

## **Anatomie et systématique**

# **SUR L'INTÉRÊT ET L'ACTUALITÉ DE L'ÉTUDE ANATOMIQUE : L'EXEMPLE DES GASTROTRICHES MACRODASYOÏDES**

par

Jean-Loup d'HONDT<sup>1</sup>

Les anatomies génitales mâles et femelles présentent, chez chacune des différentes familles de Gastrotriches macrodasyoïdes, une disposition particulière ontogénétiquement programmée. Toutefois, à l'intérieur de chacune de ces familles, il existe des modulations autour d'un même plan d'organisation qui ont entre autres été utilisées par les systématiciens pour délimiter les genres : présence, absence, localisation, complexité ou dimensions respectives de tel ou tel organe annexe, sens de croissance des œufs, nombre de paires de gonades. Dans certains cas, la variabilité de ces caractères détermine déjà des critères de rang interspécifique, donc au niveau inférieur de la classification linéenne : structure des organes annexes, leur corrélation avec les pores génitaux mâles, localisation de ces derniers, atrophie de gonades ou de canaux déférents qui permettent parfois de reconstituer des séries évolutives, présence ou absence d'un organe copulateur. Les discontinuités dans l'évolution d'un caractère à l'intérieur d'une lignée permettent dans certains cas, les plus ostensibles et en l'absence de taxons anatomiquement intermédiaires, de déterminer les césures sur lesquelles se fonderont les systématiciens pour délimiter les taxons. Un même caractère n'ayant pas nécessairement la même signification ou la même importance selon les lignées de macrodasyoïdes, la diversité (et parfois la mosaïque) des situations qui en résulte permet d'opposer selon les taxons les « poids » respectifs et significatifs de ces caractères, et les limites de validité de ces critères en fonction des taxons. Selon les familles de macrodasyoïdes, la présence ou l'état d'un caractère d'anatomie génitale peut soit être une caractéristique commune permettant de définir une lignée d'espèces, soit ne constituer qu'un caractère spécifique. Dans le premier cas, il pourra alors entrer dans la définition d'un taxon supraspécifique (un genre, par exemple, qui aurait l'apanage de ce caractère) et correspondre à un caractère systématique ; dans le second cas la présence ou l'état de ce caractère, susceptible de modu-

---

1. Département « Milieux et peuplements aquatiques », Muséum National d'Histoire Naturelle, USM 403, 55 rue Buffon, 75005 Paris (France).

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

lations autour de son plan initial, permettra d'intégrer une espèce donnée dans une série évolutive et permettra une interprétation phylogénétique. Dans les cas où ces espèces se répartissent tout au long d'une même lignée évolutive, celles qui occupent les deux extrémités de la « chaîne » auraient pu, considérées séparément, être classées *a priori* dans des genres différents ; c'est l'existence de taxons de transition qui justifie l'unité du groupe. Dans d'autres cas, l'absence d'espèces intermédiaires entre deux taxons présentant des états différents d'un même caractère justifie leur séparation. Enfin, certaines espèces ont fait l'objet d'une description trop incomplète de leurs appareils génitaux respectifs pour qu'on puisse objectivement les classer dans l'un plutôt que dans l'autre de deux genres morphologiquement voisins ; sans doute serait-il plus objectif de les considérer comme des espèces *incertae sedis* plutôt que de vouloir les inclure dans des genres « extra larges » et hétérogènes : une situation insatisfaisante qui conduit à estomper la signification d'un caractère diagnostique. Alors que la systématique a précisément pour but d'organiser et de hiérarchiser nos connaissances, ce qui soulève parfois des problèmes d'éthique. Description du genre *Kienekella*, gen. nov.

#### On the modern pertinence of anatomical studies: the example of the Macrodasysida (Gastrotricha)

The genital anatomies of males and females present, in each of the families of macrodasysoid Gastrotricha, a distinctive and ontogenetically programmed arrangement. However, within each of these families there are modulations of the same organizational plan that have, amongst other characters, been used by systematicists to delimit genera, these consisting of the form, presence/absence, location, complexity or relative dimensions of a given accessory organ, the direction of egg growth and the number of gonads. In some cases, the variability of these characteristics already determines criteria of interspecific rank, meaning at the lower level of the Linnean classification. This concerns the structure of accessory organs, their correlation with the male genital pores, the localization of the latter, the atrophy of gonads or canals, which sometimes allows the reconstruction of evolutionary series, and the presence/absence of a copulatory organ. Discontinuities in the evolution of a character within a lineage in certain cases – those that are most conspicuous and in the absence of anatomically intermediate taxa – determine the gaps used by systematists to delimit taxa. Because a given character does not necessarily have the same significance or importance according to the macrodasysoid line concerned, the diversity (and sometimes the mosaic) of the resulting situations makes it possible to assign, according to the taxa, the respective and “weights” and significance of these characters, and hence the limits of validity of these criteria according to the taxa. Depending on the family in macrodasysoids, the presence or form of an anatomical genital character can either be a shared character defining a lineage of species, or else just a specific character. In the first case, the shared character might enter into the definition of a supraspecific taxon (e.g. a genus, to which it would be unique) and correspond to a systematic character. In the second case, the presence or form of the character might be subject to variations from its initial form, which would allow the species concerned to be integrated into an evolutionary series and permit a phylogenetic interpretation. In cases where these species are distributed along the length of a single evolutionary line, those occupying the two ends of the “chain” could, when considered separately, have been classified *a priori* in different genera, hence it is the existence of intermediate taxa that justifies the unity of the group. In other cases, the absence of intermediate species between two taxa with different states of the same character justifies their separation. Finally, some species have had their genitalia insufficiently described for them to be objectively classified in one genus rather than another that is morphologically close. In such cases it would be more objective to treat them as species *incertae sedis*, rather than

## Anatomie génitale des Macrodasxyida

placing them in “oversized” and heterogeneous genera – an unsatisfactory situation that leads to the blurring of the meaning of a diagnostic character. Although the aim of systematics is precisely to organize and hierarchize our knowledge, this sometimes raises ethical problems. The genus *Kienekella* gen. nov. is described.

## Introduction

En partant de l'exemple d'un groupe zoologique particulièrement favorable à une telle analyse, j'avais envisagé de cerner les centres d'intérêt, les difficultés, les limites et les problèmes d'utilisation des caractères anatomiques en systématique animale, dont leur fiabilité et leurs inconvénients au niveau intra-générique. Il m'a paru intéressant de discuter, à l'intérieur de genres supposés homogènes, 1°) de la valeur systématique de modulations qui auraient pu paraître (à tort ou non) d'intérêt secondaire autour d'un même modèle d'organisation, 2°) de discontinuités, sans qu'il existe de taxons intermédiaires, entre des groupes d'espèces présumés appartenir à un même genre. Dans certains cas, des espèces de transition peuvent permettre de reconstituer des phylogénies continues, ce qui laisse présumer l'existence d'une lignée évolutive sur laquelle elles pourraient se distribuer, et leur classement dans un même genre peut se justifier ; dans d'autres cas, des hiatus ostensibles dans un taxon de rang supraspécifique, sans qu'il existe d'espèces intermédiaires, permettent de délimiter des groupes d'espèces ou des taxons distincts et homogènes tout en étant phylogénétiquement proches. De telles reconstitutions peuvent toutefois être faussées lorsque des taxons sont insuffisamment décrits et que certains critères diagnostiques essentiels, susceptibles d'entraîner un doute sur l'appartenance d'un taxon au groupe zoologique auquel on l'a attribué, n'ont pas été observés ni mentionnés. Ce sont ces différentes situations que j'ai voulu analyser et discuter à l'intérieur d'un groupe zoologique de rang élevé et longtemps présumé dans son entité comme monophylétique, mais considéré dans quelques études récentes comme paraphylétique (ZRZAVY, 2003 ; TODARO *et al.*, 2003, 2009).

J'ai choisi d'analyser ces problèmes à partir de l'exemple de l'ordre Macrodasxyida (Gastrotriches), qui m'a semblé pouvoir constituer un bon modèle pour aborder les différents types de situations susceptibles de se présenter, en raison de la diversité des situations particulières et pas toujours claires que présente la classification de ce taxon. Par ailleurs, les Macrodasxyida présentent simultanément l'intérêt de regrouper un nombre relativement élevé d'espèces (environ 350), mais sans que celui-ci ne soit excessif, ce qui permet de l'analyser et de le gérer sans trop de difficultés pratiques. N. B. En France, le terme de « macrodasxyoïdes » est – et continue à rester – couramment employé pour désigner les « Macrodasxyida » (depuis RAO & CLAUSEN, 1970), cette francisation remontant à l'époque où ce taxon portait le nom de Macrodasxyoidea ; mais en fait la désinence latinisée en -oidea est à présent réservée à un niveau taxinomique de rang inférieur, celui de superfamille (Code International de Nomenclature Zoologique, article 29.2).

**Généralités**

La systématique est une discipline de synthèse qui prend en considération et intègre collectivement l'ensemble des documents diagnostiques et de comparaison apportés par les différentes approches scientifiques et les diverses méthodologies mises en œuvre ; c'est la considération globale de l'ensemble des informations complémentaires les unes des autres qu'elles apportent, utilisées en synergie, qui permet de reconstituer des parentés entre lignées ou taxons, notamment de rang élevé, et des phylogénies. En conséquence, la systématique, qui n'est pas un simple travail d'identification, implique – pour être fiable – de rechercher et de tenir compte des artefacts ou « accidents » capables, soit de masquer des affinités réelles, soit de suggérer des affinités erronées (les espèces cryptiques, les cas d'homoplasies, les convergences, les conséquences d'apoptoses, etc., en sont quelques exemples). Elle se fonde prioritairement sur des observations phénotypiques qui expriment un déterminisme génétique préprogrammé. Ainsi, le systématicien fonde-t-il simultanément ses déductions et sa classification sur les apports simultanés de la morphologie et de l'anatomie descriptives et comparées, approches utilisées par les plus anciens auteurs et qui demeurent toujours fondamentales, mais aussi de l'histologie, de la cytologie dont ultrastructurale, de l'écologie, de l'éthologie, du développement embryonnaire, de la morphogenèse, de la spermatogenèse, et plus récemment, grâce à l'appui de l'électrophorèse enzymatique puis des acides nucléiques, de la génétique et du mode de l'expression des gènes, de la biochimie, etc. ; il est donc, dans cette acception, bien plus qu'un simple observateur de caractères phénotypiques, prioritairement morphologiques. Ceci même si l'étude morphologique et anatomique n'a pas démerité, et si les autres approches permettent de préciser, d'infirmer, de confirmer des interprétations antérieures ou de proposer à partir de nouvelles données des théories originales (et même si les phylogénistes moléculaires reconnaissent parfois, en confiance, qu'ils ont délibérément choisi, parmi les phylogénies possibles auxquelles ils aboutissaient, celle qui correspondait le mieux aux reconstitutions obtenues par les méthodes traditionnelles).

En fonction de l'évolution et du perfectionnement des techniques de recherche, les critères utilisés pour établir la systématique animale ont varié selon les époques ; cette systématique ne constitue plus un classement en fonction de ressemblances phénotypiques apparentes, mais se fonde lorsque cela s'avère possible sur la phylogénie entre les taxons, même si la reconstitution de celle-ci reste parfois empreinte d'incertitudes ou ne s'avère valable seulement qu'à l'intérieur de certaines limites. Des méthodes d'étude distinctes peuvent néanmoins parfois donner des résultats contradictoires ou en désaccord avec la systématique traditionnelle quant à l'homogénéité de certains taxons (PAPS & RIUTORT, 2012 ; TODARO, TELFORD *et al.*, 2006 ; ZRZAVY, 2003) ou l'hypothèse de leur monophylie (BALSAMO *et al.*, 2010 ; TODARO *et al.*, 2003 ; WITZ *et al.*, 1999) ; ceci signifie que les auteurs qui proposent des parentés phylogénétiques sont loin d'être infaillibles, et qu'ils peuvent être tentés d'éluder les résultats d'autres auteurs lorsque ceux-ci ne concordent pas avec les leurs. De toute façon, le fait qu'un gène soit co-partagé ne signifie pas obli-

### Anatomie génitale des *Macrodasysida*

gatoirement une proximité phylogénétique, mais il peut être neutre ou n'indiquer seulement qu'une fonction ou un mécanisme biologiques donnés, déterminés par un même gène soient communs aux taxons sans qu'il ne traduise un apparentement. Enfin, rien ne remplacera le recours à l'examen des critères traditionnels, ceux qui sont les plus accessibles à l'observateur, sauf dans des cas particuliers (espèces cryptiques, par exemple) ; en effet, il ne peut être matériellement question de recourir à la biologie moléculaire chaque fois qu'il s'agira de déterminer un spécimen douteux.

Les éléments de comparaison issus des approches scientifiques précitées sont, dans toute leur diversité, transmis au systématicien qui se livrera au travail d'analyse et d'interprétation des données pour proposer l'interprétation globale. En fonction de son expérience du taxon considéré, il établit au mieux les corrélations ou définit les discontinuités qui lui permettent de délimiter les catégories aux différents niveaux hiérarchiques de la classification, celles de rang spécifique aux niveaux supra-spécifiques, dont les critères varient selon les groupes zoologiques considérés. Les caractères qu'il prend en compte n'ont pas toujours la même signification ; un critère discriminant dans une lignée pour distinguer les espèces au niveau intragénérique ne le sera peut-être qu'au niveau intergénérique au sein des familles dans une autre lignée du même phylum, et toute généralisation requiert de la prudence. Il faut reconnaître que les caractères morphologiques n'ont pas automatiquement une prééminence absolue ; le critère phénotypiquement le plus facilement observable peut ne pas toujours constituer le caractère déterminant, et il ne faut jamais perdre de vue que ceux que l'on observe ne sont que l'expression ostensible de différences intervenues au plus profond et au plus intime de la structure des organismes au niveau moléculaire. Un caractère génétique tenu peut déterminer des caractères morphologiques très apparents qui permettent de séparer deux taxons, tandis qu'une modification génétique considérable peut ne pas être obligatoirement matérialisée phénotypiquement.

Les circonstances dans lesquelles l'utilisation indispensable des caractères, tant anatomiques que morphogénétiques, dans la définition de taxons de rang spécifique ou supraspécifique sont multiples dans la littérature ; ils se rencontrent dans pratiquement tous les phylums, et s'ils ont été les seuls à avoir été employés par les plus anciens auteurs, ils demeurent essentiels. Ils sont à présent utilisés conjointement avec les caractères moléculaires, parfois à équivalence avec eux, à moins que ceux-ci n'acquiescent la priorité lorsque les caractères morphologiques ne sont pas suffisamment significatifs par eux-mêmes. Pour ne citer que quelques exemples (et la liste est loin d'être limitative) : au niveau supraspécifique dans l'extraction des *Gnathostomulides* des *Turbellariés*, ou dans la définition des familles d'*Hirudinées*, dans celle des sous-ordres d'*Octocoralliaires* ou des familles de *Bryozoaires* *Ctenostomes* (chez ces derniers à partir de l'anatomie larvaire), dans la distinction interspécifique dans plusieurs genres de limaces ou d'escargots en fonction de critères d'anatomie génitale, etc. Dans le présent travail, je me suis attaché à un groupe zoologique et à l'anatomie d'un appareil, le système reproducteur : l'intérêt systématique de l'anatomie génitale dans un ordre de *Gastrotriches*, l'ordre *Macrodasysida* Remane, 1925, dans lequel la signification de cette anatomie peut s'avérer déterminante à la fois comme caractère diagnostique d'une famille donnée, dans l'attribution

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

d'un genre particulier à une famille déterminée. Je ne m'intéresserai donc pas ici aux caractères de discrimination interspécifiques et qui relèvent des modulations autour d'un « patron » intragénérique commun : le nombre et la disposition des tubulures latérales, caudales ou sub-céphaliques, la morphologie ou le nombre des écailles, des épines ou des ancras, les morphologies céphaliques et caudales.

#### 1. Rappel de quelques données fondamentales

Chez les macrodasyoïdes, les organes reproducteurs peuvent être pairs ou impairs selon non seulement les genres, mais aussi au sein d'un même genre. Ainsi l'ovaire impair dorsal dans le genre *Mesodasys* (FREGNI *et al.*, 1999) correspond-il selon toute vraisemblance à une déficience pré-programmée ontogénétiquement et exprime-t-il une perte par rapport à un patrimoine génétique et un plan d'organisation initiaux par comparaison avec les autres Cephalodasyidae : il s'agit probablement ici de la disparition, au cours de l'évolution, de l'un des deux membres d'un couple d'organes originellement pairs. Le même phénomène, la disparition d'un des deux membres d'un couple d'organes symétriques, affecte aussi les testicules de certaines Thaumastodermatidae, de plusieurs espèces d'*Urodasys*, ou même parfois d'espèces particulières et isolées à l'intérieur d'autres genres.

L'intérêt de l'anatomie génitale, mâle ou femelle, chez les Gastrotriches macrodasyoïdes, a d'abord été perçu par REMANE (1926, 1927) dès ses premières recherches sur la diversité de cet ordre qu'il avait lui-même créé, ceci à partir des espèces variées qu'il décrivait successivement ; cet intérêt a notamment été souligné ensuite par HUMMON (1974c). C'est quelques années plus tard que REMANE (1936) a complété les définitions des deux ordres toujours actuels qu'il avait créés, respectivement sous les noms de Chaetonotoidea et des Macrodasyoidea (actuellement émendés en Chaetonotida et Macrodasyida par RAO & CLAUSEN, 1970) – ces derniers étant auparavant désignés sous l'appellation de « Gastrotriches aberrants ». REMANE (1936) avait alors inclus dans les macrodasyoïdes les différentes familles à présent désignées (suite à des émendations successives pour rester en conformité aux règles du Code International de Nomenclature Zoologique, dont la dernière édition est parue en 1999) sous les noms de Macrodasyidae Remane, 1926, Lepidodasyidae Remane, 1927, Dactylopodolidae Strand, 1929 (nom définitif après plusieurs émendations « en cascade »), Turbanellidae Remane, 1926 et Thaumastodermatidae Remane, 1927. Par la suite, l'hétérogénéité de certaines familles (Thaumastodermatidae, Lepidodasyidae) a été reconnue, ce qui a amené les auteurs ultérieurs à les scinder ou à les subdiviser, tandis que l'on a par ailleurs découvert de nouveaux types d'organisation correspondant à de nouveaux taxons. Ces deux faits ont motivé la création de cinq autres familles inédites (Cephalodasyidae, Planodasyidae, Xenodasyidae, Redudasyidae, Hummondasyidae). D'autre part, la découverte de nouveaux genres aux caractères originaux a nécessité d'élargir ou de compléter les définitions de certaines des familles préexistantes, afin d'en re-préciser les limites et les contours sur ces nouvelles bases. Une réserve néanmoins : la connaissance de l'anatomie peut ne pas être toujours indispensable dès lors qu'une espèce

### Anatomie génitale des Macrodasysida

présente par ailleurs d'autres caractères significatifs indubitables (cas, par exemple, de *Lepidodasys ligni* décrite par HOCHBERG *et al.*, 2013, sans que tous les caractères diagnostiques du genre n'aient été observés).

Il convient de rappeler que l'appareil reproducteur n'est évidemment pas le seul système dont l'anatomie soit à prendre en considération pour la compréhension de la systématique des Gastrotriches ; il en constitue toutefois l'approche la plus riche d'informations. Les appareils circulatoire et respiratoire font défaut chez les Gastrotriches. L'anatomie du système nerveux et celle de l'appareil excréteur commencent juste à livrer des données qui pourraient être significatives en montrant que le nombre et la disposition des protonéphridies varient selon les genres (KIENEKE & SCHMIDT-RHAESA, 2014), mais n'ont pas encore fait l'objet d'études comparées suffisantes approfondies, même si des monographies ont été consacrées à certains modèles de néphridies (NEUHAUS, 1987) ; le nombre et la distribution des néphridies caractérise certains genres (TODARO *et al.*, 2012), le nombre de cellules-flammes terminales pouvant varier selon les familles (NEUHAUS, 1987) ; de même est caractéristique la présence d'un organe chordoïde (SCHOEPFER-STERRER, 1969 ; RIEGER *et al.*, 2014). Le nombre de paires de protonéphridies semble augmenter avec l'âge (TEUCHERT, 1968 ; NEUHAUS, 1987). Plus intéressante est l'anatomie du tractus digestif, qui permet de différencier les lignées phylogénétiques majeures des Gastrotriches : lumière pharyngienne triangulaire à angle dirigé soit vers le haut chez les macrodasysoïdes, soit vers le bas chez les Chaetonotoïdes des deux ordres Multitubulatina et Paucitubulatina (encore la forme de la lumière pharyngienne peut-elle parfois se modifier un peu avec l'âge et présenter quelques variantes, REMANE, 1936) ; présence de pores pharyngiens chez les macrodasysoïdes (à l'exception des Lepidodasysidae, famille redéfinie par HUMMON & TODARO, 2010, et par ailleurs notamment caractérisée par l'intervention de phénomènes particuliers durant la spermatogenèse, selon GUIDI *et al.*, 2004, et par son tégument écailléux) ; ces pores s'ouvrant latéralement (cas général) ou ventro-latéralement (cas de Redudasysidae, TODARO *et al.*, 2012). Leur absence est systématique chez les Chaetonotoïdes ; enfin le pharynx, surtout des Paucitubulatina (voir REMANE, 1936), peut être soit de contours sensiblement parallèles et dans quelques cas un peu plus étroit vers l'avant, renflé soit vers l'avant soit vers l'arrière, soit dilaté à ses deux extrémités) et la variabilité d'un tel caractère peut permettre des comparaisons additionnelles. Quant à la classification fondée sur l'étude ultrastructurale des types de spermatozoïdes, elle coïncide avec la systématique établie sur les approches classiques (FERRAGUTI & BALSAMO, 1995 ; MAROTTA *et al.*, 2005 ; BALSAMO *et al.*, 2014 ; tableau de synthèse de la structure des gamètes chez KIENEKE & SCHMIDT-RHAESA, 2014), mais la structure de l'acrosome peut varier selon les genres à l'intérieur d'une même famille, comme chez les Turbanellidae (cas du genre *Dinodasys*, cf. TODARO *et al.*, 2012). Selon les genres, la structure des spermatozoïdes varie plus ou moins entre les espèces et peut constituer un critère systématique (GUIDI *et al.*, 2011). Il n'est pas de mon propos ici d'aborder l'importance de la structure des spermatozoïdes dans la systématique des macrodasysoïdes ; je me bornerai simplement à rappeler que c'est essentiellement en se fondant sur la structure

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

des spermatozoïdes et de l'appareil reproducteur, ainsi que sur les apports de l'outil moléculaire, que GUIDI *et al.* (2014) ont transféré le genre *Megadasys* des Cephalodasyidae vers les Planodasyidae. MAROTTA *et al.* (2005) ont proposé un arbre phylogénétique fondé sur la diversité et l'évolution des catégories de spermatozoïdes.

D'autres caractères encore sont utilisables pour la compréhension de la systématique des Gastrotriches. Les plus utilisés d'entre eux sont morphologiques, ceux auxquels s'était beaucoup intéressé RUDESCU (1967), incluant par exemple la distribution de la ciliature ventrale, qui varie selon les familles. Ils sont de plus en plus fondés sur l'anatomie. Ainsi l'organe chordoïde définit-il la famille Xenodasyidae (TODARO *et al.*, 2006) ; de même, le nombre de tubes néphridiens est-il différent chez les macrodasyoïdes, les Multitubulatina et les Paucitubulatina (BALSAMO *et al.*, 2014) ; KIENEKE *et al.* (2012) ont montré que certaines prétendues espèces, considérées comme largement distribuées, étaient en fait des *morphospecies* ou des espèces cryptiques différenciables exclusivement par des critères de biologie moléculaire. Mais à ce niveau de précision des recherches, la détermination des taxons nécessite des moyens « lourds » d'investigation qui ne sont accessibles qu'à des laboratoires spécialisées, et non pas aux chercheurs non-molécularistes. Par ailleurs, l'étude de la musculature a pu confirmer le caractère ambigu de la position systématique de certains taxons comme chez les Multitubulatina (HOCHBERG, 2005). La musculature des macrodasyoïdes, bien décrite seulement chez certaines espèces (exemple : *Lepidodasys ligni* (HOCHBERG *et al.*, 2013) est plus complexe que celle des Chaetonotoïdes en raison de l'adjonction de muscles supplémentaires. La topographie de la musculature, qui a notamment déjà fait l'objet d'un très beau mémoire de HOCHBERG & LITVAITIS (2001), est probablement un critère d'avenir pour l'affinement d'une classification phylogénétique des macrodasyoïdes.

Pour être fiable, l'étude anatomique génitale ne peut reposer que sur l'observation d'animaux adultes, sexuellement murs, dans un premier temps examinés *in vivo* ; ceci avant toute coloration cytologique ou de masse, de façon à ce que le maximum de caractères puisse être étudié sous un aspect naturel avant déformation éventuelle, même partielle, sous l'effet de la fixation ou plus généralement de différents traitements. D'autres difficultés systématiques procèdent de ce que certaines espèces ont été décrites à partir d'individus trop jeunes, ou à partir d'adultes dont certains caractères déterminants n'ont pas été observés, ce qui suscite parfois des doutes sur leur attribution générique. Il importe aussi d'être familiarisé avec les modalités de la croissance ; celle des macrodasyoïdes se caractérise par un allongement du corps portant (FIZE, 1973 ; HUMMON, 1974a, b ; HUMMON *et al.*, 1993, 1998 ; HOCHBERG, 1998) sur la région postérieure du tronc, dont la forme de la partie caudale se modifie parfois au cours de la croissance (cf. HUMMON, 1974a, dans le cas de l'espèce décrite sous le nom sous le nom de *Cephalodasys miniceraus*, et HUMMON, 2008, pour celle nommée *Cephalodasys swedmarki*). TEUCHERT (1968), HOCHBERG (1999) et HUMMON (2010b) ont montré qu'avec la croissance, les différences entre les jeunes et les adultes portaient essentiellement sur l'allongement de la partie postérieure du corps, que la région pharyngienne ne s'allongeait



### Anatomie génitale des Macrodasysida

plus que très peu quand l'animal avait effectué une partie de sa croissance, et que la morphologie céphalique était acquise très rapidement et ne se modifiait quasiment plus ensuite lors de la croissance.

Chez les macrodasysoïdes et les chaetonotoïdes Multitubulatina, la croissance s'accompagne d'une augmentation du nombre des tubes latéraux, sous-céphaliques et caudaux. En revanche, dans tous les cas connus, la morphologie et les dimensions de la région céphalique (appendices et tentacules compris) et en supplément, chez les Paucitubulatina, celles des orteils, sont quasiment acquises à l'origine et ne se modifient guère ni ne s'accroissent avec l'augmentation de taille. HOCHBERG (1998) a confirmé une observation empirique de ses prédécesseurs selon laquelle, au cours de la croissance, le rapport entre la longueur des tentacules d'un macrodasysoïde et la largeur de la tête ne se modifiait pas, pas plus que la morphologie tentaculaire ; seuls les tous jeunes individus, mesurant environ le quart de leur longueur définitive, peuvent encore présenter temporairement chez *Turbanella hyalina* de contours céphaliques plus arrondis et plus réguliers que les individus ovigères (d'HONDT, 1967). Enfin, il convient de faire preuve de prudence avant toute généralisation, les Gastrotriches n'étant pas, pas plus que les autres phylums, exempts de phénomènes de convergence, de co-évolution ou d'homoplasie susceptibles de fausser les interprétations, et témoignant de la richesse de la diversité potentielle du monde vivant.

Le système reproducteur est probablement, chez les Gastrotriches Macrodasysida, organismes normalement hermaphrodites (WEISS, 2001) mais pouvant dans certains cas se reproduire par parthénogenèse (BALSAMO, 1992), celui des appareils qui offrent la plus grande richesse de caractères discriminants. Tant l'appareil mâle que l'appareil femelle sont, chez les macrodasysoïdes, constitués des mêmes organes fondamentaux indépendamment des familles, même si l'un ou l'autre de ces organes peut avoir régressé au cours de l'évolution. Même si l'interprétation de telle ou telle partie de l'appareil génital demande encore parfois à être précisée, cet appareil possède - si l'on entre dans le détail - une anatomie propre à chaque famille, son plan d'organisation est standard et bien caractérisé pour chacune d'entre elles, et l'ordre de succession des gonades à l'intérieur du corps est significatif au niveau des familles (cf. cas de Hummondasyidae). Ainsi, l'anatomie génitale se révèle-t-elle, en raison de sa complexité, un caractère fondamental, constant pour certains caractères, modulable pour d'autres, avec présence de situations intermédiaires dans certains cas, mais pas dans d'autres. Les circonstances dans lesquelles il n'existe pas d'intermédiaires entre deux modèles anatomiques suscitent des interrogations. Ainsi, pour les genres *Macrodasys*, *Urodasys* et *Dactylopodola*, se pose la question de leur démembrement possible. Faut-il subdiviser les *Urodasys*, au sein desquels il existe une continuité évolutive, mais dont les deux extrémités de la chaîne pourraient sur des bases anatomiques appartenir à des genres distincts ? Un même genre peut présenter des modulations structurales limitées autour du plan caractéristique de la famille à laquelle il appartient (pores génitaux mâles des *Dactylopodola*). Enfin, la topographie des différents constituants de l'appareil génital et la localisation respective des différents organes les uns par rapport aux autres à l'intérieur du corps permet de préciser ou de nuancer la classification du groupe. Comme l'avait

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

déjà bien montré REMANE (1929, 1936) et comme ont estimé devoir le rappeler HUMMON & TODARO (2010), les appareils génitaux mâle et femelle des macrodasyoïdes sont indépendants l'un de l'autre, ne communiquent pas. L'évolution a pu parfois occasionner une proximité spatiale, à l'intérieur de l'organisme, entre tel ou tel des organes relevant respectivement de l'un ou l'autre de ces deux appareils distincts ; mais le voisinage topographique de deux organes ne signifie aucunement qu'ils débouchent l'un dans l'autre.

Aux cinq familles initiales reconnues par Remane et rappelées ci-dessus, d'autres ont été définies, soit par la découverte de nouveaux types morpho-structuraux (Planodasyidae Rao & Clausen, 1970, Xenodasyidae Todaro *et al.*, 2006, Redudasyidae Todaro & *al.*, 2012, Hummondasyidae Todaro *et al.*, 2014), soit par suite du démembrement de l'une des familles pré-existantes (famille Cephalodasyidae Hummon et Todaro, 2010, procédant de la partition des anciennes Lepidodasyidae).

N.B. : Cette note est largement redevable à un e-mail que mon collègue M. Antonio TODARO, dont il convient de rappeler les multiples descriptions de nouvelles espèces, invalidations de taxons préexistants, mises en synonymies et modifications nomenclaturales qu'il a introduites ces dernières années chez les Gastrotriches, a adressé le lundi 26 août 2013 aux responsables du site infomari-species.org, à propos de points de vue que j'avais exprimés sur l'importance des caractères anatomiques dans la systématique de ces organismes, et selon lequel « As anticipated, Dr. d'Hondt has his personal view this issue ». Je lui témoigne ici toute ma gratitude pour cet hommage qui implique que cet auteur reconnaît et souligne mes efforts pour affiner la systématique des Gastrotriches en valorisant des critères systématiques insuffisamment encore pris en compte, notamment, parmi ces derniers, ceux qui sont fondés sur l'étude de l'anatomie. Selon mon point de vue, la mise en valeur des caractères anatomiques permet d'éviter des généralisations trop hâtives ou des approximations établies sur des ressemblances superficielles, essentiellement morphologiques, toutes susceptibles d'être à l'origine d'erreurs d'interprétation, dont des exemples seront donnés plus loin. La description d'une nouvelle espèce à partir des seuls caractères morphologiques, et parfois à partir seulement de quelques-uns d'entre eux et pas toujours les plus significatifs, peut par ailleurs se révéler hasardeuse et discutable ; aussi la création de nouveaux taxons et la mise d'autres en synonymie implique-t-elle beaucoup de prudence et de sérieux, sans perdre de vue que le but final d'un travail de recherche systématique est d'accéder honnêtement et sans sectarisme d'aucune sorte à la meilleure et à la plus objective possible classification d'un taxon.

**2. Les organes reproducteurs mâles selon les familles**

Remarques préliminaires : à l'intérieur du corps d'un macrodasyoïde, les organes génitaux mâles sont généralement en position antérieure, latéraux à la région amont de l'intestin, tandis que les ovaires sont situés le long de la moitié postérieure de l'intestin, à une distance plus ou moins marquée de l'extrémité de celui-ci selon les genres. Cette disposition présente une unique exception, la famille

### Anatomie génitale des Macrodasysida

Hummondasyidae, chez laquelle les ovaires sont les plus antérieurs, et les testicules les plus postérieurs. Les Gastrotriches présentent par ailleurs des glandes sexuelles accessoires encore incomplètement connues et qui semblent varier selon les taxons (HUMMON & HUMMON, 1988 ; KIENEKE & SCHMIDT-RHAESA, 2014 donnent des schémas didactiques de l'anatomie génitale dans quelques genres).

La disposition respective des gonades mâles et femelles à l'intérieur du corps constitue donc un premier caractère systématique. Ainsi, comme je viens de le signaler, les Hummondasyidae, dont les testicules sont situés postérieurement aux ovaires, diffèrent-elles des autres familles de Macrodasysida, chez lesquelles les testicules sont situés dans la partie antérieure de l'abdomen et les ovaires plus en arrière. Ce phénomène procède probablement d'une mutation génétique durable intervenue à une date et à une période encore indéterminées de l'évolution des Gastrotriches.

En remarque générale, l'anatomie génitale est très probablement corrélée aux modes de fécondation, qui peuvent intervenir par imprégnation hypodermique supposée (RUPPERT, 1991), transfert de spermatophores (apomorphie), après émission directe, ou indirecte, ceci après accumulation des spermatozoïdes dans l'organe caudal. Certains genres particuliers, appartenant à des familles émettant normalement des gamètes libres, se reproduisent quant à eux par transferts de spermatophores (comme c'est aussi le cas pour les Multitubulatina de la famille des Neodasyidae – cf. GUIDI *et al.*, 2003) : *Dactylopodola* (TEUCHERT, 1968), *Xenodasys* (GUIDI *et al.*, 2009 ; KIENEKE *et al.*, 2007, 2008), probablement *Mesodasys* (FREGNI *et al.*, 1999), ce qui peut constituer une apomorphie.

#### a) Les testicules

Les testicules sont généralement pairs et symétriques, situés latéralement de chaque côté du corps, dans la plupart des familles de macrodasysoïdes ; ils peuvent être plus ou moins allongés, et de forme différente selon les taxons (fusiformes, et forme de clubs de golf, etc.). Ils manquent (ou, moins vraisemblablement, n'ont pas été observés) chez les Redudasyidae (TODARO *et al.*, 2012), sont absents chez certains *Urodasys* et constitueraient des organes hermaphrodites chez les *Xenodasyidae*. Ils peuvent être entourés simplement par des muscles circulaires (genre *Chordodasys*) ou recouverts d'un épithélium (genre *Turbanella*) (HUMMON & HUMMON, 1983a). D'une façon générale, les espèces parthénogénétiques sont en nombre extrêmement réduit chez les macrodasysoïdes (genre *Urodasys* et *Paradasys*) (BALSAMO, 2014).

Il n'existe en revanche et exceptionnellement qu'un seul testicule, situé sur la partie droite du corps en observation dorsale, et ce caractère anatomique est spécial à l'une des sous-familles des Thaumastodermatidae, les Thaumastodermatinae (HOCHBERG & LITVAITIS, 2000, 2001 ; TODARO *et al.*, 2006), un caractère régressif selon toute vraisemblance, et apparu au cours de l'évolution. Il n'a pas été observé pour le moment, chez des individus jeunes ou sexuellement immatures, d'ébauche d'un testicule gauche, même abortif ; il est donc vraisemblable que son défaut d'apparition résulte d'un phénomène d'apoptose génétiquement prédéterminé

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

au niveau de cette sous-famille. Cette particularité anatomique, corrélée aux caractères épidermiques que constitue dans l'ensemble de la famille la présence de sclérites cuticulaires épidermiques en forme d'ancres, d'épines implantées sur une écaille basale, ou de plaques cuticulaires se recouvrant partiellement, est en faveur de l'hypothèse selon laquelle les Thaumastodermatidae constitueraient un taxon particulièrement évolué. Les caractères d'anatomie génitale ont été à l'origine du partage de la famille Thaumastodermatidae en deux sous-familles (RUPPERT, 1978) : les Diplodasyinae, à gonades hermaphrodites paires, pourvus d'un organe copulateur et à canaux déférents se réunissant au niveau de la partie proximale de l'organe caudal à fonction copulatrice, et les Thaumastodermatinae, à testicule unique (du côté droit), et à canal déférent aboutissant à mi-longueur de l'organe caudal. Les régressions observées dans cette dernière sous-famille sont en faveur d'un degré d'évolution plus élevé que chez les Diplodasyinae.

#### *b) L'organe copulateur*

J'utiliserai ci-après le terme d'« organe copulateur » par souci de facilité. En fait, un organe copulateur au sens strict du terme n'existe pas chez les macrodasyoïdes, mais la partie distale de l'organe caudal en joue en fait le rôle (Thaumastodermatidae) ou présente une structure spécifique intervenant lors de la copulation, comme le « tube copulateur » signalé par RUPPERT (1978a) dans le genre *Macrodasys*, dont il a effectivement montré la fonction, et qui en est le seul cas indiscutable connu. Chez la plupart des macrodasyoïdes, l'organe copulateur présumé (l'organe caudal) peut avoir effectivement un rôle copulateur.

Ces réserves étant faites, la présence d'un organe dit copulateur caractérise certaines familles ; ainsi est-il présent sous différentes modalités chez certaines espèces de Macrodasysidae de Cephalodasyidae et de Planodasyidae, absent chez Turbanellidae, les Dactylopodolidae, les Lepidodasyidae, les Redudasyidae, les Xenodasyidae, et probablement les Hummondasyidae. Au sein de ce deuxième groupe, les Dactylopodolidae et les Xenodasyidae sont interprétées comme étant les familles plus primitives (BALSAMO *et al.*, 2010) ; sur cette base, la différenciation d'un organe copulateur peut donc être interprétée comme constituant un caractère plésiomorphe et/ou homoplasique au sein des Macrodasysida.

#### *c) Les canaux déférents*

Chaque testicule, soit formant un ensemble continu et plus ou moins cylindrique, soit présentant des séries alternantes d'épaississements et de constriction (NAIDU & RAO, 2004, chez une espèce qu'il ont rapportée à « *Cephalodasys* » *turbanelloides*), se prolonge vers l'arrière par un canal déférent. Quand ils sont paires, et notamment quand les ovaires correspondants sont aussi paires (ce qui n'est pas toujours le cas chez les *Macrodasys*), les deux canaux déférents d'un même animal convergent (même parfois selon différentes variantes en fonction des espèces à l'intérieur d'un même genre, comme chez les Dactylopodolidae) :

### Anatomie génitale des Macrodasysida

1°) soit chacun vers un pore individuel, ventral ou ventro-latéral (genre *Xenodasys* chez les Xenodasyidae, chez certains Cephalodasyidae (*Dolichodasys*, *Pleurodasys*) et certaines *Dactylopodola*) ; ces pores sont donc pairs ; dans une espèce du genre *Macrodasys* il a été observé deux pores ventraux (RUPPERT, 1978a) ;

2°) soit vers un pore unique, commun (fusionné ?) et médian situé sur le plan sagittal de l'animal, ventralement (*Turbanellidae*, *Lepidodasyidae*, certaines Cephalodasyidae : *Pleurodasys*, *Cephalodasys*, *Psammodasys*, *Megadasys* et les Planodasyidae) ;

3°) vers l'organe caudal dans lequel ils débouchent (*Hummondasyidae*, *Thaumastodermatidae*, *Mesodasys* – cf. BALSAMO *et al.*, 1999) ;

4°) en revanche, les pores sembleraient absents chez une partie des Xenodasyidae (genre *Chordodasiopsis*), il n'existe pas de testicules chez les Redudasyidae. Chez les *Paradasys* (Cephalodasyidae), selon RAO (1980), si les canaux déférents existent, il ne semble toutefois pas exister de pore mâle ; ceci serait à confirmer.

Dans le cas des *Mesodasys*, autres Cephalodasyidae (FREGNI *et al.*, 1999), les canaux déférents confluent peu avant leur débouché commun dans l'organe caudal. Chez les *Thaumastodermatidae*, deux situations se présentent, ayant conduit RUPPERT (1978b) à opposer deux sous-familles, les *Thaumastodermatinae* où un canal déférent issu de l'unique testicule débouche immédiatement près du côté droit de l'organe caudal (RUPPERT, 1978b), et les *Diplodasyinae* où les deux canaux déférents provenant chacun d'un testicule s'ouvrent indépendamment l'un de l'autre à l'extrémité antérieure de l'organe caudal. La fonction copulatrice de l'organe caudal n'a en fait que très exceptionnellement été observée chez les Gastrotriches (RUPPERT, 1978a) et présumé par extrapolation chez les autres. L'organe caudal est réuni à l'organe frontal chez les *Thaumastodermatidae*. Il est bipartite, la partie antérieure (« bulk ») étant plus musclée que la partie postérieure (RUPPERT, 1978a).

Au cours de leur trajet, ils peuvent se rebrousser longuement vers l'avant (comme chez les *Turbanellidae*), soit très brièvement (certaines *Dactylopodola*), soit se diriger directement vers l'arrière (Cephalodasyidae ; *Lepidodasyidae* – chez lesquels le pore génital mâle, antérieur à l'organe caudal, est soit simple : *Cephalodasys*, *Psammodasys*, la plupart des *Mesodasys*, soit double : *Pleurodasys*, *Dolichodasys*, *Mesodasys laticaudatus*), sinon apparemment absent chez les *Paradasys* (HUMMON & TODARO, 2010). Le pore se situe au niveau d'un organe copulateur impair et après une rétroflexion parfois infime, ou encore être présent en l'absence de cet organe, et être alors placé au niveau de la mi-longueur de l'intestin (*Planodasyidae*). Quand ils ne débouchent pas dans l'organe caudal (ce qui est le cas uniquement des *Thaumastodermatidae* et de *Mesodasys adenotubulatus*), les canaux déférents peuvent parfois fusionner, et débouchent dans la plupart des cas par un pore unique (chez les Cephalodasyidae du genre *Mesodasys* dans l'organe caudal, chez les *Cephalodasys* et *Psammodasys* à l'extérieur) (cf. FREGNI *et al.*, 1999 ; NAIDU & RAO, 2004). Cet orifice, quand il s'ouvre à l'extérieur, est normalement situé ventralement. Plusieurs cas de figures se présentent chez les *Paradasys* (Cephalodasyidae) et peut-être faudrait-il en conséquence démembrer ce genre : ils peuvent soit déboucher directement vers l'extérieur aux deux tiers de la longueur de

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

l'intestin en partant de l'avant, comme chez *P. lineatus* (cf. NAIDU & RAO, 2004, pour lesquels ces orifices ne sont néanmoins pas très évidents), soit se déverser très postérieurement dans l'organe caudal comme chez *Paradasys pacificus* (cf. SCHMIDT, 1974), soit peut-être manquer (RAO, 1980).

Dans le genre *Dactylopodola*, l'appareil génital est imparfaitement connu chez la plupart des espèces (comme *D. deminuitubulata* (GILSA *et al.*, 2014), ce qui ne permet pas d'argumenter une discussion). Les canaux déférents (qui se rebroussement légèrement, ce qui correspond à une convergence avec les *Mesodasys* qui appartiennent à une tout autre famille) peuvent s'ouvrir latéro-ventralement par un pore commun (comme chez l'hermaphrodite protandre *D. baltica*, cf. REMANE, 1936) ou par deux pores symétriques (*D. typhle*). Ce genre (s'il n'est pas à démembrer, ce qui est à discuter sur des arguments scientifiques et non spéculatifs) s'avère donc hétérogène pour ce caractère. Chez *D. typhle* (cf. HOCHBERG *et al.*, 2013), hermaphrodite aux gonades latérales et aux canaux déférents virtuels (TEUCHERT, 1968), les gamètes sont ainsi directement éjectés de chaque côté ventro-latéralement à partir du testicule, en avant de l'organe caudal. En revanche, chez la forme d'Arcachon signalée par KISIELEWSKI (1987) sous le nom – sans doute à tort – de *D. weilli*, l'orifice mâle semblerait pair. Dans le genre *Dendrodasys*, qui appartient également aux Dactylopodolidae, il existe un testicule unique ou deux selon les espèces, mais une imprécision demeure quant au nombre de pores génitaux mâles. L'existence de ce pore n'a pas toujours été démontrée avec évidence dans une autre famille, les Planodasyidae (HOCHBERG, 2013, chez *Crasiella fonseci*. Enfin, chez les Redudasyidae, les gonades mâles font défaut.

Les Xenodasyidae présentent un autre agencement ; les gonades y ont été décrites comme paires et hermaphrodites ou bisexuées (mâles à l'avant, femelles à l'arrière) chez les *Chordodasiopsis* (RIEGER *et al.*, 1974) mais sans doute pas chez les *Xenodasys* (TODARO *et al.*, 2006) ; la gonade femelle serait toutefois impaire chez *C. antennatus* (RIEGER *et al.*, 1974), ce qui pourrait traduire une variabilité intragénérique, peut-être une apomorphie. Dans cette famille, il n'y aurait ni canaux déférents ni pore génital mâle chez les *Chordodasiopsis* où la différenciation des gamètes mâles progresse vers l'avant et celle des gonades femelles vers l'arrière (RIEGER *et al.*, 1974) ; une reproduction par viviparité y serait alors plausible. Les organes frontal et caudal n'y ont pas non plus été observés (TODARO *et al.*, 2006), à l'exception de *X. eknomios* chez lequel GUIDI *et al.* (2009) ont signalé la présence d'un organe frontal.

Chez les Thaumastodermatidae, le testicule est selon les genres impair ou pair et il existe en conséquence, soit un seul canal déférent (sous-famille Thaumastodermatinae), ou deux (sous-famille Diplodasyinae) débouchant dans l'organe caudal, et dont on ignore s'ils fusionnent ou non (ATHERTON & HOCHBERG, 2012) ; il existe donc dans cette famille deux structures anatomiques différentes à signification systématique reconnue.

Dans le genre *Mesodasys* (Cephalodasyidae) il n'a pas été décelé d'organe frontal, ni d'oviducte, et des spermatozoïdes sont peut-être injectés (FREGNI *et al.*,

### Anatomie génitale des Macrodasysida

1999) ; dans la description originale de ce genre, REMANE (1951) montre que les canaux déférents débouchent dans un organe caudal situé aux deux tiers de la longueur de l'intestin. La fécondation peut être croisée chez beaucoup de Macrodasysida (BALSAMO *et al.*, 1999). Nous manquons d'informations dans le cas des Hummondasysidae. Aussi, selon les familles, le nombre des canaux déférents et des testicules (et généralement, mais pas toujours comme chez les Dactylopodolidae, leur débouché) sont-ils des caractères diagnostiques de l'ensemble d'une famille (exemples : Turbanellidae, Dactylopodolidae), ou de façon plus restrictive au niveau seulement des sous-familles (dans les Thaumastodermatidae), ou encore plus spécifiquement des genres à l'intérieur d'une sous-famille (dans les Thaumastodermatinae). Par suite de convergences ou d'homoplasies possibles, l'un ou l'autre de ces caractères anatomiques peut se présenter de manière identique (homologies ou analogies) chez des genres appartenant à des familles éloignées ; aussi ne peut-on pas généraliser la fiabilité globale de l'un de ces critères anatomiques comme caractère systématique commun à l'ensemble des taxons de rang subordonné qu'il renferme. De ce fait, une bonne connaissance préalable du niveau hiérarchique précis pour lequel un caractère anatomique est fiable (ou non) à l'intérieur d'un taxon, s'avère-t-elle nécessaire avant son utilisation.

Les Lepidodasysidae auraient pour leur part évolué indépendamment en perdant (apomorphie) leurs pores pharyngiens, vecteurs de l'élimination de l'eau absorbée, contrairement aux autres macrodasysoïdes (RUPPERT, 1978, 1982) et comme les Chaetonotoïdes, Neodasysidae compris. Mais les Neodasysidae, s'ils présentent la même disposition testiculaire que les Macrodasysida dont ils partagent la morphologie générale, n'ont pas de canaux déférents différenciés.

#### d) L'organe caudal

Un organe glandulaire postérieur parfois très allongé et souvent bipartite (la partie « bursa », postérieure, est plus musculeuse que la partie glandulaire antérieure, qui pourrait constituer une spermathèque), appelé « bourse copulatrice » par les anciens auteurs, situé à la partie tout à fait postérieure du corps ne contenant pas de spermatozoïdes fonctionnels, s'ouvrant par un pore ventral (cf. RUPPERT, 1978, chez *Macrodasys*) est maintenant considéré (RUPPERT & SHAW, 1977) comme appartenant à l'appareil copulateur mâle ou pourrait constituer intégralement une sorte de pénis (RUPPERT, 1978). Son anatomie, notamment étudiée par GUIDI *et al.* (2011) dans le genre *Crasiella*, présente une certaine variabilité à l'intérieur des Macrodasysoïdes (KIENEKE *et al.*, 2008) et même d'une espèce à l'autre, par exemple dans le genre *Macrodasys* (REMANE, 1936), où HUMMON (2011) fait état chez *M. imbricatus* d'un organe caudal deux fois plus long que l'organe frontal, sa partie antérieure se situant, de l'autre côté du corps, sensiblement au même niveau que l'organe frontal. Il fait défaut chez les Turbanellidae et les Redudasysidae, mais est présent à l'arrière du corps chez les Macrodasysidae, au moins certaines des Dactylopodolidae (*D. typhle*), les Planodasysidae (où il est très allongé), les Cephalodasysidae, les Hummondasysidae, les Lepidodasysidae et les

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

Thaumastodermatidae. Chez les *Crasiella* (Famille Planodasyidae) la distinction anatomique entre les régions antérieure et postérieure de l'organe caudal est peu marquée (SCHMIDT, 1974) ; il est bipartite, renferme une lumière en forme de Y, avec une région antérieure musculo-glandulaire et une région postérieure seulement musculuse. Ce qui pourrait être un organe caudal, dans lequel débouchent les canaux déférents, semble exister chez les Hummondasyidae (TODARO *et al.*, 2014). L'organe caudal n'a pas été observé chez les Xenodasyidae.

La fonction de cet organe étant incomplètement élucidée, les auteurs récents ont préféré le désigner, tant en raison de sa localisation à l'intérieur du corps qu'en raison de sa fonction physiologique, sous l'appellation d'« organe caudal » (RIEGER *et al.*, 1974). Un autre argument en faveur de ce qu'il n'est plus considéré appartenant au tractus femelle réside dans le fait que l'on a observé élaborant un spermatophore (TEUCHERT, 1968), même s'il peut exister des modes de transfert direct des gamètes mâles, notamment par injection hypodermique ou peut-être autofécondation (BALSAMO *et al.*, 1999). Il se présente comme une poche aux parois épaisses, sensiblement cylindrique ou en forme de boudin sur la plus grande partie de la longueur, parfois un peu incurvée, topographiquement latérale et très proche de la région terminale de l'intestin. En coupe transversale, la forme de sa lumière varie selon les genres et, selon les genres, il est reçoit ou non les spermiductes, comme chez les *Macrodasys* (l'un des genres de la famille Macrodasysidae ; le cas des *Urodasys*, plus complexe, est traité indépendamment), et les Thaumastodermatidae ou est directement connecté aux gonades mâles (BALSAMO *et al.*, 1999). Cet organe est très postérieur dans des genres aussi différents que *Macrodasys* (où il est très développé ; du fait de sa longueur, sa partie antérieure atteint le niveau de la partie postérieure de l'organe frontal (cf. SCHMIDT, 1974). Selon le même auteur, il est postérieur et en est également topographiquement très proche (sans évidemment qu'il existe de communication entre eux), bien que moins développé, chez les *Planodasyidae* (voir ci-après), et les genres *Dactylopodola* ou *Cephalodasys*, relevant de trois familles distinctes. Enfin, la structure de l'organe caudal est variable selon les Gastrotriches, mais vu qu'elle n'a pas fait l'objet d'études exhaustives chez tous les taxons, je ne prendrai pas ici ce critère en considération (RUPPERT, 1991 ; KIENEKE *et al.*, 2008 ; GUIDI *et al.*, 2011, 2014). L'organe frontal précède immédiatement l'organe caudal, en position quasiment axiale, chez certaines *Tetranchyroderma* (HUMMON, 2011).

L'interprétation de ce qui semble être l'équivalent de l'organe caudal chez l'espèce décrite par FIZE (1973) sous le nom de *Cephalodasys palavensis* semble devoir demander confirmation : il est petit, circulaire, dorsal, pas complètement postérieur, tandis que l'organe frontal n'a pas été figuré (est-il absent, non observé, ou correspond-il en fait à l'organe frontal ?) ; quant aux jeunes individus figurés, ils ne sont accompagnés d'aucune échelle et les dimensions des tubes latéraux sembleraient excessives ; aussi des compléments d'information me paraissent-ils nécessaires sur ce taxon.

Remarque : En revanche, et en anticipant sur le paragraphe « Appareil génital femelle » ci-après, l'organe glandulaire appelé « réceptacle séminal » par les anciens



### Anatomie génitale des Macrodasysida

auteurs, est maintenant désigné comme « organe frontal » par les auteurs actuels, qui l'interprètent comme étant une véritable bourse copulatrice (RUPPERT & SHAW, 1977) et il appartiendrait donc en fait à l'appareil génital femelle - et non pas comme on l'avait auparavant supposé au tractus mâle -. Par analogie avec le cas précédent, les auteurs récents, tels RUPPERT & SHAW (1977) ont choisi de désigner cet organe sous un nom qui ne présume aucunement de la fonction, mais procède de sa situation topographique à l'intérieur du corps, celui d'« organe frontal ».

Les corrélations de l'organe caudal et de sa musculature varient selon les genres à l'intérieur d'une même famille et ne constituent donc pas un caractère discriminant constant pour une famille donnée (GUIDI *et al.*, 2014).

### 3. Les organes reproducteurs femelles selon les familles

#### *Organes reproducteurs et gamètes femelles*

##### *Généralités*

La fécondation est interne et probablement croisée (BALSAMO *et al.*, 1999). Les œufs mûrs sont entreposés dorsalement dans l'utérus. Un oviducte, dont il n'est pas sûr qu'il soit fonctionnel, ce qui demeure à confirmer, a été mis en évidence chez des Thaumastodermatidae (TEUCHERT, 1977 ; RUPPERT, 1978b). Un véritable pore génital femelle n'existerait apparemment que dans de très rares genres (RUPPERT, 1978b ; KIENEKE *et al.*, 2007) et n'est pas utilisé en tant qu'orifice de ponte, mais seulement lors de l'accouplement.

Selon les genres à l'intérieur d'une même famille, et même parfois selon les espèces à l'intérieur d'un même genre présumé, la croissance des œufs (REMANE, 1936, HUMMON, 1974c), qui se différencie au sein d'une (ou d'une paire de) masse germinative située dans une chambre latérale (HUMMON & HUMMON, 1983a) désignée sous le nom d'ovaire, s'effectue dans le même sens ou dans le sens opposé. L'ovaire ne serait qu'incomplètement recouvert par une enveloppe épithéliale (TEUCHERT, 1977) ; il est généralement pair, mais il peut être impair dans un certain nombre de cas (par exemple dans le genre *Mesodasys*, cf. FERRAGUTI & BALSAMO, 1994), en étant latéral ou dorsal.

Cette croissance a en effet lieu de l'avant vers l'arrière du corps chez les Lepidodasyidae et chez certaines des Cephalodasyidae : genres *Dolichodasys*, une partie des *Cephalodasys* (dont l'espèce signalée par RAO, 1981, sous le nom de *C. caudatus*), *Psammodasys* et certains *Paradasys* (*P. lineatus* de RAO, 1980) – cf. NAIDU & RAO, 2004, et RAO, 1980. Au contraire, chez les autres Cephalodasyidae (selon TODARO *et al.*, 2000 et HUMMON & TODARO, 2010), il s'effectue de l'arrière vers l'avant (genres *Mesodasys*, *Pleurodasys*, *Megadasys*, et selon la figure de NAIDU & RAO, 2004, chez l'espèce qu'ils désignent (voir plus loin) sous le nom de *Cephalodasys turbanelloides*). Les observations des auteurs sont donc parfois contradictoires et il est difficile d'admettre des programmations ontogénétiques aussi divergentes à l'intérieur d'un même genre. Cette croissance a aussi lieu en direction postéro-antérieure chez les familles Turbanellidae, Hummondasyidae, Xenodasyidae,

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

Dactylopodolidae – aussi bien chez les *Dactylopodola* que chez les *Dendrodasys*, deux genres que j’opposerai plus loin –, Redudasyidae, Lepidodasyidae, Macrodasysidae, Planodasyidae et Thaumastodermatidae. Chez les Chaetonotoïdes Multitubulatina, la croissance des œufs se déroule aussi de l’arrière vers l’avant.

Chez les Macrodasysidae, la croissance des œufs s’effectue également en direction de l’avant (cf. BOADEN, 1963 ; TODARO & LEASI, 2013) chez la plupart des espèces, mais elle se produit en sens inverse, de l’avant vers l’arrière chez *Macrodasys celticus* Hummon, 2008 (elle n’a pas été observée chez *M. plurosorus* et s’effectue vers l’avant chez *M. nobskaensis*, décrites dans le même travail). Comme dans les genres *Paradasys* et *Cephalodasys* chez les Cephalodasyidae, cette différence de pré-programmation anatomique et fonctionnelle, un sens opposé de croissance des œufs, différencie fondamentalement *M. celticus* et pourrait justifier, pour isoler ce taxon et mettre ses particularités en exergue, la création d’un nouveau genre, ou au moins d’un nouveau sous-genre. Une telle différence structurale exprime phénotypiquement deux situations antagonistes et inconciliables qui impliquent, indépendamment d’une convergence morphologique, une programmation ontogénétique différente. Pour un systématicien morphologiste strict et restrictif, ce caractère morphogénétique n’aura aucune importance, et il le négligera s’il ne lui passe pas inaperçu ; en revanche, pour un autre auteur, tout aussi bien anatomiste mais qui s’attachera également à la biologie du développement dans le cadre de la zoologie intégrative, ce caractère sera essentiel.

En définitive, une telle différence ontogénétique me semble de nature à justifier, dans chacun des trois genres précités, la création au moins de deux sous-genres, définis en fonction de la direction de la maturation des œufs, soit antéro-postérieure, soit postéro-antérieure. Je relève toutefois que le sens de croissance des œufs est parfois inconnu, comme chez certaines Macrodasysidae telles que *U. viviparus* ou *U. sp. 6* (cf. VALBONESI & LUPORINI, 1984) ; aussi ces taxons sont-ils insituables dans ce système.

Comme je l’ai mentionné par ailleurs, il peut n’exister (comme chez *Mesodasys adenotubulatus*) ni oviducte ni orifice de ponte, ni organe frontal, même si un ovaire impair est présent dorsalement, ainsi que deux testicules latéraux, ce qui peut suggérer l’existence d’une fécondation trans-épidermique et de la possibilité pour cette espèce de se situer dans une lignée évolutive régressive. La position systématique de ce taxon devrait selon moi faire l’objet d’études plus approfondies, étant donné qu’il se caractérise par une brièveté de la queue et une spiralisation inhabituellement développée des acrosomes des spermatozoïdes chez cette espèce (FREGNI *et al.*, 1999).

#### L’ovaire

Il convient en premier lieu de rappeler que le terme d’« ovaire » est peut-être inapproprié chez les Macrodasysidae, puisqu’il s’agirait plutôt (FISCHER, 1996) d’un épithélium germinatif ou d’un germarium sans lumière interne et dont les cellules germinales primitives se divisent pour donner naissance aux ovocytes. L’ensemble

### Anatomie génitale des Macrodasysida

de la structure est entouré d'une paroi, de structure différente de celle des Paucitubulatina, et serait parfois incomplète. Il peut avoir une disposition aberrante, par exemple chez *Dactylopodola baltica* où (en vue dorsale) celui des deux ovaires qui est situé à droite du corps s'étend et déborde vers le côté gauche (TEUCHERT, 1968) ; de ce fait, les œufs produits de chaque côté s'accumulent à gauche. FISCHER (1996) rappelle en outre dans ce même travail la diversité morphologique et structurale des types de spermatozoïdes selon les groupes de Gastrotriches, notamment en ce qui concerne l'acrosome, le nombre et la disposition des mitochondries et la forme du noyau, caractères plus significatifs que ceux concernant le flagelle.

Ces réserves étant faites, je continuerai dans la suite de ce texte à utiliser le terme traditionnel d'« ovaire ». L'ovaire constitue un critère systématique essentiel. Il est généralement postérieur ; chez la seule famille des Hummondasysidae les ovaires sont antérieurs. L'ovaire se prolonge vers l'avant par un oviducte (sauf chez les Lepidodasysidae et les Planodasysidae décrites ; cet oviducte a rarement fait l'objet de descriptions dans la littérature). L'ovaire est généralement pair (Macrodasysidae, Redudasysidae, etc.), et apparemment aussi chez les Redudasysidae ; chez les Thaumastodermatinae et certains *Urodasys*, il est impair (HUMMON, 1974c), de même que chez quelques *Diplodasys* et *Macrodasys*. Il peut même être contigu à l'organe frontal (cf. TODARO & LEASI, 2013, chez *Macrodasys ommatus*, espèce par ailleurs munie de photorécepteurs céphaliques) ou situé à distance. Il est impair dans la sous-famille des Thaumastodermatinae et situé sur l'un des côtés du corps, le plus souvent à droite (en observation dorsale), parfois à gauche ; un tel déplacement est probablement dû à une cause mécanique, afin d'occuper un espace resté libre à l'intérieur du corps par suite de la régression de l'ovaire situé du même côté ; selon RUPPERT & SHAW (1977), *Dolichodasys carolinensis* (Famille Macrodasysidae) ne posséderait qu'un seul ovaire, latéral, contrairement aux autres genres de la même famille.

L'ovaire est dorsal et impair chez les Lepidodasysidae. Il en est de même chez les Dactylopodolidae (KIENEKE *et al.*, 2008) et directement connecté avec l'utérus ; toutefois, les ovaires sont pairs (HUMMON, 2011) chez *Dactylopoda agadasys* (une espèce qui ne présente d'ailleurs pas l'habitus habituel du genre *Dactylopodola*, en différant en particulier par sa morphologie céphalique, et qui devrait peut être trouver place dans un autre genre). Les deux gonades polarisées des Xenodasysidae comporteraient chacune une partie antérieure mâle et une partie postérieure femelle ; cette gonade serait même impaire dans l'espèce présumée vivipare *Chordodasypis antennatus*, ce qui serait à l'origine du déplacement observé de l'organe antérieur vers la droite. L'oviducte (au sens strict du terme – il a été redéfini par KIENEKE *et al.* (2008), comme un conduit typique d'évacuation des gamètes et non comme un compartiment de l'ovaire) peut être très allongé, comme c'est le cas chez les Thaumastodermatidae. Il débouche dorsalement dans l'utérus chez les Turbanellidae, les oviductes se réunissant sur la ligne médiane postérieurement aux testicules. KIENEKE & SCHMIDT-RHAESA (2014) mentionnent que l'extrémité antérieure de l'utérus est parfois renflé en ampoule pédonculée, qui semble en être une différenciation, et qui présente à son extrémité le pore génital femelle ; ils ont donné à la

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

région proximale le nom de cervix et à la région en ampoule celui de rosette ; cette structure est présumée être un organe de capture des spermatozoïdes ou de sortie des œufs présente au moins chez certains genres. Pourrait-il constituer aussi un caractère systématique ?

#### *L'organe frontal*

Ainsi que je l'ai rappelé ci-dessus, cet organe autrefois interprété comme appartenant au tractus génital mâle est maintenant considéré comme faisant partie de l'appareil génital femelle ; il est peut-être issu de l'utérus (KIENEKE *et al.*, 2008). Souvent piriforme ou en forme de boudin, il s'ouvre par un orifice, dont l'emplacement semble être constant et indépendant du site de la copulation, mais il est en fait inconnu dans un certain nombre de cas. Il est souvent dorso-latéral, et peut aussi présenter un pore interne de connexion avec l'ovocyte le plus mûr. Il semble fonctionner à la fois comme une bourse copulatrice et comme un réceptacle séminal.

Chez les Cephalodasyidae, il peut cependant manquer chez au moins certaines espèces des *Cephalodasys* (SCHMIDT, 1974) et probablement tous les *Mesodasys* (FREGNI *et al.*, 1999) ; il est au contraire présent et situé en position strictement médio-dorsale, soit aux deux tiers de la longueur du corps en partant de l'avant chez une partie des *Paradasys* ainsi que dans le genre *Psammodasys*, soit il est terminal et juste antérieur à l'organe caudal chez les autres espèces de *Paradasys* (ce genre serait-il hétérogène ?) et les *Cephalodasys*. Chez les *Psammodasys*, il possède des parois assez minces, ses contours arrondis et il n'est visible (RUPPERT, 1978 ; d'HONDT, obs. pers.) que quand il contient ostensiblement des spermatozoïdes comme c'est aussi le cas chez les Turbanellidae. Dans la plupart des cas, les contours de l'organe frontal (et parfois aussi ceux de l'organe caudal) sont sinueux, mais sa paroi épithéliale est fine est non ostensiblement musculeuse – contrairement à celle de l'organe caudal. D'une façon générale chez les Macrodasyida, ces deux organes sont souvent opposés, chacun étant placé d'un seul côté du corps mais avec un certain décalage l'un par rapport à l'autre ; ceci contrairement à ce que l'on observe chez les *Psammodasys* où, rappelons-le, l'organe frontal est médio-dorsal. Chez *P. turbanelloides*, il est volumineux et presque circulaire ; chez cette espèce (d'HONDT, 1967) il occupe toute la largeur du corps.

L'organe frontal et l'organe caudal peuvent être proportionnellement très allongés, la partie antérieure de l'organe caudal pouvant atteindre le niveau la région postérieure de l'organe frontal, et ils peuvent occuper à eux deux presque la moitié de la longueur totale du corps, tout comme aussi parfois dans le genre *Macrodasys*, comme par exemple chez *M. ommatus* (TODARO & LEASI, 2013). Chez d'autres espèces (SCHMIDT, 1974), la région antérieure de l'organe caudal s'étend parallèlement, mais de l'autre côté du corps, à la région postérieure de l'organe frontal.

Selon REMANE (1927), il semble que l'organe frontal soit juste antérieur à l'organe caudal chez *Dactylopodola typhle*, qu'ils seraient donc tous deux présents et latéraux, et que chacun occuperait l'un des deux cotés du corps. Cependant, selon KIENEKE *et al.* (2008), l'organe frontal paraîtrait faire défaut chez cette même

### Anatomie génitale des *Macrodasys*

*Dactylopodola typhle* – sans qu’il soit exclu qu’il puisse être présent chez d’autres espèces du même genre. Chez *Dendrodasys*, autre genre de la famille Dactylopodolidae, il semblerait également absent. Il existe toujours chez les Macrodasysidae. L’organe frontal est présent mais réduit, situé en position assez antérieure, chez les Turbanellidae. Il est situé dorsalement à l’intestin et muni d’un pore frontal axial chez les Hummondasysidae. Il est postérieur et situé juste en avant de l’organe caudal chez les Planodasysidae, les Lepidodasysidae et les Thaumastodermatidae. Sa situation varie selon les genres chez les Cephalodasysidae : comme j’y reviendrai plus loin, il est antérieur, médio-dorsal, très élargi et presque circulaire, distant de l’organe caudal chez les *Psammodasys*, tandis qu’il est latéral, postérieur et allongé, précédant juste l’organe caudal, chez les *Cephalodasys*. Dans le cas des Xenodasysidae, l’organe frontal existe et est décalé du côté gauche ; il s’ouvre à l’extérieur par un pore latéral (cf. travaux de RIEGER *et al.*, 1974 ; RUPPERT & SHAW, 1977 ; RUPPERT, 1978a & b, 1991). Dans tous les cas, c’est une structure épithéliale dépourvue de musculature.

L’organe frontal, lorsqu’il est présent, possède un pore externe dorsal (plusieurs chez les *Macrodasys* selon RUPPERT, 1978a). Il pourrait être absent chez les macrodasysoïdes considérés les plus primitifs, tels les Dactylopodolidae (KIENEKE *et al.*, 2008), mais sa présence n’est pas toujours évidente ; il n’est pas connecté aux testicules ((BALSAMO *et al.*, 1999). Le pore de l’organe frontal semble avoir un emplacement différent selon les genres indépendamment des familles (KIENEKE & SCHMIDT-RHAESA, 2014).

#### 4. Appareil reproducteur et stylets copulateurs chez les *Urodasys*

##### *Remarque préliminaire*

Il est toujours prématuré de déduire la généralisation d’un phénomène biologique, observé sur une espèce, à l’ensemble d’un taxon supra-spécifique ou de rang taxinomique plus élevé à laquelle elle appartient. Pour argumenter et faire accepter leur idée d’invalidation du genre *Psammodasys* (Famille Cephalodasysidae) qu’ils défendent depuis un certain nombre d’années, HUMMON & TODARO (2010) ont fait référence aux résultats d’observations faites sur le genre *Urodasys* Remane 1926, appartenant à une famille différente (Macrodasysidae), et qu’ils généralisent aux Cephalodasysidae. Certes, une telle hypothèse ne serait pas illogique en soi ; mais la réalité semble différente. Postuler sur de tels arguments, en faisant référence aux *Urodasys*, que les *Psammodasys* se situent à l’intérieur de la variabilité intragénérique des *Cephalodasys*, que l’emplacement de l’« organe antérieur » dans le corps varie graduellement à l’intérieur du genre, et par suite que son emplacement se situerait selon les espèces sur un même gradient de variabilité intragénérique à l’intérieur des *Cephalodasys*, est contestable. En effet, les *Urodasys*, certes ne constituent pas eux-mêmes un taxon homogène, mais leur variabilité est de nature différente. Chez les *Cephalodasys-Psammodasys*, c’est l’emplacement même des organes qui est concerné et qui diffère selon les genres, tandis que chez les *Urodasys* ce sont telle ou telle des parties du système reproducteur qui sont plus ou moins régressées chez cer-

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

taines des espèces par comparaison à d'autres, mais elles conservent leur emplacement. Les arguments invoqués ne sont pas de même nature et il ne me paraît pas recevable d'appuyer une telle argumentation sur une comparaison du cas des *Psammodasys* avec celui des *Urodasys*. J'y reviendrai ultérieurement, et pour la clarté de l'exposé j'aborderai ici la situation du genre *Urodasys* avant d'aborder celle des *Psammodasys*.

Le genre *Urodasys* occupe en effet une situation très particulière au sein des Gastrotriches Macrodasysida, en raison de son hétérogénéité, l'armature génitale des espèces permettant de les rassembler en deux groupes distincts et sans espèce de transition, qui me semblent donc correspondre à deux entités systématiques naturelles. En fait, ce genre a été défini à l'origine par REMANE (1926) sur des critères de morphologie externe, qui auraient pu être interprétés comme significatifs si on ne prenait pas en considération l'anatomie, mais qui s'avèrent dans le cas présent insuffisants si on se réfère à l'anatomie génitale ; ce qui confirme le danger des généralisations trop rapides. Les espèces d'« *Urodasys* » définies ultérieurement ont été incluses sans tenir compte de la diversité des appareils copulateurs et il me paraît logique que soit discutée la dissociation potentielle de ce genre en deux sous-genres distincts. Un argument en faveur de cette scission des « *Urodasys* » en deux groupes naturels repose également sur d'autres arguments que simplement anatomiques puisqu'ils expriment une pré-programmation ontogénétique affectant la gamétogenèse femelle, et la confortent. Ce sont essentiellement ces arguments ontogénétiques, qui seront développés plus loin dans le paragraphe « Organogenèse femelle », qui pourraient justifier selon moi la partition des *Urodasys* en deux sous-genres ; en effet le caractère « nombre de testicules » n'est pas significatif à lui seul, les espèces considérées pouvant constituer une lignée évolutive.

Selon la définition des *Urodasys*, le corps se prolonge par un fin rétrécissement caudal d'une longueur au moins supérieure à celle de la moitié du corps. La distribution des tubes adhésifs latéraux (souvent peu nombreux) est dissymétrique d'un côté à l'autre du corps ; ces tubes sont plus nombreux sur le prolongement caudal que sur le corps ; la tête n'est pas séparée du corps par une constriction ou un cou. Mais cette distinction sur la base de critères morphologiques n'est-elle sans doute pas suffisante, et faudrait-il prendre davantage en compte les caractères anatomiques.

Il faut souligner à ce propos l'intérêt de la récente publication d'ATHERTON & HOCHBERG (2014) qui inclut une analyse cladistique portant sur 33 échantillons dont 7 espèces d'*Urodasys*. Ils confortent dans ce travail, grâce des arguments apportés par l'emploi de l'outil moléculaire, l'hypothèse bien étayée de la diphylie des *Urodasys* proposée par FREGNI *et al.* (1999).

Je ne prendrai pas en compte ici un certain nombre d'espèces insuffisamment connues (SCHÖPFER-STERRER, 1974).

**a) Les stylets copulateurs**

Parmi ces espèces, les unes sont caractérisées par un stylet copulateur cuticularisé très visible, de forme spécifique pour chaque espèce et plus ou moins dévelop-

### Anatomie génitale des *Macrodasyida*

pé, les autres en étant dépourvues. Il semble que les espèces se situent sur une série évolutive se caractérisant par une réduction des testicules (je me limiterai, dans la liste ci-après, aux espèces nommées) :

– Stylet copulateur présent : *U. elongatus* Renaud-Mornant, 1969, *U. cornustylis* Schöpfer-Sterrerr, 1974, *U. spirostylis* Schöpfer-Sterrerr, 1974, *U. calicostylis* Schöpfer-Sterrerr, 1974, *U. remostylis* Schöpfer-Sterrerr, 1974, *U. bucinastylis* Fregni et al., 1999, *U. acanthostylis* Fregni et al., 1998, *U. uncinostylis* Fregni et al., 1998, *U. toxostylis* Hummon, 1911, *U. poculostylis* Atherton, 2014.

N. B. Selon ATHERTON & HOCHBERG (2014), il n'existe ni testicule ni organe caudal chez un *Urodasys* sp., qui est par ailleurs avec *U. poculostylis* la seule espèce à élaborer un spermatophore. ATHERTON (2014) interprète ce fait comme procédant d'une plésiomorphie, hypothèse qui est plausible ; pour moi, il pourrait être la réapparition d'un caractère atavique.

– Stylet copulateur absent : *U. mirabilis* Remane, 1926, *U. apuliensis* Fregni et al., 1999, *U. viviparus* Wilke, 1954, *U. anorektoxys* Todaro et al., 2000, et apparemment *U. elongatus* Renaud-Mornant, 1969.

Chez *U. viviparus*, espèce vivipare notamment méditerranéenne et des Maldives (sans localité intermédiaire actuellement connue – est-ce bien génétiquement le même taxon ?), il semble ne pas exister de testicules (WILKE, 1954 ; GERLACH, 1961), ce qui signifierait *de facto* une reproduction parthénogénétique la seule actuellement connue dans ce genre), soit, après un début de différenciation préalable, une régression des gonades mâles au cours de la morphogenèse, soit simplement en raison de leur non-formation ontogénétiquement préprogrammée. Toutefois RAO (2004) mentionne avoir observé des testicules et des ovaires pairs (qu'il ne figure pas, mais il n'y a aucune raison de ne pas lui faire confiance) chez la population des Indes qu'il a rattachée à cette même espèce, puisqu'elle est également vivipare ; il serait intéressant de vérifier s'il s'agit bien de la même espèce.

Remarque : JOUK *et al.* (1992) ont proposé, à mon avis avec juste raison, la mise en synonymie que j'avais personnellement déjà envisagée (inédit) d'*U. roscoffensis* et de *U. mirabilis*, le premier taxon cité pouvant être un individu de plus petite taille bien que sexuellement mûr. Par ailleurs, le pharynx de *U. roscoffensis* est proportionnellement plus long, par comparaison, que celui de *U. mirabilis* ; or la croissance d'un *Macrodasyoide* se traduit par un allongement de la partie postérieure du corps ; *de facto*, un plus grand individu présentera un pharynx proportionnellement plus court par rapport à la dimension de l'intestin qu'un individu de plus petite taille.

Le genre *Urodasys* correspond donc en apparence à une mosaïque de caractères à combinaisons multiples entre la présence de 2, 1 ou 0 testicules, la présence ou l'absence de stylets copulateurs (par ailleurs de différents types), l'existence ou non d'un organe caudal (corrélé ou non à la présence de testicules), la présence ou non de l'organe frontal (dont le défaut pourrait être un caractère associé à la disparition complète des testicules). FREGNI *et al.* (1999) ont proposé une reconstitution hypothétique séduisante, selon deux voies évolutives parallèles, de la phylogénie de ce genre. Le point de départ de son évolution pourrait être une forme ancestrale à deux

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

gonades mâles et deux gonades femelles présentant fondamentalement les organes frontal et caudal ; le terme de cette évolution serait la disparition totale des gonades mâles et des organes frontal et caudal, corrélée avec l'apparition d'une reproduction parthénogénétique. Les auteurs appuient leur argumentation sur le fait que la morphologie du stylet copulateur est identique chez certaines espèces ayant aussi bien perdu les deux que conservé un seul testicule, et ayant conservé ou perdu leur organe frontal, sans se situer dans une même lignée phylogénétique.

#### *b) Autres corrélations*

Il semble n'exister aucune corrélation entre la présence d'un organe sensoriel latéro-céphalique pair, désigné par les auteurs anglophones sous le nom de « piston pit », et l'appareil reproducteur (testicules pairs, impairs ou absents, avec présence ou non de stylets copulateurs). Les espèces pourraient donc se situer sur une série évolutive dont *U. viviparus* (forme typique) serait le terme, mais le genre *Urodasys* correspondrait plus vraisemblablement à différentes mosaïques de caractères, reposant sur leurs diverses combinaisons génétiques possibles entre ces différents caractères phénotypiques qui s'exprimeraient alors de façon différentielle. Toutefois (selon REMANE, 1924), il ne serait pas impossible qu'il se produise une régression d'un ou de deux testicules avec l'avancée en âge, ce qui pourrait signifier que ce caractère n'aurait pas toujours, en fait, de signification systématique.

N.B. La possession d'un stylet copulateur n'est pas l'apanage exclusif des *Urodasys*, mais on en observe aussi chez des espèces particulières et peu nombreuses appartenant à d'autres genres : *Hemidasys agaso* et *Platydasys styliferus* (Thaumastodermatidae), *Macrodasys affinis* (Macrodasyidae), sans doute suite à un phénomène de convergence encore inexplicable apparu indépendamment dans plusieurs lignées.

ATHERTON & HOCHBERG (1992) ont décrit une nouvelle espèce de *Tetranchyroderma*, *T. bronchostylus*, dans laquelle s'est différencié à l'intérieur de l'organe caudal un conduit colonnaire sclérifié et axial, délimité par un fourreau musculéux et renforcé à son extrémité postérieure. ATHERTON (2014) a par ailleurs décrit chez *Urodasys poculostylis* (espèce à 2 ovaires, un testicule) un organe caudal complexe et constitué de deux bulbes ; l'un renferme un stylet cuticularisé et cupuliforme, l'autre étant glandulaire, tous deux étant connectés par un canal. De telles structures sont uniques dans les genres concernés et peuvent représenter des apomorphies.

#### **5. Un problème controversé : *Cephalodasys* versus *Psammodasys***

BOADEN (1976), THANE-FENCHEL (1970) et d'HONDT (1967, 1970, 1974) ont reconnu que deux espèces attribuées par BOADEN (1960, 1963) au genre *Paradasys*, *P. turbanelloides* et *P. cambriensis*, appartenaient probablement à un genre autre que celui dans lequel elles avaient été placées, en raison de différences ostensibles que leur anatomie génitale présente avec celle des *Cephalodasys*, sans qu'il existe (il n'en existe toujours pas actuellement) d'espèce de transition, et auxquelles d'HONDT (1971) avait attribué le nom générique de *Psammodasys*, mais



### Anatomie génitale des *Macrodasys*

sans avoir la possibilité d'en publier immédiatement la diagnose en raison de contraintes professionnelles ; celle-ci n'a été publiée qu'en 1974 ; ce nom est donc resté temporairement comme *incertae sedis*.

La discussion de la validité ou non du genre *Psammodasys* repose sur un problème de fond qui dépasse la simple interprétation systématique d'une différence anatomique. Elle illustre profondément deux attitudes distinctes dans le travail d'un systématiseur, matérialisées par deux postures dans la conception de sa tâche. Selon l'une de ces conceptions, qui est la mienne, deux groupes d'espèces morphologiquement proches mais se différenciant l'un de l'autre par des différences anatomiques ostensibles et constantes, sans qu'il existe d'espèces intermédiaires ou de transition entre ces deux groupes (et sans qu'une espèce ne soit pas un stade de croissance d'une autre), doivent raisonnablement être définis comme appartenir à deux genres différents. Selon l'autre conception, telle qu'on peut la déduire à partir des prises de position de HUMMON et TODARO (2010), un genre doit plutôt se concevoir avec une large variabilité potentielle des critères ; ces auteurs admettent un jeu de multiples combinaisons et une large variabilité des caractères discriminants, qu'il comporte (en cela je suis d'accord) ou non (ce que je conteste), d'une part des espèces de transition, mais aussi par ailleurs des espèces incomplètement définies, supposées affines ; et qu'on ne pourrait donc inclure dans un genre plutôt que dans un autre que si elles avaient été correctement décrites. En l'absence de caractères discriminatifs suffisants, cette attitude présente l'avantage de permettre de les réunir en un même genre, en fonction d'une ressemblance apparente et en spéculant sur l'existence éventuelle d'espèces intermédiaires (même si elles n'ont jamais été observées et peuvent même ne pas y exister). Au final cette attitude permet de ranger dans un même genre tout un ensemble présumé d'espèces (et de genres pré-existants), celles qui ont été correctement décrites comme celles qui l'ont été incomplètement voire sommairement, permettant de n'avoir plus ainsi à disposer que d'un petit nombre de genres, même s'ils doivent se révéler hétérogènes ou artificiels. Et en mettant ainsi par la même occasion en synonymie des genres bien étayés définis par des collègues.

Regrouper les *Cephalodasys* et les *Psammodasys* en un même genre, comme l'ont fait JOURK *et al.* (1992) sans le discuter ni le justifier, ni même citer d'éventuelles références bibliographiques antérieures, ce qui est pour le moins hâtif, me paraît en toute objectivité représenter surtout une solution de facilité, puisqu'elle permet de réunir suite à de simples présomptions des espèces incomplètement décrites, simplement sur la foi de quelques ressemblances apparentes. Ceci permet « élégamment » à leur descripteur d'éviter le problème de leur appartenance générique posé par l'insuffisance de leurs descriptions respectives, et ainsi de ne pas avoir à créer des *species inquirenda*. Plus un genre sera imprécis et plus il sera alors défini sur des caractères « souples » ou sujets à une large variabilité, et plus il sera dès lors facile de « tricher » en y intégrant des espèces dont certains des caractères diagnostiques précis n'auront pas été observés.

Un auteur procédant ainsi pourra alors nommer et multiplier sans discussion le nombre des taxons qu'il aura lui-même décrits et de les inclure de façon apparem-

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

ment précise dans la classification, sans avoir à se préoccuper du fait qu'ils présentent par ailleurs des différences significatives et en en faisant abstraction. En agissant de cette façon, qui peut ainsi s'avérer aléatoire, on peut regrouper artificiellement certaines espèces qu'une étude plus approfondie aurait conduit à séparer et à ranger dans des taxons supra-spécifiques distincts. Créer des genres trop vastes et aux contours, soit trop imprécis, soit trop mouvants, ne me paraît pas sérieux. Ainsi, par exemple, aucune observation n'a-t-elle été réalisée sur *Cephalodasys hadrosomus* Hummon *et al.*, 1993 : le considérer comme un « *Cephalodasys* » sans savoir s'il a réellement l'anatomie génitale d'un *Cephalodasys* ou plutôt celle d'un *Psammodasys* est donc un moyen discret, sinon « cryptique » – et dans une certaine mesure, sournois – de résoudre un problème... et d'être le créateur d'une espèce supplémentaire.

Il est par ailleurs facile, mais sans doute un peu téméraire et hasardeux de la part d'un chercheur, d'élaborer une théorie visant à généraliser un fait à l'ensemble d'un taxon donné, et lui étendant des considérations, même valables, fondées sur des connaissances acquises sur un autre et seul taxon ; à plus forte raison si ce dernier en est phylogénétiquement éloigné à l'intérieur du même phylum. Ceci revient à extrapoler sans preuve un cas particulier, inhabituel ou isolé en le généralisant hâtivement à l'ensemble d'un taxon. Indépendamment des autres motivations d'une telle attitude, et même si elle n'est défendue que pour ne pas se déjuger par rapport à une prise de position antérieure, elle nécessite de faire preuve de beaucoup de circonspection. Spéculer sans preuve concrète que l'on pourra un jour trouver un taxon intermédiaire entre deux genres est, certes, tout à fait plausible, de même qu'il est tout à fait possible qu'il n'en existe pas et qu'il n'en a existé aucun. Aussi, fonder une conclusion sur cette hypothèse tout à fait gratuite me semble manquer de rigueur et ne me paraît pas relever d'une démarche scientifique.

#### a) Rappel des espèces

D'un point de vue pratique, le genre *Cephalodasys* tel que le conçoivent HUMMON & TODARO (2010), comporterait les espèces suivantes :

- *C. cambriensis* (Boaden, 1963). Testicule pair. Organe frontal axial situé aux deux tiers de la longueur de l'intestin, organe caudal postérieur à droite. Croissance des œufs de l'avant vers l'arrière ;
- *C. caudatus* Rao, 1981. Deux canaux déférents pairs se dirigent vers l'arrière et relient les testicules, pairs, à l'organe caudal. L'organe frontal est juste antérieur à l'organe caudal. Croissance des œufs de l'avant vers l'arrière ;
- *C. dolichosomus* Hummon, 2011. Canaux déférents, organes frontal et caudal non observés. Ovaires pairs. Croissance des œufs de l'avant vers l'arrière ;
- *C. hadrosomus* Hummon *et al.*, 1993. Nous ne disposons d'aucune information sur son anatomie génitale. Seul l'œuf est figuré. Il présente simultanément des caractères de *Paradasys* (corps élargi sans tubes latéraux) et de *Cephalodasys-Psammodasys* (présence de glandes épidermiques) ; mais les auteurs ne discutent en rien les caractères leur ayant permis d'opter pour l'attribution cette espèce à l'un de ces deux genres plutôt qu'à l'autre ;

### Anatomie génitale des *Macrodasys*

- *C. interinsularis* Kieneke, Schmidt-Rhaesa & Hochberg, 2015. Organe frontal très postérieur et situé sur le côté gauche du corps, organe caudal absent. Testicules pairs, canaux déférents courts. Sens de croissance des œufs de l'avant vers l'arrière. Remarque : L'interprétation comme organe frontal, par les auteurs, de l'unique organe accessoire observé, est justifiée par le fait que sa lumière renferme des structures filamenteuses qui sont selon toute vraisemblance des spermatozoïdes, et parce qu'il présente un pore vers l'extérieur ;
- *C. littoralis* Renaud-Debyser, 1964 (orthographié « Debisser » par HUMMON & TODARO (2010), p. 4, ligne 10). Provenance : Arcachon (France). Sens de croissance des œufs : de l'avant vers l'arrière, organe frontal juste antérieur à l'organe caudal. Testicules et canaux déférents inconnus ;
- *C. littoralis* Renaud-Debyser, 1964 (*sensu* RUPPERT, 1977). Provenance : Caroline du Nord, USA). Sens de croissance des œufs et organe frontal non observés, organe postérieur présent. Son appartenance à la même espèce que la précédente est à confirmer ;
- *C. maximus* Remane, 1926. Deux canaux déférents pairs relient les testicules, pairs, à l'organe caudal. L'organe frontal est juste antérieur à l'organe caudal ; ils sont axiaux et situés à l'arrière du corps. La croissance des œufs s'effectue de l'avant vers l'arrière (REMANE, 1936) ;
- *C. miniceraus* Hummon, 1974. Aucune information sur l'anatomie génitale ;
- *C. pacificus* Schmidt, 1974. Organe caudal présent, organe frontal non observé (ou absent, ce qui semble moins probable). Croissance des œufs de l'avant vers l'arrière ;
- *C. palavensis* Fize, 1963. Œuf observé (et figuré anormalement comprimé latéro-latéralement : l'animal figuré est-il comprimé entre lame et lamelle ?), mais aucune information sur la direction de sa croissance ; testicules pairs sans discontinuité de diamètre avec les canaux déférents qui en paraissent se rétrécir graduellement. Une minuscule structure presque médio-dorsale (à peine décalé vers la droite) circulaire et très postérieure que l'auteur qualifie de « réceptacle séminal » et dont l'aspect rappelle plus un organe frontal qu'un organe caudal. Cette espèce à redécrire avant toute interprétation, mais est également à interpréter à la lumière de la description de *C. interinsularis* (voir plus loin) ;
- *C. saegailus* Hummon, 2011. Mêmes remarques que pour *C. dolichosomus* ;
- *C. swedmarki* Hummon, 2008. Œuf observé (en position anormalement postérieure) ; absence d'informations sur l'anatomie génitale, ce qui a conduit le descripteur à proposer une reproduction parthénogénétique, qui reste à confirmer ;
- *C. turbanelloides* (Boaden, 1960). Œuf observé, testicules pairs latéraux à l'intestin, organe frontal axial aux 2/3 de la longueur de l'intestin, organe caudal postérieur placé à droite. Croissance des œufs de l'avant vers l'arrière.

Commentaires : L'organe caudal (ou supposé être) est absent chez *C. pacificus*, et c'est l'emplacement de l'organe frontal qui suggère son classement parmi les *Cephalodasys*. On ignore complètement l'anatomie de *C. miniceraus* dont la place dans les *Cephalodasys*, bien que probable, est néanmoins subjective.

L'un des deux organes n'est pas figuré et pourrait manquer chez *C. palavensis*, dont la figure est ambiguë, puisqu'il n'est pas possible de savoir indiscutablement lequel. Cette espèce demande à être ré-étudiée et redécrite pour que l'on puisse établir

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

à quoi (organe frontal ? organe caudal ?) correspond le minuscule « réceptacle séminal » arrondi figuré par l'auteur peu avant la fin de l'extrémité de l'intestin. Toutefois, la description récente et très détaillée d'une nouvelle espèce des Bahamas, *C. interinsularis*, qui constitue l'exemple-type des descriptions approfondies telles qu'elles devraient actuellement être énoncées, interpelle en ce sens qu'elle permet de considérer sous un jour différent le cas de *C. palavensis*. Toutes deux présentent la particularité de présenter des canaux déférents débouchant à la mi-longueur de l'intestin ou un peu plus antérieurement (donc loin de l'organe « accessoire » terminal – sans préjuger ici de ce qu'il est frontal ou caudal), sans connexion avec cet organe « accessoire », lequel est de forme inhabituellement arrondie et de petite taille. Bien qu'il se situe sur le côté gauche du corps (contrairement aux *Cephalodasys* où il est axial) et dans la partie tout à fait postérieure du corps, l'orifice des canaux déférents est très inhabituellement éloigné de son emplacement habituel chez les vrais *Cephalodasys*, près de l'organe caudal. Quant à l'organe frontal, existe-t-il ou non, et dans l'affirmative n'est-il visible (comme chez les *Psammodasys*) que chez les individus ovigères ? Cette organisation est originale aussi bien du point de vue structural que fonctionnel, ne correspond ni à celle des *Cephalodasys* ni à celle des *Psammodasys*, et pourrait justifier après confirmation la création d'un nouveau d'un nouveau genre (ce qui est mon opinion : voir plus loin). Ces deux espèces ne présentent toutefois pas l'anatomie caractéristique des *Cephalodasys*. Il serait, en premier lieu, utile de savoir si l'organe annexe présent chez les espèces *palavensis* et *interinsularis* leur est homologue.

**b) Essai de clarification et cas douteux**

Il est aisé de classer ces différentes espèces en deux groupes distincts entre lesquels il n'existe aucune espèce intermédiaire ou de transition, qui s'opposent par la situation topographique de l'organe frontal à l'intérieur du corps de l'animal, ce qui témoigne d'une ontogenèse différente :

– le groupe 1, regroupant *C. caudatus*, *C. littoralis* (Arcachon), *C. maximus* et *C. pacificus* (j'y intègre le *C. littoralis* européen en faisant confiance à la figure originale jointe à la description de l'auteur, qui situe les organes frontal et caudal à la suite l'un de l'autre à l'arrière du corps ; en effet, la morphologie de *C. littoralis* est quasiment identique – avec seulement un cou plus marqué – à celle d'un individu immature de *P. turbanelloides*). Ce groupe 1 est ubiquiste et correspond typiquement au genre *Cephalodasys* tel qu'il a été défini par REMANE (1926) en référence à son espèce-type *C. maximus* ;

– le groupe 2 regroupe au moins deux espèces, originellement décrites comme des *Paradasys* dont elles diffèrent par l'absence de tubulures latérales et un corps plus aplati, qui ont effectivement une morphologie sensiblement proche de celle des *Cephalodasys*, mais qui s'en différencie anatomiquement par l'éloignement des deux organes, frontal et caudal ; ce dernier étant localisé tout à fait à l'arrière du corps, tandis que l'organe frontal se situe aux deux tiers de la longueur de l'intestin en allant vers l'arrière. Ces deux espèces ont justifié la création d'un nouveau genre, *Psammodasys* d'Hondt, 1974 (*nomen nudum in* d'HONDT, 1970 et 1971 – un long

### Anatomie génitale des *Macrodasys*

séjour hors de France et sans la bibliographie correspondante n'ayant pas permis à l'auteur d'en publier immédiatement la description). Par ailleurs, si l'organe caudal est latéral, musculéux et de forme allongée dans les deux genres, l'organe frontal est médio-dorsal, large, arrondi et à paroi d'apparence épithéliale chez les *Psammodasys*, alors qu'il est allongé, étroit, cylindrique et latéral – mais jamais axial – et à paroi apparemment plus épaisse chez les *Cephalodasys*. Sans doute les deux genres sont-ils phylogénétiquement proches et peut-être ont-ils divergé assez récemment au cours de l'évolution, mais ils sont indéniablement distincts.

N.B. : BOADEN (1976) a re-mentionné, sous le nom générique de *Cephalodasys*, les deux espèces qu'il avait décrites quelques années plus tôt comme des *Paradasys*, *P. turbanelloides* et *P. cambriensis*, mais ce serait probablement tronquer cette information que de supposer qu'il a cautionné ou admis leur transfert dans ce genre en toute connaissance de cause. En effet, la consultation de ce travail de BOADEN (1976) montre qu'il ne cite aucunement le nom générique de *Psammodasys* dans son article ; on peut alors se demander s'il avait eu (ou non) connaissance à l'époque de la création et de la définition (deux ans auparavant) et de ce taxon et, par suite, s'il connaissait le détail des caractères discriminatifs du genre *Psammodasys*. Si ce n'est effectivement pas le cas, il ne disposait indéniablement pas de tous les éléments comparatifs lui permettant de faire son choix en toute objectivité. En fait, Boaden se contente simplement dans ce travail de re-citer son *Paradasys turbanelloides* sous le nouveau nom de « *Cephalodasys turbanelloides* (Boaden) », mais donc sans accompagner ce changement de genre par une argumentation ou une discussion des motifs pour lesquels il estime devoir transférer ces deux espèces dans les *Cephalodasys* plutôt que parmi les *Psammodasys*. La référence de la description de ce dernier genre n'est d'ailleurs pas mentionnée dans sa bibliographie. Il est donc hautement vraisemblable que Boaden n'en ait pas été informé de la création du genre *Psammodasys* et qu'il ait donc classé de toute bonne foi, sans aucunement vouloir faire une rétention d'informations, son espèce dans le genre *Cephalodasys* et sans se poser de question.

Par ailleurs, Il ne semble pas que l'anatomie génitale de l'espèce américaine décrite par TODARO *et al.* (1995) sous le nom de *Cephalodasys turbanelloides* ait été décrite et, dans l'ignorance, il n'est pas sûr qu'il s'agisse de la même espèce qu'en Europe ; ou qu'il s'agisse de deux morphospecies cryptiques et/ou génétiquement différentes, voire même d'espèces ressemblantes mais d'une anatomie réellement différente. Certes, il existe plusieurs espèces de Gastrotriches apparemment ubiquistes. Toutefois, de chaque côté de l'Atlantique, sur les rives américaine et européenne, il a été mis en évidence l'existence d'espèces presque identiques, ne se différenciant que par des caractères ténus, mais stables (HUMMON, 2009). L'illustration publiée par TODARO *et al.* (2000) ne semble pas être une figure originale, mais est une reproduction avec de légères modifications de celle de BOADEN (1960) ; s'agit-il de la même espèce que celle trouvée par HUMMON (1974d) dans l'aire géographique Massachusetts-New-York ? D'ailleurs, même si les individus des populations européennes et américaines étaient morphologiquement et anatomiquement identiques en tous points, cela ne signifierait pas automatiquement qu'elles soient monospécifiques,

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

dans l'ignorance de leur interfécondabilité potentielle et tant que le critère mixiologique n'a pas été contrôlé ; dans ce cas, elles constitueraient un complexe d'espèces cryptiques dont l'existence serait alors légitimée par la largeur de la barrière géographique (et, *de facto*, génétique) qui sépare ces deux ensembles de populations.

Tandis que dans le genre *Cephalodasys* trouveraient place avec certitude les espèces *C. caudatus*, *C. littoralis* (forme européenne), *C. maximus*, et que demeuraient ainsi légitimement *incertae sedis* au moins les espèces décrites sous le nom de *C. miniceraus*, *C. hadrosomus*, *C. pacificus*, *C. palavensis* et, ce qui demande vérification, l'espèce nord-américaine de Caroline assignée par ses collecteurs à *C. littoralis*. Une telle différence anatomique et sans taxon de transition entre les deux alternatives, justifie la reconnaissance objective des deux genres distincts *Cephalodasys* et *Psammodasys*, auquel doit s'en ajouter maintenant un troisième, *Kienekella*.

Remarque : Chez les « *Cephalodasys* » *turbanelloides* indiens, selon l'iconographie de RAO (1981) et de NAIDU & RAO (2004), il apparaît que la croissance des œufs s'effectuerait de l'arrière vers l'avant. Un tel caractère, s'il correspond bien à la réalité, est en contradiction avec les observations faites par BOADEN (1963) sur *Psammodasys cambriensis* et par BOADEN (1960) chez *Psammodasys turbanelloides* qui a figuré chez ces deux espèces une croissance des œufs de l'avant vers l'arrière. Si des observations ultérieures permettent de confirmer les observations de Rao et Naidu, le taxon indien non seulement correspond à une espèce nouvelle, mais appartient sans doute aussi à un genre distinct et à définir, ontogénétiquement pré-programmé pour une maturation des œufs dans le sens inverse de celui des véritables *Cephalodasys* et des *Psammodasys*.

**c) Généralisation et synthèse**

L'anatomie génitale de « *C. palavensis* » (peut-être) et de « *C. interinsularis* » (avec certitude) correspond à un troisième modèle anatomique, différents de ceux respectivement présentés par les *Cephalodasys* et des *Psammodasys*, au sein de cet ensemble de d'espèces relativement affines que regroupe la famille Cephalodasyidae, et dont chacun a selon moi valeur de genre. Il n'existe entre ces trois modèles aucune espèce intermédiaire, tous trois correspondant à des entités bien circonscrites, et trouvant toutes leur place dans la nouvelle définition des Cephalodasyidae énoncée par KIENEKE *et al.* (2015). Ces trois genres différenciés co-partagent l'ensemble des caractères définissant la famille, et s'en différencient par les critères suivants, fondés sur des faits concrets (supposer qu'il existe une continuité entre eux trois, ou présumer l'existence de caractères morphologiques ou anatomiques – qui n'y ont jamais été observés – parce qu'ils sont visibles dans les autres genres, est une démarche spéculative).

Les genres suivants ont la particularité de présenter tous trois les caractères suivants : Cephalodasyidae à région céphalique bien délimitée, à arrière du corps unilobé, de taille modérée, présentant latéralement des tubes adhésifs, mais pas d'appendices ni de structures sensorielles post-céphaliques bien développées. Ils se différencient ainsi :

### Anatomie génitale des *Macrodasys*

- Genre *Cephalodasys* Remane, 1926 : longs canaux déférents convergents, débouchant à l'arrière du corps, généralement par un pore commun, au voisinage d'un organe caudal impair, allongé et latéral (normalement du côté droit en observation dorsale). Organe frontal cylindrique, allongé, situé à l'arrière du corps et juste en avant de l'organe caudal (avec lequel il n'a aucune connexion) : *C. caudatus*, *C. dolichosomus*, *C. hadrosomus*, *C. littoralis*, *C. maximus*, *C. pacificus*. Espèce-type : *C. maximus* ;
- Genre *Kienekella*, gen. nov. [urn:lsid:zoobank.org:act:3D6CE55D-C8D2-49F5-B4A9-E14250B67958] : Canaux déférents convergents, débouchant sensiblement à mi-longueur de l'intestin par un pore commun. Un organe (préssumé frontal) impair, court, massif, arrondi, situé à l'arrière du corps du côté gauche ; organe (supposé caudal) absent. Espèce-type : *Cephalodasys interinsularis* Kieneke, Schmidt-Rhesa et Hochberg, 2015. Genre dédié à A. Kieneke, premier cité dans la liste des co-auteurs de l'espèce-type. La diagnose générique se confondra pour le moment avec la diagnose spécifique. Je place également *Cephalodasys palavensis* Fize, 1973 dans ce nouveau genre, l'espèce devenant ainsi *Kienekella palavensis* (Fize, 1973) comb. nov., tout en sachant que cette attribution demeure incertaine en raison de connaissances insuffisantes sur l'espèce ;
- Genre *Psammodasys* d'Hondt, 1974 : longs canaux déférents convergents, débouchant à l'arrière du corps par un pore commun. Large organe frontal médio-dorsal arrondi, situé aux deux tiers de la longueur de l'animal, et occupant toute la largeur de celui-ci lorsqu'il contient des spermatozoïdes. Organe caudal terminal allongé et latéral, placé du côté droit : *P. cambriensis*, *P. turbanelloides*. Espèce-type : *P. cambriensis* (Boaden, 1963).

L'assignation générique de toutes les autres espèces nommées et qui ont été attribuées au genre *Cephalodasys* est *de facto* douteuse, en raison d'une connaissance incomplète de leur anatomie génitale.

On peut se demander si la réalité de ces trois genres est concrète, s'ils se situent sur une même lignée évolutive continue, ou au contraire s'ils correspondent à des entités distinctes. C'est à cette dernière éventualité que j'avais abouti. En effet, l'organe frontal se situe à des emplacements différents du corps selon les trois cas ; la forme et l'emplacement de l'organe caudal, lorsqu'il est présent, différent également. Quant aux canaux déférents, ils relèvent de deux modèles (l'un présent chez deux genres, l'autre chez un seul), ceci bien que le pore mâle (lorsque sa position est connue, elle est proche d'un des organes annexes, le frontal ou le caudal), se situe tout à fait axialement à l'extrémité postérieure du corps. Quoi qu'il en soit, aucune direction évolutive n'est, dans ce cas, déductible.

Si l'on considère globalement et de façon superficielle l'ensemble des espèces de ces trois genres, en se bornant à n'accorder une valeur systématique qu'à leur morphologie, on oublie des critères significatifs et essentiels, ceux qui sont en fait caractéristiques de leurs plans d'organisation respectifs. La prise en considération de la diversité de ces plans structuraux implique en pratique, comme je l'avais indiqué ci-dessus, que la moitié des espèces décrites dans ce genre comme « *Cephalodasys* » et presque tous par les mêmes auteurs, doivent être considérées comme des « *incer-*

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

*tae sedis* » du fait de la connaissance très incomplète de leur anatomie. On comprend dès lors pourquoi des chercheurs, créateurs de nombreuses espèces se ressemblant morphologiquement, ont choisi de les réunir dans un même et unique genre, et rejettent constamment l'idée d'y opérer une distinction entre plusieurs genres en fonction de leurs différences anatomiques et structurales; ceci pour ne pas laisser nombre de leurs propres espèces en nomenclature ouverte. Or, il n'existe aucune espèce intermédiaire entre les trois genres isolés ci-dessus. Pour conforter leur théorie, ils ont par ailleurs extrapolé que la mosaïque de caractères connue chez les *Urodasys* pouvait se rencontrer dans l'ensemble *Psammodasys-Cephalodasys* (et depuis peu, *Kinekiella*) afin de les réunir. Mais selon moi une telle argumentation n'est recevable que quand elle repose sur des arguments concrets indiscutables, mais non quand elle se fonde sur des hypothèses spéculatives.

#### 6. Quelques cas intéressants ou ambigus

##### Genre *Dolichodasys*

Ce genre correspond à un cas d'évolution particulier, dont il est a priori difficile de décider s'il s'agit d'une apomorphie ou d'une plésiomorphie, la première hypothèse me paraissait toutefois le plus vraisemblable, le genre *Dolichodasys* pouvant correspondre à une situation complexe apparue au cours de l'évolution. Ce genre semble en effet caractérisé par des gonades accolées mais séparées, les *ovariotestis* (RUPPERT & SHAW, 1977), auxquels les organes caudal et frontal seraient par ailleurs connectés. Ce cas nécessiterait-il la création d'une nouvelle famille ? Ce serait au moins à discuter.

##### Genre *Macrodasys*

Ce genre a essentiellement été défini sur un ensemble de caractères, l'un morphologique (la présence d'une queue), l'autre d'anatomie génitale. Ce dernier est suffisamment significatif, car unique, pour justifier le classement d'une espèce aberrante et laissée en nomenclature ouverte peut-être en raison de son aspect inhabituel car dépourvue d'appendice caudal *Macrodasys* sp. 6 (VALBONESI & LUIPORINI, 1984), à l'intérieur de ce genre. Ces mêmes auteurs ont par ailleurs mentionné que la complexité anatomique de l'organe frontal variait selon les espèces, introduisant ainsi un nouveau facteur de discussion et d'hétérogénéité à l'intérieur de ce genre.

Mais, par ailleurs, l'organe caudal n'est pas constant et peut n'exister que chez un certain nombre d'espèces, mais pas chez toutes (par exemple l'espèce décrite par NAIDU & RAO, 2004, sous le nom de *M. caudatus* et reconsidérée par HUMMON & TODARO, 2010). Anatomiquement, cet organe se situe habituellement au début de la deuxième moitié de la longueur de l'intestin, latéralement à celui-ci, et son extrémité antérieure se trouve souvent au niveau de la région postérieure de l'organe frontal, lui-même situé en position pratiquement médiane. Chez *M. ommatus* TODARO & LEASI (2013), les organes frontal et caudal, tous deux très allongés, se situent presque au même niveau du corps, mais ils sont latéraux et en occupent chacun l'un des deux côtés. Enfin, les testicules, les canaux déférents et l'éventuel organe copu-



### Anatomie génitale des *Macrodasys*

lateur n'ont pas toujours été figurés lors de la description de plusieurs nouvelles espèces, peut-être valides, mais n'est-il pas un peu prématuré de nommer et de situer de nouveaux taxons dans la classification à partir d'individus immatures, et de les inclure à l'intérieur d'un genre lui-même hétérogène et à l'intérieur duquel il pourrait être légitime d'introduire des subdivisions ? J'ai signalé plus haut que la direction de croissance des œufs en cours de maturation permettait d'opposer deux groupes d'espèces à l'intérieur du genre *Macrodasys*, et une telle différence me paraît devoir justifier d'isoler à partir de ce critère morphogénétique un genre cryptique jusqu'à présent confondu avec les *Macrodasys*.

#### Genre *Dactylopodola*

À l'intérieur de ce genre qui se révèle ainsi hétérogène, et outre le cas de *Dactylopodola agadasys* qui sera discuté plus loin, l'anatomie de l'appareil génital mâle m'a permis ci-dessus d'opposer deux modèles anatomiques corrélés à deux stratégies reproductrices qui pourraient permettre d'y distinguer deux sous-genres ; ceux-ci ne pourraient être distingués que par seule l'étude anatomique d'individus sexuellement mûrs. Mais de trop nombreuses espèces de ce genre sont malheureusement encore trop mal décrites pour que je puisse argumenter une telle discussion. Quoi qu'il en soit, deux groupes d'espèces sont à distinguer selon le nombre et la situation des pores génitaux mâles.

Une telle diphyllie apparente est-elle à corrélérer à l'hypothèse selon laquelle les *Dactylopodolidae* (dans la mesure toutefois où certains des caractères sur lesquels repose la définition de cette famille pourraient ne pas être fixés) et se situeraient à la base des différentes lignées évolutives des *macrodasyoïdes* (HOCHBERG & LITVAITIS, 2000, 2001) ?

#### Genre *Dendrodasys*

Les *Dendrodasys* appartiennent, au même titre que les *Dactylopodola* à la famille *Dactylopodolidae*, mais ces deux genres correspondent à deux situations différentes du fait de leurs anatomies respectives. Le cas des *Dendrodasys* semble comparable à celui des *Urodasys*, évoqué ci-dessus, étant caractérisé par une réduction du nombre des gonades dans une partie des espèces de ce genre au cours de l'évolution, (tendance évolutive convergente, génétiquement programmée, au sein au moins de deux familles distinctes et probablement inégalement évoluées ?). Les testicules sont, selon les espèces, pairs avec deux pores mâles séparés, ou unique (WILKE, 1954), les ovaires restant pairs, du moins chez les espèces connues.

#### Famille *Xenodasyidae*

Il est vraisemblable, bien que cette famille ne comporte encore qu'un nombre limité d'espèces, qu'elles se situent sur deux lignées évolutives dont l'une est caractérisée par une régression dissymétrique de l'appareil génital. RIEGER *et al.* (1974) ont en effet signalé que la gonade femelle de *Chordodasiopsis antennatus* était impaire, et que celle de *C. riedli* était paire. La découverte espérée de nouvelles espèces entrant dans ce genre devrait permettre de clarifier cette question.

### Discussion

À l'époque actuelle, les chercheurs ont légitimement, et en évitant le plus possible les contaminations fallacieuses, de plus en plus recours aux champs d'exploration apportés par l'outil moléculaire. Toutefois, d'autres approches, telles que la morphogenèse ou l'étude anatomique, permettent toujours, seules ou utilisées conjointement aux approches plus modernes, la mise en évidence de caractères phénotypiques et l'interprétation de parentés potentielles ou de phylogénies, ou de révéler des taxons demeurés cryptiques.

Ce travail constitue un constat et dresse un « état des lieux » en fonction des connaissances actuelles, et ouvre vers des études additionnelles. C'est pour cette raison que j'ai préféré ne pas définir ici certains nouveaux taxons et démembrer certains « morphogènes » préexistants mais qui, à l'analyse, se sont révélés structurellement hétérogènes.

L'exemple des Gastrotriches macrodasyoïdes est particulièrement significatif de la problématique que j'avais évoquée au début de ce texte et du propos de cette étude, en raison de la diversité des situations qu'il offre ; ceci même si l'absence d'informations précises sur l'anatomie de différentes espèces constitue encore un facteur limitant. Parmi les genres dont les gonades sont normalement paires, l'un ou l'autre des ovaires ou des testicules peut faire défaut chez une espèce donnée, mais pas chez d'autres ; dans d'autres cas, la disparition de ces organes concerne la totalité du genre ; parfois aussi, l'un de ces organes est réduit tandis que son symétrique est normalement développé ; selon les cas, c'est soit au niveau générique, soit au niveau spécifique, qu'une atrophie d'un même organe est significative. Cette atrophie ne concerne qu'une seule espèce au sein d'un genre qui en comporte plusieurs ; c'est ainsi le cas de l'ovaire impair observé chez *Dactylopodola carolinensis* (Dactylopodolidae), *Mesodasys adenotubulatus* (cf. FREGNI *et al.*, 1999) et de *Cephalodasys* indéterminés (KIENEKE *et al.*, 2008), mais pas chez les autres espèces congénériques, de la sous-famille des Thaumastodermatinae. Cette réduction ou cette disparition peut donc être, soit dans certains cas un caractère diagnostique d'un taxon supra-générique, soit dans d'autres cas d'un taxon infragénérique. Dans ce dernier cas, elle affecte des familles phylogénétiquement éloignées, et peut donc surgir au terme d'une série évolutive, dans les familles ou dans les genres considérés, et y être apparue indépendamment des autres taxons. Aussi peut-elle être considérée comme une plésiomorphie, une convergence ou une homoplasie, peut-être inscrite dans le génome mais ne s'exprimant que dans certaines conditions, et ainsi apparue au cours de l'évolution dans différentes familles, mais pas chez toutes. On peut l'interpréter comme un caractère s'exprimant de façon inconstante et dont l'expression est, d'un point de vue phylogénétique, non significative d'affinités proches. Peut-être s'agit-il d'un caractère génétique préprogrammé, susceptible ou non, peut-être sous la dépendance d'autres facteurs, de s'exprimer selon la lignée évolutive – et pas obligatoirement au même niveau de notre classification (qui dans un tel cas peut s'avérer insatisfaisante). En conséquence, il n'existe aucune loi générale, et l'on ne peut pas

### Anatomie génitale des *Macrodasysida*

toujours conclure *a priori* en l'existence d'un caractère diagnostique ; et dans l'affirmative, lorsque c'est le cas, ni préjuger du niveau hiérarchique (famille, sous-famille, genre, espèce) où il sera significatif dans la classification.

Le phénomène de la dégénérescence testiculaire, impaire chez certaines espèces, complète dans les cas d'évolution les plus extrêmes, observé dans le genre *Urodasys*, constitue un exemple de régression évolutive dans une lignée phylogénétique.

D'un point de vue systématique, l'exemple des macrodasyoïdes est significatif des interrogations que se pose un chercheur lorsqu'il se trouve en présence de plusieurs situations complexes, telles que :

- les césures à effectuer entre des taxons qui paraissent être bien définis morphologiquement et anatomiquement, mais dont l'analyse fine révèle un nouveau caractère ontogénique qui isole catégoriquement un groupe d'espèces du reste des autres espèces du prétendu genre unique initial ;
- la situation d'une espèce dont les caractères morphologiques sont en contradiction avec l'un des principaux critères qui définissent le genre dans lequel elle est rangée ;
- la légitimité ou non de scinder des genres dont les espèces se situent sur une même lignée évolutive et qui, s'il existait des lacunes dans cette continuité, pourraient être réparties entre plusieurs genres du fait de l'importance de ces césures ;
- la signification systématique de caractères qui opposent une espèce d'un genre donné à l'ensemble des autres espèces du même genre présumé ;
- la valeur systématique d'un groupe de caractères anatomiques constants dans un ensemble d'espèces, qui permettent de scinder un genre préexistant supposé en plusieurs taxons distincts, et en notamment de justifier sa scission en plusieurs genres.

À mon point de vue, les situations rappelées ci-dessus peuvent être regroupées en deux grandes catégories : les cas de continuité évolutive (*Urodasys*, probablement *Dolichodasys*, peut-être *Mesodasys*) et ceux d'isolement plausible de certains groupes d'espèces dans un genre individuel : *Cephalodasys*-*Psammodasys*-*Kienekella*, peut-être dans les *Dactylopodola* et *Macrodasys*). Il est logique de regrouper en un genre unique des espèces qui se situent sur une même lignée évolutive ostensible, bien que les espèces situées aux deux extrémités de la chaîne pourraient sans conteste appartenir à des genres différents. Mais je considère aussi comme légitime de scinder un genre si un hiatus évolutif, soit isole un groupe d'espèces co-partageant une association de deux ou de plusieurs caractères associés et caractéristiques d'un groupe d'espèces, soit crée une alternative entre deux groupes d'espèces bien individualisés et qui se distinguent l'un de l'autre par des caractères inconciliables ou antagonistes (présent/absent, antérieur/médian/terminal, etc.).

Il ne faut pas perdre de vue qu'un genre apparent et conventionnel (qui est une création due aux seules intelligences et approximations humaines) tel que *Macrodasys* est en soi hétérogène. Selon toute logique, en fonction des connaissances actuelles, il s'agirait d'un genre artificiel, d'un conglomérat de genres cryptiques illégitimement regroupés sur la base de caractères diagnostiques fondés sur la morphologie, demeurés insuffisants. En effet, la position opposée de l'ovaire à l'intérieur du corps et le sens opposé de croissance des œufs ne sont pas de simples différences de détail,

### Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)

mais correspondent à une programmation ontogénétique prédéterminée fondamentalement et inscrite dans le génome ; de telles différences sont structurelles et dépassent une simple diversité intragénérique, puisqu'un genre ne repose pas obligatoirement sur des caractères morphologiques, mais peut se fonder sur des caractères morphogénétiques, anatomiques, écologiques ou plus largement biologiques.

Ainsi, plusieurs situations distinctes sont-elles à distinguer dans les taxons passés ci-dessus en revue : une continuité évolutive dans le cas des *Urodasys* ; la distinction entre les genres, *Cephalodasys*, *Kienekella* et *Psammodasys*, est fondée sur l'existence de trois modèles distincts de structures anatomiques et de localisations d'organes qui s'excluent mutuellement. Deux types anatomiques différents sont respectivement significatifs d'un mode particulier d'émission des gamètes mâles chez les *Dactylopodola* ; de même le sont les coalescences d'organes reproducteurs chez les *Dolichodasys*. Chacune de ces situations correspond pour le systématique à un cas particulier qui relève à l'origine d'un déterminisme ontogénétique propre, à la transcription d'un caractère génomique, qui induira par suite une adaptation, ou une spécialisation selon une direction évolutive différente.

Enfin, il peut apparaître comme hâtif et de par trop approximatif d'attribuer une nouvelle espèce à un genre donné lorsque les caractères significatifs permettant son classement dans ce genre sont inconnus ou insuffisamment bien décrits.

### Conclusion

Les différences dans l'anatomie génitale des Gastrotriches macrodasyoïdes portent sur plusieurs aspects :

- la position respective des gonades mâles et femelles (ce qui isole les *Hummondasys*) ;
- le nombre de gonades dans chaque sexe : une gonade mâle impaire isole les Thaumastodermatinae, mais caractérise aussi certaines espèces particulières dans différents genres, et la fiabilité de ce caractère est donc fonction à la fois du niveau taxinomique et du taxon ;
- la présence ou non de canaux déférents ; leur absence isole certaines des espèces actuellement classées dans le genre *Dactylopodola*.

Remarque : l'habitus de *Dactylopodola agadasys* est différent de celui qui caractérise ce genre. Chez ce dernier, la région céphalique est bien différenciée, sensiblement élargie latéralement par rapport au corps, de morphologie plus ou moins pentagonale, et elle renferme la quasi-totalité du pharynx. *D. agadasys* a une tête à peine élargie par rapport au corps et de contours longuement arrondis, le pharynx étant sensiblement deux fois plus long que la tête. Si cette espèce entre dans la définition de la famille, elle diffère nettement des *Dactylopodola* et nécessiterait à mon point de vue la définition d'un nouveau genre, qui devrait sans doute être considéré comme étant le plus primitif actuellement connu dans cette famille. Selon moi, l'honneur du choix du nom et celui de la création de ce nouveau taxon doit revenir à l'auteur qui a décrit l'espèce correspondante ;

### Anatomie génitale des Macrodasysida

- la situation de l'utérus chez les espèces où il a été décrit ;
- le débouché des canaux déférents (lorsqu'ils sont présents) dans l'organe caudal, caractérise les Thaumastodermatidae ;
- la présence ou l'absence de l'organe frontal et/ou de l'organe caudal pourrait, dans la mesure où ces deux structures ne sont pas toujours observables, constituer un caractère systématique au niveau des familles ;
- la présence ou l'absence d'un organe copulateur (compte tenu de la réserve faite ci-dessus sur cette terminologie), peut représenter un caractère spécifique (*Urodasys*, *Macrodasys*) ;
- le sens de croissance des œufs : il est le plus souvent caractéristique d'une famille, mais quelques « genres », du moins tels qu'ils sont actuellement définis, et peut-être à démembrer, présenteraient selon les espèces une croissance des œufs, vers l'avant chez certaines d'entre elles, vers l'arrière chez d'autres (*Macrodasys*, *Paradasys*) ;
- le mode d'émission des spermatozoïdes, libres (avec fécondation soit directe, soit indirecte) ou par l'intermédiaire de spermatophores, constitue probablement un caractère de discrimination au moins inter-générique ;
- pour morphologie générale similaire, l'emplacement à l'intérieur du corps des organes accessoires, frontal et caudal, sont selon moi des caractères de discrimination au niveau générique (*Cephalodasys*, *Kienekella*, *Psammodasys*).

On peut ainsi concevoir l'hypothèse d'une programmation génétique, peut-être modulée sous l'influence de gènes homéotiques, de certains caractères déterminant de l'ontogenèse, et reposant chaque fois sur une alternative entre deux possibilités, telles que : ovaire dorsal / ovaire ventral ; croissance des œufs vers l'arrière / croissance des œufs vers l'avant ; testicules plus antérieurs que les ovaires / ovaires plus antérieurs que les testicules ; débouché des canaux déférents pairs et latéraux / débouché des canaux déférents pair et axial, mais peut-être parfois abortif, organe frontal dorsal, arrondi et situé à mi-intestin / organe dorsal latéral, allongé et postérieur. Quant à la présence ou non d'un organe copulateur, elle ne constitue à mon avis qu'une apomorphie survenue plus ou moins tardivement au cours de l'évolution de l'appareil génital mâle. Enfin, l'existence de lignées évolutives caractérisées par la régression de portions du tractus génital semble évidente chez les *Urodasys*, vraisemblable dans d'autres genres (*Dendrodasys*, *Mesodasys*, *Chordodasiopsis*) et pourrait être une tendance générale inhérente aux macrodasyoïdes.

### Quelques considérations générales sur l'usage des critères anatomiques en systématique

L'expérience acquise au cours de plusieurs décennies de pratique de la biosystématique sur différents taxons et du travail de "referee" pour diverses revues scientifiques m'a amené à m'interroger sur les conditions mêmes de la pratique naturaliste et sur les contraintes qu'elle impose à tout chercheur, indépendamment de sa spécialité et de son niveau de compétence. Il convenait selon moi, lorsque l'occasion s'en présenterait, de livrer à mes collègues le fruit de ces méditations ; aussi m'a-il paru

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

paru judicieux de les annexer à un article tel que celui-ci, qui s'inscrit dans les vocations et activités fondamentales du zoologiste. Les remarques et ci-après, que de nombreux autres systématiciens auraient également pu formuler, et par lesquelles j'ai choisi de clore ce mémoire mais qui auraient en fait pu figurer à la fin d'un tout autre article, seront destinées à la réflexion de la collectivité zoologique dans son ensemble et à son exigence d'éthique.

Outre les problèmes systématiques et phylogénétiques que j'ai abordés ici à partir d'un modèle et qui sont transposables à d'autres taxons, et l'intérêt de la connaissance de l'anatomie viscérale lorsqu'on souhaite aborder ce type de thématiques – et principalement chez les organismes prétendus « inférieurs » –, un autre enseignement apporté par une telle étude est la nécessité de la pratique par le chercheur d'une exigence d'éthique. Il doit faire preuve de prudence en extrapolant un phénomène propre à un genre particulier à l'ensemble du taxon auquel ce genre appartient, quels que soient son cartésianisme et son esprit d'uniformisation, surtout en l'absence de preuves matérielles et uniquement à partir de ses simples spéculations. C'est là négliger ou oblitérer la variété des types biologiques et d'organisation, parfois discordants, qui se sont diversifiés dans la nature au cours de l'évolution.

Être spécialiste d'un groupe zoologique implique de savoir discuter de la variabilité et de la validité individuelles des caractères, de savoir réfléchir, de ne pas considérer (et être considéré) qu'un chercheur (notamment soi-même) est infaillible ou un détenteur dogmatique de la connaissance et de la vérité infuses. Le chercheur doit s'interroger sur son travail personnel, se remettre en cause et en faire sa propre critique en toute honnêteté et modestie. Il existe aussi une discordance, d'une part entre la réalité concrète de la biodiversité dans la nature et son évolution spontanée, et d'autre part les carcans dans lesquels des scientifiques essaient de les contraindre et de les soumettre à leurs propres concepts très encadrés, donc humains et subjectifs, sinon restrictifs, en matière de classification et de systématisation. Ceci nécessite une exigence, celle qu'un chercheur sache prendre de la « hauteur » par rapport à son matériel d'étude, et considère ainsi son matériel d'étude comme lui-même avec une certaine distance et avec objectivité.

Bien souvent, par souci de facilité et pour ne pas perdre de temps dans la « course » actuelle à la publication, afin de publier leurs résultats le plus rapidement possible, de plus en plus d'auteurs ont la fâcheuse tendance à :

- ne plus se reporter à la description originale d'un taxon (ce qui est surtout un tort si sa validité reste discutée par d'autres spécialistes) ;
- ni même consulter des travaux antérieurs sur celui-ci, pour ne se fier qu'au point de vue exprimé par le dernier réviseur, selon l'opinion (parfois fallacieuse) qu'il convient de faire foi à l'avis qu'a exprimé le dernier de leurs collègues qui a publié sur le sujet donné ; ceci en postulant qu'en principe celui-ci en tant que « dernier réviseur » a irréfutablement clarifié un problème. Mais pourquoi faut-il nécessairement que ce soit le dernier qui ait parlé sur un sujet qui soit présumé avoir automatiquement raison par rapport à ses prédécesseurs ? Si un naturaliste décide de publier un jour, en tant que « dernier réviseur » que *Felis domesticus* et *Culex pipiens* ne

### Anatomie génitale des Macrotrichida

constituent qu'une seule et même espèce, faut-il automatiquement le croire sur parole sans vérification ni discussion, ceci parce qu'il est le plus récent des auteurs qui ont formulé un point de vue sur les affinités possibles entre ces deux taxons ? Une discussion taxinomique sérieuse n'a pas, selon mon point de vue, à se fonder sur des considérations subjectives ou simplistes, ou sur l'imaginaire, mais doit reposer en priorité sur des éléments scientifiques, se fonder sur des arguments concrets, discutés et non spéculatifs, et implique toutes les vérifications bibliographiques nécessaires, surtout lorsqu'il s'agit de cas controversés. Indépendamment de la compétence plus ou moins importante des *referees*, le simple fait qu'un article scientifique soit accepté pour publication ne permet pas toujours de préjuger de sa qualité ni de sa fiabilité. Peut-être devrait-il être judicieux de rappeler périodiquement qu'un travail de recherche demande souvent de longues vérifications, ne serait-ce que pour répondre aux valeurs de probité et d'éthique et à l'idéal moral qu'implique la recherche de toute vérité scientifique.

### Remerciements

Je témoigne l'expression de ma plus sincère gratitude à Madame le professeur Maria Balsamo qui a bien voulu accepter d'effectuer une relecture critique de la première version de ce texte, m'a incité à en développer davantage certains aspects et m'a très obligeamment transmis à des fins d'actualisation différentes références bibliographiques récentes. Ma reconnaissance ira aussi aux deux *referees* qui m'ont permis d'améliorer la version finale du texte.

### RÉFÉRENCES

- ATHERTON, S. (2014).- *Urodasys poculostylis* sp. nov., a new stylet-bearing gastrotrich (Macrotrichida) from Capron Shoal, Florida. *Mar. Biol. Res.*, **5**, 530-536.
- ATHERTON, S. & HOCHBERG, R. (2012).- *Tetranchyroderma bronchostylus* sp. nov., the first known gastrotrich (Gastrotricha) with a sclerotic canal in caudal organ. *Mar. Biol. Res.*, **8**, 885-892.
- ATHERTON, S. & HOCHBERG, R. (2014).- The evolution of the reproductive system of *Urodasys* (Gastrotricha : Macrotrichida). *Invertebr. Biology*, **133** (4), 314-323.
- BALSAMO, M. (1992).- Hermaphroditism and parthenogenesis in lower Bilateralia : Gnathostomulida and Gastrotricha. *In* : Sex, Origin and Evolution, R. Dallai (ed.), Mucchi, Modena, 309-327.
- BALSAMO, M., FREGNI, E. & FERRAGUTI, M. (1999).- Gastrotricha. *In* : Reproductive Biology of Invertebrates. K. G. & R. G. Adiyodi (eds.), IX (A) : Progress in male gametes ultrastructure and phylogeny (B. G. M. Jamieson ed.), Oxford & IBH Publishing Co., New Dehli & Calcutta : 171-191.
- BALSAMO, M., GRILLI, P., GUIDI, L. & d'HONDT, J.-L. (2010).- The phylogenetic position and the intraphyletic relationships of Gastrotricha. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **135** (3-4), 79-91.
- BALSAMO, M., GRILLI, P., GUIDI, L. & d'HONDT, J.-L. (2014).- Gastrotricha. Biology, ecology and systematics. Families Dasyditidae, Dichaeturidae, Neogosseidae, Proichthydiidae. Backhuys & Margraf Publishers, Identifying Guides to the Plankton and Inland Waters, 24, 187 pp.
- BOADEN, P.J.S. (1960).- Three new gastrotrichs from the Swedish west coast. *Cah. Biol. Mar.*, **1**, 379-406.
- BOADEN, P.J.S. (1963).- The interstitial fauna of some North Wales beaches. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **43**, 79-96.

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

- BOADEN, P.J.S. (1976).- Soft meiofauna of sand from the delta region of the Rhine, Meuse and Scheldt. *Netherl. J. Sea Res.*, **10** (4), 461-471.
- FERRAGUTI, M. & BALSAMO, M. (1994).- Sperm morphology and anatomy of the genital organs in *Mesodasys laticaudatus* Remane, 1951 (Gastrotricha Macrodsyida). *Submicrosc. Cytol. Pathol.*, **26** (1), 21-28.
- FERRAGUTI, M. & BALSAMO, M. (1995).- Comparative Spermatology of Gastrotricha. In : Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy, Jamieson, B.G.M., Ausio, J. & Justine, J.-L. (eds.), *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, Paris, **166**, 105-117.
- FISCHER, U. (1996).- Ultrastructure of penetrated spermatozoa, ovary, and of oogenesis of *Dactylopodola baltica* (Gastrotricha, Macrodsyida). *Invert. Reprod. Dev.*, **29**, 71-78.
- FIZE, A. (1973).- Contribution à l'étude des sables littoraux du Golfe d'Aygués-Mortes. *Vie et Milieu*, **14**, 669-774.
- FREGNI, E., BALSAMO, M. & FERRAGUTI, M. (1999).- Morphology of the reproductive system and spermatozoa of *Mesodasys adenotubulatus* (Gastrotricha : Macrodsyida). *Mar. Biol.*, **135**, 515-520.
- FREGNI, E., TONGIORGI, P. & FAIENZA, M. (1999).- Two new species of *Urodasys* (Gastrotricha, Macrodsyioidea) with cuticula stylet. *Ital. J. Zool.*, **65**, 377-380.
- GERLACH, S.A. (1961).- Über Gastrotrichen aus den Meeressand der Malediven (Indischer Ozean). *Zool. Anz.*, **167**, 471-475.
- GILSA, A. von, KIENEKE, A., HOCHBERG, C. SCHMIDT-RHEASA, A. (2014).- The new species of the genus *Dactylopodola* (Gastrotricha, Macrodsyida) from the Bahamas, with an updated key of the genus. *Cah. Biol. Mar.*, **55**, 333-345.
- GUIDI, L., PIERBONI, M., FERRAGUTI, M., TODARO, M.A. & BALSAMO, M. (2004).- Spermatology of the genus *Lepidodasys*: towards a revision of the family Lepidodasyidae (Gastrotricha, Macrodsyida). *Acta Zool.*, **85**, 211-221.
- GUIDI, L., MAROTTA, R., PIERBONI, L., TODARO, M.A., BALSAMO, M. (2003).- Comparative sperm ultrastructure of *Neodasys cirritus* and *Musellifer delamarei*, two species considered to be based among Chaetonotida (Gastrotricha). *Zoomorphology*, **122**, 135-143.
- GUIDI, L., PIERBONI, L., FERRAGUTI, M., TODARO, M.A., BALSAMO, M. (2004).- Spermatology of the genus *Lepidodasys* Remane, 1926 (Gastrotricha, Macrodsyida) towards a revision of the family Lepidodasyidae Remane, 1927. *Acta Zool.*, **85**, 211-221.
- GUIDI, L., TODARO, M.A., FERRAGUTI, M. & BALSAMO, M. (2011).- Reproductive system of the genus *Crasiella* (Gastrotricha, Macrodsyida). *Helgoland Mar. Res.*, **65**, 175-185.
- GUIDI, L., TODARO, M.A., FERRAGUTI, M. & BALSAMO, M. (2014).- Reproductive system and spermatozoa ultrastructure support the phylogenetic proximity of *Megadasys* and *Crasiella* (Gastrotricha, Macrodsyida). *Contr. Zool.*, **83** (2), 119-131.
- HOCHBERG, R. (1998).- Postembryonic growth and morphological variability in *Turbanella mustela* (Gastrotricha, Macrodsyida). *J. Morphol.*, **237**, 117-126.
- HOCHBERG, R. (1999).- Spatiotemporal size-Class distribution of *Turbanella mustela* (Gastrotricha : Macrodsyida) in a Northern California Beach and its effect on tidal suspension. *Pac. Sci.*, **53** (1), 50-60.
- HOCHBERG, R. (2003).- Two new species of *Dactylopodola* (Gastrotricha, Macrodsyida) from waters of the Queensland coast Australia. *Meiofauna Marina*, **12**, 37-45.
- HOCHBERG, R. (2005).- Musculature of the primitive gastrotrich *Neodasys* (Chaetonotida) : functional adaptation to the interstitial environment and phylogenical significance. *Mar. Biol.*, **146** (2), 315-323.
- HOCHBERG, R. (2013).- *Crasiella fonsecai*, a new species of Gastrotricha (Macrodsyida, Planodasyidae) from São Paulo, Brazil. *Mar. Biodiv.*, **44** (3), 237-242..



### Anatomie génitale des Macrodasysida

- HOCHBERG, R., ATHERTON, S. & GROSS, V. (2013).- A new species of sublittoral marine gastrotrich, *Lepidodasys ligni* sp. n., (Macrodasysida, Lepidodasysidae), from the Atlantic coast of Florida. *Zookeys*, **289**, 1-12.
- HOCHBERG, R. & LITVAITIS, M.K. (2000).- Phylogeny of Gastrotricha: a morphology-based framework of gastrotrich relationships. *Biol. Bull.*, **198**, 299-305.
- HOCHBERG, R. & LITVAITIS, M.K. (2001).- Macrodasysida (Gastrotricha) : a cladistic analysis of morphology. *Invertebr. Biol.*, **120**, 124-135.
- HONDT, J.-L. d' (1967).- *Contribution à la connaissance des Gastrotriches marins de la région d'Arcachon et du Golfe de Gascogne*. Thèse de doctorat de Troisième Cycle (ronéotypée), Université de Bordeaux I, n°530, 240 pp.
- HONDT, J.-L. d' (1970).- *Inventaire de la Faune Marine de Roscoff : Gastrotriches, Kinorhynques, Rotifères, Tardigrades*. Éditions de la Station Biologique de Roscoff, Roscoff, 29 pp.
- HONDT, J.-L. d' (1971).- *Gastrotricha*. *Oceanogr. & Mar. Biol.*, **9**, 141-192.
- HONDT, J.-L. d' (1974).- Note sur *Psammodasys cambriensis* (Boaden, 1963) et *Crasiella oceanica* n. sp. (Gastrotriches Macrodasysoides). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **99**, 675-680.
- HUMMON, M.R. & HUMMON, W.D. (1983a).- Gastrotricha. *In: Reproductive Biology of Invertebrates, I: Oogenesis, Oviposition and Oosorption*. K.G. & R.G. Adiyodi (eds.), John Wiley & Sons, London : 211-221.
- HUMMON, M.R. & HUMMON, W.D. (1983b).- Gastrotricha. *In: Reproductive Biology of Invertebrates, II: Spermatogenesis and Sperm Function*. K.G. & R.G. Adiyodi (eds.), John Wiley & Sons, London : 195-205.
- HUMMON, W.D. (1974a).- Intertidal Marine Gastrotricha from Colombia. *Bull. Mar. Sci.*, **24** (2), 396-408.
- HUMMON, W.D. (1974b).- Gastrotricha from Beaufort, North-Carolina, U.S.A. *Cah. Biol. Mar.*, **15**, 431-446.
- HUMMON, W.D. (1974c).- Gastrotricha. *In: Reproduction of Marine Invertebrates, I*, Giese, A.C. & Pierce, J.S. (eds.), Academic Press, New York, 485-506.
- HUMMON, W.D. (1974d).- A Similarity Index Based on Shared Species Diversity, Used to Assess Temporal and Spatial Relations among Intertidal Marine Gastrotricha. *Oecologia*, **17**, 203-220.
- HUMMON, W.D. (2008).- Gastrotricha of the North Atlantic Ocean : 1. Twenty four new and two red-described species of Macrodasysida. *Meiofauna Marina*, **16**, 117-174.
- HUMMON, W.D. (2009).- *Tetranchyroderma parapapii*, n. sp. (Gastrotricha, Thaumastodermatidae), a North American analog to the European *T. papii*, with a redescription of the latter. *Meiofauna Marina*, **17**, 121-132.
- HUMMON, W.D. (2010).- Marine Gastrotricha of San Juan Islands, Washington, USA, with notes of some species from Oregon and California. *Meiofauna Marina*, **18**, 11-40.
- HUMMON, W.D. (2011).- Marine Gastrotricha of the Near East: I. Fourteen new species of Macrodasysida and redescription of *Dactylopodola agadasys* Hochberg, 2003. *Zookeys*, **94**, 1-59.
- HUMMON, W.D. & HUMMON, M.R. (1988).- Gastrotricha. *In: Reproductive Biology of Invertebrates, III: Accessory sex glands*. John Wiley & Sons, London, New Dehli & Calcutta: 81-85.
- HUMMON, W.D. & TODARO, M.A. (2010).- Analytic taxonomy and notes on marine, brackish-water and estuarine Gastrotricha. *Zootaxa*, **2392**, 1-30.
- HUMMON, W.D., TODARO, M.A. & TONGIORGI, P. (1993).- Italian marine Gastrotricha: II. One new genus and ten new species of Macrodasysida. *Boll. Zool.*, **60**, 109-127.

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

- JOUK, P.E.H., HUMMON, W.D., HUMMON, M.R. & ROIDOU, E. (1992).- Marine Gastrotricha from the Belgian coast. Species list and attribution. *Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique, Biol.*, **62**, 87-90.
- KIENEKE, A., AHLRICHS, W.H. & ABIZU, M.M. (2009).- Morphology, and function of reproductive organs in *Neodasys chaetonotoideus* Remane ((Gastrotricha, Neodasyidae) with a phylogenetic assesment of the reproductive system of Gastrotricha. *Zool. Scr.*, **38** (3), 289-311.
- KIENEKE, A., AHLRICHS, W. H., ABIZU, M.M. & BARTOLOMAEUS, T. (2008).- Ultrastructure of protonephridia in *Xenotrichula caronilensis syltensis* and *Chaetonotus maximus* (Gastrotricha: Chaetonotida): comparative evaluation of the gastrotrich excretory organs. *Zoomorphology*, **127**, 1-20.
- KIENEKE, A., MARTINEZ ABIZU, P. & AHLRICHS, W.H. (2007).- Anatomy and ultrastructure of the reproductive organs in *Dactylopodola typhle* (Gastrotricha : Macrodasysida) and their possible functions in sperm transfer. *Invertebrate Biology*, **127**, 12-32.
- KIENEKE, A. & SCHMIDT-RHAESA, A. (2014).- Gastrotricha. *In: Handbook of Zoology, Schmidt-Rhaesa, A. (ed.)*, vol. 3, De Gruyter, Berlin & Boston, 134 p.
- KIENEKE, A., SCHMIDT-RHAESA, A. & HOCHBERG, R. (2014).- A new species of *Cephalodasys* (Gastrotricha, Macrodasysida) from the Carribean Sea with a determination key to species of the genus. *Zootaxa*, **3947** (3), 367-385.
- KISIELEWSKI, J. (1987).- New records of marine Gastrotricha from the French coasts of Manche and Atlantic. I. Macrodasysida, with descriptions of seven new species. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., **9**, A (4), 837-877.
- MAROTTA, R., GUIDI, L., PIERBONI, L., FERRAGUTI, M., TODARO, M.A. & BALSAMO, M. (2005).- Sperm ultrastructure of *Macrodasys caudatus* (Gastrotricha: Macrodasysida) and a sperm-based phylogenetic analysis of Gastrotricha. *Meiofauna Marina*, **14**, 9-21.
- NAIDU, K. V. & RAO, G. C. (2004).- *Gastrotricha. Fauna of India and the adjacent countries*. Zoological Survey of India, Kolkata, 169 p.
- NEUHAUS, B. (1987).- Ultrastructure of the protonephridia in *Dactylopodola baltica* and *Mesodasys laticaudatus* (Macrodasysida) : Implications for the ground pattern of the Gastrotricha. *Mikrofauna Marina*, **3**, 419-438.
- PAPS, J. & RIUTORT, M. (2012).- Molecular phylogeny of the phylum Gastrotricha: new data brings together molecules and morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **63**, 208-212.
- RAO, G.C. (1980).- On a new species of *Paradasys* (Gastrotricha : Lepidodasyidae) from Andhra coast, India. *Bull. Zool. Surv. India*, **2**, 213-215.
- RAO, G.C. (1981).- Three new gastrotrichs from Orissa coast, India. *Bull. Zool. Surv. India*, **3**, 137-143.
- RAO, G.C. & CLAUSEN, C. (1970).- *Planodasys marginalis* gn. et sp. n., and Planodasyidae fam. nov. (Gastrotricha Macrodasysida). *Sarsia*, **42**, 73-82 .
- REMANE, A. (1924).- Neue aberrante Gastrotrichen I. *Macrodasys buddebrocki* nov. gn., nov. sp. *Zool. Jb. (Abt. Syst.)*, **53**, 203-242.
- REMANE, A. (1926).- Morphologie and Verwandtschaftsbeziehungen des aberranten Gastrotrichen I. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **5**, 625-754.
- REMANE, A. (1927).- Neue Gastrotricha Macrodasysoidea. *Zool. Jb. Syst. Ökol. Geol. Tiere*, **54**, 203-242.
- REMANE, A. (1929).- Gastrotricha. *In: Handbuch des Zoologie*, 2, Vermes Amara – Vermes Polymera – Echiurida – Sipunculida – Priapulida, De Gruyter & Son, Berlin & Leipzig: 121-186.
- REMANE, A. (1936).- Gastrotricha. *In: Bronn's Klassen and Ordnungen des Tierreichs*, 4 (II), 1 (2), Akademische Verlagsgesellschaft, Berlin, 242 p.
- REMANE, A. (1951).- *Mesodasys*, ein neues Genus der Gastrotricha Macrodasysoidea aus der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, **9**, 62-65.

### Anatomie génitale des Macrodasysida

- RIEGER, R.M., RUPPERT, E.E., RIEGER, G.A. & SCHÖPFER-STERRER, C. (1974).- On the fine structure of gastrotrichs with description of *Chordodasys antennatus* sp. n. *Zool. Scr.*, **3**, 219-237.
- RUDESCU, L. (1967).- Gastrotricha. In: Trochelminthes, II (3). Fauna Republicii Socialiste România, Académie de la République Socialiste de Roumanie, Bucarest, 295 p.
- RUPPERT, E.E. (1977).- Zoogeography and speciation on Marine Gastrotricha. *Mikrofauna Meeresbodens*, **61**, 225-245.
- RUPPERT, E.E. (1978a).- The reproductive system of Gastrotrichs. II. Insemination in *Macrodasys*: a unique mode of sperm transfer in Metazoa. *Zoomorphology*, **89**, 207-228.
- RUPPERT, E.E. (1978b).- The reproductive system of Gastrotrichs. III. Genital organs of Thaumastodernatinae subfam. n. and Diplodasyinae subfam. n. with discussion of reproduction in Macrodasysida. *Zool. Scr.*, **7**, 93-114.
- RUPPERT, E.E. (1982).- Comparative ultrastructure of the gastrotrich pharynx and the evolution of myoepithelial foreguts in Aschelminthes. *Zoomorphology*, **99**, 181-220.
- RUPPERT, E.E. (1991).- Gastrotricha. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates, F. W. Harrison & E. E. Ruppert (eds.), 4 : Aschelminthes, Wiley, New York, 41-109.
- RUPPERT, E.E. & SHAW, K. (1977).- The reproductive system of gastrotrichs. I. Introduction with morphological data for two new Dolichodasys species. *Zool. Scr.*, **6**, 185-195.
- SCHMIDT, P. (1974).- Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. *Mikr. Meeresbodens*, **26**, 3-76.
- SCHÖPFER-STERRER, C. (1974).- Five new species of *Urodasys* and remarks on the terminology of the genital organs in Macrodasysidae (Gastrotricha). *Cah. Biol. Mar.*, 229-254.
- TEUCHERT, G. (1968).- Zur Fortpflanzung und Erwicklung des Macrodasysioidea (Gastrotricha). *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **63**, 343-418.
- TEUCHERT, G. (1977).- The ultrastructure of the marine gastrotrich *Turbanella cornuta* Remane (Macrodasysioidea) an its functional and phylogenetical importance. *Zoomorphologie*, **88**, 189-246.
- THANE-FENCHEL, A. (1970).- Interstitial gastrotrichs in some south Florida beaches. *Ophelia*, **7**, 113-137.
- TODARO, M.A., FLEEGER, J.W. & HUMMON, W.D. (1995).- Marine gastrotrichs from the sand beaches of the northern Gulf of Mexico: species list and distribution. *Hydrobiologia*, **310**, 107-117.
- TODARO, M. A., GUIDI, L., FERRAGUTI, M. & BALSAMO, M. (2012).- A fresh look at *Dinodasys mirabilis* (Gastrotricha, Macrodasysida), with focus on the reproductive apparatus and sperm ultrastructure. *Zoomorphology*, **131**, 115-125.
- TODARO, M.A., GUIDI, L., LEASI, F. & TONGIORGI, P. (2006).- Morphology of *Xenodasys*: the first species from the Mediterranean Sea and the establishment of *Chordodasiopsis* gen. nov. and *Xenodasyidae* fam. nov. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **86**, 1005-1015.
- TODARO, M.A., HUMMON, W.D., BALSAMO, M., FREGNI, F, TONGIORGI, P. (2000).- Inventario dei Gastrotrichi marini italiani : una checklist annotata. *Att. Soc. Tosc. Sc. Nat.*, Mem. B, **107**, 75-137.
- TODARO, M.A. & LEASI, F. (2013).- A new eye-bearing *Macrodasys* (Gastrotricha, Macrodasysida) from Jamaica. *Meiofauna Marina*, **20**, 35-38.
- TODARO, M.A., LEASI, F & HOCHBERG, R. (2014).- A new species, genus and family of marine Gastrotricha from Jamaica, with a phylogenetic analysis of Macrodasysida based on molecular data. *Syst. Biodiv.*, **12** (4), 473-488.

**Bulletin de la Société zoologique de France 141 (4)**

- TODARO, M.E., LITTLEWOOD, T.J., BALSAMO, M., HERNIOL, E.A., CASSANELLI, S., MANICARDI, G., WITZ, A. & TONGIORGI, P. (2003).- The interrelationships of the Gastrotricha using nuclear small rRNA subunit sequence data, with an interpretation based on morphology. *Zool. Anz.*, **242**, 145-156.
- TODARO, M.A., TELFORD, M.J., LOCKYER, M.E. & LITTLEWOOD, D.T.J. (2006).- Interrelationships of the Gastrotricha and their place among the Metazoa inferred from 18 S rRNA gene. *Zool. Scr.*, **35**, 251-259.
- VALBONESI, A. & LUPORINI, P. (1984).- Researches on the coast of Somalia. Gastrotricha Macrotrichida. *Monit. Zool. Ital.*, N. S. suppl. XIX, 1, 1-34.
- WEISS, M. J. (2001).- Widespread hermaphroditism in freshwater gastrotrichs. *Invert. Biol.*, **120** (4), 308-341.
- WILKE, U. (1954).- Mediterrane Gastrotrichen. *Zool. Jb. (Abt. Syst.)*, **82**, 497-550.
- WIRZ, A., PUCCIARELLI, S., MICELI, C., TONGIORGI, P. & BALSAMO, M. (1999).- Novelty in phylogeny of Gastrotricha: evidence from 18S rRNA gene. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **13** (2), 314-318.
- ZRZAVY, J. (2003).- Gastrotricha and metazoan phylogeny. *Zool. Scr.*, **32**, 61-82.

(reçu le 17/03/2016 ; accepté le 12/12/2016)