

RELAZIONE TRA MORFOLOGIA ED ECOLOGIA NEI TARDIGRADI MARINI (HETEROTARDIGRADA-ARTHROTARDIGRADA)

S. Grimaldi de Zio, M.R., Morone de Lucia e M. D'Addobbo Gallo

Istituto di Zoologia ed Anatomia Comparata dell'Universita' di Bari - Italia.

Résumé

Relations entre morphologie et ecologie chez les Tardigrades marins (Heterotardigrada - Arthrotardigrada).

Les Hétérotardigrades ont une distribution écologique et géographique très large : leur dispersion et leur diffusion dépend de l'hydrodynamisme. L'étude de leur morphologie peut nous aider à comprendre le sens de certaines structures dont la fonction serait inconnue sans cette étude.

Halechiniscidae et Stygarctidae sont adaptés au transport passif des organismes planctoniques, par exemple avec le développement de la cuticule, l'allongement des appendices, etc.

Les espèces interstitielles et intertidales, comme les Batillipedidae ont des doigts adaptés par leurs terminaisons adhésives et un fort thigmotactisme leur permettant de vivre et de se mouvoir rapidement dans le sable. Leur distribution, dispersion et évolution sont strictement liés à l'écologie et à l'histoire du milieu interstitiel.

Introduzione

I Tardigradi marini appartengono quasi esclusivamente agli Heterotardigrada e si presentano con una grande varietà di forme e con un'ampia distribuzione estesa a quasi ogni tipo di substrato senza apparenti limiti di profondità.

In una delle più recenti pubblicazioni sulla sistematica di questo gruppo Ramazzotti e Maucci (1982) fanno rilevare che, mentre fino al 1950 il numero delle specie dei Tardigradi marini conosciuti era solo di nove (addirittura solo sei fino al 1936), nel 1980 tale numero era già salito a circa sessanta. Possiamo precisare che grazie alle ricerche sempre più numerose e sistematiche sul meiobenthos, le specie di Tardigradi marini oggi conosciute sono già più di ottanta.

Discussione

Gli ultimi rinvenimenti dei Tardigradi marini hanno rivelato l'ampia diffusione di questi animali nel dominio marino : si passa infatti da specie interstiziali che popolano le sabbie costiere, fino

a specie che abitano i fanghi abissali, con una distribuzione geografica molto ampia; Sterrer (1973), a proposito della distribuzione delle specie mesopsammiche, riferisce che circa il 30 % degli Heterotardigrada interstiziali sono cosmopoliti, ma, in base a nostri numerosi rinvenimenti nel Mediterraneo, riteniamo che questo numero sia largamente superabile (Grimaldi de Zio *et al.*, 1980, 1982; Grimaldi

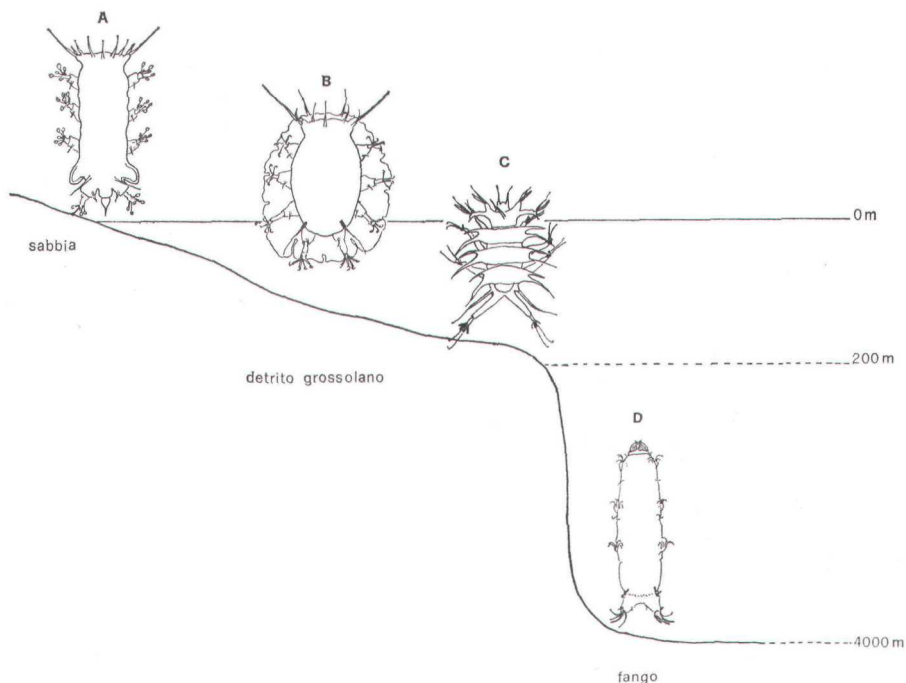


FIG. 1

Distribuzione dei Tardigradi in substrati diversi.

A : *Batillipes*; B : *Floractus*; C : *Parastygarctus*; D : *Coronarctus*.

de Zio, D'Addabbo Gallo, Morone de Lucia, 1982; Grimaldi de Zio, Morone de Lucia e D'Addabbo Gallo, 1983). La spiegazione di ciò sta nel fatto che negli ultimi anni le ricerche sul meiobenthos e quindi sui Tardigradi, si sono fatte più numerose e sistematiche e i rinvenimenti non sono più, come in passato, del tutto fortuiti ed occasionali. Ciò che è molto interessante è la sorprendente varietà di aspetto delle specie, varietà che si spiega come il risultato di un'ampia radiazione adattativa (Grimaldi de Zio, D'Addabbo Gallo e Morone de Lucia, 1982b) considerata la diversità di ambienti in cui queste specie vivono.

Cominciando dalle specie interstiziali, noi troviamo che le forme che popolano le sabbie costiere dell'intertidale e che appartengono soprattutto ai Batillipedidae, hanno un aspetto molto omogeneo (Fig. 1). La forma generale del corpo è molto compatta e le appendici cefaliche e laterali hanno dimensioni molto contenute e ciò non solo nell'ambito dei Batillipedidae, ma anche tra le poche specie di Halechiniscidae e Stygarctidae mesopsammiche. I Batillipe-

didae sono i veri interstiziali il che è documentato dalle ventose o dischi adevisi, presenti alle estremità delle dita e che perfettamente corrispondono alla esigenza di non perdere mai il contatto con il substrato (Fig. 2-A) (Grimaldi de Zio, D'Addabbo Gallo e Morone de Lucia, 1983). Il tigmottattismo è infatti una caratteristica comune alle specie mesopsammiche (Swedmark, 1964; Delamare Deboutteville,

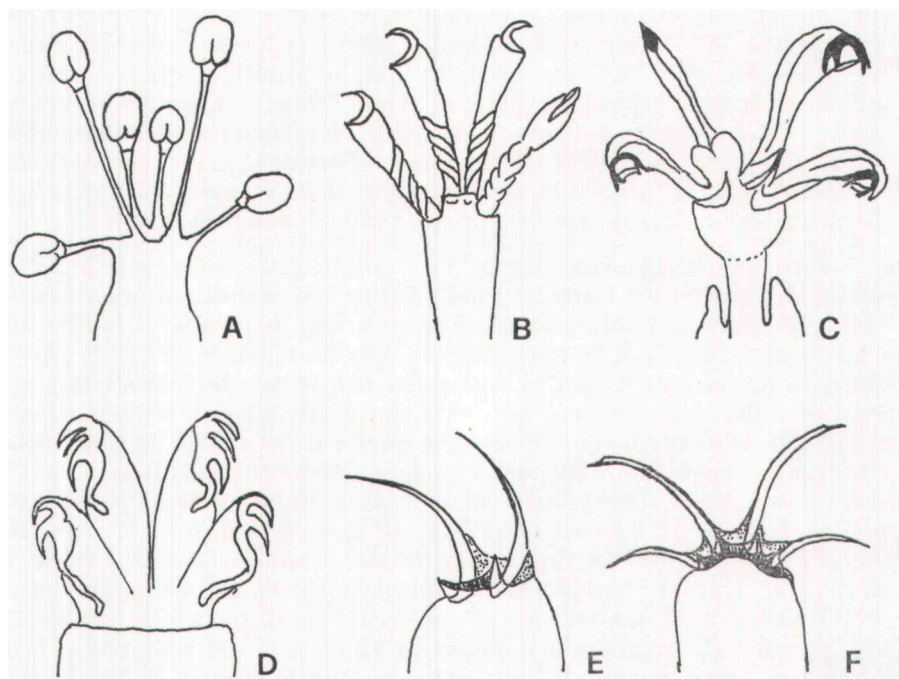


FIG. 2

Morfologia delle zampe di.

A : *Batillipes*; B : *Halechiniscus*; C : *Styraconyx*; D : *Tetrakentron*; E, F : *Coronarctus* (da Renaud-Mornant 1982 modificato).

1960). L'ambiente delle sabbie costiere rappresenta l'habitat di elezione, il che non esclude la possibilità di qualche rinvenimento anche in ambienti totalmente diversi, poichè non si deve dimenticare che ai Tardigradi appartengono forme molto resistenti e che pertanto presentano una notevole euriccia. Le specie interstiziali e naturalmente si fa riferimento a quelle di cui si può parlare con tranquillità in termini di cosmopolitismo e che sono la maggior parte, fanno sorgere il problema della loro diffusione dal momento che per definizione queste specie sono legate ad un ambiente da cui non ci sarebbe modo di allontanarsi. Sterrer (1973) e dopo di lui Gerlach (1977), hanno affrontato questo problema, il primo limitatamente alla fauna interstiziale, il secondo estendendolo alla meiofauna in genere. Senza voler ora discutere tutte le ipotesi e tutti i pro e i contro di queste, bisogna tener presente che i Tardigradi mesopsammici, per quanto mobili, non hanno capacità di locomozione tali da lasciar supporre che solo a queste sia stata affidata la loro diffusione; è molto più verosimile che la loro storia sia legata alle vicende storiche e geolo-

giche dell'ambiente, rivelando con ciò l'antichità della loro origine, fatto questo che i Tardigradi condividono con la maggior parte degli appartenenti alla fauna interstiziale (Renaud-Mornant, 1982). La teoria della deriva dei continenti e quindi della tettonica a placche, come meccanismo principale alla base della diffusione delle specie appartenenti strettamente alla fauna interstiziale, è un dato di fatto ormai acquisito ed accertato, documentato per esempio dalla presenza di più specie su entrambe le coste dell'Atlantico (Pollock, 1976). A sostegno di ciò bisogna considerare che l'ambiente interstiziale è un ambiente che ha caratteristiche molto simili a quello ipogeo, ambiente in cui i processi di speciazione sono per lo meno molto lenti. Non si può trascurare comunque che anche l'idrodinamismo ha il suo peso sulla diffusione, come dimostrano i casi citati da Gerlach (1977), a proposito di rinvenimenti in campioni di plancton di alcuni esemplari di specie appartenenti al meiobenthos.

Per quanto riguarda le specie del subtidale, bisogna distinguere quelle che vivono nei fanghi e quelle dei detriti grossolani organogeni. Circa l'origine e l'antichità delle specie che popolano i fanghi di ogni profondità, ma soprattutto di quelli abissali (Fig. 1), può essere fatta la stessa ipotesi sostenuta per le specie interstiziali. In questo ambiente, che però presenta caratteristiche morfologiche ed ecologiche evidentemente diverse da quelle delle sabbie costiere, ma che come quello interstiziale e ipogeo presenta caratteristiche di scarsa variabilità dei fattori ecologici, si trovano specie che almeno per quel che si sa fino ad oggi, data la scarsità dei dati, presentano un aspetto vermiforme, regione cefalica conica o tronco-conica e cirri cefalici brevi (Renaud-Mornant, 1975, 1983). Le appendici locomotorie (Fig. 2-E), hanno l'aspetto di moncherini, mentre le unghie si sviluppano per facilitare il movimento all'interno del sedimento. Dal momento però che il rinvenimento di queste specie è tra i più recenti, non si possono fare considerazioni nè sulla loro distribuzione geografica, nè sulla loro diffusione; si può solo dire che la morfologia si armonizza perfettamente con l'habitat.

I Tardigradi che si trovano o che, per meglio dire, sono stati rinvenuti sui fondi detritici grossolani, di natura soprattutto organogena come il fondo ad Anfiosso o il fondo a detrito di coralligeno (Fig. 1), rappresentano un campionario di specie molto diverse tra loro anche nei casi di appartenenza ad una stessa famiglia: ciò si riscontra in maniera vistosa negli Halechiniscidae fra cui esistono anche forme parassite (Fig. 2-D), ma la cosa è documentata anche negli Stygarctidae. In queste specie le zampe (Fig. 2-B, C) non hanno dita terminanti con ventose, come erano quelle dei Batillipedidae, ma con unghie robuste la cui morfologia va dalla più semplice unghia a semiluna, a unghie complesse che ricordano le setole a pettine degli Anellidi sedentari. A questa categoria di Tardigradi appartengono numerose specie da noi rinvenute nel Mediterraneo, nel golfo di Taranto e al largo della costa Calabria e sempre le stesse specie rinvenute da altri autori nell'Oceano Pacifico (McKirdy *et al.*, 1976; Renaud-Mornant, 1967, 1976, 1981; Renaud-Mornant e Serène, 1967; Schmidt, 1978; Schuster e Grigarick, 1965, 1966), nell'Oceano Indiano (Rao e Ganapati, 1968; Renaud-Mornant, 1979), nell'Oceano Atlantico (Lindgren, 1971; McGinty e Higgins, 1968; Pollock, 1970; Renaud-Debyser, 1959, 1963),

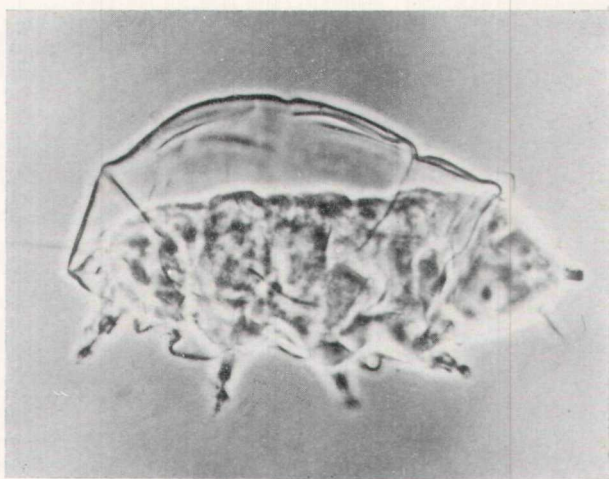


TAVOLA 1
Styraconyx sp. : adulto, femmina.

nel Mare del Nord (Marcus, 1927; Schmidt, 1969; Schmidt e Westheide, 1971; Schulz, 1951), ecc. e ciò, richiamandoci a quanto detto prima, ci porterà ad elevare il numero delle specie cosmopolite. In questo caso però, non è necessario invocare la teoria della deriva dei continenti per giustificare la loro diffusione e dispersione poichè, osservando queste specie, l'ipotesi di un trasporto passivo risulta più che accettabile : è evidente l'esistenza di adattamenti già utilizzati da specie planctoniche appartenenti a phyla diversi. Infatti queste specie presentano generalmente un aumento della superficie corporea, realizzato in diversi modi : la cuticola si arricchisce di spine, di setole, di espansioni che fanno ala intorno al corpo o si solleva formando una specie di galleggiante dorsale : un esempio di ciò è dato da *Styraconyx* sp. rinvenuto da noi nella Secca dell'Amendolara al largo della costa Calabria (Tavola 1), sono anche frequenti inclusi dall'aspetto di goccioline lipidiche che però non possono essere interpretate come strutture permanenti, giacchè il loro numero e la loro presenza non è costante (McKirdy, Schmidt, McGinty-Bayly, 1976; Renaud-Mornant, 1967, 1979, 1980; Grimaldi de Zio *et al.*, 1982, Grimaldi de Zio, D'Addabbo Gallo e Morone De Lucia, 1982b).

Conclusioni

Dall'esame di tutti questi elementi si deduce che queste forme che fanno parte del meiobenthos, vivono nelle anfrattuosità del fondo, fra i frammenti grossolani a cui si ancorano con i loro unghioni, ma utilizzano adattamenti tipici delle forme planctoniche per allontanarsene, il che è importante per forme benthoniche che non sono né molto prolifiche né dispongono di larve pelagiche per la loro diffusione. Tutte queste considerazioni sulle relazioni tra morfologia e distribuzione dei Tardigradi marini nell'intertidale e nel subtidale, con la distinzione tra forme subtidali dei detriti grossolani e dei fanghi, ci portano ad avviare discorsi interessanti circa l'evoluzione e i possibili rapporti filogenetici, non solo nell'ambito del phylum tra le diverse specie, ma anche tra questo e gruppi sistematici affini che hanno avuto vicende evolutive e storiche contemporanee.

Riassunto

I dati sulla distribuzione della meiofauna inducono a ritenere che la possibilità di dispersione e diffusione di questi animali nell'ambiente marino, sia affidata soprattutto alle correnti, al moto ondoso, all'idrodinamismo in genere. Gli Eterotardigradi, che hanno ampia distribuzione sia geografica che ecologica (si estendono infatti dall'intertidale sabbioso a tutti gli ambienti del subtidale), non fanno eccezione a questa regola. Lo studio della loro morfologia in relazione alla distribuzione, può illuminarci sia sulle loro esigenze ecologiche, che sul significato di certe strutture che, come il rivestimento cuticolare o la morfologia delle appendici locomotorie, presentano una grande varietà di aspetti. Tenendo presente che si tratta di specie di piccolissime dimensioni, superano di rado i 100 µm, che mancano tra l'altro di forme larvali pelagiche e hanno apparato locomotorio consistente in quattro paia di appendici paragonabili, dal punto di vista del funzionamento, più a parapodi che a vere e proprie zampe, i Tardigradi marini hanno dovuto fare affidamento, per la loro diffusione, su adattamenti che consentissero lo spostamento passivo : ciò è particolarmente evidente negli Halechiniscidae e Stygarctidae i quali presentano

forti modificazioni del rivestimento cuticolare, allungamento di tutte le appendici filamentose, realizzando così una maggiore superficie di contatto con l'acqua in modo tale da permettere ampi spostamenti con il minor dispendio energetico possibile. I Batillipedidae, a cui appartengono specie soprattutto intertidali interstiziali, hanno adattamenti (forte tigmotattismo, dita terminanti con ventose ecc.) che rendono l'animale particolarmente abile a muoversi negli spazi sottili fra i granelli di sabbia, senza mai perdere il contatto con questi; è perciò verosimile pensare che la loro diffusione sia legata al rimaneggiamento delle sabbie costiere da parte del mare, e che la loro origine, che è comune a tutto il mesopsammon, sia molto antica, legata com'è all'origine dell'ambiente sabbioso.

Summary

Heterotardigrada have a large geographical and ecological distribution. As their dispersion and diffusion depend on the movement of sea water, the study of their morphology can help us to interpretate the meaning of some special features which otherwise have an unknown function.

Halechiniscidae and Stygarctidae are adapted for passive transport like planktonic organism e.g. with the increase of the cuticular coat, the lengthening of the appendages, etc.

Interstitial and intertidal species, such as Batillipedidae, have adaptations such as toes ending with suckers and a strong stereotaxis, to live and move easily and rapidly within the sand. Their distribution, dispersion and evolution are therefore closely related to the ecology and history of the interstitial environment.

BIBLIOGRAFIA

- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, c., 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales, Herman, Paris, pp. 1-740.
- GERLACH, S.A., 1977. — Means of meiofauna dispersal. Mikrofauna Meeresboden. 61, pp. 89-103.
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M., MORONE DE LUCIA, M.R. e GRIMALDI, P., 1980. — Ulteriori dati sui Tardigradi del mesopsammon di alcune spiagge pugliesi. *Thalassia Salentina*. 10, pp. 45-65.
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M., MORONE DE LUCIA, M.R., VACCARELLA, R. e GRIMALDI, P., 1982. — Quattro nuove specie di Halechiniscidae rinvenute in due grotte sottomarine dell'Italia meridionale (Tardigrada : Heterotardigrada). *Cah. Biol. Mar.*, 23, pp. 415-426.
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M. e MORONE DE LUCIA, M.R., 1982 a. — *Neostygartus acanthophorus* n. gen., n. sp. nuovo Tardigrado marino del Mediterraneo. *Cah. Biol. Mar.* 23, pp. 319-323.
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M. e MORONE DE LUCIA, M.R., 1982 b. — Note sull'ecologia dei Tardigradi marini (Heterotardigrada). *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*. 50, suppl. pp. 223-227.
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M. e MORONE DE LUCIA, M.R., 1983. — Marine Tardigrades ecology. *Oebalia*. 9 N.S., pp. 7-32.
- GRIMALDI DE ZIO, S., MORONE DE LUCIA, M.R. e D'ADDABBO GALLO, M., 1983. — Marine Tardigrades of the « Secca dell'Armeleia » (Ionian Sea), and redescription of *Raiarctus colurus* Renaud-Mornant 1981. (Halechiniscidae : Heterotardigrada). *Oebalia*. 9 N.S., pp. 33-42.
- KRISTENSEN, R.M. e HALLAS, T.E., 1980. — The tidal Genus Echiniscoides and its variability with erection of Echiniscoididae fam. n. (Tardigrada). *Zool. Scrip.* 9, pp. 113-127.
- LINDRGREN, E.W., 1971. — Psammolittoral marine Tardigrades from North Carolina and their conformity to worldwide zonation patterns. *Cah. Biol. Mar.* 12, pp. 481-496.
- MARCUS, E., 1927. — Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. *Zool. Jahrb.* 53, pp. 487-558.
- MCGINTY, M. e HIGGINS, R.P., 1968. — Ontogenetic variation of taxonomic characters of two marine Tardigrades with the description of *Batillipes bnllacaudatus* n. sp., *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 87 (2), pp. 252-262.

- MCKIRDY, D., SCHMIDT, p. e MCGINTY-BAYLY, M., 1976. — Intersituelle Fauna von Galapagos. XVI. Tardigrada. *Microfauna Meeresboden*. 58, pp. 409-449.
- POLLOCK, L.w., 1970. — Distribution and dynamics of interstitial Tardigrada at Woods-Hole, Massachusetts, U.S.A. *Ophelia* 7, pp. 145-165.
- POLLOCK, L.W., 1976. — Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Tardigrada. N.O.A.A. technical Report N.M.F.S. C.I.R.C., 394, pp. 1-25.
- RAMAZZOTTI, G. e MAUCCI, w., 1982. — A history of Tardigrade taxonomy. Proceedings of the Third International Symposium on the Tardigrada, pp. 11-30.
- RAO, G.C. e GANAPATI, N., 1968. — The interstitial fauna inhabiting the beach sands of Waltair coast. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* (B), 34, pp. 82-125.
- RENAUD-DEBYSER, j., 1959. — Etudes sur la faune interstitielle des Iles Bahamas. III. Tardigrades. *Vie Milieu*, 10, pp. 296-302.
- RENAUD-DEBYSER, j., 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, suppl. 15, pp. 1-157.
- RENAUDMORNANT, J., 1967. — Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. Ed. Fondation Singer Polignac, 12, pp. 103-118.
- RENAUDMORNANT, J., 1975. — Deep-sea Tardigrada from « Meteor » Indian Ocean expedition, « Meteor » Forsch-Ergebnisse D-21, pp. 54-61.
- RENAUDMORNANT, J., 1976. — Tardigrades marins de Polynésie. *Cah. Pacif.*, 19, pp. 289-293.
- RENAUDMORNANT, j., 1979. — Tardigrades marins de Madagascar. II. Stygarctidae et Oreellidae. HI. Considérations écologiques générales. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4^e sér., 1, pp. 339-351.
- RENAUDMORNANT, J., 1980. — Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, et création de la sous-famille des Tanarctinae, subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bull. natn. Hist. nat. Paris*, 4^e sér., 2, pp. 129-141.
- RENAUDMORNANT, J., 1981. — Tardigrades marins (Arthrotardigrada) du Pacifique Sud. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 3, pp. 799-813.
- RENAUDMORNANT, J., 1983. — Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavartinae n. subfam. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 5, pp. 201-219.
- RENAUDMORNANT, j. et SERÈNE, ph., 1967. — Note sur la microfaune de la côte orientale de la Malaisie. *Cah. Pacif.*, 11, pp. 51-73.
- SCHMIDT, p., 1969. — Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sand strand der Nordsee-Insel Sylt. II. Quantitative Verteilung und Populationsdynamik einzelner Arten. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 54, pp. 95-174.
- SCHMIDT, p., 1978. — Interstitielle Fauna von Galapagos. *Mikrofauna des Meeresboden*, 68, pp. 1-52.
- SCHMIDT, p. e WESTHEIDE, w., 1971. — Etudes sur la répartition de la microfaune et de la microflore dans une plage de l'île de Sylt (Mer du Nord). *Vie Milieu*, suppl. 22, pp. 449-464.
- SCHULZ, E., 1951. — Über *Stygarctus bradypus* n.g., n.sp. einen Tardigraden aus dem Küstengrund-wasser und seine phylogenetische Bedeutung. *Kieler Meeresf.*, 8, pp. 86-97.
- SCHUSTER, R.o., 1966. — Tardigrada from the Galapagos and Cocos Islands. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4^e sér., 34, pp. 315-328.
- SCHUSTER, R.O. and GRIGARICK, A.A., 1965. — Tardigrada from western north America with Emphasis on the fauna of California. *University of California Publications in Zool.*, 76, pp. 1-67.
- STIERRER, w., 1973. — Plate tectonics as a mechanism for dispersal and speciation in interstitial sand fauna. *Netherlands J. Sea Res.*, 7, pp. 200-222.
- SWEDMARK, B., 1964. — The interstitial fauna marine sand. *Biol. Rev.*, 39, pp. 1-42.