylus	<i>A. glandulifer</i>	IU-2016-877	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. insignis</i>	IU-2016-808	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. massiliformis</i>	IU-2016-1124	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. micros</i>	IU-2016-804	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	AUC

	Espèce	Identifiant	Met	Trp	Cys	Tyr	Lys	Asp	Gly	Ala	Arg	Asn	Ser1	Glu	Phe	His	Thr	Pro	Ser2	Leu2	Leu1	Val	Gln	Ile
<i>Anoplodactylus</i>	<i>A. pectinus</i>	IU-2016-806	?	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	?
	<i>A. sp.</i>	IU-2012-873	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	?
	<i>A. sp.</i>	IU-2016-1071	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	?
	<i>A. sp.</i>	IU-2012-1279/1266	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sp.</i>	IU-2013-6592	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sp.</i>	IU-2011-699	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>A. sp.</i>	IU-2016-1410	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
<i>Pen.</i>	<i>P. cf. bouvieri</i>	IU-2007-330	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	?	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>Pentapycnon geayi</i>	IU-2016-4187	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
<i>Pycnogonum</i>	<i>P. africanum</i>	IU-2011-104	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. gaini</i>	IU-2007-126	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	?	?	?	?	?	?	?	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	?
	<i>P. madagascariensis</i>	IU-2011-717	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. sp.</i>	IU-2016-10338	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	?	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. sp.</i>	IU-2007-296	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. sp.</i>	IU-2011-623	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGA	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. sp.</i>	EU520641	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
<i>Groupes externes</i>	<i>H. hangzouhensis</i>	AY309258	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>T. longicaudatus</i>	AY639934	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>L. forficatus</i>	AJ270997	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>S. sp.</i>	KC200076	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>P. pisum</i>	KU343210	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>S. mantis</i>	AY639936	AUG	UGA	UGC	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>O. cinctipes</i>	HM008997	AUG	?	?	UAC	AAA	GAC	GGA	GCA	?	?	?	?	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	?	?
	<i>P. opilio</i>	EU523757	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>E. cf. palpisetulosus</i>	EU520642	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>M. giganteus</i>	EU520643	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>C. rotundicauda</i>	JX437074	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>L. polyphemus</i>	JX983598	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC
	<i>T. tridentatus</i>	FJ860267	AUG	UGA	UGC	UAC	AAG	GAC	GGA	GCA	CGA	AAC	AGC	GAA	UUC	CAC	ACA	CCA	UCA	UUA	CUA	GUA	CAA	AUC

**Données supplémentaires 3** - Types d'organisations des génomes mitochondriaux de pycnogonides dans notre échantillonnage, incluant les génomes mitochondriaux importés de GenBank.

Espèce		Type du mitogénome	Gènes manquant	Description si unique
<i>Achelia bituberculata</i>	AY457170	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Achelia gracilis</i>	IU-2016-1276	<i>B. mollissima</i>		
<i>Achelia sawayai</i>	IU-2016-1073	<i>B. mollissima</i>		
<i>Achelia</i> sp.	IU-2013-18597	Unique		Similaire à <i>A. carolinensis</i> , mais gènes des ARNt-W, -C, -Y absents
<i>Acheliana</i> sp {	IU.2011-659	<i>A. carolinensis</i>		
	IU-2011-764	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ammonothea adunca</i>	IU-2007-231	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ammonothea carolinensis</i> {	IU-2007-214	<i>A. carolinensis</i>		
	GU065293	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ammonothea gigantea</i>	IU-2016-1421	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ammonothea hilgendorfi</i>	GU370075	<i>A. carolinensis</i>	ARNt-Q, -I	
<i>Ammonothea</i> cf. <i>tibialis</i>	IU-2007-247	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ammothella exornata</i>	IU-2016-829	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ammothella spinifera</i>	IU-2016-826	Unique		Similaire à <i>A. carolinensis</i> , mais avec inversion de la séquence ND1-12S
<i>Ammothella</i> sp.	IU-2016-833	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Cilunculus scaurus</i>	IU-2016-6862	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Cilunculus sewelli</i>	IU-2011-624	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Cilunculus</i> cf. <i>armatus</i>	IU-2016-1393	Unique		Similaire à <i>A. carolinensis</i> , mais avec inversion de la séquence ARNt-A ARNt-S2
<i>Nymphosis curtiscapus</i>	IU-2011-760	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Nymphosis duodorsospinosa</i>	IU-2016-812	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Nymphosis muscosa</i> {	IU-2013-6600	<i>A. carolinensis</i>		
	IU-2013-18640	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Sericosura heteroscela</i>	IU-2013-15606	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Sericosura</i> sp.	IU-2013-19239	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Tanystylum hummelincki</i> {	IU-2016-868	<i>A. carolinensis</i>		
	IU-2016-1074	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Tanystylum orbiculare</i>	GU370074	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Tanystylum</i> sp.	IU-2016-867	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ascorhynchus castelli</i>	IU-2014-8275	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ascorhynchus quartogibbus</i>	IU-2008-20493	<i>A. carolinensis</i>	ARNt-C, -Y	
<i>Ascorhynchus seticauda</i>	IU-2016-6864	Unique		Similaire à <i>A. carolinensis</i> , mais ARNt-N, -S1, -R, -A, -G en 3' de ND3 dans cet ordre en sens direct.
<i>Ascorhynchus</i> sp	IU-2013-6582	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Bathyzetes</i> sp	IU-2016-6865	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Eurycyde clitellaria</i>	IU-2016-818	<i>E. raphiaster</i>		
<i>Eurycyde raphiaster</i> {	IU-2016-818	<i>E. raphiaster</i>		
	IU-2016-819	<i>E. raphiaster</i>		
<i>Eurycyde</i> sp	IU-2012-1248	<i>E. raphiaster</i>		
<i>Ascorhynchidae</i>	IU-2012-869	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Ascorhynchidae</i>	IU-2013-6550	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Austropallene cornigera</i>	IU-2007-305	<i>N. australe</i>		
<i>Pallenoides spinulosum</i>	IU-2016-846	<i>P. spinulosum</i>		
<i>Pallenoides</i> sp.	IU-2016-866	<i>P. spinulosum</i>		
<i>Parapalle bermudensis</i>	IU-2016-1221	<i>N. australe</i>		
<i>Propallene</i> . cf. <i>ardua</i>	IU-2011-757	<i>N. australe</i>		
	IU-2011-768	<i>N. australe</i>		
Callipallenidae	IU-2011-605	<i>N. australe</i>	ARNt-M, -I, -L1, -L2, -V, -N, -P, -Q, 12S, 16S	
Callipallenidae	IU-2011-675	Unique		Voir figure 20, chapitre III
Callipallenidae	IU-2011-707	Unique		Voir figure 20, chapitre III

Annexe 3. Données supplémentaires du chapitre III

<i>Colossendeis australis</i>	IU-2007-172	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeis colossea</i>	IU-2008-20591	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeis macerrima</i>	IU-2008-20504	<i>C. australis</i>	ARNt-Q, -I, -M	
<i>Colossendeis macerrima</i>	IU-2008-20580	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeis macerrima</i>	IU-2011-1642	Unique		Similaire à <i>C. australis</i> , mais duplication de l'ARNt-K en tandem?
<i>Colossendeis megalonyx</i>	HQ450773	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeis pipetta</i>	IU-2008-20509	<i>C. pipetta</i>	ARNt-Q, -I, -M	
<i>Colossendeis tenuipedis</i>	IU-2007-130	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeis</i> sp.	IU-2016-1412	<i>C. australis</i>		
<i>Decolopoda australis</i> {	IU-2007-315	<i>C. australis</i>		
	IU-2016-1420	<i>C. australis</i>		
<i>Hedgpethia</i> sp.	IU-2016-6868	<i>C. australis</i>		
<i>Rhopalorhynchus filipes</i>	IU-2016-1476	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeidae</i>	IU-2011-3664	<i>C. australis</i>		
<i>Colossendeidae</i>	IU-2013-6603	<i>C. pipetta</i>		
<i>Endeis australis</i>	IU-2007-207	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Endeis flaccida</i>	IU-2016-840	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Endeis</i> cf. <i>mollis</i>	IU-2016-1142	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Endeis</i> sp.	IU-2016-863	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Endeis</i> sp.	IU-2007-135	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Endeis</i> sp.	IU-2012-846	Unique		Similaire à <i>A. carolinensis</i> , mais duplication de l'ARNt-Q en tandem ?
<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-6605	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Endeis</i> sp.	IU-2013-18638	Unique		Similaire à <i>A. carolinensis</i> , mais triplification de l'ARNt-Q en tandem ?
<i>Nymphon aemulum</i>	IU-2016-1186	<i>N. australe</i>		
<i>Nymphon</i> cf. <i>arabicum</i>	IU-2011-625	<i>N. australe</i>		
<i>Nymphon australe</i>	IU-2007-129	<i>N. australe</i>		
<i>Nymphon maculatum</i>	IU-2011-660	<i>N. australe</i>	ARNt-M, -I, -T, -S2, -S1, -V, -N, -P NAD6, CytB	
<i>Nymphon gracile</i>	DQ666063	Unique		Voir figure 20, chapitre III
<i>Nymphon surinamensis</i>	IU-2012-18615	Unique		Similaire à <i>N. australe</i> , mais le gène de l'ARNt-D en 3' de l'ATP8 (sens direct) (?)
<i>Nymphon</i> sp (complexe unguiculatum)	GU370076	<i>N. australe</i>	ARNt-V, -N, -P, -Q	
<i>Nymphon</i> sp	IU-2014-8371	Unique		Voir figure 20, chapitre III
<i>Pentanyphon antarcticum</i>	IU-2007-336	<i>N. australe</i>		
<i>Bathypallenopsis molissima</i>	IU-2010-20672	<i>B. molissima</i>		
<i>Bathypallenopsis</i> sp	IU-2016-1469	<i>B. molissima</i>		
<i>Pallenopsis angusta</i> {	IU-2008-20510	<i>A. carolinensis</i>		
	IU-2016-6873	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Pallenopsis candidoi</i>	IU-2016-814	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Pallenopsis crosslandi</i>	IU-2011-693	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Pallenopsis meridionalis</i>	IU-2007-134	<i>B. molissima</i>		
<i>Pallenopsis pilosa</i>	IU-2007-310	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Pallenopsis schmitti</i>	IU-2016-813	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Pallenopsis</i> sp.	IU-2009-2	<i>A. carolinensis</i>		
<i>Pallenopsidae</i>	IU-2013-6558	<i>B. molissima</i>		
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	IU-2016-877	<i>A. micros</i>		
<i>Anoplodactylus insignis</i>	IU-2016-808	<i>A. micros</i>		
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	IU-2016-1124	<i>A. micros</i>		
<i>Anoplodactylus micros</i>	IU-2016-804	<i>A. micros</i>		
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	IU-2016-806	<i>A. micros</i>	ARNt-M, -Q, -I	

### Annexe 3. Données supplémentaires du chapitre III

<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2012-873	Unique	Similaire à <i>A. micros</i> , mais ARNt-I en 3' de l'ARNt-Q (sens indirect).
<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2016-1071	<i>A. micros</i>	ARNt-Q, -I
<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2012-1279/1266	<i>A. micros</i>	
<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2013-6592	<i>A. carolinensis</i>	
<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2011-699	<i>A. micros</i>	
<i>Anoplodactylus</i> sp.	IU-2016-1410	<i>A. micros</i>	
<i>Pentapycnon</i> cf. <i>bouvieri</i>	IU-2007-330	<i>A. carolinensis</i>	ARNt-H
<i>Pentapycnon</i> <i>geayi</i>	IU-2016-4187	<i>A. carolinensis</i>	
<i>Pycnogonum africanum</i>	IU-2011-104	<i>A. carolinensis</i>	
<i>Pycnogonum gaini</i>	IU-2007-126	<i>A. carolinensis</i>	ARNt-A, -R, -N, -S1, -G, -F, -I, -H, ND5
<i>Pycnogonum madagascariensis</i>	IU-2011-717	<i>A. carolinensis</i>	
<i>Pycnogonum</i> sp.	IU-2016-10338	<i>A. carolinensis</i>	ARNt-H
<i>Pycnogonum</i> sp.	IU-2007-296	<i>A. carolinensis</i>	
<i>Pycnogonum</i> sp.	IU-2011-623	<i>A. carolinensis</i>	



## ANNEXE 4

Données supplémentaires de  
l'article 3





**Supplementary material 1 - Records of sea spiders in the tropical northwest Atlantic.**

	Atlantic Florida	Southern Florida	Western Florida	Alabama	Louisiana
<b>TOTAL</b>	<b>19</b>	<b>24</b>	<b>32</b>	<b>7</b>	<b>1</b>
<b>Species</b>		<b>+3?</b>			
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	1	0	0	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	1	1	1	0	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	1	1	0	0	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	0	0	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	1	0	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	1	1	0	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	1	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	1	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorosospinosa</i>	0	1	1	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	0	1	0	0	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	1	0	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	0	0	0	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	1	1	0	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	?	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	1	1	1	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	1	1	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	1	0	1	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	1	1	1	0	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	1	1	0	0

## Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Texas	Mexico, Gulf	East Yucatan Mexico	Belize	Honduras	Nicaragua
TOTAL	7	15	12	38	4	2
species			+4?			
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	0	?	1	0	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	0	1	1	1	0	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	1	0	1	1	0	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	1	1	1	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	0	1	1	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Costa Rica	Caribbean Panama	Caribbean Colombia	Venezuela	Bermuda
TOTAL	17	43	55	7	12
species				+2?	
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	0	1	1	1
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	0	1	1	1	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	1	1	1	0	1
<i>Ammothella exornata</i>	0	1	1	0	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	1	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	1	1	0	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	1	1	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	1	0	0	1
<i>Ammothella spinifera</i>	0	1	1	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	1	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	1	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	1	1	1	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	1	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	1	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0	1
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	0	1	1	0	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	1	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	1	0	1
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	1	1	1	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	0	0	0	1
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	1	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	1	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	1	1	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	1	1	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	?	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	1	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	1	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	1	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	1	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	0	1	1	1	0
<i>Callipallene californiensis</i>	1	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	1	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	1	0	0	0

## Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Bahamas	Cuba	Grand Cayman	Cayman brac	Jamaica	Hispaniola
TOTAL	8	15	1	2	9	5
species	+2?	+1?				+1?
<i>Achelia besnardi</i>	?	0	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	1	1	0	0	0	1
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	0	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Puerto Rico	Virgin Islands (UK & USA)	Anguilla, St Martin & St Bathélemy
TOTAL	16	23	9
species	+1?		
<i>Achelia besnardi</i>	0	1	0
<i>Achelia echinata</i>	0	1	0
<i>Achelia gracilis</i>	1	1	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	1
<i>Achelia sawayai</i>	1	1	1
<i>Ammothella appendiculata</i>	1	1	1
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	1
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	1	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	1	0	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorospinosa</i>	0	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	1
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	1	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	1	0	1
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	1	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	1	1
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	1	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	1	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	1	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	1	1	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	1	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Saba Bank	St Eustasius & St Kitts and Nevis	Antigua	Guadeloupe
TOTAL	2	4	6	2
species				
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	0	0	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	1	0	0	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	0	0	1	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorospinosa</i>	0	0	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	1	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	0	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	0	1	1	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	0	1	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Isote Aves	Dominique	Martinique	St Vincent and the Genadines
TOTAL	4	1	20	1
species				
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	0	1	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	1	0	1	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	0	0	1	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	1	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	1	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	0	1	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	1	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	0	0	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	1	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	0	0	1	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	1	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	0	1	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	1	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	1	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	0	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene brevisrostris</i>	1	1	0	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	0	1	0



## Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Barbados	Grenada	Aruba	Curacao	Bonaire	Tortuga
TOTAL	14	0	9	29	18	1
Species		+1?				
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Ammothella spinifera</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Tanystylum geminum</i>	1	0	0	0	1	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	1	0	0	1	1	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	1	0	0	1	1	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	0	0	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Margarita & Los Frailes	Trinidad	Tobago
TOTAL	15	2	2
species			
<i>Achelia besnardi</i>	0	0	0
<i>Achelia echinata</i>	0	0	0
<i>Achelia gracilis</i>	0	0	0
<i>Achelia cf. langi</i>	0	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	1	0	0
<i>Ammothella appendiculata</i>	0	0	0
<i>Ammothella exornata</i>	0	0	0
<i>Ammothella gertrudae</i>	0	0	0
<i>Ammothella marcusii</i>	0	0	0
<i>Ammothella panamensis</i>	0	0	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	0	0
<i>Ammothella spinifera</i>	0	0	0
<i>Ammothella symbia</i>	0	0	0
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	0
<i>Hedgpethius mamillatus</i>	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	0
<i>Nymphopsis anarthra</i>	0	0	0
<i>Nymphopsis cf. anarthra</i>	0	0	0
<i>Nymphopsis duodorsospinosa</i>	0	0	0
<i>Paranymphon filarium</i>	0	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	0
<i>Tanystylum acuminatum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum birkelandi</i>	0	0	0
<i>Tanystylum calicirostrum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum conirostre</i>	0	0	0
<i>Tanystylum duospinum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum geminum</i>	1	0	0
<i>Tanystylum hummelincki</i>	1	0	0
<i>Tanystylum isabellae</i>	0	0	0
<i>Tanystylum isthmiacum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	0	0
<i>Tanystylum paramexicanum</i>	0	0	0
<i>Tanystylum tayronae</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus aff. latipes</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus castelli</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	1	0	0
<i>Ascorhynchus colei</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus crenatus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus discrepans</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus horologium</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus latipes</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus petilus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus pyrginospinus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus serratus</i>	0	0	0
<i>Ascorhynchus sp.</i>	0	0	0
<i>Eurycyde acanthopus</i>	0	0	0
<i>Eurycyde clitellaria</i>	0	0	0
<i>Eurycyde curvata</i>	0	0	0
<i>Eurycyde gorda</i>	0	0	0
<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	0	0	0
<i>Callipallene belizae</i>	0	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	0	0	0
<i>Callipallene californiensis</i>	0	0	0
<i>Callipallene cinto</i>	0	0	0
<i>Callipallene emaciata</i>	1	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Atlantic Florida	Southern Florida	Western Florida	Alabama	Louisiana
TOTAL	19	24	32	7	1
species		+3?			
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	1	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	1	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	1	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	1	0	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	1	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	0	1	1	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	1	0	1	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	1	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	1	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	1	0	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	1	1	1	1	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	0	1	1	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	1	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquitae</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	1	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus justii</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	1	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	0	0	1	1
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Texas	Mexico, Gulf	East Yucatan Mexico	Belize	Honduras	Nicaragua
TOTAL	7	15	12	38	4	2
species			+4?			
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	?	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	0	1	?	1	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	0	1	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquitate</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus justus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	1	?	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0	0	0	0

## Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Costa Rica	Caribbean Panama	Caribbean Colombia	Venezuela	Bermuda
TOTAL	17	43	55	7	12
species				+2?	
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	1	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	1	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	1	0	1	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	1	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	1	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	1	1	1	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	1	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	1	0	0	1
<i>Nymphon aemulum</i>	0	0	1	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	0	1	1	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	1	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	1	0	1	1	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	1	1	1	?	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	0	1	1	0	1
<i>Anoplodactylus californicus</i>	1	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquitate</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus galetensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	0	0	1	1	1
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus justus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	0	0	0	1
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	1	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Bahamas	Cuba	Grand Cayman	Cayman brac	Jamaica	Hispaniola
TOTAL	8	15	1	2	9	5
species	+2?	+1?				+1?
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Nymphon aemulum</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0	0	0	?
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	?	1	0	0	1	1
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	1	1	0	1	1	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	1	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquita</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus justi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	?	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Puerto Rico	Virgin Islands (UK & USA)	Anguilla, St Martin & St Bathélemy
<b>TOTAL</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>9</b>
<b>species</b>	<b>+1?</b>		
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	1	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	1	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	1	1	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	?	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	1	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	1	1	0
<i>Nymphon floridanum</i>	1	1	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	0	1	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	1	1	1
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	0	1
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquitate</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	1	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	0	1	0
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus justus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	1	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Saba Bank	St Eustasius & St Kitts and Nevis	Antigua	Guadeloupe
TOTAL	2	4	6	2
species				
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	0	0	1	1
<i>Nymphon floridanum</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquitate</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	0	0	0	1
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus justus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0	0



Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Isote Aves	Dominique	Martinique	St Vincent and the Genadines
<b>TOTAL</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>1</b>
<b>species</b>				
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	1	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	0	0	0	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquitate</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus galeensis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	0	1
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus justus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	1	0

## Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Barbados	Grenada	Aruba	Curaçao	Bonaire	Tortuga
TOTAL	14	0	9	29	18	1
species		+1?				
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquita</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	1	?	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus justus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	1	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Margarita & Los Frailes	Trinidad	Tobago
TOTAL	15	2	2
species			
<i>Callipallene longicoxa</i>	0	0	0
<i>Callipallene minuta</i>	0	0	0
<i>Callipallene phantoma</i>	0	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	0	0
<i>Parapallene bermudensis</i>	0	0	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus claudus</i>	0	0	0
<i>Endeis difficilis</i>	0	0	0
<i>Endeis flaccida</i>	0	0	0
<i>Endeis meridionalis</i>	0	0	0
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0
<i>Endeis nodosa</i>	0	0	0
<i>Endeis pauciporosa</i>	0	0	0
<i>Endeis sp.</i>	0	0	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	0
<i>Nymphon aemulum</i>	0	0	0
<i>Nymphon floridanum</i>	0	0	0
<i>Nymphon kensleyi</i>	0	0	0
<i>Nymphon macabou</i>	0	0	0
<i>Nymphon setipedes</i>	0	0	0
<i>Nymphon surinamense</i>	1	0	0
<i>Nymphon torulum</i>	0	0	0
<i>Nymphon vulsum</i>	1	0	0
<i>Pallenopsis childi</i>	0	0	0
<i>Pallenopsis kempfi</i>	1	0	0
<i>Pallenopsis mixta</i>	1	0	0
<i>Pallenopsis schmitti</i>	0	0	0
<i>Pallenopsis varioculata</i>	0	1	0
<i>Anoplodactylus aff. virescens</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus allotrius</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus ampullaceus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus arcuatus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus bahamensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus batangensis</i>	1	0	0
<i>Anoplodactylus californicus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus dauphinus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus digitatus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus dissitus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus erectus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus guachaquita</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus galletensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus glandulifer</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus imswe</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus insigniformis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus insignis</i>	0	1	1
<i>Anoplodactylus iuleus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus jonesi</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus justii</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus marcusii</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus maritimus</i>	1	0	0
<i>Anoplodactylus massiliformis</i>	1	0	0
<i>Anoplodactylus micros</i>	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Atlantic Florida	Southern Florida	Western Florida	Alabama	Louisiana
<b>TOTAL</b>	<b>19</b>	<b>24</b>	<b>32</b>	<b>7</b>	<b>1</b>
<b>species</b>		<b>+3?</b>			
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	1	0	1	1	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	?	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	?	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	1	0	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax philosammum</i>	0	0	0	0	0

	Texas	Mexico, Gulf	East Yucatan Mexico	Belize	Honduras	Nicaragua
<b>TOTAL</b>	<b>7</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>38</b>	<b>4</b>	<b>2</b>
<b>species</b>			<b>+4?</b>			
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Rhynchothorax philosammum</i>	0	0	0	1	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Costa Rica	Caribbean Panama	Caribbean Colombia	Venezuela	Bermuda
<b>TOTAL</b>	17	43	55	7	12
<b>species</b>				+2?	
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0	1	1	0	1
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	1	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	1	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	1	1	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	1	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	1	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	1	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	1	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	1	1	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	1	0	0

	Bahamas	Cuba	Grand Cayman	Cayman brac	Jamaica	Hispaniola
<b>TOTAL</b>	8	15	1	2	9	5
<b>species</b>	+2?	+1?				+1?
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	1	0	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Puerto Rico	Virgin Islands (UK & USA)	Anguilla, St Martin & St Bathélemy
<b>TOTAL</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>9</b>
<b>species</b>	<b>+1?</b>		
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	1	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	1	1	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	1	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	0

	Saba Bank	St Eustasius & St Kitts and Nevis	Antigua	Guadeloupe
<b>TOTAL</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>2</b>
<b>species</b>				
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	1	0	1	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	0	0

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

	Isote Aves	Dominique	Martinique	St Vincent and the Genadines
<b>TOTAL</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>1</b>
<b>species</b>				
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	1	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	0	0

	Barbados	Grenada	Aruba	Curacao	Bonaire	Tortuga
<b>TOTAL</b>	<b>14</b>	<b>0</b>	<b>9</b>	<b>29</b>	<b>18</b>	<b>1</b>
<b>species</b>		<b>+1?</b>				
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	0	0	0	0

	Margarita & Los Frailes	Trinidad	Tobago
<b>TOTAL</b>	<b>15</b>	<b>2</b>	<b>2</b>
<b>species</b>			
<i>Anoplodactylus monotrema</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus pectinus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	1	0	0
<i>Anoplodactylus polignaci</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus quadratispinosus</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus reimerae</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus simulator</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	0	0	0
<i>Anoplodactylus</i> sp. B cf. <i>massiliensis</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus stri</i>	0	0	0
<i>Anoplodactylus trispinosus</i>	0	0	1
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i>	0	0	0
<i>Pentapycnon geayi</i>	0	0	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	1	0	0
<i>Pycnogonum reticulatum</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax arenicolus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax crenatus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0
<i>Rhynchothorax philopsammum</i>	0	0	0

0 absent, 1 present.

## References

- Arango CP (2000) Three species of sea spiders (Pycnogonida) from Santa Marta, Colombian Caribbean. *Bol Invest Mar Costeras-INVEMAR* 29(1): 59-66.
- Bamber RN (1993) Pycnogonids of the Canadian Museum of Nature as examined in September 1993. Unpublished Report
- Bamber RN (2009) Sea-spiders. Wehrmann, I. S., & Cortés, J. (Eds.) *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer Science & Business Media 86: 307-311
- Bourdillon A (1955) Les pycnogonides de la croisière 1951 du «Président Théodore Tissier». *Rev Trav Inst Pêches Marit* 19(4): 581-609
- Camp DK, Whiting NH, Martin RE (1977) Nearshore marine ecology at Hutchinson Island, Florida 1971-1974: v. arthropods. *Fla Mar Res Publ* 25: 1-63
- Capriles VA (1970) Note on the occurrence of the pycnogonid *Pallenoidea (?) spinulosa* Stock in Puerto Rican waters. *Caribb J Sci* 10(1-2): 105
- Child CA (1974) *Hedgpehius tridentatus*, a new genus and new species and other Pycnogonida from Key West, Florida, USA. *Proc Biol Soc Wash* 87: 493-500
- Child CA (1977) Four new species of *Anoplodactylus* (Pycnogonida) from the western North Atlantic. *Proc Biol Soc Wash* 90(3): 584-596
- Child CA (1979) Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panama and the coasts of Middle America. *Smiths Contr Zool* 293: 1-86
- Child CA (1982) Pycnogonida from Carrie Bow Cay, Belize. The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. *Smiths Contr Mar Sci* 1: 355-380
- Child CA (1988) Pycnogonida from Aldabra atoll. *Bull Biol Soc Wash* 8: 45-78
- Child CA (1992) Shallow water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. *Mem Hourglass Cruises* 9: 1-86.
- Child CA (1996) Additions to the Pycnogonida fauna of Carrie Bow Cay, Belize, middle America. *Proc Biol Soc Wash* 109(3): 526-532
- Child CA (1998) *Nymphon torulum*, new species and other Pycnogonida associated with the coral *Oculina varicosa* on the east coast of Florida. *Bull Mar Sci* 63(3): 595-604
- Child CA (2004) Some Pycnogonida from the western Caribbean with descriptions of three new species. *Bull Mar Sci* 74(1): 143-161



- Cole, LJ (1904) Pycnogonida collected at Bermuda in the summer of 1903. Proc Boston Soc Nat Hist 31(8): p. 313
- Cole, LJ (1906) A new Pycnogonid from the Bahamas. Am Nat 40(471): 217-227
- Cole LJ (1910) Peculiar Habitat of a Pycnogonid (*Endeis spinosus*) New to North America, with Observations on the Heart and Circulation. Biol Bull 18(4): 193-203
- Cubit JD, Williams S (1983) The invertebrates of Galeta Reef (Caribbean Panama): a species list and bibliography. Atoll Res Bull 269: 1-45
- Giltay L (1934) A new Pycnogonid from Bermuda. Can Field Nat 48: 49-50
- Hedgpeth JW (1943) Pycnogonida from West Indies and South America collected by the Atlantis and earlier expeditions. Proc New England Zool Club 22: 41-58
- Hedgpeth JW (1948) The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean. Proc US Natn Mus 97(3216): 157-342
- Hedgpeth JW (1954) On the phylogeny of the Pycnogonida. Acta Zool 35(3): 193-213
- Krapp F, Viquez C (2011) Pycnogonida from Costa Rica collected by Scuba Diving. UNED Res J 3(2): 31-32
- Lalana R, Ortiz M (1994) Nuevos registros de picnogónidos (Pycnogonida) para aguas cubanas. Rev Invest Mar 15(3): 205-208
- Lalana R, Ortiz M (2007) Nuevos registros de picnogónidos (Pycnogonida) para aguas cubanas. Rev Invest Mar 28(2): 181-182
- Lalana R, Varela C (2011) Nuevo registro de picnogónido (Arthropoda: Pycnogonida) para Cuba. Serie Oceanológica 8:53-54
- Lebour MV (1949) Some new decapod Crustacea from Bermuda. In Proc Zool Soc London (Vol. 118, No. 4, pp. 1107-1117). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Loman JCC (1928) Ein neuer Pantopode aus Westindien. Tijdschr Nederl Dierk Ver (3) 1(2): 39-42
- Markham J (1986) Class Pycnogonida (= Pantopoda) (Sea Spiders). In: W. Sterrer (ed.). Marine Fauna and Flora of Bermuda: A systematic Guide to the identification of marine organisms, pp. 275-277; New York, etc.: John Wiley & Sons
- Müller HG (1990) Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n. sp. Bonn Zool Beitr 41(3-4): 277-285
- Müller HG (1992) Shallow-water Pycnogonida from Barbados, Lesser Antilles with description of *Anoplodactylus justii* n. sp. Studies on the natural history of the Caribbean region, 71(1), 42-52.
- Müller HG, Krapp F (2009) The pycnogonid fauna (Pycnogonida, Arthropoda) of the Tayrona National Park and adjoining areas on the Caribbean coast of Colombia. Zootaxa 2319: 1-138.
- Stock JH (1954) Pycnogonida from Indo-West-Pacific, Australian, and New-Zealand Waters. Vidensk Medd Dansk naturhist Foren, 116: 1-168
- Stock JH (1955) Pycnogonida from the West Indies, Central America and the Pacific Coast of North America. Papers from Dr Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. Vidensk Medd Dansk naturhist Foren, 117, 209-266
- Stock JH (1970) *Endeis flaccida* Calman, 1923, in Florida: a pycnogonid new to the Atlantic Ocean. Ent Ber, Amsterdam 30(1): 3-4
- Stock JH (1975a) Pycnogonida from the continental shelf, slope, and deep sea of the tropical Atlantic and East Pacific. Biological results of the University of Miami deep-sea expeditions, No. 108. Bull Mar Sci 24: 957-1092
- Stock JH (1975b) Pycnogonida found on fouling panels from the East and West coast of America. Ent Ber, Amsterdam 35 (5): 70-77
- Stock JH (1979) Pycnogonida from the mediolittoral and infralittoral zones in the tropical Western Atlantic. Study of the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands, 59(1), 1-32.
- Stock JH (1986) Pycnogonida from the Caribbean and the Straits of Florida. Bull Mar Sci 38(3): 399-441
- Stock JH (1989) Pycnogonida collected in intersticia of coral sand and rubble in the Netherlands Antilles. Amsterdam Expeditions to the West Indian Islands, Report 58. Bijdr Dierk 59(2): 87-96
- Varela C (2012) Nuevos registros de picnogónidos (Arthropoda: Pycnogonida) para el Archipiélago Cubano. Rev Cienc 1(2): 1-6
- Verrill AE (1900) Additions to the Crustacea and Pycnogonida of the Bermudas. Trans Conn Acad Arts & Sci, 10 (2) (15): 580-582
- Whitten HL, Rosene HF, Hedgpeth JW (1950) The invertebrate fauna of Texas Coast jetties: a preliminary survey. Publ Inst Mar Sci, Univ Texas: 53-87
- Zambrana Diaz M, Palmer MG, Bustos OR, Castillo TE (1985) Lista de especies y bibliografía de los picnogónidos (Arthropoda) del Mediterráneo Americano. Rev Invest Mar 6: 29-38

**Supplementary material 3** - List of sequences CO1 sequences used in the Bayesian Inference and ABGD analyses.

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
1	MNHN-IU-2016-849	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
2	MNHN-IU-2016-851	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,507778	-61,101387	Grande Anse d'Arlets	23
3	MNHN-IU-2016-857	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	tide	14,543334	-61,078888	Baie de Fort-de-France	1
4	MNHN-IU-2016-881	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	16
5	MNHN-IU-2016-888	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,507778	-61,101387	Grande Anse d'Arlets	23
6	MNHN-IU-2016-1062	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,771389	-60,958056	Ste-Marie	20
7	MNHN-IU-2016-1114	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,495556	-61,089443	Les Anses-d'Arlet	19
8	MNHN-IU-2016-1180	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,578333	-60,765	E Le Vauclin	22
9	MNHN-IU-2016-1276	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,461666	-60,963334	Trois Rivières	5
10	MNHN-IU-2016-1330	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,685833	-60,856387	Le Robert	10
11	MNHN-IU-2016-1379	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,806667	-60,880276	Presqu'Île de la Caravelle	25
12	MNHN-IU-2016-1380	Ammotheidae	Achelia	Achelia gracilis	XXX	brushing	14,461666	-60,963334	Trois Rivières	5
13	MNHN-IU-2016-1383	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	tide	14,416667	-60,839721	Pointe Baham	2
14	MNHN-IU-2016-884	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	brushing	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	2
15	MNHN-IU-2016-885	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	brushing	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	2
16	MNHN-IU-2016-1073	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	brushing	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	2
17	MNHN-IU-2016-859	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	brushing	14,458611	-61,048055	Pointe du Diamant	3
18	MNHN-IU-2016-1329	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	brushing	14,458611	-61,048055	Pointe du Diamant	3
19	MNHN-IU-2016-850	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	dredging	14,378333	-60,854721	Canal de Ste Lucie	65
20	MNHN-IU-2016-886	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	dredging	14,378333	-60,854721	Canal de Ste Lucie	65
21	MNHN-IU-2016-1108	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	vacuum	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	29
22	MNHN-IU-2016-1136	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	dredging	14,475833	-61,085832	Les Anses-d'Arlet	29
23	MNHN-IU-2016-1331	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	dredging	14,874722	-60,851665	N Presqu'Île de la Caravelle	58
24	MNHN-IU-2016-1332	Ammotheidae	Achelia	Achelia sawayai	XXX	dredging	14,641944	-60,771666	Le François	63
25	MNHN-IU-2016-1278	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella appendiculata	XXX	tide	14,398055	-60,87722	Canal de Ste Lucie	2

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
26	MNHN-IU-2016-1310	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella appendiculata	XXX	tide	14,398055	-60,87722	Canal de Ste Lucie	2
27	MNHN-IU-2016-829	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella exornata	XXX	dredging	14,474722	-61,019166	Grande Anse du Diamant	7
28	MNHN-IU-2016-830	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella exornata	XXX	tide	14,398055	-60,87722	Canal de Ste Lucie	2
29	MNHN-IU-2016-878	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella exornata	XXX	dredging	14,560556	-60,828888	Pointe du Vauclin	2
30	MNHN-IU-2016-833	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	brushing	14,458611	-61,048055	Pointe du Diamant	3
31	MNHN-IU-2016-834	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	vacuum	14,448056	-60,899724	Passe du Marin	15
32	MNHN-IU-2016-1091	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	brushing	14,791389	-60,956945	Presqu'Île de la Caravelle	14
33	MNHN-IU-2016-1113	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	dredging	14,627222	-61,143613	SW Vétiver	66
34	MNHN-IU-2016-1132	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	dredging	14,918056	-61,040277	N Le Lorrain	63
35	MNHN-IU-2016-1168	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	brushing	14,458333	-60,969445	Trois Rivières	17
36	MNHN-IU-2016-1174	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	vacuum	14,661389	-61,159168	Bellefontaine	9
37	MNHN-IU-2016-1260	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	vacuum	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	29
38	MNHN-IU-2016-1266	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella sp. 1	XXX	brushing	14,683611	-60,824166	Le Robert	23
39	MNHN-IU-2016-826	Ammotheidae	Ammothella	Ammothella spinifera	XXX	brushing	14,458611	-61,048055	Pointe du Diamant	3
40	MNHN-IU-2016-812	Ammotheidae	Nymphopsis	Nymphopsis duodorsospinosa	XXX	brushing	14,458611	-61,048055	Pointe du Diamant	3
41	MNHN-IU-2016-856	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum acuminatum	XXX	brushing	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	16
42	MNHN-IU-2016-872	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum conirostre	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
43	MNHN-IU-2016-873	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum conirostre	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
44	MNHN-IU-2016-874	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum conirostre	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
45	MNHN-IU-2016-578	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum duospinum	XXX	brushing	14,685833	-60,856387	Le Robert	10
46	MNHN-IU-2016-1049	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum duospinum	XXX	brushing	14,719722	-60,844165	Le Robert	23
47	MNHN-IU-2016-1177	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum duospinum	XXX	vacuum	14,667778	-60,852221	E Le Robert	16
48	MNHN-IU-2016-868	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum hummelincki	XXX	brushing	14,775833	-60,858332	Presqu'Île de la Caravelle	15
49	MNHN-IU-2016-1063	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum hummelincki	XXX	brushing	14,771389	-60,958056	Ste-Marie	20
50	MNHN-IU-2016-1074	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum hummelincki	XXX	brushing	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	2

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
51	MNHN-IU-2016-1398	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum hummelincki	XXX	brushing	14,806667	-60,880276	Presqu'île de la Caravelle	25
52	MNHN-IU-2016-867	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum sp. 3	XXX	dredging	14,918334	-61,149724	Macouba	80
53	MNHN-IU-2016-1055	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum sp. 3	XXX	dredging	14,655277	-61,159168	Fond Boucher	37
54	MNHN-IU-2016-858	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum tayronae	XXX	dredging	14,560556	-60,828888	Pointe du Vauclin	2
55	MNHN-IU-2016-1300	Ammotheidae	Tanystylum	Tanystylum tayronae	XXX	brushing	14,455	-60,925279	Ste-Luce	15
56	MNHN-IU-2016-853	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus castellioides	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
57	MNHN-IU-2016-883	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus castellioides	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
58	MNHN-IU-2016-816	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus latipes	XXX	vacuum	14,449445	-60,896113	Passe du Marin	8
59	MNHN-IU-2016-861	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus latipes	XXX	brushing	14,628333	-61,11972	Sch?lcher	4
60	MNHN-IU-2016-862	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus latipes	XXX	tide	14,416667	-60,839721	Pointe Baham	2
61	MNHN-IU-2016-871	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus latipes	XXX	direct catching	14,628333	-61,11972	Sch?lcher	9
62	MNHN-IU-2016-1039	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus sp. 4	XXX	dredging	14,9175	-61,148057	Macouba	80
63	MNHN-IU-2016-1047	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus sp. 5	XXX	brushing	14,719722	-60,844165	Le Robert	23
64	MNHN-IU-2016-1190	Ascorhynchidae	Ascorhynchus	Ascorhynchus sp. 5	XXX	brushing	14,667778	-60,852221	E Le Robert	14
65	MNHN-IU-2016-823	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde clitellaria	XXX	dredging	14,45	-61,069166	Pointe du Diamant	70
66	MNHN-IU-2016-824	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde clitellaria	XXX	brushing	14,495556	-61,089443	Les Anses-d'Arlet	19
67	MNHN-IU-2016-825	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde clitellaria	XXX	dredging	14,385278	-60,837221	Canal de Ste Lucie	65
68	MNHN-IU-2016-818	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,446389	-60,904168	Passe du Marin	15
69	MNHN-IU-2016-819	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	dredging	14,378056	-60,860276	Canal de Ste Lucie	65
70	MNHN-IU-2016-822	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
71	MNHN-IU-2016-541	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
72	MNHN-IU-2016-1045	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,571667	-61,044722	Baie de Fort-de-France	7
73	MNHN-IU-2016-1129	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,444445	-61,039999	Rocher du Diamant	14
74	MNHN-IU-2016-1137	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,806667	-60,880276	Presqu'île de la Caravelle	25
75	MNHN-IU-2016-1145	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,84	-61,223612	Anse Couleuvre	7

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
76	MNHN-IU-2016-1178	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,553889	-61,026111	Baie de Fort-de-France	6
77	MNHN-IU-2016-1187	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,533334	-60,815833	Le Vauclin	1
78	MNHN-IU-2016-1189	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,630833	-61,128887	Vétiver	25
79	MNHN-IU-2016-1244	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,856945	-61,212501	Anse des Galets	10
80	MNHN-IU-2016-1261	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	vacuum	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	29
81	MNHN-IU-2016-1089	Ascorhynchidae	Eurycyde	Eurycyde raphiaster	XXX	brushing	14,791389	-60,956945	Presqu'Île de la Caravelle	14
82	MNHN-IU-2016-842	Callipallenidae	Callipallene	Callipallene brevirostris	XXX	brushing	14,455	-60,925279	Ste-Luce	15
83	MNHN-IU-2016-843	Callipallenidae	Callipallene	Callipallene brevirostris	XXX	dredging	14,560556	-60,828888	Pointe du Vauclin	2
84	MNHN-IU-2016-869	Callipallenidae	Callipallene	Callipallene brevirostris	XXX	brushing	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	2
85	MNHN-IU-2016-880	Callipallenidae	Callipallene	Callipallene cinto	XXX	brushing	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	16
86	MNHN-IU-2016-841	Callipallenidae	Callipallene	Callipallene longicoxa	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
87	MNHN-IU-2016-866	Callipallenidae	Pallenoides	Pallenoides sp. 1	XXX	dredging	14,627222	-61,143613	SW Vétiver	66
88	MNHN-IU-2016-846	Callipallenidae	Pallenoides	Pallenoides spinulosum	XXX	direct catching	14,376945	-60,878054	Canal de Ste Lucie	30
89	MNHN-IU-2016-847	Callipallenidae	Pallenoides	Pallenoides spinulosum	XXX	vacuum	14,444445	-61,037777	Rocher du Diamant	21
90	MNHN-IU-2016-848	Callipallenidae	Pallenoides	Pallenoides spinulosum	XXX	brushing	14,444722	-61,038888	Rocher du Diamant	10
91	MNHN-IU-2016-1221	Callipallenidae	Parapallene	Parapallene bermudensis	XXX	direct catching	14,518333	-61,097777	Pointe de la Baleine	24
92	MNHN-IU-2016-838	Endeidae	Endeis	Endeis cf. mollis	XXX	tide	14,543334	-61,078888	Baie de Fort-de-France	1
93	MNHN-IU-2016-565	Endeidae	Endeis	Endeis cf. mollis	XXX	tide	14,543334	-61,078888	Baie de Fort-de-France	1
94	MNHN-IU-2017-217	Endeidae	Endeis	Endeis cf. mollis	XXX	tide	14,543334	-61,078888	Baie de Fort-de-France	1
95	MNHN-IU-2016-840	Endeidae	Endeis	Endeis flaccida	XXX	dredging	14,4775	-60,990278	Grande anse du Diamant	2
96	MNHN-IU-2016-1043	Endeidae	Endeis	Endeis meridionalis	XXX	vacuum	14,444167	-61,036388	Rocher du Diamant	22
97	MNHN-IU-2016-1142	Endeidae	Endeis	Endeis meridionalis	XXX	brushing	14,616111	-60,824999	Le François	1
98	MNHN-IU-2016-1265	Endeidae	Endeis	Endeis meridionalis	XXX	vacuum	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	29
99	MNHN-IU-2016-863	Endeidae	Endeis	Endeis sp. 3	XXX	dredging	14,918334	-61,149724	Macouba	80
100	MNHN-IU-2016-1203	Endeidae	Endeis	Endeis sp. 3	XXX	dredging	14,9175	-61,148057	Macouba	80

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
101	MNHN-IU-2016-1186	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon aemulum	XXX	vacuum	14,578333	-60,765278	E Le Vauclin	20
102	MNHN-IU-2016-1213	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon aemulum	XXX	direct catching	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	3
103	MNHN-IU-2016-870	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 1	XXX	brushing	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	16
104	MNHN-IU-2016-879	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 1	XXX	brushing	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	16
105	MNHN-IU-2016-844	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 2	XXX	dredging	14,45	-61,069166	Pointe du Diamant	70
106	MNHN-IU-2016-887	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 2	XXX	dredging	14,45	-61,069166	Pointe du Diamant	70
107	MNHN-IU-2016-835	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	direct catching	14,492778	-61,091388	Les Anses-d'Arlet	26
108	MNHN-IU-2016-836	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	dredging	14,378056	-60,860276	Canal de Ste Lucie	65
109	MNHN-IU-2016-837	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	brushing	14,443889	-60,904168	Passe du Marin	15
110	MNHN-IU-2016-562	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
111	MNHN-IU-2016-1118	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	brushing	14,630833	-61,128887	Vétiver	25
112	MNHN-IU-2016-1274	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
113	MNHN-IU-2016-1323	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 3	XXX	brushing	14,4975	-61,089999	Grande Anse d'Arlets	28
114	MNHN-IU-2016-889	Nymphonidae	Nymphon	Nymphon sp. 4	XXX	brushing	14,495556	-61,089443	Les Anses-d'Arlet	19
115	MNHN-IU-2016-814	Pallenopsisdae	Pallenopsis	Pallenopsis candidoi	XXX	vacuum	14,845277	-61,06361	Le Lorrain	14
116	MNHN-IU-2016-813	Pallenopsisdae	Pallenopsis	Pallenopsis schmitti	XXX	dredging	14,624167	-61,138335	SW Vétiver	74
117	MNHN-IU-2016-799	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus batangensis	XXX	dredging	14,544723	-60,829721	Le Vauclin	2
118	MNHN-IU-2016-800	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus batangensis	XXX	brushing	14,667778	-60,852221	E Le Robert	14
119	MNHN-IU-2016-801	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus batangensis	XXX	brushing	14,455	-60,925279	Ste-Luce	15
120	MNHN-IU-2016-1036	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus cf. arcuatus	XXX	brushing	14,630833	-61,128887	Vétiver	25
121	MNHN-IU-2016-1259	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus cf. arcuatus	XXX	brushing	14,518611	-61,097777	Pointe de la Baleine	19
122	MNHN-IU-2016-1326	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus cf. arcuatus	XXX	vacuum	14,631667	-61,129165	Vétiver	10
123	MNHN-IU-2016-1327	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus cf. arcuatus	XXX	vacuum	14,631667	-61,129165	Vétiver	10
124	MNHN-IU-2016-877	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus cf. glandulifer	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
125	MNHN-IU-2016-1273	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus cf. justii	XXX	dredging	14,673056	-61,176112	Bellefontaine	70

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
126	MNHN-IU-2016-876	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus digitatus	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
127	MNHN-IU-2016-1152	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus digitatus	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
128	MNHN-IU-2016-1233	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus evelinae	XXX	brushing	14,616111	-60,824999	Le François	1
129	MNHN-IU-2016-1102	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus imswe	XXX	brushing	14,602223	-60,816111	NE Pointe Jacob	23
130	MNHN-IU-2016-1205	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus imswe	XXX	vacuum	14,581111	-60,806944	NE Pointe du Vauclin	20
131	MNHN-IU-2016-808	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus insignis	XXX	dredging	14,407733	-60,884383	Canal de Ste Lucie	60
132	MNHN-IU-2016-809	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus insignis	XXX	dredging	14,918611	-61,153613	Macouba	100
133	MNHN-IU-2016-1051	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus massiliformis	XXX	vacuum	14,442222	-61,039722	Rocher du Diamant	32
134	MNHN-IU-2016-1124	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus massiliformis	XXX	brushing	14,84	-61,223612	Anse Coulevre	7
135	MNHN-IU-2016-1128	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus massiliformis	XXX	vacuum	14,458333	-60,969445	Trois Rivières	19
136	MNHN-IU-2016-802	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus micros	XXX	brushing	14,533334	-61,087777	Anse Noire	13
137	MNHN-IU-2016-804	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus micros	XXX	dredging	14,560556	-60,828888	Pointe du Vauclin	2
138	MNHN-IU-2016-1264	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus micros	XXX	vacuum	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	29
139	MNHN-IU-2016-1325	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus micros	XXX	brushing	14,495556	-61,089443	Les Anses-d'Arlet	19
140	MNHN-IU-2016-1387	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus micros	XXX	brushing	14,495556	-61,089443	Les Anses-d'Arlet	19
141	MNHN-IU-2016-797	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus monotrema	XXX	brushing	14,735278	-60,8467	Presqu'Île de la Caravelle	16
142	MNHN-IU-2016-1046	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus monotrema	XXX	brushing	14,571667	-61,044722	Baie de Fort-de-France	7
143	MNHN-IU-2016-1155	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus monotrema	XXX	brushing	14,628333	-61,11972	Sch?lcher	4
144	MNHN-IU-2016-805	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus pectinus	XXX	brushing	14,638333	-61,139446	Case-Pilote	12
145	MNHN-IU-2016-806	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus pectinus	XXX	brushing	14,533334	-61,087777	Anse Noire	13
146	MNHN-IU-2016-1254	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus pectinus	XXX	brushing	14,518611	-61,097777	Pointe de la Baleine	19
147	MNHN-IU-2016-1127	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus petiolatus	XXX	vacuum	14,458333	-60,969445	Trois Rivières	19
148	MNHN-IU-2016-1195	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus petiolatus	XXX	dredging	14,67	-61,167223	Bellefontaine	40
149	MNHN-IU-2016-1143	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus quadratispinosus	XXX	brushing	14,616111	-60,824999	Le François	1
150	MNHN-IU-2016-796	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus robustus	XXX	brushing	14,638333	-61,139446	Case-Pilote	12

n°	MNHN code	family	genus	identification	Genbank id. (CO1)	collect type	latitude	longitude	locality	depth (m)
151	MNHN-IU-2016-798	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus robustus	XXX	brushing	14,643055	-61,141668	Case-Pilote	8
152	MNHN-IU-2016-1096	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus robustus	XXX	vacuum	14,631667	-61,129165	Vétiver	10
153	MNHN-IU-2016-807	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 1	XXX	direct catching	14,492778	-61,09111	Les Anses-d'Arlet	12
154	MNHN-IU-2016-1071	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 1	XXX	brushing	14,699445	-60,896113	Baie du Robert	2
155	MNHN-IU-2016-1202	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 1	XXX	brushing	14,463055	-60,965279	Trois Rivières	4
156	MNHN-IU-2016-810	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 2	XXX	brushing	14,439722	-60,822221	Pointe Michel	2
157	MNHN-IU-2016-811	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 2	XXX	direct catching	14,439722	-60,822221	Pointe Michel	2
158	MNHN-IU-2016-855	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 2	XXX	brushing	14,411944	-60,834721	Pointe Baham	2
159	MNHN-IU-2016-864	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 2	XXX	tide	14,467222	-61,046666	Grande anse du Diamant	1
160	MNHN-IU-2016-891	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 2	XXX	direct catching	14,439722	-60,822221	Pointe Michel	2
161	MNHN-IU-2016-1100	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 4	XXX	tide	14,5775	-60,845277	Baie de Sans-Souci	0
162	MNHN-IU-2016-1165	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 4	XXX	brushing	14,463055	-60,965279	Trois Rivières	4
163	MNHN-IU-2016-1163	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 7	XXX	dredging	14,885555	-61,114443	Basse Pointe	35
164	MNHN-IU-2016-539	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 8	XXX	dredging	14,385278	-60,837221	Canal de Ste Lucie	65
165	MNHN-IU-2016-1060	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus sp. 8	XXX	brushing	14,751389	-61,183334	Baie de St-Pierre	17
166	MNHN-IU-2016-854	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus stictus	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
167	MNHN-IU-2016-575	Phoxichilidiidae	Anoplodactylus	Anoplodactylus stictus	XXX	tide	14,601111	-61,065833	Baie de Fort-de-France	1
168	MNHN-IU-2016-4187	Pycnogonidae	Pentapycnon	Pentapycnon geayi	XXX	brushing	14,411944	-60,834721	Pointe Baham	2
169	MNHN-IU-2016-1064	Pycnogonidae	Pycnogonum	Pycnogonum cf. ornans	XXX	brushing	14,771389	-60,958056	Ste-Marie	20
170	MNHN-IU-2016-10338	Pycnogonidae	Pycnogonum	Pycnogonum sp. 1	XXX	brushing	14,866945	-61,195001	Grand'Rivière	6
171	MNHN-IU-2016-852	Rhynchothoracidae	Rhynchothorax	Rhynchothorax crenatus	XXX	brushing	14,719722	-60,844165	Le Robert	23
172	MNHN-IU-2016-817	Rhynchothoracidae	Rhynchothorax	Rhynchothorax sp. 1	XXX	dredging	14,378056	-60,860276	Canal de Ste Lucie	65

Annexe 4. Données supplémentaires de l'article 3





## ANNEXE 5

# Documents produits dans le cadre des missions doctorales en lien avec les pycnogonides

Ces documents sont certains de ceux qui ont été produits dans le cadre des missions doctorales (missions de diffusion et d'enseignement par les doctorants). Ce ne sont pas à proprement parler des résultats de thèse, mais ils ont bien été produits pendant ma thèse, en lien avec les pycnogonides. Il me semblait donc à propos de dédier une annexe à ces documents, pour illustrer qu'une thèse, ce n'est finalement pas que de la recherche.

Annexe 5. Documents produits dans le cadre des missions doctorales en lien avec les  
pycnogonides

Le document en page suivante a été produit pour le Département d'Enseignement et de Formation (DEPF), afin d'être mis en ligne sur le site pédagogique du MNHN. Disponible en ligne au lien suivant : <http://edu.mnhn.fr/mod/page/view.php?id=9050>.

## Pycnogonides *les spectres des mers*

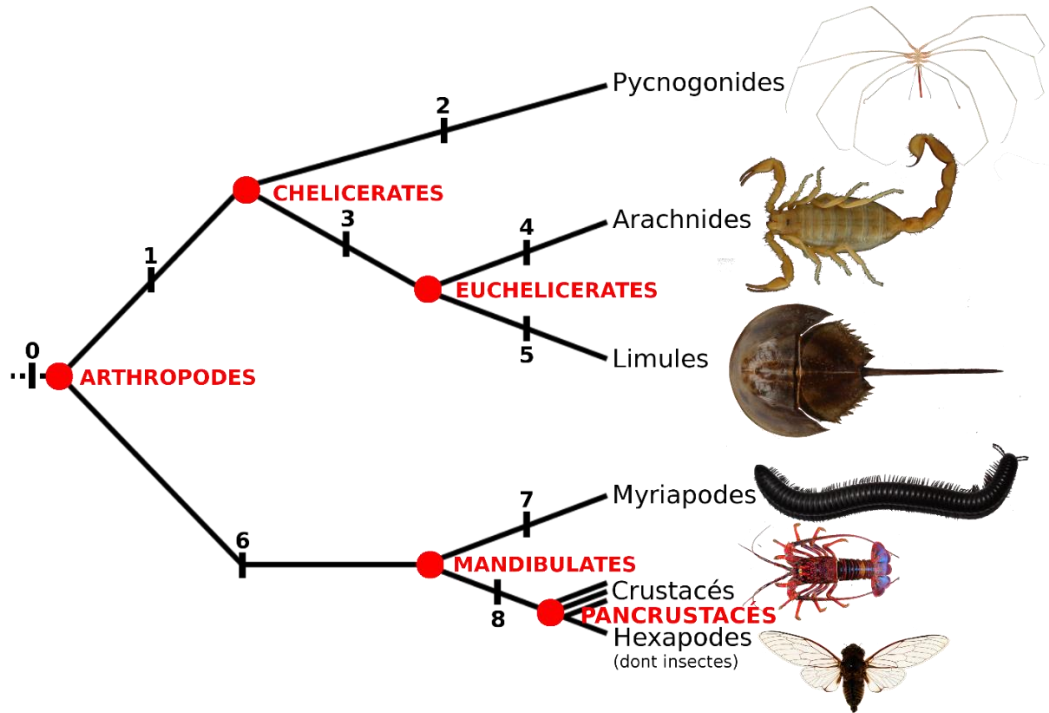
Le benthos, c'est-à-dire la diversité des organismes qui vivent à proximité du fond marin, est un univers extravagant de formes et de couleurs : pour celui qui prend le temps de l'observer, l'œil s'égaré parmi les éponges colorées, les crabes loufoques, les coquilles ciselées, les vers flamboyants et iridescents. Rarement, au milieu de ce bouillonnement de vie, des formes discrètes, presque fantomatiques apparaissent au regard des visiteurs les plus attentifs : les pycnogonides. Presque 1 400 espèces connues hantent les mers et les océans, des littoraux du monde entier aux abysses des fumeurs noirs, aux océans glacés des pôles. Ils restent pourtant invisibles pour la plupart des plongeurs, et même les scientifiques les ont un peu oubliés.



*Nymphon gracile* (famille des Nymphonidae) est une espèce courante des littoraux de France. On peut la trouver à marée basse, avec un peu de patience, dans le varech dentelé (*Fucus serratus*) et sous les pierres du bas de l'estran, lorsque les coefficients de marée sont forts. © Brendan Alligand

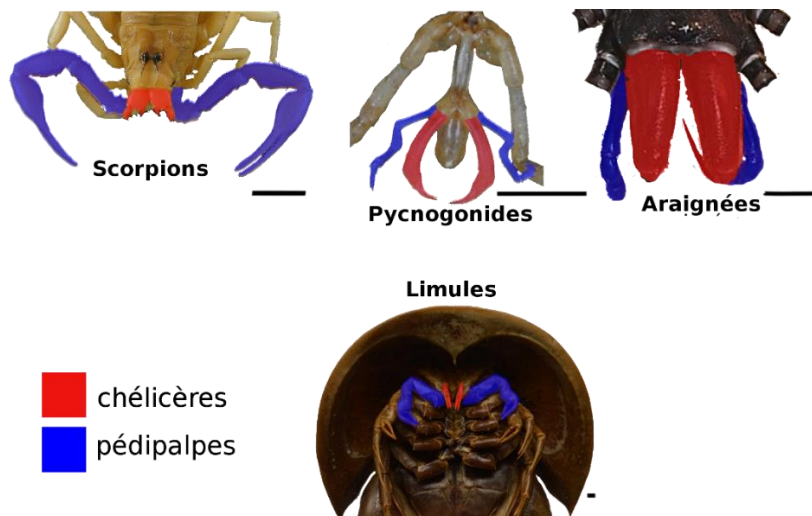
### **Classification**

Les pycnogonides sont des *arthropodes*, c'est-à-dire des animaux avec un exosquelette rigide qui leur impose une croissance par mue et des appendices articulés (pattes, pinces, palpes...), comme les insectes, les crustacés, les mille-pattes, ou les arachnides. De loin, on pourrait d'ailleurs les confondre avec des araignées ; mais plutôt que des crochets venimeux, ils ont une trompe (le *proboscis*) et possèdent un corps très fin, au point que les organes sexuels et digestifs, manquant de place, s'étendent dans leurs longues pattes. Ce ne sont pas non plus des crustacés, car ils n'ont pas d'antennes : les pycnogonides sont des arthropodes à part, faisant probablement partie des chélicérates qui regroupent aussi les arachnides (araignées, scorpions, faucheux, acariens pour les plus connus) et les xyphosures (les curieuses limules, parfois appelées "crabes fer-à-cheval").



Consensus actuel sur la phylogénie des arthropodes. Les barres verticales associées à des nombres marquent quelques synapomorphies des groupes (c'est à dire les caractères acquis par l'ancêtre commun du groupe et caractéristiques de ses descendants). 0 : appendices articulés, cuticule rigide ; 1 : chélicères, division du corps en prosome et opisthosome, morphologie des yeux, griffes auxiliaires ; 2 : proboscis et ovigères ; 3 : perte du stade larvaire ; 4 : feuillets pulmonaires ; 5 : telson (la longue « queue » des limules), operculum génital, spécialisation des pattes chez le mâle pour la copulation ; 6 : mandibules et antennes ; 7 : organe sensoriel de Tömösvary ; 8 : larve nauplius (perdue chez les hexapodes). © MNHN, Romain Sabroux

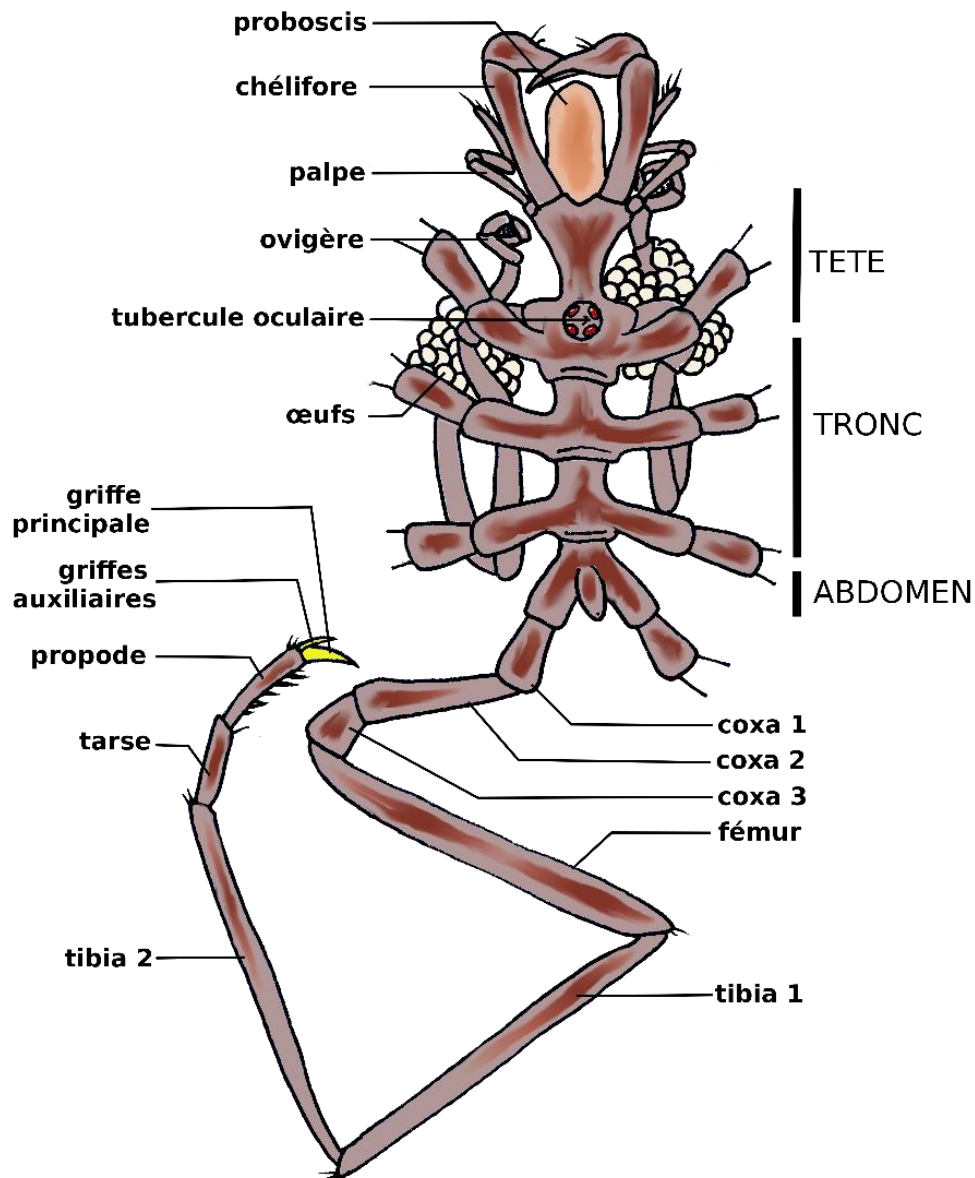
Les chélicérates partagent tous la présence de *chélicères*, qui sont représentées par exemple par les crochets de l'araignée, ou les mandibules du scorpion ; chez les pycnogonides, les chélicères seraient matérialisées par des pinces portées au-dessus du proboscis, nommées *chélifores*. Leurs *palpes* seraient quant à elles *homologues* (c'est-à-dire les mêmes organes, sous toutes leur diversité de formes et de fonctions) des *pédipalpes* des araignées et des pinces des scorpions.



Les chélicères et pédipalpes chez différents chélicérates : les scorpions, les pycnogonides, les araignées et les limules (cette dernière en vue ventrale). L'appartenance des pycnogonides aux chélicérates, et les homologues des chélifores avec les chélicères et des palpes avec les pédipalpes est généralement admise, mais reste débattue. Barres d'échelle : 2 mm. © MNHN, Romain Sabroux, Robert Combes

### Morphologie

Les pycnogonides possèdent huit, parfois dix ou douze *pattes articulées* sur le tronc (cette variabilité est d'ailleurs une immense curiosité dans le monde des arthropodes). Ces pattes si longues et si fines, portées sur un corps si discret et fluet, confèrent bien souvent aux pycnogonides un aspect de squelette. Sur la tête s'articulent trois paires d'*appendices céphaliques* : les *chélifores*, les *palpes* et les *ovigères*, qui apparaissent ou disparaissent, aux grés du développement, du sexe et des espèces ; ils constituent donc des éléments clés pour qui ose se frotter à leur identification.



Morphologie des pycnogonides : exemple de *Nymphon gracile*. Explications dans le texte. © Romain Sabroux

FAMILLE	CHELIFORES	PALPES	OVIGERES
<b>Ammonotheidae</b>	présents, réduits	présents	chez les deux sexes
<b>Ascorhynchidae</b>	présents, réduits	présents	chez les deux sexes
<b>Austrodecidae</b>	absents	présents	chez les deux sexes
<b>Callipallenidae</b>	présents	seulement chez certains mâles	chez les deux sexes
<b>Colossendeidae</b>	absents	présents	chez les deux sexes
<b>Endeidae</b>	absents	absents	mâles seulement
<b>Nymphonidae</b>	présents	présents	chez les deux sexes
<b>Pallenopsidae</b>	présents	présents, réduits	chez les deux sexes
<b>Phoxichilidiidae</b>	présents	absents ou réduits	mâles seulement
<b>Pycnogonidae</b>	absents	absents	mâles seulement ou complètement absents
<b>Rhynchothoracidae</b>	absents	présents	chez les deux sexes

Les appendices céphaliques chez les différentes familles de pycnogonides modernes.



Un *Pycnogonum* (famille des Pycnogonidae), reconnaissable à son apparence trapue, et à l'absence de palpe ou

Annexe 5. Documents produits dans le cadre des missions doctorales en lien avec les  
pycnogonides

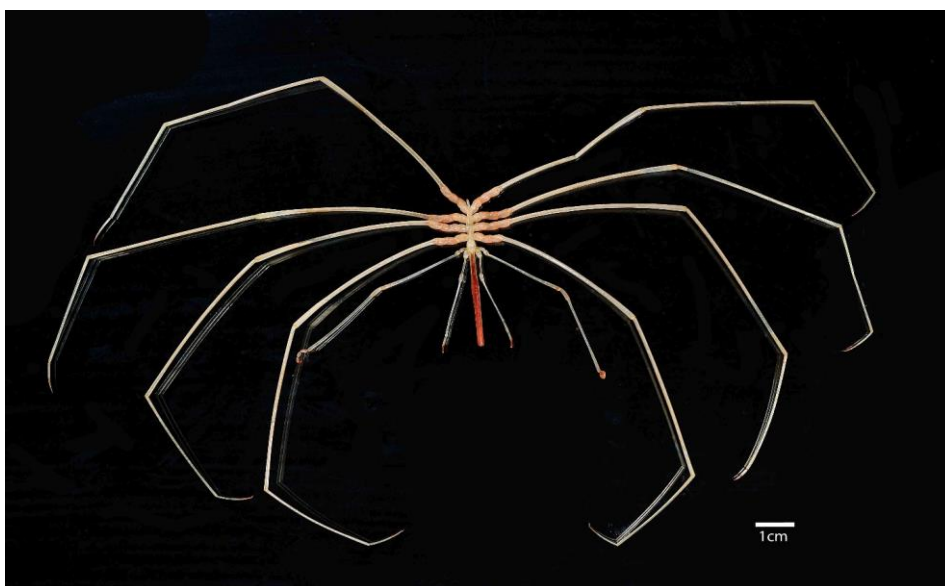
de chélifore. © Sébastien Soubzmaigne



... et un *Pentapycnon* (famille des Pycnogonidae), proche cousin des *Pycnogonum*, mais caractérisé par la présence de 10 pattes (celui-ci en a perdu une !) © Laure Corbari

Le plus souvent, les pycnogonides portent quatre yeux montés sur un *tubercule oculaire* qui s'élançe parfois haut au-dessus du corps, permettant au pycnogonide de scruter les horizons dans toutes les directions à la fois (même s'il a une très mauvaise vue !).

La taille des pycnogonides est très variable : si la plupart des espèces font entre 3 mm à 2 cm d'envergure, certaines atteignent à peine le millimètre, tandis que les géants d'Antarctique et des eaux profondes peuvent dépasser plusieurs dizaines de centimètres. Le record est détenu par un spécimen de l'espèce antarctique *Dodecolopoda mawsoni*, avec une envergure de plus de 70 cm!

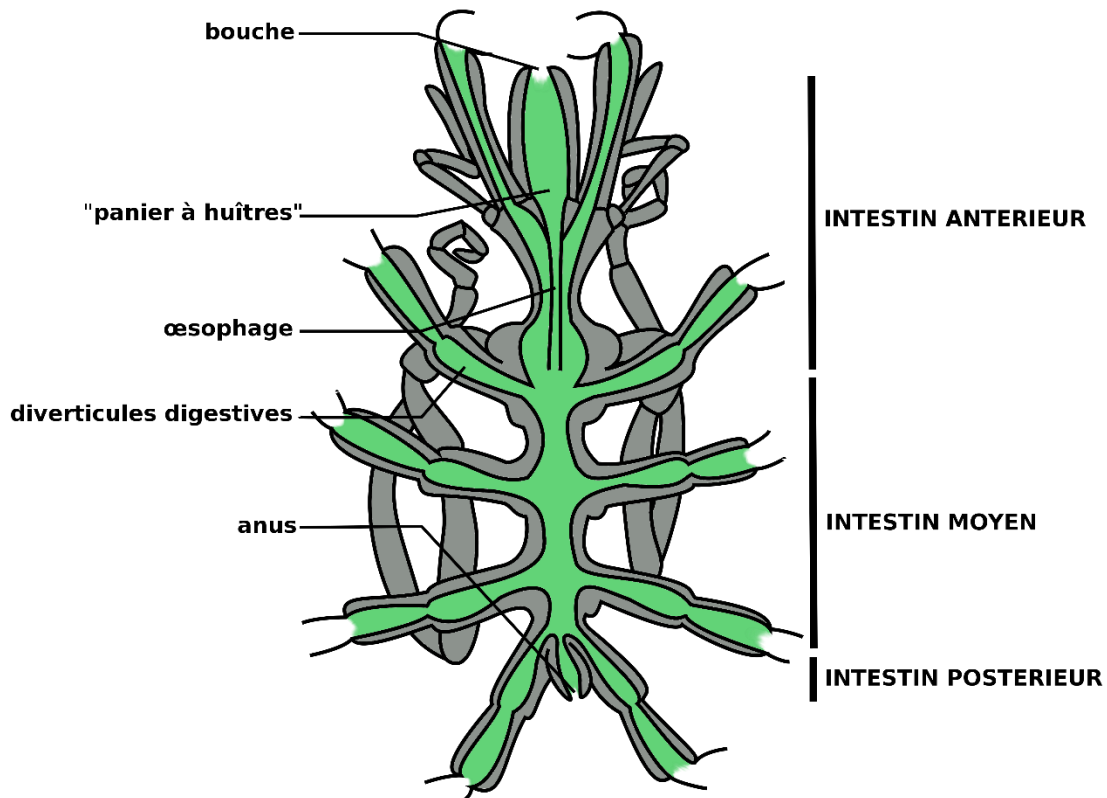


Un *Colossendeis* (famille des Colossendeidae), pycnogonide géant des eaux profondes. ©MNHN Tin-Yam Chan & Laure Corbari



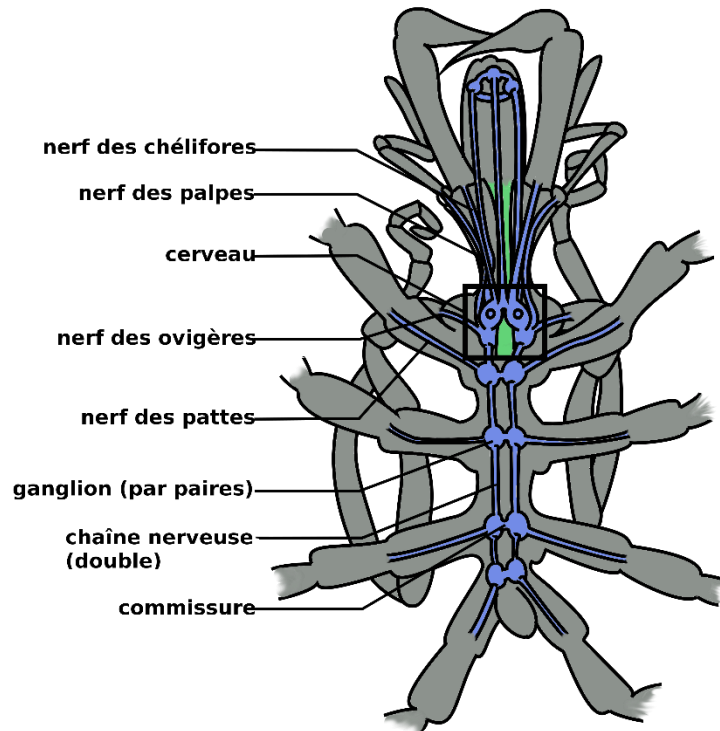
### **Anatomie interne et grandes fonctions**

*Système alimentaire* – Le système digestif des pycnogonides, comme chez tous les arthropodes, se divise en trois parties : les *intestins antérieur, médian et postérieur*. L'intestin antérieur se trouve dans le proboscis et dans la tête, il s'ouvre sur la bouche ; il a la particularité d'avoir une section en Y, une caractéristique ancestrale qui a été perdue chez la plupart des autres arthropodes. A la base du proboscis, se trouve un « panier à huîtres » dans lequel les aliments sont macérés. Après le proboscis l'intestin antérieur s'étend sous la forme de l'*œsophage*. L'intestin moyen, occupant tout le tronc, s'étend par de longs diverticules dans les pattes et parfois la base des chélicères et du proboscis. L'intestin postérieur occupe l'abdomen, et débouche sur l'*anus*. Ces différentes parties sont séparées par des valves à section en Y.



Système digestif des pycnogonides. Explications dans le texte. © Romain Sabroux

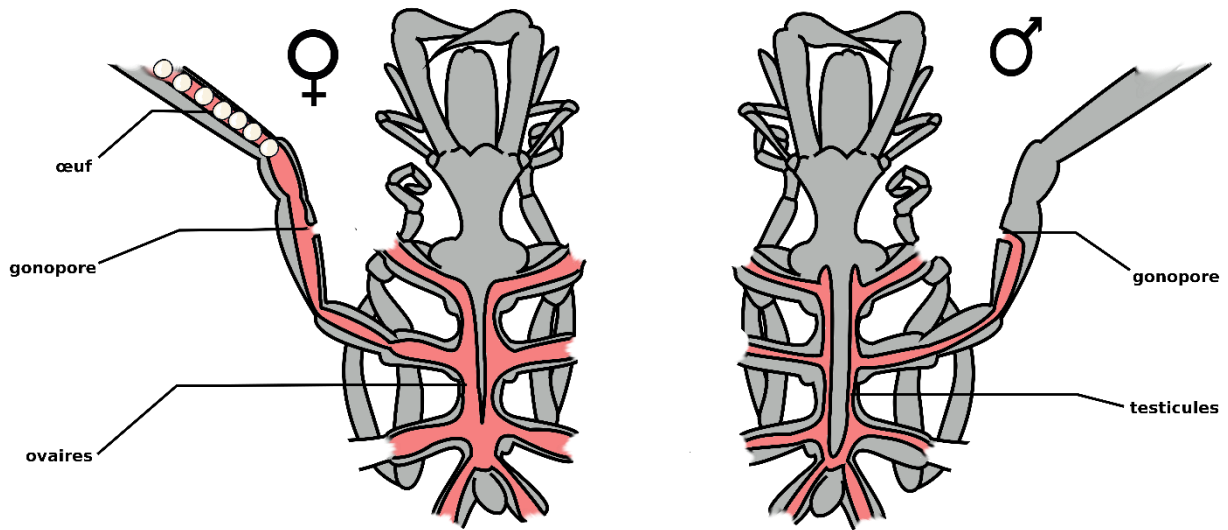
*Système nerveux* – Les pycnogonides possèdent un système nerveux central matérialisé par une chaîne nerveuse, avec deux ganglions, interconnectés par une commissure, à chaque segment du tronc. Dans la tête se trouvent deux paires de ganglions, sub- et supra-œsophagiennes, formant un collier autour de l'œsophage au sortir du proboscis : c'est le « cerveau ». Ces ganglions innervent les appendices céphaliques, les yeux, et le proboscis. Dans le proboscis, il y a trois nerfs principaux (pour les trois parties qui forment le proboscis) se terminant par trois ganglions interconnectés en arrière des lèvres.



Chaîne nerveuse centrale des pycnogonides. Explications dans le texte. © Romain Sabroux

*Systèmes circulatoire et respiratoire* – Les pycnogonides ont un système circulatoire semblable à celui des autres arthropodes, dit système circulatoire ouvert : c'est-à-dire que les organes baignent dans l'hémolymphe, par opposition au système circulatoire fermé chez lequel le sang circule dans des vaisseaux. Le « cœur » des pycnogonides est un canal formé par la paroi dorsale du corps et du septum horizontal attaché au tube digestif. Le cœur achemine l'hémolymphe vers les extrémités du corps, mais la circulation est due principalement au péristaltisme des diverticules digestives des pattes (c'est-à-dire qu'elles se contractent par vague, formant un mouvement en onde). Au niveau des pattes, l'hémolymphe est enrichie en oxygène, non pas grâce à des organes particuliers, mais tout simplement à la très grande surface des pattes par rapport à leur volume, ce qui facilite l'absorption au travers de leur cuticule non minéralisé. La circulation de l'hémolymphe favorise l'acheminement de l'hémolymphe enrichie en dioxygène vers le corps, et de l'hémolymphe appauvrie vers l'extrémité des pattes. Les pattes des pycnogonides fonctionnent donc, en quelque sorte, comme des branchies ou des poumons !

*Système reproducteur* – Les ovaires et les testicules des pycnogonides se trouvent dans le tronc et s'étendent dans les pattes. Les ovaires débouchent dans les coxae 2 de chaque patte (le plus souvent) dans de larges gonopores (pores sexuels) fermés par un opercule ; les œufs sont stockés dans la grande majorité des cas dans les fémurs, qui sont enflés. Les testicules débouchent également par des gonopores, plus petits, sur les coxae 2, dans un plus ou moins grand nombre de paires de pattes.



Ovaires (gauche) et testicules (droite) chez deux exemples de pycnogonides. Explications dans le texte. © Romain Sabroux

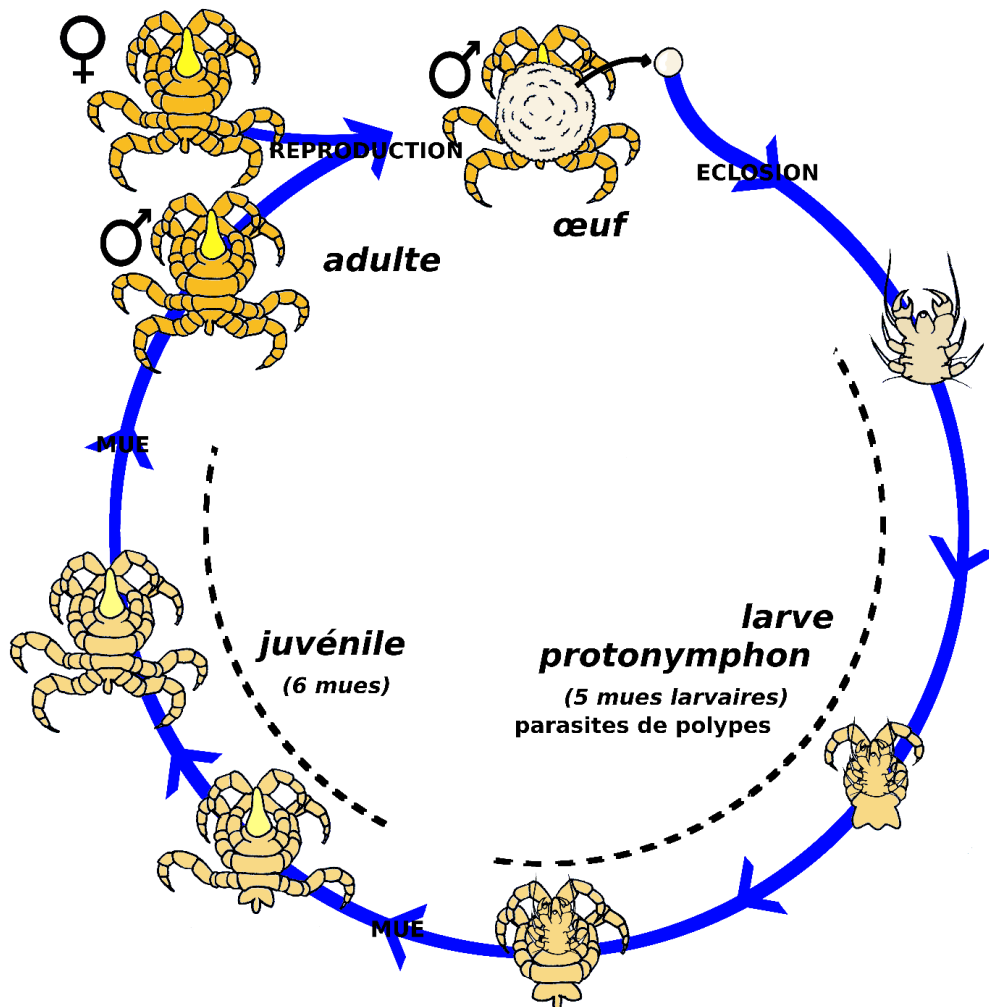
Les pattes des pycnogonides sont donc loin de se contenter d'être de simples appendices locomoteurs, et interviennent aussi dans la reproduction, la digestion et la respiration ! Pas étonnant donc que l'autre nom des pycnogonides soit « pantopodes », c'est-à-dire « tout en pattes » !

### **Mode de vie**

Les pycnogonides vivent sur le fond océanique, déambulant paresseusement à la recherche d'une proie lente ou fixée (sessile) : ce peut être une anémone, un polype de corail, une éponge, des bryozaires, parfois un mollusque, un échinoderme, un ver, des détritiques ou certaines algues, qu'ils aspirent ou ponctionnent à l'aide de leur proboscis, leur valant le curieux qualificatif de "prédateur brouteur". Certaines espèces comme *Anoplodactylus californicus* peuvent avoir de bons réflexes, et se nourrissent à l'occasion de petits arthropodes nageurs comme les artémies.

Les pycnogonides sont *gonochoriques*, c'est-à-dire que les sexes mâle et femelle sont séparés et que les individus de sexes opposés doivent se rencontrer (et se séduire) pour produire une descendance. D'ailleurs, chez au moins certaines espèces (comme *Propallene saengeri*), la compétition est rude entre les femelles qui n'hésitent pas à s'affronter pour obtenir les faveurs d'un mâle, allant parfois jusqu'à tuer la/les autre(s) prétendante(s). Au moment de l'accouplement, après une *parade nuptiale* entre les deux partenaires, ceux-ci mettent en contact leurs faces ventrales ou dorsales (selon les familles) lors d'une *pseudo-copulation*. Peut-être pour stimuler la ponte, le mâle caresse amoureusement la femelle de ses ovigères, puis féconde les œufs tout juste pondus. Le mâle enroule alors les œufs en ballotins autour de ses ovigères (une paire de ballotins par femelle), qu'il englue d'une colle produite par ses *glandes cémentaires*, sur les pattes. Ce sont les mâles qui s'occupent des œufs, et les protègent et les ventilent et secouent régulièrement leurs ovigères. Chez différentes familles (Callipallenidae, Nymphonidae,...), les jeunes ou les larves restent souvent attachés à leur père jusqu'à un stade

tardif ; d'autres espèces, comme les *Pycnogonum*, ont des larves dites *protonymphon* qui partent loin du giron paternel, souvent pour devenir des parasites (généralement de cnidaire) externes ou enkystées, et certaines larves comme celles de *Nymphonella tapetis* sont même connues au Japon pour être des parasitoïdes dévastateurs de conchylicultures (élevages de coquillages bivalves).



Exemple du cycle de vie de *Pycnogonum littorale*. Explications dans le texte. © Romain Sabroux

### ***Perspectives sur l'étude du groupe***

Etudier les pycnogonides, c'est faire remonter à la surface un fragment oublié et obscur de la biodiversité. D'une part, le faible nombre de spécialistes a laissé de grandes lacunes dans notre connaissance de leur diversité, laissant de nombreuses espèces à découvrir et à décrire dans la plupart des régions du monde. D'autre part, on connaît encore très mal leur mode de vie. Par exemple, pour deux familles (Colossendeidae et Austrodecidae), on n'a jamais trouvé la moindre trace d'œufs ou de larves, et on ne sait pas si ces familles prennent également soin de leurs petits.

Autre question : pourquoi huit espèces antarctiques de familles distinctes présentent-elles une, voire deux paires de pattes supplémentaires, alors que de telles formes sont pratiquement inexistantes dans le reste du monde, à une exception près ?

L'histoire évolutive de ces animaux est encore un autre problème : leur morphologie

présente une grande variabilité qui rend difficile la compréhension des liens de parenté entre les familles, et l'étude de leur ADN semble également montrer que le génome de ces animaux a subi de nombreux événements de transformations qui brouillent son *signal phylogénétique* (les informations dans l'ADN qui permettent de rapprocher deux groupes par rapport à un troisième). Notamment, le génome de leurs *mitochondries* (organelles des cellules participant à la respiration chez les eucaryotes) semble avoir subi de nombreuses inversions locales entre les deux brins d'ADN, modifiant profondément les contraintes mutationnelles sur leur structure et entraînant d'important changements dans leur séquence ADN par des mécanismes encore mal compris !



Un *Ammothella*, membre de la famille des Ammotheidae. Cette famille, particulièrement diversifiée, semble avoir connu une évolution du génome mitochondrial particulièrement mouvementée. © Romain Sabroux

Vraiment, les pycnogonides sont jaloux de leurs mystères, mais c'est aussi ce qui les rend si fascinants.

Sources et documentation supplémentaire :

Arabi, J., Cruaud, C., Couloux, A., & Hassanin, A. (2010). Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: sea spiders (Pycnogonida) as a case study. *Comptes rendus biologies*, 333(5), 438-453.

Arabi, J., Judson, M. L., Deharveng, L., Lourenço, W. R., Cruaud, C., & Hassanin, A. (2012). Nucleotide composition of CO1 sequences in Chelicerata (Arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution*, 74(1-2), 81-95.

Arnaud, F., & Bamber, R. N. (1987). The biology of Pycnogonida. *Advances in marine Biology*, 24, 1-96.

- Arango, C. P. (2001). Sea spiders (Pycnogonida) from the Great Barrier Reef, Australia, feed on fire corals and zoanths. *Memoirs of the Queensland Museum*, 46, 656-656.
- Arango, C. P. (2002). Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Organisms Diversity & Evolution*, 2(2), 107-125.
- Arango, C. P. (2003). Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular phylogenetics and evolution*, 28(3), 588-600.
- Arango, C. P., & Wheeler, W. C. (2007). Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics*, 23(3), 255-293.
- Bain, B. A. (1991). California pycnogonids. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 61(1), 63-64.
- Bain, B. A. (2003). Larval types and a summary of postembryonic development within the pycnogonids. *Invertebrate reproduction & development*, 43(3), 193-222.
- Bain, B. A., & Govedich, F. R. (2004a). Mating behaviour, female aggression, and infanticide in *Propallene saengeri* (Pycnogonida: Callipallenidae). *Vic Nat*, 121(4), 168-171.
- Bain, B. A., & Govedich, F. R. (2004b). Courtship and mating behavior in the Pycnogonida (Chelicerata: Class Pycnogonida): a summary. *Invertebrate reproduction & development*, 46(1), 63-79.
- Bamber, R. N. (2007). A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda). *Zootaxa*, 1668, 295-312.
- Bamber, R. N. (2010). Sea-spiders (Pycnogonida) of the north-east Atlantic: keys and notes for the identification of the species. Linnean Society of London.
- Bouvier, E. L. (1923). Pycnogonides. *Faune de France* (Vol. 7). P. Lechevalier.
- Child, C. A. (1979). Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panama and the coasts of Middle America. Pycnogonida de aguas someras del Istmo de Panamá y las costas de Centroamérica. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (293), 1-86.
- Dunlop, J. A., & Arango, C. P. (2004). Pycnogonid affinities: a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43(1), 8-21.
- Richard, P. R., & Fry, W. G. (1978). Digestion in pycnogonids: a study of some polar forms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63(1-2), 75-97.
- Morgan, E. (1971). The Swimming of Nymphon Gracile (Pycnogonida). *Journal of Experimental Biology*, 55(1), 273-287.
- Nakamura, K., Kano, Y., Suzuki, N., Namatame, T., & Kosaku, A. (2007). 18S rRNA phylogeny of sea spiders with emphasis on the position of Rhynchothoracidae. *Marine Biology*, 153(2), 213-223.
- Sabroux, R., Corbari, L., Krapp, F., Bonillo, C., le Prieur, S., & Hassanin, A. (2017). Biodiversity and phylogeny of Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonida). *European Journal of Taxonomy*, (286).
- Tomaschko, K. H., Wilhelm, E., & Bückmann, D. (1997). Growth and reproduction of *Pycnogonum litorale* (Pycnogonida) under laboratory conditions. *Marine Biology*, 129(4), 595-600.
- Woods, H. A., Lane, S. J., Shishido, C., Tobalske, B. W., Arango, C. P., & Moran, A. L. (2017). Respiratory gut peristalsis by sea spiders. *Current Biology*, 27(13), R638-R639.

Contact :

Romain Sabroux : romain.sabroux@mnhn.fr

Annexe 5. Documents produits dans le cadre des missions doctorales en lien avec les  
pycnogonides

Le mot d'excuse en page suivante a été rédigé par une collégienne martiniquaise, lors de l'expédition Madibenthos. Les pycnogonides ont fait partie des sujets présentés au grand public et aux scolaires (ce qui est assez rare pour être souligné !). J'ai moi-même participé à un certain nombre de ces présentations dans le cadre de mes missions doctorales. Le dessin en milieu de page a été réalisé *de mémoire* à partir d'une photo (ci-dessous) qui avait été présentée aux élèves par Natacha Ouvrier (DEPF). Les dessins d'enfants de pycnogonides sont « assez rares » pour mériter d'être montrés ici.



Photo de *Pentapycnon geayi* L. Corbari ©MNHN

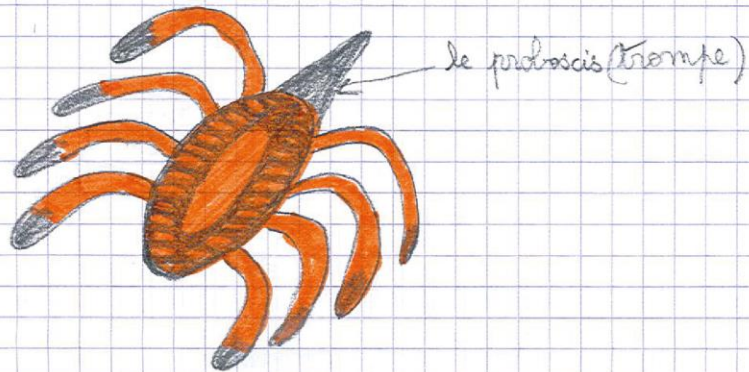
Dessin de *Pentapycnon geayi* et orthographe inventive (page suivante), Gladys.

Madame Curie,

Je suis désolé parce que j'ai fait du bruit pour faire rire les autres.  
Je vous est manqué de respect. Je ne voulais pas vous manqué de respect. Parce que vous êtes venue pour nous expliquer et pour nous apprendre des choses. Je ne voulais pas me faire remarquer. J'espère que quand même vous êtes pas fâché et que vous pensez pas que les élèves du collège sont méchants et manquent de respect pour les adultes.

Pardonnez-moi.

Gladys









## RÉSUMÉ

Les pycnogonides sont une classe d'arthropodes marins comptant plus de 1 400 espèces, et dont nous connaissons mal la diversité et l'histoire évolutive. Cette thèse pluridisciplinaire sur les pycnogonides tropicaux s'articule autour de quatre axes de recherche : (i) description de neuf fossiles de Solnhofen (Jurassique supérieur), grâce à une nouvelle technique de visualisation des volumes ; (ii) analyses phylogénétiques des gènes CO1 et 18S à partir de 107 taxons ; (iii) séquençage Illumina par *shotgun* et assemblage de 103 nouveaux génomes mitochondriaux ; et (iv) taxonomie intégrative des pycnogonides de Martinique reposant sur 803 spécimens collectés lors de l'expédition Madibenthos (2016) et 172 séquences CO1.

Tous les fossiles de Solnhofen étudiés sont rattachés aux pantopodes, marquant leur affinité avec la faune moderne. Deux espèces nouvelles sont décrites. Avec les fossiles de La Voulte-sur-Rhône, ils montrent que les pantopodes étaient déjà diversifiés dans des eaux profondes et lagunaires du Jurassique, suggérant une importante transition de faune entre Paléozoïque et Mésozoïque.

De nombreux réarrangements du génome mitochondrial, impliquant principalement les gènes des ARNt, sont mis en évidence. Certains sont corrélés à des changements dans le biais de composition en bases qui peuvent impacter la reconstruction phylogénétique. Malgré ces problèmes, nous retrouvons la monophylie de toutes les familles excepté les Ascorhynchidae, Callipallenidae et Nymphonidae, et identifions des regroupements interfamiliaux, d'un côté entre Ammotheidae, Pallenopsidae, Endeidae et Phoxichilidiidae, et de l'autre, entre Callipallenidae et Nymphonidae. Un très grand nombre de relations intergénériques et interspécifiques est également révélé.

Alors que 20 espèces étaient auparavant connues sur les côtes de Martinique, cette étude a permis de multiplier par quatre la diversité connue de l'île, soit un total de 73 espèces. Ces résultats suggèrent une diversité encore plus importante à l'échelle des Caraïbes, que l'on pensait pourtant bien explorées.

## ABSTRACT

Sea spiders are a class of marine arthropods including more than 1,400 species. Their diversity and evolutionary history are still poorly known. In this thesis, tropical pycnogonids were studied using four approaches: (i) nine fossils from Solnhofen (Upper Jurassic) were examined using a new photographic technic improving visualization of body parts; (ii) for phylogeny, CO1 and 18S genes were analyzed for 107 taxa; (iii) 103 new mitochondrial genomes were assembled after Illumina shotgun sequencing; and (iv) 803 sea spiders collected during the Madibenthos expedition (2016) in Martinique were examined for integrative taxonomy using 172 CO1 sequences.

All fossils from Sonhofen are shown to share strong affinities with the modern fauna, as they were identified as belonging to Pantopoda. Two new species are described. Together with fossils from La Voulte-sur-Rhône, these results suggest that Pantopoda were already diversified in shallow and deep Jurassic waters, indicating that an important faunal transition occurred between Palaeozoic and Mesozoic.

The mitochondrial genome of sea spiders shows many different gene orders and most of the gene rearrangements involve tRNA genes. Some are correlated with changes in base composition bias, which can be misleading for phylogenetic reconstruction. Despite these problems, all families but Ascorhynchidae, Callipallenidae and Nymphonidae were found to be monophyletic. Furthermore, our analyses provide evidence for several interfamilial relationships (between Ammotheidae, Pallenopsidae, Endeidae and Phoxichilidiidae; and between Callipallenidae and Nymphonidae), and for many intergeneric and interspecific relationships.

While only 20 pycnogonid species were previously known from Martinique, the number of species was multiplied by four after our study, i.e. 73. These results suggest that many species still remain to be discovered in the Caribbean Sea, whereas this region was thought to be well-explored regarding sea spiders.