



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



« *Les invertébrés marins méconnus* » (1999) : réactualisation après un quart de siècle

Jean-Loup d'Hondt

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Évolution du Vivant », Bâtiment 51, 55, rue Buffon,
75005 Paris (France). dhondt@mnhn.fr

Résumé – Actualisation de la classification phylogénétique animale aux niveaux supérieurs de la systématique, un quart de siècle après la publication du manuel zoologique de référence « *Les Invertébrés marins méconnus* ».

Mots clés – Actualisation, manuel d'enseignement, zoologie, classification animale, niveaux systématiques élevés.

“*Les Invertébrés marins méconnus*”(1999) : reactualization a quarter of century later

Summary – Present state of the animal phylogenetic classification at the upper levels of the systematics, a quarter of century after the publication of the comprehensive zoological manual “*Les Invertébrés marins méconnus*”.

Keywords – Actualization, zoology, treatise for learning, animal classification, higher levels of the systematics.

INTRODUCTION

Ce travail présente sommairement une réactualisation de la classification animale aux plus hauts niveaux de la classification, complétant un ouvrage de référence (D'HONDT, 1999) qui, près d'un quart de siècle après sa rédaction, demandait à être complété et rectifié en fonction des connaissances récentes. À l'exception de quelques aspects sur lesquels l'auteur a pris personnellement position et qui sont mentionnés dans le texte, les remaniements récents de la systématique zoologique sont repris et exposés en tentant d'être le plus objectif possible.

L'évolution de la classification animale procède du perfectionnement des connaissances, elles-mêmes dépendant des progrès dans les techniques de recherche mises en œuvre, de la spécialisation progressive des chercheurs qui s'intéressent à un nombre accru de groupes zoologiques naguère plus délaissés, et donc moins bien connus, ou dont l'étude a pu être négligée pour différentes raisons. Les informations nouvelles ainsi obtenues, ceci en quantité croissante, permettent en permanence d'effectuer de nouvelles comparaisons et déductions, de contribuer à l'approfondissement général des connaissances, avec pour corollaires des remaniements parfois notables de la systématique des organismes aux plus hauts niveaux de la classification animale, ceux relevant de la macrotaxonomie (DUBOIS, 2008). Nous avons publié (D'HONDT, 1989c, 1997) quelques exemples significatifs de l'évolution de la systématique à propos de groupes d'invertébrés dits « mineurs », et qui ont été précisés dans deux ouvrages

publiés ultérieurement (D'HONDT, 1999, 2000). Dans chacun d'entre eux nous avons donné la liste des embranchements valables telle qu'elle pouvait être établie à cette époque ; une classification qui s'était alors avérée très peu différente de celle adoptée dans l'ouvrage magistral de BRUSCA & BRUSCA (1991), s'adressant à un lectorat de langue anglaise, et plus développé puisqu'il traite de l'ensemble des invertébrés alors que nous nous étions limité aux invertébrés aquatiques. Notre conception de la classification animale est également très proche de celles de MINELLI (1994) et de NIELSEN (1995), deux ouvrages complémentaires comportant par ailleurs une très riche et précieuse bibliographie. L'ouvrage de très haute vulgarisation et réservé à un lectorat érudit et déjà connaisseur, rédigé par LECOINTRE & LE GUYADER (2001), remarquablement illustré, représente une bonne introduction à la connaissance moderne du monde vivant, mais il ne consacre qu'environ 140 pages à l'ensemble des invertébrés dans toute l'étendue de leur diversité et comporte donc des lacunes. Par ailleurs, il n'aborde malheureusement que peu les problèmes et les arguments sur lesquels porte actuellement le décryptage des affinités entre les groupes zoologiques, donnant l'impression que la systématique actuelle est définitive et statique aux niveaux supérieurs de la classification générale, celle dont les principes, les justifications et les approches ont longuement été discutés par MAYR (1969).

Près de 25 ans après la rédaction des *Invertébrés marins méconnus*, ouvrage paru en 1999, la systématique animale aux niveaux les plus élevés de la classification est restée pratiquement identique dans ses grandes lignes, mais elle a sur quelques points été modifiée par rapport à celle que nous avons adoptée à l'époque. La présente publication a pour but de réactualiser nos précédents travaux en présentant, au niveau des embranchements, les modifications majeures intervenues depuis lors aux plus hauts niveaux de la systématique. Nous rappellerons que l'embranchement est le plus élevé des niveaux de la classification immédiatement inférieur au règne (animal) et qu'à ce titre il constitue une catégorie systématique dans la hiérarchie nomenclaturale, mais non gérée par le Code international de nomenclature zoologique. Peu de nouveaux taxons de rang élevé ont été définis depuis les années 2000 ; en revanche, diverses études récentes ont permis de révéler de nouvelles affinités putatives entre les groupes taxinomiques majeurs, et notamment de proposer à l'envi la création de nouveaux super-embranchements.

Nous continuons à utiliser ici le terme d'« embranchement », catégorie et unité de rang systématique définies par CUVIER (1812) de préférence à celui de « phylum », créé par HAECKEL (1866), qui a une acception différente et dont le sens a depuis lors été détourné. Différents auteurs actuels l'utilisent en effet à mauvais escient, puisque Haeckel concevait et définissait sous ce terme une unité évolutive, correspondant à une grande lignée monophylétique présumée être issue d'un ancêtre unique (ce qui est en général subjectif, vu l'absence d'organismes intermédiaires connus et l'existence des hiatus entre deux lignées, et qu'on ne peut pratiquement jamais dire avec certitude si un grand groupe d'organismes est directement l'ancêtre d'un autre). La phylogénie est souvent une science subjective. Le phylum de Haeckel n'a pas de place définie dans la classification, pouvant aussi bien être un embranchement qu'une

famille, alors que l'embranchement se situe à un niveau nomenclatural bien précis. Dans de précédents travaux (D'HONDT, 1989a et b), nous avons retracé l'histoire de cette catégorie systématique et rappelé quels synonymes on a ensuite essayé de lui substituer ; ultérieurement (D'HONDT, 2018), nous avons rappelé que si divers auteurs ont utilisé à tort le terme de phylum à la place de celui d'embranchement depuis les dernières années du XIX^e siècle, ce fut en premier lieu sous une double influence, dont au moins la première – et peut-être aussi la seconde – est (ou sont) de nature politique. La première procède du pangermanisme actif de la fin du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle qui s'est efforcé de substituer à la nomenclature en vigueur, adoptée internationalement, une systématique germanique en cherchant à faire oublier la terminologie existante et à en imposer une autre, d'inspiration nationale. La seconde consiste en l'utilisation exclusive du mot « phylum » dans les écrits d'une naturaliste américaine hautement prestigieuse et très influente, Libbie Hyman, précisément née en 1888 et appartenant à une famille originaire d'Europe centrale fraîchement naturalisée, et pétrie de culture germanique (sa mère était d'ailleurs allemande de naissance). Chaque embranchement correspond à un plan d'organisation original et bien circonscrit, à une structure et à une morphogénèse caractéristiques, parfois à un milieu et à un comportement précis ; il n'existe pas d'espèces intermédiaires ou de transition entre deux embranchements ; si c'est le cas, ils sont à fusionner.

Par souci de simplification, et nous n'entrerons pas dans le détail de leurs subdivisions respectives (super-, sous-, infra-, etc.), les catégories systématiques classiquement reconnues par le Code international de nomenclature zoologique sont, de la supérieure à l'inférieure, l'Embranchement, la Classe, l'Ordre, la Famille, le Genre et l'Espèce. Bien que l'existence de certaines d'entre elles (au moins) soit légitime et justifiée (D'HONDT, 2015), les catégories infra-subspécifiques ne sont pas gérées par ce Code, l'Ordre et la Classe très peu, l'Embranchement aucunement. Les noms scientifiques attribués à chacun de ces niveaux taxinomiques, à l'exception de l'Embranchement, sont reconnaissables par leur désinence latine ; chacun d'entre eux, surtout lorsqu'il concerne des ensembles animaux et présente une large diversité spécifique, est encadré pour faciliter la classification par des groupes subordonnés, débutant par les préfixes super-, sous- ou infra- ; c'est le cas par exemple du super-embranchement dont il sera question plus loin.

Une taxinomie des niveaux de classification infra-subspécifiques, dite de la systématique évolutive (discipline créée par BOCQUET, 1953, 1977), a été proposée par BERNARDI (1980). Le niveau, accessoire, de « tribu », situé entre la sous-famille et le genre (D'HONDT, 2019), est utilisé dans les familles à nombre élevé d'espèces, notamment par les entomologistes. Celui de « division » est à proscrire puisqu'il ne désigne pas un niveau hiérarchique précis dans la classification ; il se situe selon les auteurs à un rang nomenclatural juste inférieur au sous-ordre (AUBER, 1955) alors qu'il est pour d'autres un synonyme d'embranchement (Internet). La signification du niveau justifié de « variété » diffère néanmoins selon les auteurs, tandis que celui de « race » est abandonné en raison de sa connotation orientée et parfois péjorative si on l'utilise pour l'espèce humaine ; on ne l'emploie donc plus qu'exceptionnellement

comme synonyme de « variété » et plus précisément encore quand il est suivi d'un qualificatif, et qu'il s'agit alors de « variété géographique ». Quant au « règne » *Animalia* Linné, 1758, il constitue l'une des subdivisions *princeps* des « productions de la Nature » ; le monde vivant ayant longtemps été partagé en *Animalia* Linné, 1758 (= *Metazoa* Haeckel, 1874), lui-même subdivisé par esprit de simplification excessive en *Metazoa* et *Porifera*), et *Plantae* Haeckel, 1866. Ce nombre a ensuite été élevé à 5 puis à 6 (CAVALIER-SMITH, 1998), nombre couramment admis, après isolement des *Fungi* Linné, 1751, et inclusion des *Bacteria* Cohn, 1870, des *Archaeobacteria* (popularisées sous le nom d'Archées) Woese et Fox, 1977, et des *Protista* Goldfuss, 1818. On admet que l'ensemble du monde vivant actuel correspond à une centaine d'embranchements, dont nous avons reconnu en 1999, 37 d'animaux actuellement présents sur terre (les Protozoaires sont exclus du Règne animal et classés à côté des Protophytes dans le Règne des Protistes) ; leur nombre s'est depuis lors accru, d'abord de deux unités évidentes, puisqu'il nous a d'abord semblé raisonnable d'en accueillir deux supplémentaires, *Xenoturbellida* Westblad, 1952 et *Micrognathozoa* Kristensen & Funch, 2000, mais en rétrogradant selon l'avis des auteurs actuels le groupe des *Myxozoa* Grassé & Lavelle, 1978, sur lequel nous étions d'ailleurs déjà dubitatif voici près d'un quart de siècle. Par la suite, il nous a paru raisonnable, sur la foi des arguments présentés, d'en admettre quelques autres (*Monoblastozoa*, *Acoelomorpha*, *Nematodermatida*, *Gnathifera*), comme nous y reviendrons.

L'objectif de ce travail n'est pas d'argumenter sur la validité ou non des critères présentés pour justifier les modifications de la classification animale aux niveaux supérieurs de la systématique intervenues depuis 2000. Ces changements ont évidemment tous été justifiés sur un plus ou moins grand nombre de critères par les chercheurs qui les ont proposés, qu'ils soient des morpho-anatomistes, des morphogénéticiens ou des biochimistes. Il faut regretter que ces derniers soient parfois ignorants des résultats obtenus dans les disciplines autres que les leurs (GAREY & SCHMIDT-RHAESA, 1998), et qu'ils considèrent en outre les groupes zoologiques non comme des êtres vivants dans toute leur entité et leur complexité biologiques, mais comme des « pions » inertes à disposer selon une combinaison différente des autres chercheurs sur un échiquier (LITTLEWOOD *et al.*, 1998), en affirmant que la leur est la bonne puisqu'elle « supporte » leur propre théorie ; et avec l'espoir qu'elle sera validée par leurs collègues. Nous ne nions aucunement les apports parfois très précieux de la biologie moléculaire, mais il conviendrait de délimiter les champs disciplinaires dans lesquels ses contributions sont significatives (cf. Philippe, conférence au congrès international de Zoologie du Bénélux, ZOOLOGIE 2014, à Liège).

Ce travail sera donc à considérer comme actualisation d'un ouvrage remontant à un quart de siècle et qui continue à faire en très grande partie référence.

Nous distinguerons ici, dans le Règne *Animalia*, entre les taxons dont la place dans l'arbre de la classification animale a été modifiée, ceux qui ont été fusionnés ou disjointes, et les propositions de nouveaux super-embranchements.

MÉTHODOLOGIE

Pour tenter de reconstituer la phylogénie d'une succession d'organismes, présumés appartenir à une même lignée et successivement apparus au cours des temps, il paraît logique de considérer comme les plus ancestraux, les plus primitifs, les caractères portant sur un nombre élevé de groupes zoologiques plutôt que ceux concernant une seule entité d'un seul de ces groupes ou, particulièrement, ceux qui n'affectent qu'une partie, située en fin de lignée, de l'un de ceux-ci. D'autre part, même si les caractères adultes sont, au même titre que les caractères larvaires ou développementaux, génétiquement pré-programmés, et ceci normalement dès le stade « œuf », nous considérons ces derniers comme plus fondamentaux que ceux qui n'affectent que des adultes dans certaines fins de lignées ou ne constituent que des adaptations simplement imaginaires. C'est sur de tels principes que reposent fondamentalement nos conceptions de la phylogénie animale qui se fondent prioritairement sur les caractères plésiomorphes et l'ampleur de leur distribution. Nous considérons les caractères apportés par l'outil moléculaire au même titre que les autres, sans accorder une plus grande priorité aux uns qu'aux autres, qu'ils concernent l'embryogenèse, le développement, la morphologie, l'anatomie, l'organisation générale, parfois l'écologie. En effet, affirmer que la possession d'une séquence commune signifierait une parenté phylogénétique n'est pas une règle automatique ni un postulat, même si c'est certaines fois le cas (mais dans des circonstances qu'il reste à définir) ; mais elle peut parfois ne signifier que le fait que les organismes considérés présentent une fonction physiologique ou une adaptation morpho-fonctionnelle communes, mais acquises indépendamment, (comme la présence conjointe de tentacules chez des organismes aussi différents que les Bryozoaires et les Brachiopodes : D'HONDT, 2021). Et nous ne sommes pas encore en mesure de préciser les limites de la méthode et la fiabilité de ces approches qui ont parfois conduit à des interprétations complètement aberrantes (HALANYCH *et al.*, 1996). Ceci sans oublier les sources possibles d'artefact, parfois liées à la procédure expérimentale ou à des contaminations (cf. Philippe, conférence au congrès international de Zoologie du Bénélux, ZOOLOGIE 2014, à Liège).

Par ailleurs, il est dans une certaine mesure illusoire de prétendre reconstituer une phylogénie animale précise, parce que nous n'avons mis en évidence que des segments évolutifs limités, isolés par des lacunes, et présentant des parentés plus ou moins bien prouvées et dont nous ignorons en pratique par combien d'étapes elles sont séparées. En effet, personne n'a jamais été témoin de la transformation directe d'un modèle biologique en un autre, même si cette hypothèse est devenue *a priori* plausible depuis la découverte des gènes homéotiques ou de régulation et de phénomènes de saltation qui peuvent déterminer des changements spectaculaires, portant sur un ou simultanément plusieurs caractères. En outre, seule l'expérience et les vérifications qui lui sont corollaires peuvent permettre de reconnaître si un changement ne dépend que d'un seul gène ou de plusieurs agissant en synergie de façon concomitante ou l'un sur l'autre. Ce n'est pas parce que des organismes présentent des caractères partagés qu'ils sont automatiquement affines. La seule présence d'une reproduction

impliquant une mue cuticulaire, que l'exosquelette renferme ou non de la chitine, est-elle bien un caractère phylogénétique ? En d'autres termes, les mots d'Ecdysozoa et Lophoptochozoa, introduits par AGUINALDO *et al.* (1997), ont-ils une signification phylogénétique, puisque les Bryozoaires qui sont classés parmi ces derniers sont des deutérostomiens et non des protostomiens (BARROIS, 1877 ; CALVET, 1900) ou désignent-ils simplement les porteurs d'un même caractère acquis indépendamment et qui serait apparu dans des lignées animales très différentes, selon même peut-être des mécanismes distincts ? Nous avons discuté et rejeté (D'HONDT, 2000) la justification de ces deux catégories, essentiellement basées sur des critères moléculaires, au détriment de quasiment tous les autres caractères, dont la diversité des modèles structuraux et développementaux qu'ils réunissent. Ces deux termes regroupent des organismes de structure très hétérogènes, et qui n'ont rien à voir les uns avec les autres.

La possession d'une couronne de tentacules péribucaux portés par des « bras » squelettiques indique-t-elle, à elle seule, que les Brachiopodes sont de plus proches parents des Bryozoaires que des Cnidaïres, des Annélides ou des Céphalopodes, qui sont tous des groupes chez lesquels les tentacules ne sont implantés sur aucun élément du squelette ? Et celle d'une coquille, calcifiée ou non, suffit-elle à indiquer une parenté entre les Bivalves, les larves de Bryozoaires (aux valves dans certains cas chitino-calcaires, dans d'autres simplement chitineuses), les Brachiopodes et les Cladocères ? Sans prendre en compte que les valves sont dans certains cas dorso-ventrales, dans d'autres latéro-latérales ? De même, la possession d'un cœlome est un caractère de valeur toute relative qui a une signification phylogénétique différente selon qu'il est issu d'un feuillet embryonnaire, d'une hernie endodermique, formé par schizocœlie ou né de la fusion de plusieurs poches initiales ; sa signification découle de son mode de formation, son unicité, sa pluralité, son origine, et est essentiellement fonctionnelle. La métamérie est-elle bien un caractère phylogénétique, et peut-on d'ailleurs réellement parler de métamérie dans le cas des organismes archimères (au corps trisegmenté, chaque segment ayant son cœlome propre) ? Essayer de reconstituer une phylogénie est avant tout une école d'humilité et de modestie et ne peut se fonder que sur les résultats fournis par une multiplicité d'approches, et pas seulement sur une étude moléculaire associée à quelques autres caractères, et en affirmant que ceux d'entre eux qui contredisent nos propres interprétations sont « modulables » ou sont sujets à une certaine plasticité, ce qui permet de couper court à la discussion.

De nombreux arguments concernant les affinités plausibles entre différents grands groupes zoologiques, se contredisant parfois sur certains points, ont été avancés à l'occasion du XVIII^e Congrès International de Zoologie et publiés dans « *The new panorama of animal evolution* » (2003). Pour l'établissement d'une systématique, il convient de prendre en compte et d'essayer de déterminer le « poids » respectif des différents caractères significatifs, et selon leurs différentes modalités évolutives, aussi bien cytologiques que le type de segmentation, le mode de clivage embryonnaire et le devenir des divers macromères, la biochimie, les phénomènes d'apoptoses, l'origine ontogénétique d'organes comparables (afin de distinguer les homologies des analogies), la présence ou non de cils et de microvillosités sur des segments homologues du tractus digestif (CLÉMENT & WURDAK, 1991), etc.

D'un point de vue morphologique, il paraît légitime de considérer comme plus primitifs les organismes sans forme définie, morphologiquement très variables, dont l'organisation est simple, et comme plus évolués ceux dont la symétrie suit un ou plusieurs plans, les modèles à symétrie bilatérale ayant bénéficié d'une radiation évolutive considérablement plus riche et diversifiée. Parmi ceux-ci, on distingue classiquement entre les deux lignées d'Epineuriens et d'Hyponeuriens qui se sont ensuite très largement différenciées dans chacun de ces deux cas, mais dont la différenciation a pu être aisée, ponctuelle, peut-être accidentelle à l'origine. En effet, elle a probablement résulté d'un léger déplacement topographique, vers la face ventrale ou la face dorsale, d'une ébauche organisatrice qui devait initialement se situer en position centrale ou axiale, et correspondre au centre nerveux principal ; sa migration vers le haut a ainsi donné naissance aux Epineuriens, et celle vers le bas aux Hyponeuriens (NIELSEN, 1985 ; LACALLI, 1996). La distinction entre Protostomiens et Deutérostomiens est parfois contestée, puisque des cas non significatifs peuvent être envisagés, et bien qu'elle implique parfois dans le second cas une réorganisation beaucoup plus profonde de la structure de l'organisme, une métamorphose complète. Personnellement, nous la considérons comme justifiée, puisque protostomie et deutérostomie sont normalement respectivement liées à hyponeurie et épineurie, au moins en tant que caractères diagnostiques, mais pas avec une absolue certitude dans tous les cas, comme pouvant définir alors d'un point de vue taxinomique un groupe d'organismes, vu la diversité biologique que recouvrent ces caractères. On désigne sous le nom d'Eumétazoaires (qu'il ne nous paraît pas justifié d'élever au rang de sous-règne, vu l'hétérogénéité des organismes, présentant des plans d'organisation distincts, qu'il regroupe) les embranchements évolués, par opposition aux groupes qui n'ont pas de forme définie (Placozoa, Porifera) ou à ceux dont la symétrie est radiaire (Cnidaria, Ctenophora) ; mais ils ne constituent probablement pas en eux-mêmes une entité réelle.

La classification systématique du règne animal est indépendante de celle proposée par les évolutionnistes, dite cladiste ou phylogénétique, dont les unités monophylétiques du vivant, les clades (terme défini par Haeckel, 1894, sous le terme de « Cladoma », et éméndé par Grobbs, en 1908), sont sans rang hiérarchique précis, ne correspondant pas obligatoirement aux subdivisions des systématiciens, et se fondent sur la reconnaissance de segments évolutifs plus ou moins longs, dont chacun est supposé être issu d'un ancêtre commun. Le clade est un taxon strictement monophylétique (GOUJET & MATILE, 1978) et supra-spécifique, censé renfermer la totalité de la descendance issue d'une espèce ancestrale (DARLU *et al.*, 2019). La coexistence de ces deux classifications, aussi légitimes soient-elles toutes deux, complique considérablement la classification animale, surtout lorsque certains auteurs tentent d'introduire en systématique les unités de classification des cladistes. Le terme de grades définit ceux d'entre eux qui correspondent à des niveaux évolutifs comparables reconnus dans deux lignées distinctes.

DÉPLACEMENTS ÉVENTUELS DE TAXONS DANS L'ARBRE DE LA SYSTÉMATIQUE

JONDELIUS *et al.* (2002) ont cru nécessaire de réunir les Protostomiens et les Deutérostomiens, à symétrie bilatérale, dans un clade (catégorie non systématique) « Nephrozoa », apparemment équivalente des Eubilateria Ax, 1987 (et dans l'affirmative ce taxon ferait double emploi), dont l'intérêt pratique est surtout de distinguer collectivement ces organismes des Porifères, des Cnidaire, des Cténaire et des Placozoaires, groupes, soit sans symétrie bilatérale, soit avec symétrie mais caractérisés par leur structure primitive (portant sur l'anatomie du tractus digestif et l'extrême simplification sinon l'absence d'appareil excréteur).

Dans le même ordre d'idées, un clade (donc également une lignée évolutive, mais non pas une catégorie systématique) ParaHoxozoa a été établi par RYAN *et al.* (2010) pour regrouper tous les organismes présentant en commun un certain nombre de gènes déterminés, c'est-à-dire tous les organismes multicellulaires sauf les Cnidaire et les Spongiaire ; cet ensemble est d'ailleurs considéré comme constituant le groupe-frère des Cnidaire. Ce terme a surtout un intérêt pratique.

En 1999, nous avons considéré les Obturata (ou Vestimentifères) comme une classe de l'embranchement des Pogonophores, opposée aux Perviata (Obturata et Perviata, étant dépourvus de bouche et de tractus digestif, ce dernier est remplacé par un organe original et de contours irréguliers, le trophosome, rempli de bactéries dont les produits du métabolisme assurent la nutrition de leur hôte). Les néphridies sont remplacées par deux cœlomoductes ciliés, recourbés en U, entourés par un vaisseau. Le système nerveux n'est pas métamérisé. Les deux groupes, protostomiens, se différencient par l'anatomie génitale, apparemment un développement larvaire différent, et la différenciation de la région antérieure du corps, portant dans un cas de multiples tentacules à fonction respiratoire, dans l'autre une « plume » constituée de lamelles branchiales. La présence de deux troques ciliées larvaires les placerait au voisinage des Annélides (CUTLER, 1982), mais l'absence de néphridies et de plaque apicale larvaire montrent néanmoins que cette larve n'appartient pas au type larvaire traditionnel des Annélides, la trochophore (voir D'HONDT, 1999). Les affinités des Obturata restent controversables et non-définitivement résolues ; aussi leur classement dans les Pogonophores, bien que très probable, reste-t-il provisoire.

Essentiellement sur des arguments de biologie moléculaire (dont nous n'avons pas la compétence pour juger de la pertinence) et cytologiques, les Myxosporea Bütschli, 1831 sont à présent considérés comme constituant une classe appartenant au sous-embranchement Myxozoa Grassé et Laviolette, 1970, lui-même rangé dans l'embranchement des Cnidaria. Quant aux genres *Buddenbrockia* et *Salinella*, le premier trouverait place parmi le groupe des Endocnidozoa, à l'intérieur des Myxozoa ; pour la seule et énigmatique espèce *S. salviae* Frenzel, 1892 – jamais revue depuis sa description – que comporte le second, il a été créé, pour le situer rationnellement

dans la systématique animale, un nouvel embranchement monospécifique, les Monoblastozoa Blackwelder, 1963.

LES NOUVEAUX SUPER-EMBRANCHEMENTS CHEZ LES BILATERALIA

Le règne *Animalia* Linné, 1735 est subdivisé en différents sous-règnes, dont la validité est parfois discutée : Parazoa, Radiata, Bilateralia.

Les Bilateralia, terme introduit par HYMAN (1951), comprennent eux-mêmes les infra-règnes des Protostomia et des Deuterostomia, définis par GROBBEN (1908).

Les Deuterostomia correspondent en fait à deux situations différentes, les Deutérostomiens « vrais » chez lesquels l'orifice buccal se creuse au pôle opposé de l'animal par rapport au blastopore, celui-ci devenant l'anus, et ceux chez lesquels il se perce à proximité du blastopore en devenant également l'anus. Un cas particulier est celui des Bryozoaires ; chez les quelques espèces présentant un tube digestif larvaire, soit transitoire soit durable et fonctionnel, mais disparu en tant que tel chez l'adulte, la bouche de la larve ne sera pas l'ancien blastopore embryonnaire, mais se percera immédiatement auprès de lui ; tandis que l'orifice buccal de l'adulte se creusera en position diamétralement opposée dans tous les cas, au pôle végétatif de l'embryon, soit à proximité immédiate de l'endroit où quelques cellules épidermiques présentent la capacité périodique de bourgeonner vers l'intérieur une nouvelle partie viscérale (donc un tractus digestif différencié et segmenté et plusieurs organes successifs). Les Protostomia paraissent, sur ce point, plus homogènes.

Le superembranchement Scadilaphora Lembourg, 1995 est un nouveau nom donné à l'ancien embranchement Cephalorhyncha, défini par MALAKHOV (1980), et regroupant les embranchements pseudocoelomates des Priapulida, des Loricifera et des Kinorhyncha, qui partagent la possession d'un introvert antérieur recouvert de squaldes sur leur prie proximale. Le fait que Lembourg ait cru bon d'y ajouter l'embranchement des Nematomorpha ne me semble pas de nature en lui-même à justifier la création de nouveau taxon en remplacement du précédent, qui était d'ailleurs bien adopté par la communauté scientifique. Il n'y a aucune raison, si l'on ajoute ou retranche un embranchement du superembranchement dans lequel il était auparavant rangé, d'en modifier le nom (à moins que ce soit pour laisser son propre patronyme dans la classification, en tant que créateur d'un taxon de rang élevé, avec l'espoir qu'il restera dans les annales ?).

Les Xenacoelomorpha (superembranchement créé par PHILIPPE *et al.*, 2011), opposés aux Nephrozoa de JONDELIUS *et al.* (2002) abordés ci-dessus (que ceux-ci soient des Protostomiens ou des Deutérostomiens), regroupent quelques embranchements (Xenoturbellida, Acoela, Nematodermatida) supposés être à la base et situés avant la séparation des Protostomiens des Deutérostomiens. Ils présentent en commun et contrairement aux autres l'absence de néphridies, d'appareil circulatoire et d'orifice

anal, parfois de membrane basale. Ces caractères sont considérés plutôt comme des caractères primitifs que comme des régressions, puisque ces organismes ont par ailleurs une structure elle-même primitive. Rien *a priori* ne s'oppose à ce que nous ne l'acceptons pas.

CAVALIER-SMITH (1998) a créé le superembranchement « fourre-tout » des Platyzoa dans lequel il place les Acanthocéphales, les Gastrotriches, les Gnatifères, les Plathelminthes et peut-être les Orthonectides, bref l'ensemble des embranchements qui ne trouvent pas place dans les autres grandes subdivisions, et entre lesquels on peut trouver bien sûr des caractères en commun, pouvant effectivement relever d'homologies, mais sans exclure la possibilité qu'elles soient des analogies ; ce superembranchement regroupant tant de plans d'organisation différents donne néanmoins l'impression d'être artificiel ; selon nous, sa validité telle quelle demeure à confirmer. Dans cette attente, nous avons préféré ne pas le retenir momentanément. Nous considérons les Plathelminthes comme un embranchement incluant au moins les Trematoda, les Cestoda, les Turbellaria et les Monogenea.

Les Eutrochozoa constituent un « sous-clade », donc une autre unité évolutive (et non systématique), dont la composition a changé au cours des temps, mais qui regrouperait au moins les Annélides, les Mollusques et les Sipunculiens, animaux dont les larves se ressemblent mais qui sont tellement distincts les uns des autres qu'un systématicien ne peut objectivement les retenir. Toutefois, ces Eutrochozoa regroupent peut-être effectivement des organismes phylogénétiquement éloignés, mais que nous pouvons néanmoins concevoir comme partageant une même « tendance » évolutive, encore imprécise, et en conséquence garder par souci de commodité ce nom sous une telle acception non systématique.

Le superembranchement Syndermata a été créé par AHLRICHS (1995) pour regrouper les embranchements Rotifera (invertébrés microscopiques libres) et Acanthocephala (invertébrés endoparasites de grande taille) sur des critères moléculaires et parce que leurs espèces respectives présentent un épithélium de structure syncytiale et la même ultrastructure du tégument. Mais vu les spécialisations de leurs régions trophiques respectives, l'absence d'un appareil masticateur chez les Acanthocéphales et l'existence chez eux de cette structure particulière qu'est le proboscis (organe antérieur invaginable à l'intérieur du corps, creux et préhensile, sans orifice et souvent recouvert de crochets), qui n'a rien à voir avec le mastax des Rotifères, nous estimons qu'il serait plus légitime d'inclure les Rotifères dans le super-embranchement (voir ci-dessous) des Gnathifera, en raison d'homologies (ou d'analogies ?) co-partagées, plutôt que de créer celui des Syndermata pour y réunir des animaux par ailleurs très dissemblables.

Le superembranchement des Gnathifera regroupe (GAREY *et al.*, 1996) plusieurs embranchements d'organismes protostomiens : les Rotifera, les Gnathostomulida, les Micrognathozoa, auxquels NIELSEN (1995) et différents molécularistes ont adjoint les Acanthocephala en raison de la ressemblance cytologique de leur épiderme avec celui des Rotifera. Ils présenteraient aussi des similitudes dans leurs développements

respectifs, puisque dans les deux cas, le nombre de leurs cellules serait fixe. En revanche, l'origine embryologique du ganglion nerveux ne serait pas la même chez les Rotifères et les Acanthocéphales. Bien que ces deux embranchements soient assez différents, nous ne serions pas systématiquement contre le fait d'accepter sur la base de ces caractères cytologiques, à titre provisoire mais dans l'attente d'autres confirmations, d'inclure les Acanthocéphales parmi les Gnathifera, bien que ceci nous semble encore prématuré.

Le genre méiobenthique *Diurodrilus*, longtemps classé parmi les « Archiannélides », est un groupement hétérogène d'Annélides Polychètes aux affinités indéterminées. Les Archiannélides ont été démembrées et chacun des composants a ensuite trouvé place en différents endroits dans la classification des Annélides. Deux espèces de *Diurodrilus* sont présentes dans la faune française (D'HONDT, 1968a & b) et ce genre a été inclus dans les Gnathifera (ALHRICHS, 1995) – et plus précisément à proximité des Micrognathozoa – par WORSAAE & ROUSE (2008). Cette hypothèse est fondée sur différentes similarités anatomiques, ceci bien que les *Diurodrilus* ne présentent pas d'appareil masticateur comme les précédents ; ce caractère incite donc à les maintenir en dehors, et à les considérer provisoirement par prudence comme des *incertae sedis*. Leur taille est inférieure à 1 mm et souvent plus réduite, et ils présentent de longs cils espacés dans la région buccale. Mais par ailleurs il n'est même pas encore sûr que les pièces respectives de l'appareil masticateur soient homologues d'un embranchement à un autre au sein des Gnathifera. Aussi, sur ces bases, est-il réellement justifié de considérer les Gnathifera comme un groupe taxinomique homogène et monophylétique (JENNER, 2004) ? Nous choisissons d'en accepter provisoirement l'hypothèse, sans être néanmoins complètement convaincu.

Dans de précédents travaux (D'HONDT, 1986, 1989b, 1999, 2021) auquel nous renvoyons, nous avons attiré l'attention sur la création d'un embranchement qui s'est depuis lors avéré artificiel, celui des Lophophorata défini par EMIG (1977), que nous n'admettons que si l'on en exclut les Bryozoaires, un embranchement primitif aux affinités mal connues, et si on le limite aux Brachiopoda et aux Phoronida (parfois désignés sous le collectif, inutile, de Phoronozoaires) (D'HONDT, 2021). Outre leurs caractères ontogénétiques et structuraux qui les en écartent indiscutablement, bien qu'ils soient tous trois des Deutérostomiens, les Bryozoaires ont pour singularité principale, unique dans le règne animal, d'avoir conservé à l'état adulte les capacités morphogénétiques d'une gastrula, un tractus digestif de longévité limitée étant périodiquement renouvelé (puisque'il se comporte à la fin de sa vie comme un dispositif d'accumulation des déchets du métabolisme), et se différenciant alors suite au bourgeonnement et à la prolifération vers l'intérieur d'un nombre très réduit de cellules incluses dans l'épiderme.

En résumant les arguments présentés précédemment (D'HONDT, 2021), contrairement aux Brachiopodes et aux Phoronidiens, les Bryozoaires sont des organismes, coloniaux, microscopiques, dépourvus d'appareils circulatoire et excréteur et de système respiratoire. La segmentation des Bryozoaires est radiaire et égale ; leur mésoderme se différencie, lors de la métamorphose larvaire, par

schizocœlie (une cavité unique) à partir d'une masse endo-mésodermique initiale dont, sauf quelques exceptions, la composante endodermique entre en dégénérescence durant l'embryogenèse. Chez les Brachiopoda et les Phoronida, il n'y a pas de région céphalique individualisée, il existe un collier péri-œsophagien, le tractus digestif est permanent, le corps est trimère, le manteau recouvre le reste du corps lors de la métamorphose (analogie avec les Bryozoaires), la segmentation est totale, égale et radiaire (chez les Brachiopodes comme chez les Phoronidiens) ; le cœlome, au moins celui des Brachiopodes, est formé dès l'embryogenèse par fusion de chaque côté de paires de poches cœlomiques différenciées par bourgeonnement épithélial à partir des flancs d'un tube digestif précocement formé, et il existe des appareils circulatoire et respiratoire. Contrairement aux Bryozoaires qui ne sont pas métamérisés, leur corps est embryologiquement formé de trois segments ayant généralement chacun sa ou ses paires de poches cœlomiques embryonnaires propres. La métamorphose est complète chez les Bryozoaires et se caractérise par une inversion de polarité, alors que cette métamorphose est partielle chez les deux autres embranchements. Les Brachiopodes sont toutefois caractérisés par leur système brachidial et leur corps ramassé est recouvert par une coquille, alors que les Phoronidiens sont des organismes tubicoles au corps allongé et dont les organes sont disposés linéairement sur toute la longueur du corps.

Remarque : Certains termes, créés à l'origine comme collectifs scientifiques dans le but de regrouper (en fait artificiellement) plusieurs groupes zoologiques, ont ensuite perdu leur acception taxinomique pour passer dans le langage courant. Ainsi est-ce le cas du vocable « Syndermata » évoqué plus haut, terme initialement systématique, appliqué aux Rotifères comme aux Acanthocéphales, organismes qui n'ont que peu de caractères en commun (les Acanthocéphales étant notamment dépourvus d'appareil masticateur), qui ont tous deux la particularité de présenter un épiderme syncitial de même structure et dont rien ne permet toutefois d'affirmer qu'il n'ait pas été acquis par deux voies différentes et qui peut donc ne signifier en rien une parenté phylogénétique). Le substantif de Syndermata, sans intérêt systématique aujourd'hui, n'a pas été rejeté mais reste principalement utilisé par commodité comme un collectif dans un contexte anatomo-cytologique ; nous reconnaissons qu'il pourrait être banni sans inconvénient.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'histoire de la zoologie est jalonnée de fusions et de démembrements de groupes animaux, et du déplacement de certains d'entre eux dans l'architecture de la classification ; une telle évolution est tout à fait normale en raison du perfectionnement des connaissances et des approches qui ont permis l'approfondissement du savoir. De nombreux noms ont été créés au cours des temps pour désigner collectivement, et judicieusement ou non, le regroupement de deux, trois ou davantage de ces embranchements ; certains de ces noms sont acceptables, tandis que d'autres doivent légitimement être rejetés, et enfin que d'autres encore ne méritent d'être gardés que par

commodité, mais non d'être validés comme entités systématiques par la collectivité scientifique ; ces différents taxons sont rappelés par NIELSEN (1995). Le niveau systématique le plus élevé, celui d'embranchement, a été redéfini par D'HONDT (1987, 1989a). La liste des embranchements et des catégories systématiques supérieures (parmi lesquelles, rappelons-le, on réunit, sans nécessité justifiée, sous le nom d'Eumetazoa proposé en 1866 par Haeckel les organismes dont le corps présente une symétrie) qu'il nous paraît raisonnable d'admettre dans l'état actuel des connaissances, est indiqué ci-après ; leurs caractères distinctifs majeurs ont été discutés par NIELSEN (1995). Nous rappellerons que la justification du niveau « superembranchement » (créé par VALENTINE, 1973, sous le nom de « superphyla ») n'avait pas été traité par D'HONDT (1984), cet auteur ayant alors le projet de le discuter indépendamment dans un travail ultérieur, mais qu'il n'a en pratique réalisé que beaucoup plus tardivement (1999). Nous avons aussi utilisé ici par souci de commodité les termes d'Acoelomates et de Coelomates, mais les entités qu'ils désignent sont très probablement artificielles (certains des Acoelomates pouvant être des animaux primitifs, d'autres pouvant même être des Coelomates régressés) et ces catégories n'ont donc à occuper aucun niveau hiérarchique officiel dans la systématique animale. Aussi est-il préférable de ne les utiliser que comme des qualificatifs, ne désignant seulement chacun qu'un état anatomique sous sa forme présente et sans préjuger des modalités de son obtention.

Remarque. La classification des Plathelminthes recèle en fait encore nombre d'incertitudes ; la position systématique de groupes comme les Nematodermata, les Acoelomata, les Catenulida en particulier n'est pas encore très claire, continue à faire l'objet de nouvelles interprétations (BOONE *et al.*, 2011) et peut-être fera plus tard l'objet d'une reconsidération. Pour cette raison, nous avons estimé ne pas pouvoir prendre objectivement position sur ce point, jugeant à titre personnel ne pas être suffisamment compétent ; aussi faisons-nous référence dans ces cas litigieux à l'analyse détaillée réalisée par CAVALIER-SMITH (1998).

Rappel. Les Annélides du genre *Diurodrilus* Remane, 1925 (Diuridrilidae, ordre Diurolidrida), abordés ci-dessus, pourraient constituer, selon l'hypothèse de WORSAAE & ROUSE (2008), un groupe frère des Micrognathozoa. Nous considérons cette proposition comme prématurée, en conservant ce genre comme *incertae sedis*, mais (bien qu'avec doute) plausible.

En fonction des données exposées ci-dessus, il nous paraît légitime de subdiviser à présent le règne animal en 42 embranchements :

SOUS-RÈGNE RADIATA Linné, 1758

Embranchement Placozoa Grell, 1981

Embranchement Spongiaria De Blainville, 1816 (= Porifera Grant, 1835)

Embranchement Cnidaria Hatschek, 1888

Embranchement Ctenophora Eschscholz, 1829

SOUS-RÈGNE PLACOOZOA Grell, 1971

- Embranchement Placozoa Grell, 1971
SOUS-RÈGNE BILATERIA Hatschek, 1888
Infra-Règne PROTOSTOMIA Grobben, 1908
(*Acoelomates*)
Embranchement Orthonectida Giard, 1877
Embranchement Rhombozoa Van Beneden, 1876
Embranchement Nemertinea Cuvier, 1817
Embranchement Monoblastozoa Blackwelder, 1963
Embranchement Plathelminthes Gegenbauer, 1859
Superembranchement Xenacoelomorpha Philippe *et al.*, 2011
 Embranchement Xenoturbellida Westblad, 1952
 Embranchement Nematodermatida Karling, 1940
 Embranchement Acoelomorpha Ehlers, 1985
Embranchement Gastrotricha Metschnikoff, 1884
Embranchement Cycliophora Funch & Kristensen, 1995
Embranchement Nemathelminthia Gegenbaur, 1859
Embranchement Myzostomida Graf, 1884
Embranchement Entoprocta Nitsche, 1870
Superembranchement (présumé) Cephalorhyncha Malakhov, 1980
 Embranchement Loricifera Kristensen, 1983
 Embranchement Kinorhyncha Dujardin, 1851
 Embranchement Priapulida Delage & Hérourard, 1897
Embranchement Nematomorpha Vejdovsky, 1886
Superembranchement Gnathifera Ahlrichs, 1995
 Embranchement Micrognathozoa Kristensen & Funch, 2000
 Embranchement Rotifera Cuvier, 1798
Embranchement Gnathostomulida Ax, 1956
Embranchement Acanthocephala Rudolphi, 1800
(*Coelomates*)
Embranchement Chaetognatha Leuckart, 1894
Embranchement Annelida Lamarck, 1809
Embranchement Sipunculida Rafinesque, 1814
Embranchement Echiurida Delage et Hérourard, 1897
Embranchement Mollusca Linné, 1758
Infra-règne DEUTEROSTOMIA Grobben, 1908
Embranchement Bryozoa Ehrenberg, 1832
Superembranchement Lophophorata Hyman, 1959 (= Brachiozoa Cavalier-Smith, 1998 = Phoronozoa Zrzavy *et al.*, 1998, ce dernier décrit il est vrai comme clade, et donc à considérer comme une catégorie évolutive et non systématique)
 Embranchement Brachiopoda Duméril, 1806
 Embranchement Phoronida Hatschek, 1888
Embranchement Pogonophora Johansson, 1937
Embranchement Tardigrada Doyère, 1840
Embranchement Arthropoda Siebold & Stannius, 1845
Embranchement Onychophora Grube, 1853

Embranchement Cephalochordata Owen, 1846
Embranchement Hemichordata Bateson, 1834
Embranchement Echinodermata Klein, 1734
Embranchement Tunicata Lamarck, 1816
Embranchement Vertebrata Cuvier, 1817

N. B. Pour FUNCH *et al.* (2005), il est possible que certains des groupes d'organismes, auxquels nous attribuons actuellement le rang d'embranchements, soient eux-mêmes en fait polyphylétiques. Quant aux Vestimentifères, nous rappellerons (voir ci-dessus) que bien que leur corps soit vermiforme, la présence du trophosome, l'absence de tractus digestif, la composition chimique de leur collagène et d'une façon générale leur métabolisme nous semblent légitimer leur maintien dans les Pogonophores.

La systématique animale est un domaine en remaniement constant, au sein d'un « bouillonnement » de réflexions qui durera probablement tant qu'existera la zoologie, dans lequel les apports de multiples chercheurs se surajoutent les uns aux autres, parfois au prix de conclusions se contredisant, et dans lequel chacun cherche apparemment avant tout à créer et à introduire son propre taxon suivi de son propre patronyme. Si les lignées phylogénétiques, sur lesquelles repose la systématique, semblent être dans différents cas correctement débroussaillées, il n'en est pas de même dans tous, et certaines parentés resteront même probablement définitivement irrésolues du fait du nombre insuffisant des informations dont nous disposerons toujours. Une systématique correspond à un moment donné de l'évolution temporaire de nos connaissances, et il est indubitable que celle sous laquelle nous vivons subira de nouvelles modulations au cours des générations scientifiques suivantes. Nous nous demandons même de plus en plus, après bientôt soixante années de pratique de la systématique, si les phylogénistes ne devraient pas rester plus humbles qu'ils ne le sont. Nous nous posons aussi la question de savoir si une classification animale satisfaisante pourra un jour être établie, en particulier étant donné le nombre croissant des caractères révélés, la diversité de leurs états, et de l'identification de ceux qui sont les plus ancestraux ; ces caractères étant maintenant pris en compte sans que nous sachions toujours quels sont les plus plésiomorphes ou fondamentaux, lesquels et combien (un ou plusieurs) sont codés par un même gène, et quels sont les organismes qui dérivent les uns des autres par filiation directe.

Dans d'autres cas, n'oublions pas les groupes qu'un hiatus sépare des ancêtres dont ils sont présumés issus, suite à l'intervention d'un « accident » génétique les ayant détournés de leur détermination initiale. Rappelons que dans un groupe aussi homogène que les Gastrotriches Macrodasyoïdes, la structure et la cytologie de l'épiderme de certaines espèces se rapprochent davantage de celle des Gnathostomulides qui en sont ostensiblement éloignés, que de celles d'autres Macrodasyoïdes (RIEGER, 1976), ce qui ne peut que nous inciter à faire preuve de modestie dans la signification relative des caractères et dans le fait d'en considérer certains comme plus plésiomorphes que d'autres. De nombreux auteurs apportent leur pierre plus ou moins volumineuse à

l'édifice : en témoignent les longues listes de références bibliographiques qui achèvent présentement le moindre des travaux consacrés à la systématique phylogénétique du règne animal. Le nombre croissant des titres de leurs publications (dont nous abstenons de donner une liste, vu qu'il serait inutile et présomptueux de la vouloir exhaustive) comme le fait de rappeler le détail de données qui peuvent paraître devenir trop pléthoriques, masquent ainsi l'essentiel sous un flot d'informations dont certaines (sans que nous le sachions toujours) sont secondaires ou accessoires, sinon non significatives ; et dont l'ensemble se présente aux yeux du zoologiste sous l'apparence d'un buissonnement dense, parfois anastomosé, parfois d'un chablis inextricable, comme en témoignent les longues controverses sur la classification des Plathelminthes (EHLERS 1985, RIEGER, 1991).

Il faut remarquer que différents auteurs semblent ressentir le besoin ou la jouissance incoercibles de créer des taxons de rang élevé, ce qui est tout à fait normal lorsque cela est justifié. Mais parfois la frénésie de rester durablement dans les mémoires s'accompagne d'une lecture insuffisante de la bibliographie existante et susceptible ou non de valider la pertinence de leur création. En pratique, on ne parviendra jamais à reconstituer la phylogénie à l'intérieur d'un grand groupe zoologique, ou entre deux groupes zoologiques majeurs (à plus forte raison si les changements ont été brutaux sous l'influence de gènes régulateurs), et même probablement dans de nombreux cas entre deux espèces voisines ; une telle reconstitution est illusoire, voire chimérique. Cela ne serait possible que dans le cas où l'on serait le témoin direct du passage de l'un à l'autre ; à plus forte raison lorsqu'il y a intervention d'un gène homéotique ou de régulation assurant cette transformation, de façon ostensible, d'un modèle ou d'un plan d'organisation vers un autre. À l'intérieur d'un taxon de rang élevé, l'un des taxons subordonnés pourra paraître plus évolué qu'un autre pour certains caractères, mais plus primitif pour d'autres, et cela ne signifie pas pour autant que l'un descend de l'autre ; mais seulement qu'ils ont probablement une origine commune et se situent au sein d'une même voie évolutive ayant différemment divergé, étant donné que certains paramètres, qui nous sont inappréciables, ont pu différer au cours de leurs histoires respectives.

En 1999 et 2000, nous avons présenté la systématique animale telle qu'elle nous semblait la plus logique et objective en fonction des connaissances de ces époques, même si différents auteurs avaient parfois utilisé des classifications personnelles un peu différentes (il n'est pas dans notre propos ici d'entrer dans le détail de celles-ci ni de les argumenter). Chaque auteur semble d'ailleurs avoir sa propre classification du règne animal, même si elle peut ne différer que par des aspects très limités de celles de ses collègues, et avoir la velléité de créer de nouveaux taxons. Les analyses phylogénétiques ont maintenant recours à des caractères de plus en plus fins quant à leur observation et à leur discussion, mais ce qui complique parfois davantage encore l'interprétation (ZRZAVY J. & HYPŠIA V., 2003 ; FUNCH *et al.*, 2005). Certaines des hypothèses avancées par les chercheurs depuis un quart de siècle demandent encore vérification, mais certaines d'entre elles seront sans doute alors adoptées par la communauté savante et intégreront la classification. D'autres,

parmi les caractères discriminatifs récemment avancés, se révéleront sans doute, par ailleurs, phylogénétiquement non significatifs ; on constatera que certains sont issus d'accidents génétiques récents, peut-être du transfert de gènes susceptibles d'ouvrir des perspectives nouvelles ou de possibles homologies, dont l'importance peut être magnifiée involontairement ou non par leurs découvreurs eux-mêmes, tandis que d'autres caractères déterminants pourront peut-être être mis par ailleurs ultérieurement en évidence. Mais il s'agit là d'un domaine sur lequel nos compétences personnelles ne nous permettent pas d'argumenter. Ils seront alors inclus de façon à affiner la systématique. Aussi la classification présentée ci-dessus semble-t-elle la plus logique et la plus consensuelle compte tenu de nos connaissances actuelles, mais rien ne dit évidemment qu'elle ne puisse pas encore évoluer.

Cette note se veut simplement une actualisation de nos deux ouvrages précédents, en priorité de celui (*Les invertébrés marins méconnus*) que nous avons publié en 1999, sans prétention ni débauche d'érudition, et à un stade de l'évolution de la zoologie matérialisé par l'instant présent, sans préjuger de l'avenir. Constatons que tous les auteurs ne sont pas d'accord sur le niveau hiérarchique à accorder à tel ou tel groupe dans la classification, déjà parce que celles des naturalistes diffèrent parfois de celle des cladistes. Nous avons visé à présenter une reconstitution qui, déjà à l'époque de sa publication, s'était voulue la plus honnête possible, logique et non partisane, de la classification phylogénétique animale. Il faut noter qu'il existe toujours aussi dans la classification animale des confusions et des points d'achoppement, et que des désaccords subsistent (le seront-ils durablement ?) entre les reconstitutions des biologistes et celle des biochimistes. En dépit des progrès récents et sans doute futurs dans la connaissance du monde vivant, et des informations qui seront amenées de plus en plus à nous « noyer » sans que nous puissions à chaque fois la décrypter avec davantage de fiabilité, il est à craindre que la systématique phylogénétique comportera toujours des lacunes ; nous sommes les premiers à la regretter après un bon demi-siècle de pratique assidue de la zoologie, nous retrouvant devant des situations parfois insolubles. En remarque finale, nous rappellerons que, contrairement à ce qu'elle devrait légitimement être, la science est – évidemment sauf exceptions – de moins en moins internationale ou universelle, impartiale et librement copartagée, mais de plus en plus dotée d'une connotation à la fois patriotique – nous renvoyons à ce sujet à l'une de nos précédentes publications (D'HONDT, 2018) – et potentiellement conflictuelle. Celle-ci est destinée à assurer la supériorité culturelle d'une nation sur une autre, à l'imposer ; il faut reconnaître en conséquence qu'elle peut alors être motivée par des objectifs autres que strictement scientifiques, comme ce fut le cas à l'époque du pangermanisme (D'HONDT, 2018) ou du lyssenkisme (PRENANT, 1980).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGUINALDO A. M. A., TURBEVILLE J. M., LINFORD L. S., RIVERA M. C., GAREY J. R., RAFF, R. A. & LAKE J. A., 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489-493.
- ALHRICHS W. H., 1995. *Ultrastruktur und Phylogenie von Seison nebaliae (Grube, 1859) und Seison annulatus (Claus, 1876)*. Cuvillier Verlag, Göttingen, 310 p.

- AUBER, L., 1955. *Coléoptères de France*, I. Ed. Boubée & Cie, Paris, 95 p.
- BARROIS J., 1877. Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. *Travaux de la Station zoologique de Wimereux*, 1 : 1-305.
- BERNARDI G., 1980. *Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive*. In : *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, Tome 3. C. Bocquet, J. Générmont & M. Lamotte (eds.). *Mémoires de la Société zoologique de France*, 40 : 373-425.
- BLACKWELDER R. E., 1963. *Classification of the animal kingdom*. South Illinois Univ. Press. Non consulté.
- BOCQUET C., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes, Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 90 : 187-450.
- BOCQUET C., 1977. Zoologie évolutive et évolution de la zoologie. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 101 (2) : 181-185.
- BOONE M., BERT W., CLAEYS M., HOUTHOOFD W. & ARTOIS T., 2011. Spermatogenesis and the structure of the testes in Nematodermatida. *Zoomorphology*, 130: 273-282.
- BRUSCA R. C. & BRUSCA G. J., 1991. *Invertebrates*. Sinauer Ass., Sunderland (USA), 922 p.
- CALVET L., 1900. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier*, N. S. 8 : 1-458.
- CAVALIER-SMITH T., 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Review*, 73: 203-266.
- CLÉMENT P. & WURDAK E., 1991. *Rotifera*. In: F. W. Harrison & E. Ruppert (eds.), *Microscopic anatomy of Invertebrates*, 4. Wiley-Liss, New York: 219-298.
- COLLECTIF, 2003. *The new panorama of animal evolution*. A. Legakis, S. Sfenthourakis, R. Polymeni & M. Thessalou-Legaki eds., Pensoft, Sofia-Moscow, 738 p.
- CUTLER E.B., 1982. *Pogonophora*. In: *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, New York, 2: 63-64.
- CUVIER G., 1812. Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, 19 : 73-84.
- DARLU P., TASSY P., D'HAESSE C. & ZAEAGÜETA I BAGILS R., 2019. *La reconstitution phylogénétique. Concepts et méthodes*. Nouvelle édition revue et corrigée. Ed. matériologiques, Paris, 432 p.
- DUBOIS A., 2008. *Drôles d'espèces. Hybridation, perturbations de la méiose et spéciation dans le règne animal : quelques points délicats de terminologie, d'éidonomie et de nomenclature*. In : *Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui*. D. Prat, A. Raynal-Rocques et A. Roguenant (eds.). Ed. Belin, Paris : 169-202.
- EHLERS U., 1985. *The phylogenetische System der Plathelminthes*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 317 p.
- EMIG C., 1977. Un nouvel embranchement : les Lophophorates. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 102 : 341-344.
- FUNCH P., VINTHER SÖRENSEN M. & OBST M., 2005. On the phylogenetic position of Rotifera – have we come any further ? *Hydrobiologia*, 546: 11-28.
- GAREY J. R., NEAR T. J., NONNEMACHER M. R. & NADLER S. A., 1996. Molecular evidence for Acanthocephala as a subtaxon of Rotifera. *J. Molecular Evolution*, 43: 287-292.
- GAREY J. R. & SCHMIDT-RHAESA A., 1998. The essential role of "minor" phyla in molecular studies of animal evolution. *American Zoologist*, 28: 907-917.
- GOUJET D. & MATILE L., 1978. *Systématique cladistique. Quelques textes fondamentaux*. Ed. MNHN, Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, Paris, 106 p.
- GROBBEN K., 1908. Die systematische Einteilung des Tierreiches. *Verzeichnis für zoologisches botanisches Gesellschaft Wien*, 58: 491-511.
- HAECKEL E., 1866. *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*. Traduction française (1874) de la 4^e édition (1873). C. Reinwald & Cie, Paris, 680 p.
- HALANYCH K. M., BACHELLER J. D., AGUINALDO A. M. A., LIVA S. M., HILLIS D. M. & LAKE, J. A., 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that Lophophorates are protostome animals. *Science*, 267: 1641-1643.
- HONDT J.-L. D', 1968a. Gastrotriches et Halammohyrididés des côtes flamandes et picardes. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris*, 2^e sér., 40 : 214-227.
- HONDT J.-L. D', 1968b. Contribution à la connaissance des Gastrotriches intercotidiaux du golfe de Gascogne. *Cahiers de Biologie Marine*, IX (4) : 387-404.
- HONDT, J.-L. D', 1984. Les taxons et les catégories taxinomiques supraspécifiques et infraspécifiques chez les Bryozoaires Eurystomes. *L'Année biologique*, 23 (3) : 209-241.
- HONDT J.-L. D', 1987. Concepts et critères de la famille et de la superfamille chez les Métazoaires. *L'Année Biologique*, 26 (3) : 141-175.
- HONDT J.-L. D', 1989a. Le concept d'embranchement dans la systématique des Métazoaires. I. Revue historico-

- critique du concept d'Embranchement. Problèmes terminologiques et synonymiques. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^e sér., 10 : 47-59.
- HONDT J.-L. D', 1989b. Le concept d'embranchement dans la systématique des Métazoaires. II. Conceptions actuelles. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^e sér., 10 : 61-80.
- HONDT J.-L. D', 1989c. L'évolution des classifications. Exemple des Bryozoaires. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 114 (2) : 11-18.
- HONDT J.-L. D', 1997. Qu'est-il advenu des anciens Aschelminthes ? *Bulletin de la Société zoologique de France*, 122 (4) : 355-364.
- HONDT J.-L. D', 1999. *Les invertébrés marins méconnus*. Editions de l'Institut océanographique, Paris, 444 p.
- HONDT J.-L. D', 2000. *Vade-mecum* du jeune zoologiste. Coll. Oceanis, Editions de l'Institut océanographique, Paris, 189 p.
- HONDT J.-L. D', 2015. Quelques réflexions sur les catégories taxinomiques infra-subspécifiques en zoologie. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 84 (3-4) : 63-74.
- HONDT J.-L. D', 2018. Embranchement *versus* phylum : comment la conjoncture internationale peut influencer la nomenclature scientifique et la classification animale. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 87 (3-4) : 111-120.
- HONDT, J.-L. D', 2019. À propos de la « Tribu » en taxinomie zoologique. *Bulletin de la Société entomologique du Nord de la France*, 370 (1) : 12-18.
- HONDT J.-L. D', 2021. Sur les affinités entre les Bryozoaires et les Brachiopodes. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 90, 5-6 : 163-175.
- HYMAN L., 1951. *The Invertebrates. II. Platyhelminthes and Rhynchocoela. The Acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, 550 p.
- JENNER R. A., 2004. Towards a phylogeny of the Metazoa: evaluating alternative phylogenetic positions of Platyhelminthes, Nemertea and Gnathostomulida, with a critical reappraisal of cladistics characters. *Contributions in Zoology*, 73: 3-163.
- JONDELIUS U., RUIZ-TRILLO I., BAGUNA J. & RUIFORT M., 2002. The Nemertodermatida are basal bilaterian and not members of the Platyhelminthes. *Zoologia Scripta*, 31(12): 201-215.
- LACALLI T., 1996. Dorsoventral axis inversion: a phylogenetic perspective. *Bioessays*, 18(3) : 251-254.
- LECOINTRE G. & LE GUYADER H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, 545 p.
- LITTLEWOOD D T. J., TELFORD M J., CLOUGH K. A. & RHODE W., 1998. Support, ribosomal sequences and the phylogeny of the Eucaryotes. *Cladistics*, 14: 333-338.
- MAYR E., 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill Book Comp., New York, 428 p.
- MALAKHOV V. V., 1980. Cephalorhyncha, a new type of animal kingdom uniting Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea and a system of Aschelminthes worms. *Zoologiska Zhurnal*, 59: 485-499 (en russe).
- MINELLI A., 1994. *Biological systematics. The State of the art*. Chapman & Hall, London, 387 p.
- NIELSEN C., 1985. Animal phylogeny in the light of the trochaea theory. *Biological Journal of the Linnean Society*, 25: 243-299.
- NIELSEN C., 1995. *Animal evolution. Interrelationships of the living phyla*. Oxford Univ. Press, Oxford, 467 p.
- PRENANT M., 1980. *Toute une vie à gauche*. Editions Encre, Paris, 334 p.
- RIEGER R. M., 1976. Monociliated epidermal cells in Gastrotricha : significance for concepts and early metazoan evolution. *Zeitschrift Zool. Syst. Evolut.-Forsch*, 14: 198-226.
- RIEGER, R. M. 1991. *Platyhelminthes: Turbellaria*. In: *Microscopic anatomy of Invertebrates*. Harrison E. W. & Bogitsch G. J. (eds.), 3 Wiley-Liss, New York: 7-140.
- RYAN J. F., PANG K., MULLIKIN J. C., MARTINDALE M. Q., BAXEVANIS A. D. & ANDREAS D., 2010. The homeodomain complement of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* suggest that Ctenophora and Porifera diverged prior to the ParaHoxozoa. *EvoDevo*, 1(1): 9.
- VALENTINE J. W., 1973. Coelomate superphyla. *Systematic Zoology*, 22: 97-102.
- WORSAAE K. & ROUSE G. W., 2008. Is *Diurodrilus* an annelid ? *Journal of Morphology*, 269(12): 1426-1455.
- ZRZAVY J. & HYPISA V., 2003. Myxozoa, *Polypodium* and the origin of the Bilateria: the phylogenetic position of "Endocnidozoa" in light of the rediscovery of *Buddenbrockia*. *Cladistics*, 19: 164-169.

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Gérard KECK

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 90 Fascicule 9-10 novembre - décembre 2021

SOMMAIRE

D'Hondt J. L. – « Les invertébrés marins méconnus » (1999) :	
Réactualisation après un quart de siècle	242-260
Frappa F. et al. – Redécouverte de <i>Rhododendron ferrugineum</i> L., 1753	
dans le département de la Loire.....	261-270
Dierkens M. – Contribution à la connaissance des araignées de Wallis et Futuna.....	271-300

Couverture : Sabots de Vénus dans le désert d'Entremont (Savoie) le 22 juin 2021.

Crédit : B. Berthet-Grelier

CONTENTS

D'Hondt J. L. – “ Les Invertébrés marins méconnus ” (1999) :	
reactualization a quarter of century later	242-260
Frappa F. et al. – Rediscovery of <i>Rhododendron ferrugineum</i> L., 1753	
in the Loire department	261-270
Dierkens M. – Contribution to the study of spiders from Wallis and Futuna.....	271-300

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 – N° d'inscription à la CPPAP : 0724G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : Octobre 2021

Copyright © 2021 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.