

# CHAPITRE 33

## La diversité animale et l'évolution des plans corporels

### Aperçu du chapitre

- 33.1 Quelques caractéristiques générales des animaux
- 33.2 Évolution du plan d'organisation des animaux
- 33.3 Phylogénie animale
- 33.4 Les spongiaires
- 33.5 Les eumétazoaires
- 33.6 Bilatériens acéломates



### Introduction

Les animaux font partie des organismes vivants les plus nombreux. Rencontrés dans presque tous les milieux, ils nous déconcertent par leur diversité de forme, d'habitat, de comportement et de mode de vie. Environ un million et demi d'espèces ont été décrites, et plusieurs millions d'autres, pense-t-on, attendent d'être découvertes. Malgré leur grande diversité, les animaux ont beaucoup en commun. La locomotion, par exemple, est un de leurs caractères distinctifs, bien que tous les animaux ne soient pas mobiles. Les premiers naturalistes pensaient que les éponges et les coraux étaient des végétaux puisque les adultes sont attachés à la surface sur laquelle ils vivent. Dans ce chapitre, nous commençons par une description des caractéristiques animales, et nous décrivons les phylums à la base de la phylogénie animale. Les deux chapitres suivants décrivent les deux groupes principaux d'animaux : les protostomiens et les deutérostomiens.

## 33.1

# Quelques caractéristiques générales des animaux

### Objectifs

1. Identifier trois caractéristiques communes à tous les animaux et trois autres qui sont propres à certains types d'animaux.

Les animaux sont si diversifiés que peu de critères conviennent à tous ; certains, comme le fait que les animaux sont des consommateurs hétérotrophes, s'appliquent à tous, mais d'autres, comme la mobilité, comportent des exceptions. Ensemble, les caractéristiques universelles et d'autres propriétés importantes sont des preuves convaincantes de la nature monophylétique des animaux ; tous les membres sont apparentés plus étroitement entre eux que chacun des membres le seraient à un autre type d'organisme.

## Les animaux partagent certaines caractéristiques générales

### Hétérotrophie

Tous les animaux sont hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils obtiennent l'énergie et les molécules organiques en ingérant d'autres organismes. Contrairement aux plantes et algues autotrophes, les animaux ne peuvent synthétiser des molécules organiques à partir de substances

inorganiques. Certains animaux (herbivores) consomment les autotrophes ; d'autres animaux (carnivores) consomment les hétérotrophes ; et d'autres (détritivores) consomment les organismes en décomposition.

### Multicellularité

Tous les animaux sont multicellulaires ; beaucoup ont un corps complexe. Les organismes hétérotrophes unicellulaires appelés protozoaires, qui étaient classés parmi les animaux primitifs, sont considérés maintenant comme étant membres du règne vaste et diversifié des protistes décrit au chapitre 29.

### Absence de paroi cellulaire

Les cellules animales se distinguent de celles des autres organismes multicellulaires par le fait qu'elles sont dépourvues de paroi cellulaire rigide et sont habituellement tout à fait souples. Un réseau extracellulaire de protéines de soutien, comme le collagène, maintient ensemble les nombreuses cellules animales, dont la cohésion peut être renforcée par plusieurs protéines particulières qui constituent les jonctions intercellulaires.

### Mouvement actif

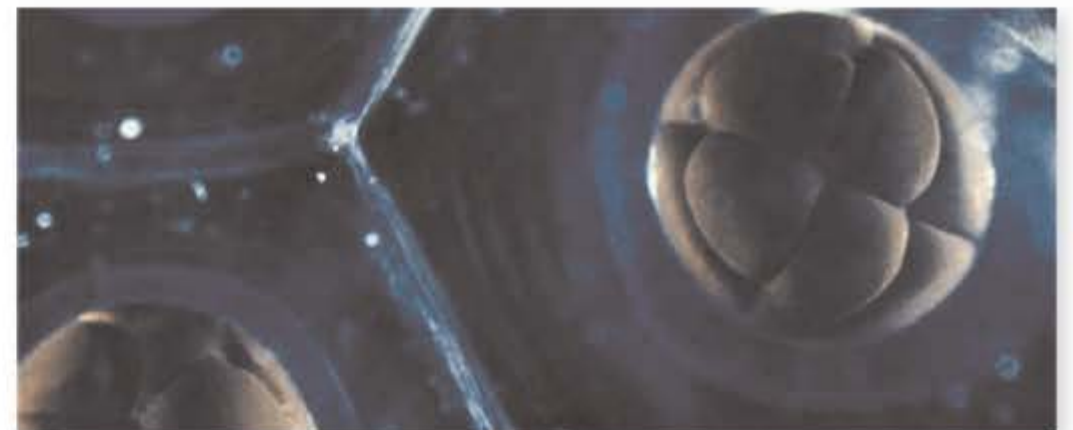
Bien que d'autres organismes unicellulaires soient capables de se déplacer, les animaux le font plus rapidement et de manière plus complexe et cette aptitude est peut-être la caractéristique la plus frappante. Elle est liée directement à la souplesse de leurs cellules et à l'évolution des tissus nerveux et musculaires. Une forme remarquable de mouvement propre aux animaux est le vol, une faculté qui est bien développée chez les vertébrés et les insectes, comme chez le papillon (phylum des arthropodes) montré à la figure 33.1*a*. De nombreux animaux ne peuvent se déplacer (ils sont sessiles) ou le font rarement ou lentement



*a.*



*b.*



*c.*

**Figure 33.1** Quelques caractéristiques partagées par les animaux. *a.* De nombreux, pas tous, sont capables de se déplacer. D'autres organismes le peuvent également, mais le vol est réservé aux animaux. *b.* Les animaux présentent un large éventail de tailles et formes différentes, mais la grande majorité des animaux sont des invertébrés, comme ce mille-pattes. *c.* Les animaux sont soumis à un processus de développement à commencer par la série de divisions cellulaires appelées clivage, produisant une structure pluricellulaire appelée blastula.

(ils sont sédentaires), bien qu'ils aient des muscles ou des fibres nerveuses qui permettent à des parties de leur corps de bouger. Les éponges, cependant, ont une faible capacité de mouvement.

### Diversité de formes

La forme des animaux varie fortement, leur taille allant d'organismes trop petits pour être visibles à l'œil nu aux énormes baleines et aux calmars géants. Presque tous les animaux, à l'instar de ce millipède (phylum des arthropodes) à la figure 33.1b, sont dépourvus de colonne vertébrale, d'où leur nom d'invertébrés. Parmi les millions d'espèces animales vivantes connues, moins de 60 000 ont une colonne vertébrale et sont, dès lors, appelées vertébrés. Il est probable que les nombreux millions d'espèces animales attendant d'être découvertes sont des invertébrés.

### Diversité d'habitats

Le règne animal comprend 35 à 40 phylums, dont la plupart comptent des membres qui ne vivent que dans la mer. Les phylums d'animaux qui vivent en eau douce sont moins nombreux et ceux qui vivent sur la terre ferme le sont encore moins. Les membres des trois phylums marins les plus prolifiques, les arthropodes, les mollusques et les chordés, dominent également la vie animale terrestre. Un seul phylum animal, les onychophores (péripatés), est entièrement terrestre.

### Reproduction sexuée

La plupart des animaux se reproduisent de manière sexuée. Les ovules des animaux ne peuvent se déplacer et sont beaucoup plus grands que les spermatozoïdes, qui sont petits et habituellement porteurs d'un flagelle. Chez les animaux, les cellules formées au cours de la méiose fonctionnent comme des gamètes. Ces cellules haploïdes ne se divisent pas d'abord par mitose, comme elles le font dans les plantes et les champignons, mais fusionnent directement l'une avec l'autre pour former le zygote. En conséquence, chez les animaux, il n'y a pas de processus équivalent à l'alternance de générations haploïdes (gamétophyte) et diploïdes (sporophyte) caractéristiques des plantes. Certains individus de certaines espèces et tous les individus de quelques très rares espèces animales sont incapables de reproduction sexuée.

### Développement embryonnaire

Un zygote animal subit d'abord une série de divisions mitotiques, appelées *segmentation*, et comme cet œuf de grenouille en division, à la figure 33.1c, le résultat est une sphère multicellulaire, la blastula. Chez la plupart des animaux, la blastula s'invagine à un moment donné pour former une poche vide avec une ouverture à une extrémité appelée blastopore. Un embryon à ce stade est appelé gastrula. La croissance et le mouvement des cellules de la gastrula diffèrent d'un groupe d'animaux à un autre, ce qui reflète l'histoire évolutive du groupe (voir chapitre 25). Les embryons de la plupart des types d'animaux se développent en une larve, qui ne ressemble pas à la forme adulte de l'espèce, vit dans un autre habitat et se nourrit d'aliments différents ; dans la plupart des groupes, elle est très petite. Une larve subit une métamorphose, une réorganisation radicale, afin de se transformer en la forme adulte.

### Tissus

Les cellules de tous les animaux, sauf des éponges, sont organisées en unités structurées et fonctionnelles appelées tissus, ensembles de cellules qui se sont assemblées et se sont spécialisées pour exercer une fonction spécifique.

## Synthèse 33.1

Tous les animaux sont multicellulaires et hétérotrophes, et leurs cellules sont dépourvues de paroi. La plupart des animaux peuvent se déplacer, se reproduire sexuellement et possèdent des tissus uniques. Les animaux peuvent occuper presque tous les habitats.

- Les animaux ne peuvent pas avoir été la première forme de vie. Quels sont les arguments qui plaident pour cette affirmation ?

## 33.2 Évolution du plan d'organisation des animaux

### Objectifs

1. Différencier un pseudocœlome et un cœlome.
2. Expliquer la différence entre des protostomiens et des deutérostomiens.
3. Décrire les avantages de la segmentation.

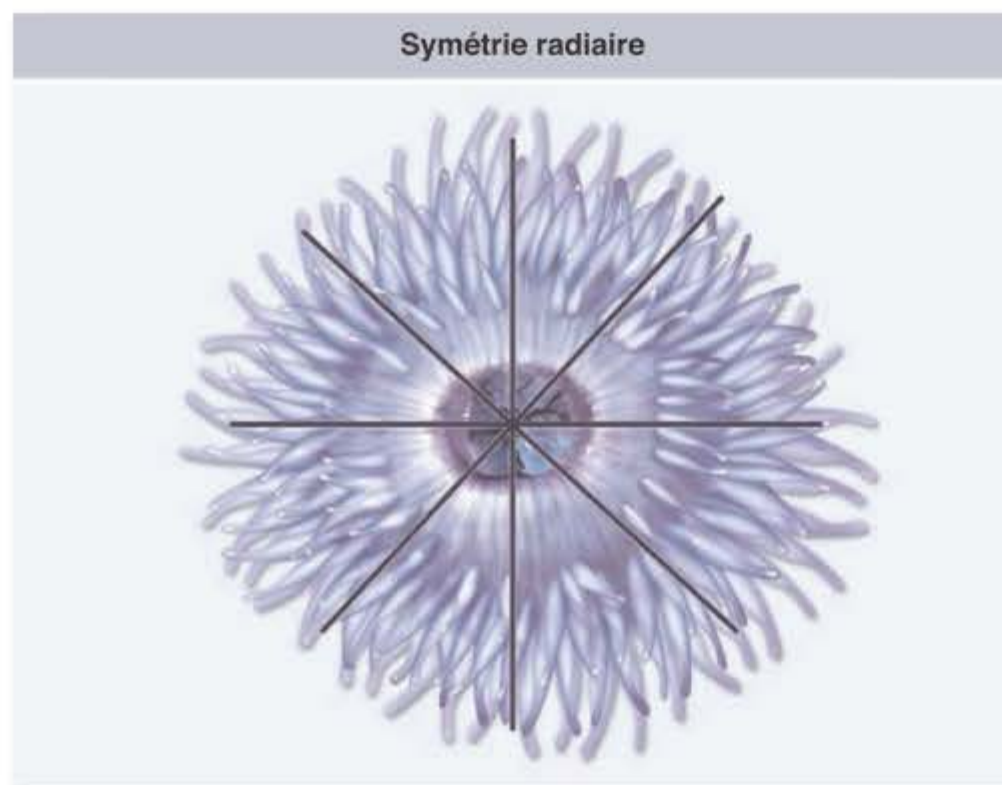
Les caractéristiques décrites dans la section 33.1 ont évolué au cours de millions d'années. Nous pouvons comprendre comment l'histoire de la vie s'est déroulée en examinant les types de corps animaux et les plans corporels des fossiles et des animaux vivants. Cinq innovations importantes peuvent être constatées dans l'évolution animale.

1. La symétrie
2. Les tissus, permettant des structures et des fonctions spécialisées
3. Une cavité corporelle
4. Divers modèles de développement embryonnaire
5. La segmentation, ou répétition d'unités corporelles.

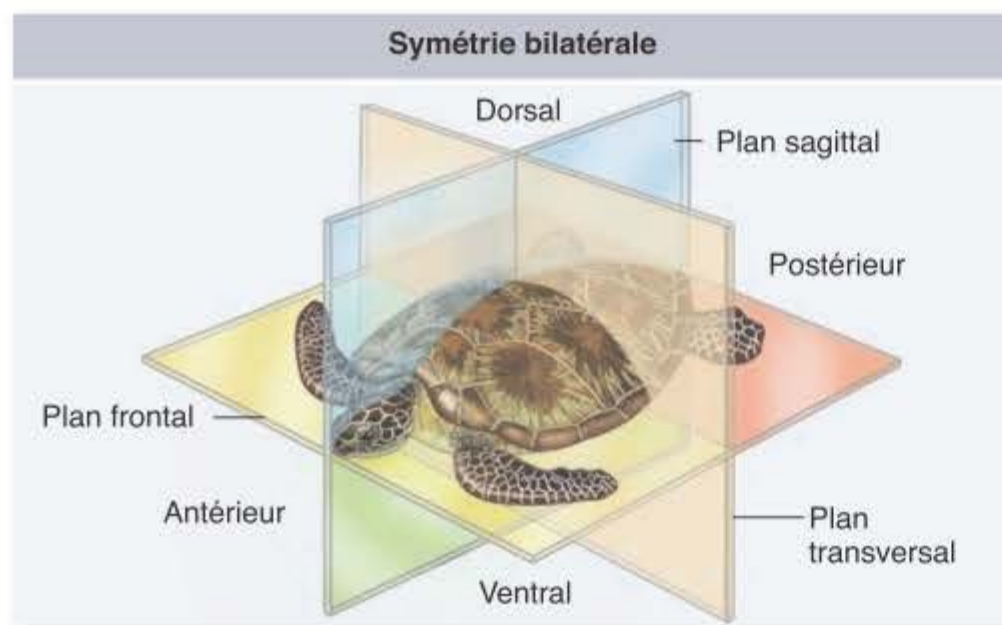
Ces innovations sont expliquées dans les sections qui suivent. Certaines innovations semblent avoir évolué une seule fois, certaines deux fois ou plus. Des innovations qui n'ont évolué qu'une seule fois peuvent fournir des arguments en faveur d'une relation évolutive étroite, servant ainsi de synapomorphie (caractère dérivé partagé) pour un groupe évolutif composé d'une espèce ancestrale et de tous ses descendants, appelé un clade (voir chapitre 23). Par ailleurs, certaines innovations évoluent plus d'une fois dans différents clades. C'est le phénomène d'évolution convergente (voir chapitre 23). Même si elles ne sont pas indicatives de relation évolutive étroite, des innovations ayant évolué de façon convergente peuvent être des indications que des espèces apparentées de loin se sont adaptées de la même manière à des conditions environnementales semblables.

### La plupart des animaux montrent une symétrie bilatérale ou radiaire

Une éponge typique manque de symétrie définie ; elle pousse comme une masse irrégulière. Pratiquement tous les autres animaux ont une forme déterminée et une symétrie que l'on peut décrire en se référant à un axe imaginaire traversant le corps de l'animal. On distingue deux types principaux, la symétrie radiaire et la symétrie bilatérale. Notez que



a.



b.

**Figure 33.2 Une comparaison des symétries radiaire et bilatérale.** a. Les animaux symétriques radiaires, comme cette anémone de mer (phylum Cnidaria), peuvent être divisés en deux moitiés égales dans tous les plans longitudinaux passant à travers l'axe central. b. Les animaux à symétrie bilatérale, comme cette tortue (phylum Chordata), ne peuvent être divisés en deux moitiés égales que dans un seul plan (le plan sagittal).

de nombreux animaux ne sont pas parfaitement symétriques, mais qu'ils le sont suffisamment pour qu'on les considère comme symétriques.

### Symétrie radiaire

Le corps d'un membre du phylum Cnidaria (méduses, anémones de mer et coraux ; voir chapitre 34) a une **symétrie radiaire**, c'est-à-dire que les parties du corps sont disposées autour d'un axe central de telle manière que plusieurs plans passant à travers l'axe central divisent l'organisme en moitiés qui sont approximativement des images en miroir l'une de l'autre. Une tarte, par exemple, a une symétrie radiaire ; il en est de même pour une anémone de mer (figure 33.2a).

### Symétrie bilatérale

Les corps de la plupart des animaux autres que les éponges et les cnidaires ont une **symétrie bilatérale**, dans laquelle le corps a des moitiés droite et gauche qui sont des images en miroir l'une de l'autre. Les animaux qui ont ce plan corporel sont appelés bilateria (bilatériens). Le plan sagittal définit ces moitiés (figure 33.2b). Dans un corps à symétrie bilatérale, on distingue une région supérieure dite dorsale et une région inférieure dite ventrale, qui sont divisées par le plan frontal. Quant aux extrémités antérieure (frontale)

et postérieure (arrière), elles sont séparées par le plan transversal (chez un animal qui marche à quatre pattes, le dos est la partie supérieure).

Parfois, décider si un organisme doit être considéré comme doté d'une symétrie bilatérale ou radiaire n'est pas facile. Par exemple, chez les échinodermes (étoile de mer et animaux apparentés), les adultes ont une symétrie radiaire (en fait, une symétrie pentaradiaire, puisque le corps est divisé clairement en cinq sections), alors que les larves ont une symétrie bilatérale.

La symétrie bilatérale constitue une avancée importante dans l'évolution du plan de corps de l'animal. Les animaux symétriques bilatéralement ont la capacité de se déplacer dans l'environnement dans une direction cohérente (typiquement avec l'extrémité antérieure en tête), ce qui est difficile pour les animaux à symétrie radiaire. En parallèle à cette aptitude à un mouvement directionnel, des cellules nerveuses se regroupent dans le cerveau et des structures sensorielles, comme les yeux et les oreilles, se développent à l'extrémité antérieure du corps. Cette concentration du tissu nerveux à l'extrémité antérieure, qui semble avoir eu lieu tôt dans l'évolution, est appelée **céphalisation**. Une grande partie du système nerveux chez les animaux à symétrie bilatérale est concentrée dans un ou plusieurs grands cordons nerveux longitudinaux qui transmettent l'information à partir des organes des sens antérieurs et du cerveau au reste du corps. La céphalisation est souvent considérée comme une conséquence du développement de la symétrie bilatérale.

## L'évolution des tissus a permis le développement de structures et fonctions spécialisées

Le zygote (ovule fécondé) a la capacité de donner naissance à tous les types de cellules dans le corps d'un animal ; il est totipotent. Pendant le développement embryonnaire, les cellules se spécialisent pour exercer des fonctions particulières. Chez tous les animaux à l'exception des éponges, le processus est irréversible : une fois qu'une cellule se différencie pour assurer une fonction, elle et ses descendants ne peuvent jamais en exercer une autre.

Une cellule d'éponge qui s'était spécialisée pour exercer une fonction (comme border une cavité à des fins alimentaires) peut perdre les attributs nécessaires à cette fonction et changer afin d'en exercer une autre (par exemple devenir un gamète). Ainsi, une cellule d'éponge peut se dédifférencier et se redifférencier. Les cellules de tous les autres animaux sont organisées en tissus, dont chacun est caractérisé par des cellules de morphologie et aptitude particulières, alors que la capacité de dédifférenciation empêche les cellules des éponges de former des tissus clairement définis (et, bien sûr, des organes, qui sont composés de tissus).

Les éponges sont uniques par leur capacité de se différencier et encore de se redifférencier. Le fait que tous les autres animaux se différencient de façon irréversible suggère que les organismes contenant des cellules spécialisées pour remplir des fonctions particulières pourraient avoir un avantage par rapport à ceux dont les cellules ont le potentiel d'exercer des fonctions multiples. L'évolution de tissus spécialisés peut être une innovation clé, un trait qui génère une diversification évolutive (voir chapitre 22).

## Une cavité corporelle rend possible le développement de systèmes d'organes complexes

Dans le processus du développement embryonnaire, les cellules des animaux de la plupart des groupes s'organisent en trois couches (couches dites germinales) : une externe, l'**ectoderme**, une interne, l'**endoderme**,

et une intermédiaire, le **mésoderme**. Les animaux avec trois couches de cellules embryonnaires sont dits triploblastiques. La maturation de l'embryon comprend en partie le développement de certains organes et systèmes d'organes à partir de chaque couche germinale. L'enveloppe extérieure du corps et le système nerveux dérivent de l'ectoderme ; l'endoderme se différencie en système digestif, notamment l'intestin, alors que le squelette et les muscles se développent à partir du mésoderme. Les cnidaires n'ont que deux couches germinales, l'endoderme et l'ectoderme (ils sont donc diploblastiques), et sont dépourvus d'organes. Les éponges n'ont pas de couches germinales et, bien sûr, n'ont pas de tissus ni d'organes. Tous les animaux triploblastiques sont membres des bilatériens.

Une innovation majeure dans le plan du corps de certains bilatériens a été une cavité corporelle isolée de l'extérieur de l'animal. Celle-ci est différente de la cavité digestive, qui est ouverte vers l'extérieur au moins par la bouche et, chez la plupart des animaux, par l'anus à l'extrémité opposée. L'évolution de systèmes organiques efficaces au sein du corps de l'animal n'a pas été possible tant qu'une cavité corporelle ne s'était pas formée pour accueillir et soutenir les organes (tels que le cœur et les poumons), pour assurer les échanges moléculaires et favoriser les interactions complexes nécessaires au développement. La cavité est remplie d'un fluide ; chez la plupart des animaux, le fluide est liquide, mais chez les vertébrés, c'est un gaz. À ce propos, signalons que le remplissage par un liquide d'un compartiment de la cavité corporelle humaine peut être mortel. Très peu de types d'organismes bilatériens sont dépourvus de cavité corporelle, l'espace entre les tissus qui se développent à partir du mésoderme et ceux qui se développent à partir de l'endoderme étant remplis de cellules et de tissu conjonctif. Ces animaux sont dits acéломates (figure 33.3).

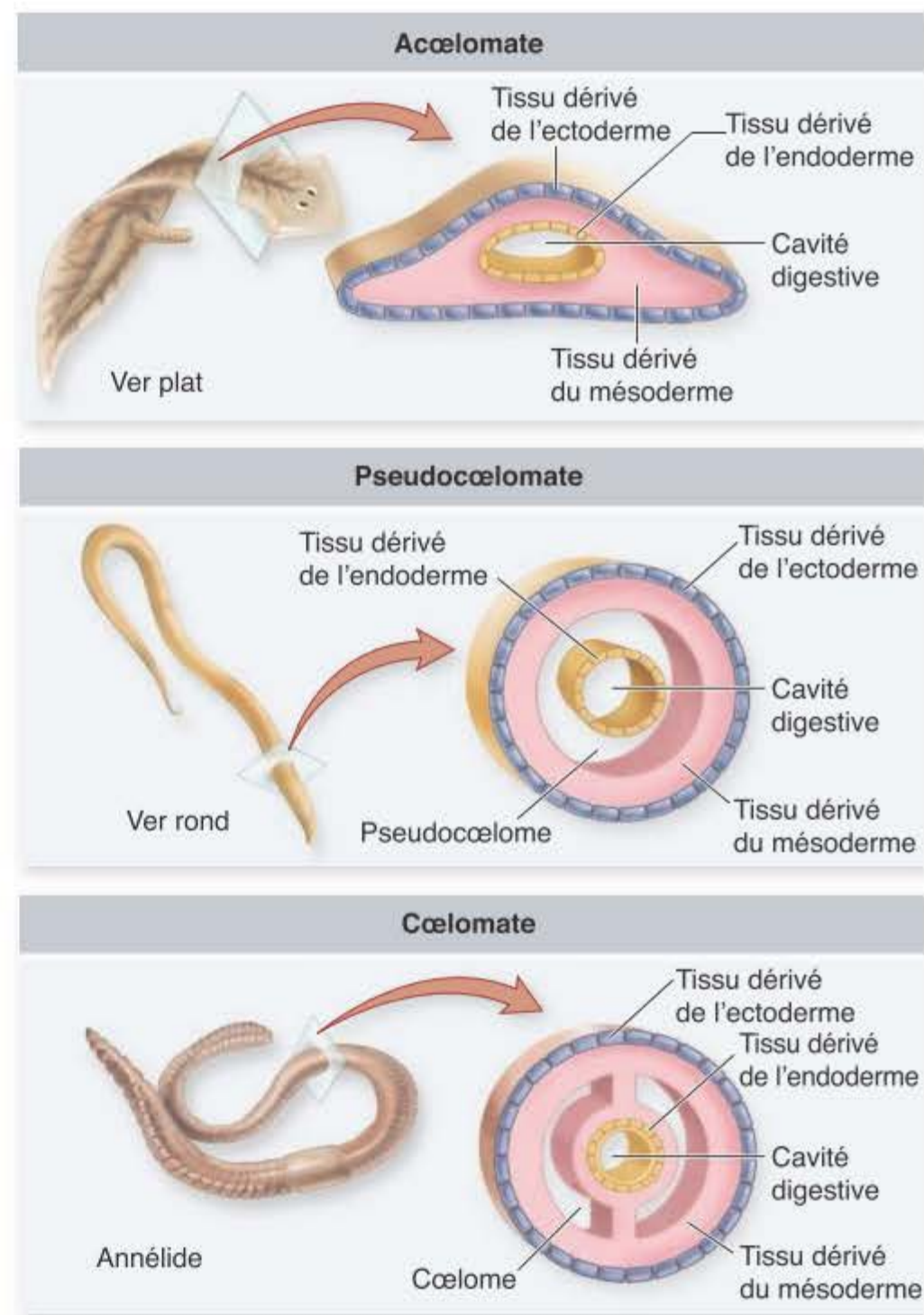
### Cavités corporelles

Des cavités corporelles semblent avoir évolué plusieurs fois chez les bilatériens. Chez certains animaux, une cavité corporelle, appelée **pseudocœlome**, se développe embryologiquement entre le mésoderme et l'endoderme et se situe alors, chez l'adulte, entre les tissus provenant du mésoderme et ceux dérivés de l'endoderme ; les animaux dotés de ce type de cavité du corps sont appelés pseudocœlomates (voir figure 33.3). Bien que le terme *pseudocœlome* signifie « faux cœlome », il s'agit d'un véritable espace corporel qui caractérise de nombreux groupes d'animaux. Un **cœlome** est une cavité qui se développe entièrement dans le mésoderme. Le cœlome est entouré par une couche de cellules épithéliales dérivées du mésoderme et appelée péritoine.

### Système circulatoire

Chez de nombreux petits animaux, le fluide de la cavité corporelle assure la distribution des nutriments et de l'oxygène ainsi que l'élimination des déchets. En revanche, la plupart des grands animaux ont un **système circulatoire**, un réseau de vaisseaux qui transportent des fluides vers, et à partir, des parties du corps éloignées des sites de digestion (intestin) et d'échange des gaz (branchies ou poumons). Le fluide circulant transporte les nutriments et l'oxygène vers les tissus et élimine les déchets, notamment le dioxyde de carbone, par diffusion entre le fluide circulatoire et les autres cellules du corps.

Dans un **système circulatoire ouvert**, le sang passe par les vaisseaux dans les sinus, se mélange au liquide corporel qui baigne les cellules des tissus, puis il regagne les vaisseaux dans un autre endroit. Dans un **système circulatoire fermé**, le sang est entièrement confiné dans les vaisseaux sanguins ; il est physiquement séparé des autres liquides orga-



**Figure 33.3** Trois états concernant les cavités liquidiennes chez les bilatériens. Les acéломates, par exemple les vers plats, n'ont pas de cavité corporelle entre le tractus digestif (dérivé de l'endoderme) et la couche musculaire (dérivé du mésoderme). Les pseudocœlomates ont une cavité corporelle, le pseudocœlome, entre les tissus dérivés de l'endoderme et ceux dérivés du mésoderme. Les cœlomates ont une cavité corporelle, le cœlome, qui se développe entièrement à l'intérieur des tissus dérivés du mésoderme, et sont ainsi bordés des deux côtés par du tissu mésodermique.

niques. Dans un système circulatoire fermé, le sang se déplace plus rapidement et plus efficacement qu'il ne le fait à travers un système ouvert ; les systèmes ouverts sont typiques des animaux qui sont relativement inactifs et n'ont donc pas une forte demande d'oxygène. Chez les petits animaux, le sang peut être poussé à travers un système circulatoire fermé par le mouvement de l'animal. Chez les animaux plus grands, la musculature du corps ne fournit pas assez de force ; aussi, le sang doit être propulsé par les contractions d'un ou plusieurs cœurs, qui sont des parties musculaires spécialisées des vaisseaux sanguins.

### Les bilatériens ont deux types principaux de développement

Le processus du développement embryonnaire chez les animaux est décrit en détail au chapitre 53. En bref, le développement d'un animal à symétrie bilatérale commence par des divisions cellulaires mitotiques (segmentation) de l'œuf, ce qui conduit à la formation d'une sphère cellulaire creuse, qui par la suite s'invagine pour former une sphère dont la paroi est faite de

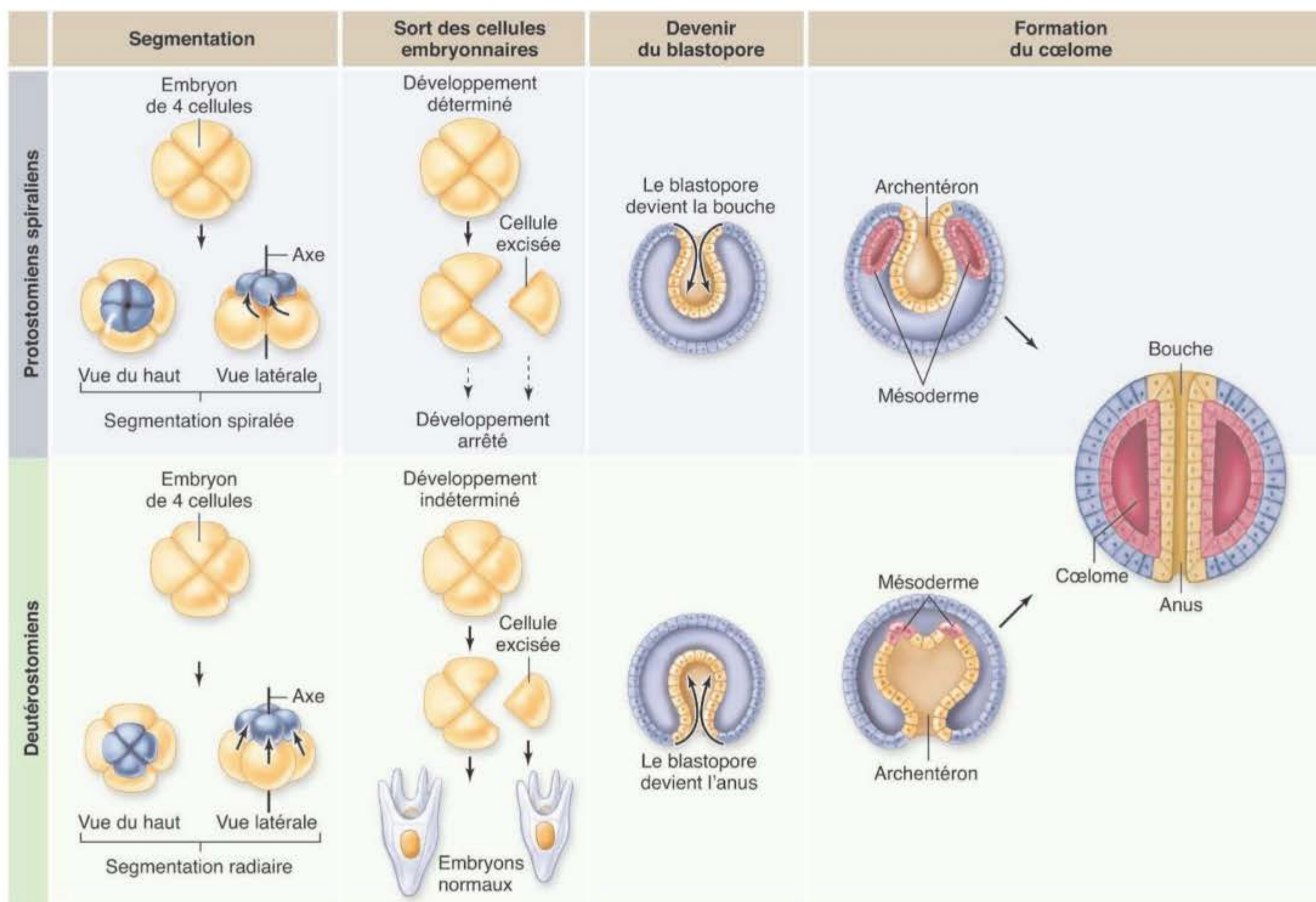
deux couches cellulaires. L'espace intérieur qui est créé par invagination (voir figure 53.11) est l'**archentéron** (littéralement, « l'intestin primitif »); il communique avec l'extérieur par un **blastopore**.

Chez un protostomien (ou protostome), la bouche de l'animal adulte se développe à partir du blastopore ou d'une ouverture près du blastopore (protostome signifie « première bouche »; la première ouverture devient la bouche). Les **protostomiens** comprennent la plupart des organismes bilatéraux, notamment les vers plats, les nématodes, les mollusques, les annélides et les arthropodes. Chez certains protostomiens, la bouche et l'anus se forment à partir du blastopore embryonnaire; chez d'autres protostomiens, l'anus apparaît plus tard dans une autre région de l'embryon. Deux groupes à l'extérieur dissemblable, les échinodermes et les chordés, avec quelques autres petits phylums, constituent les **deutérostomiens**, chez lesquels la bouche de l'animal adulte ne se développe pas à partir du blastopore. Le blastopore du deutérostromien forme l'anus de l'organisme, et la bouche se développe à partir d'un second pore qui apparaît plus tard au cours du développement (deutérostome signifie « deuxième bouche »). Les protostomiens et les deutérostromiens diffèrent par plusieurs autres particularités embryonnaires, comme nous le verrons plus loin.

### Modes de segmentation

Le mode de segmentation selon l'axe polaire embryonnaire détermine comment les cellules résultantes se situent par rapport à l'autre. Chez certains protostomiens, chaque nouvelle cellule se clive de manière oblique par rapport à l'axe polaire. En conséquence, la nouvelle cellule s'insère entre les anciennes en formant un assemblage cellulaire compact. Ce processus est appelé **segmentation spirale** parce qu'une ligne tracée à travers la série de cellules en train de se diviser décrit une spirale autour de l'axe polaire (figure 33.4 en haut). Une segmentation spirale est caractéristique des annélides, des mollusques, des némeritiens et d'embranchements apparentés; le clade des animaux avec ce mode de segmentation est donc connu sous le nom de Spiralia ou spiraliens.

Par contre, chez tous les deutérostromiens, les cellules se divisent en parallèle et de manière perpendiculaire à l'axe polaire. En conséquence, les paires de cellules de chaque division sont placées directement au-dessus et au-dessous l'une de l'autre, un processus qui donne naissance à une sphère légèrement tassée. On parle alors de **segmentation radiaire**, car une ligne tracée à travers une série de cellules en division suit un rayon partant de l'axe polaire (figure 33.4 en bas).



**Figure 33.4 Développement embryonnaire chez les protostomiens et les deutérostromiens.** Chez les protostomiens spiraliens, les cellules embryonnaires se divisent selon un mode de segmentation spiralee et se développent de manière déterminée; le blastopore devient la bouche de l'animal et le cœlome provient d'une fente parmi des cellules mésodermiques. Chez les deutérostromiens, le mode de segmentation est radiaire et le développement est indéterminé; le blastopore devient l'anus de l'animal, et le cœlome provient d'une invagination de l'archentéron.

## Développement déterminé et indéterminé

De nombreux protostomiens se caractérisent par un **développement déterminé**. Dans ce processus, chaque cellule embryonnaire a un destin prédéterminé en fonction du type de tissu qui en dérivera chez l'adulte. Avant le début de la segmentation, les substances qui servent de signaux de développement sont localisées dans différentes parties de l'œuf. En conséquence, les divisions cellulaires qui surviennent après la fécondation répartissent ces différentes substances entre des cellules filles différentes. C'est ainsi que le sort des cellules embryonnaires, même des plus jeunes, est fixé. Chaque cellule embryonnaire est destinée à ne se développer que dans des sites particuliers du corps adulte ; si les cellules sont séparées, le développement ne peut se poursuivre.

Par contre, les deutérostomiens se caractérisent par un **développement indéterminé**. Les toutes premières divisions cellulaires de l'œuf produisent des cellules sœurs identiques. Chacune de ces cellules, si on les sépare l'une de l'autre, peut se développer en un organisme complet. Ceci est possible parce que les substances qui induisent la différenciation des cellules embryonnaires ne trouveront une localisation intracellulaire particulière que plus tard au cours du développement de l'animal. (C'est ainsi que les jumeaux identiques sont formés). Ainsi, chaque cellule reste totipotente et son sort reste indéterminé durant plusieurs clivages.

## Formation du coelome

Le coelome se forme à l'intérieur du mésoderme. Chez les protostomiens, les cellules s'écartent les unes des autres pour créer une cavité coelomique en expansion au sein de la masse des cellules mésodermiques. Chez les deutérostomiens, des groupes de cellules bourgeonnent à l'extrémité de l'archentéron, qui est l'intestin primitif, une cavité bordée par l'endoderme, au centre de l'embryon en développement.

## La métamérie a permis la constitution de systèmes redondants et l'amélioration de la locomotion

La segmentation, ou métamérie, animale consiste en la formation d'une série de compartiments qui sont répartis linéairement et qui, en général, se ressemblent (voir figure 34.21), du moins au début du développement, mais qui peuvent exercer des fonctions spécialisées. Le développement de la segmentation est dirigé au niveau moléculaire par des gènes *Hox* (voir chapitres 19 et 25). Au cours du développement, la métamérie commence dans le mésoderme, puis s'étend à l'ectoderme et à l'endoderme. Deux avantages résultent de la métamérie embryonnaire précoce :

1. Chez des animaux très segmentés, comme les vers de terre (annélides), chaque métamère peut continuer à développer une série plus ou moins complète de systèmes d'organes adultes. Puisqu'il s'agit d'un système redondant, une lésion infligée à n'importe quel segment ne sera pas nécessairement fatale, puisque les autres segments dupliquent les fonctions de ce segment.
2. La locomotion est de loin plus efficace lorsque des segments individuels peuvent se mouvoir de manière partiellement indépendante. Puisque les séparations isolent chaque segment, chacun peut se contracter ou à se relâcher de façon autonome. Dès lors, un corps allongé peut se mouvoir selon des mécanismes souvent très complexes.

Les principaux phylums métamérisés sont les annélides, les arthropodes et les chordés. Chez certains arthropodes adultes, les segments sont fusionnés, mais la métamérie est habituellement apparente au cours de l'embryogenèse. Chez les vertébrés, la colonne vertébrale et les blocs musculaires sont métamérisés, bien que la métamérie soit souvent masquée chez l'adulte.

Auparavant, les zoologistes estimaient qu'une véritable métamérie n'était observée que chez les annélides, les arthropodes et les chordés, mais on reconnaît maintenant que la métamérie est plus répandue. Des animaux tels que les onychophores (péripates), les tardigrades (oursins d'eau) et les kinorhynches (dragons de boue) sont également segmentés.

## Synthèse 33.2

Les animaux sont distingués sur base de la symétrie, de la présence de tissus, du type de cavité corporelle, de la séquence du développement embryonnaire et de la segmentation. Les bilatériens ont un corps avec des côtés gauche et droit qui sont des images en miroir. Parmi les bilatériens, chez les protostomiens, la bouche se développe avant l'anus alors que, chez les deutérostomiens, la bouche se forme après l'anus. La segmentation fournit des systèmes redondants et permet une locomotion plus efficace. Un pseudocoelome est un espace qui se développe entre le mésoderme et l'endoderme ; un coelome se développe entièrement dans le mésoderme.

- Comment la céphalisation est-elle liée à la symétrie corporelle ?

## 33.3 Phylogénie animale

### Objectifs

1. Énumérer les critères qui distinguent les principaux phylums animaux.
2. Identifier les tendances évolutives convergentes dans des caractères morphologiques et embryonnaires.
3. Placer les humains parmi les phylums animaux.

Il existe un certain consensus parmi les biologistes au sujet du placement de la plupart des animaux dans les phylums, bien que des zoologistes sont en désaccord sur le statut de certains, notamment ceux qui ont peu de membres ou qui ont été découverts récemment. Les tableaux 33.1 et 33.2, qui décrivent les principales caractéristiques de 20 des phylums, illustrent bien la diversité animale.

Traditionnellement, la phylogénie animale était basée sur des caractéristiques anatomiques et les modalités du développement embryonnaire, comme indiqué plus haut ; au cours du siècle dernier, les principales branches de l'arbre de la vie animale ont fait l'objet d'un large consensus. Au cours des 30 dernières années, les séquences géniques se sont accumulées à un rythme accéléré pour tous les groupes animaux. Des phylogénies développées à partir de diverses molécules suggèrent parfois des relations évolutives tout à fait différentes au sein des mêmes groupes d'animaux. Cependant, en combinant des données de nombreux gènes, on a identifié les relations de la plupart des phylums.

**TABLEAU 33.1** Phylums animaux les plus riches en espèces

Phylum	Exemples typiques		Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces identifiées
<b>Arthropoda</b> (arthropodes)	Coléoptères, autres insectes, crabes, araignées, krill, scorpions, mille-pattes, iules		Un exosquelette chitineux couvre un corps cœlomate segmenté. Avec des paires d'appendices articulés; de nombreux types d'insectes ont des ailes. Ils occupent des habitats marins, terrestres et d'eau douce. Les insectes sont très majoritaires en nombre d'espèces (ils le sont même à l'échelle des animaux).	1 200 000
<b>Mollusca</b> (mollusques)	Escargots, huîtres, palourdes, poulpes, limaces		Le corps cœlomate de nombreux mollusques est couvert par une ou plusieurs coquilles sécrétées par une partie du corps appelé manteau. De nombreux types sont munis d'une langue râpeuse, une radula. Ils occupent des habitats marins, terrestres et d'eau douce (35 000 espèces sont terrestres).	150 000
<b>Chordata</b> (cordés)	Mammifères, poissons, reptiles, amphibiens		Chaque individu cœlomate est pourvu d'une notochorde au moins chez l'embryon; possède un tube nerveux dorsal, des fentes pharyngées et une queue postnatale au moins à certains stades de la vie; chez les vertébrés, la notochorde est oblitérée au cours du développement par la colonne vertébrale. Les membres occupent des habitats marins, terrestres et d'eau douce (20 000 espèces sont terrestres).	56 000
<b>Platyhelminthes</b> (plathelminthes ou vers plats)	Planaires, cestodes (ténia), trématodes (douve hépatique)		Vers non segmentés, à symétrie bilatérale, acœlomates. La cavité digestive ne comporte qu'une seule ouverture; les cestodes n'ont pas d'intestin. De nombreuses espèces sont des parasites d'importance médicale et vétérinaire. Les membres occupent des habitats marins, terrestres et d'eau douce (ainsi que les corps d'autres animaux).	55 000
<b>Nematoda</b> (nématodes ou vers ronds)	<i>Ascaris</i> , oxyures, ankylostomes, filaires		Vers pseudocœlomates non segmentés, à symétrie bilatérale; tractus digestif tubulaire allant de la bouche à l'anus. Les membres occupent des habitats marins, terrestres et d'eau douce; certains sont des parasites importants des plantes et des animaux, notamment les humains.	61 000 (mais certains pensent que le nombre d'espèces de nématodes pourrait être beaucoup plus grand)
<b>Annelida</b> (annélides ou vers segmentés)	Vers de terre, polychètes, vers tubicoles, sangsues		Vers cœlomates, segmentés, à symétrie bilatérale; tractus digestif complet; la plupart ont, sur chaque segment, des appendices munis de soies (parapodes) qui leur permettent de s'accrocher aux tubes (galeries) ou de ramper. Occupent des habitats marins, terrestres et d'eau douce.	32 000
<b>Porifera</b> (porifères ou éponges)	Éponges tonneau, éponges perforantes, éponges en coupe, éponges de vase		Corps très asymétrique : définir « un individu » est difficile. Le corps est dépourvu de tissus ou d'organes, étant un maillage de cellules entourant des canaux qui s'ouvrent à l'extérieur par des pores, et qui s'étendent dans des cavités internes bordées de cellules flagellées, les choanocytes, qui filtrent l'eau pour retenir la nourriture. La plupart des espèces sont marines (150 espèces vivent en eau douce).	26 000
<b>Echinodermata</b> (échinodermes)	Étoiles de mer, oursins, dollars des sables, concombres de mer		Le corps adulte a une symétrie pentaradiaire (cinq fois). Un système vasculaire aquifère est un espace cœlomique ; un endosquelette est fait de plaques de carbonate de calcium. Beaucoup peuvent régénérer des parties corporelles perdues. Des fossiles sont plus diversifiés quant au plan corporel que les espèces existantes. Exclusivement marins.	12 000
<b>Cnidaria</b> (cnidaires)	Méduses, hydres, coraux, anémones de mer, gorgones		Le corps est acœlomate à symétrie radiaire (symétrie bilatérale interne chez les anthozoaires). La bouche s'ouvre dans un simple sac digestif et est entourée de tentacules munis de cellules urticantes appelées cnidocytes. Dans certains groupes, des individus se regroupent en colonies; certains peuvent sécréter un exosquelette dur. Les très rares espèces non marines vivent en eau douce.	10 000
<b>Bryozoa</b> (bryozoaires) (aussi appelés polyzoaires et ectoproctes)	Flustre, mousse de mer		Seul phylum exclusivement colonial; chaque colonie comprend de petits individus cœlomates (zoïdes) connectés par un exosquelette (calcaire dans certaines espèces marines, organiques dans la plupart des espèces d'eau douce). Un anneau de tentacules ciliés (lophophore) entoure la bouche de chaque zoïde; l'anus s'ouvre près du lophophore.	10 000

**TABLEAU  
33.2**

Quelques phylums animaux importants avec moins d'espèces – et trois découverts récemment

Phylum	Exemples typiques	Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces identifiées
<b>Rotifera</b> (animaux roues)	Rotifères 	Petits pseudocœlomates avec un tractus digestif complet comprenant un système de mâchoires complexes. Les battements des cils à l'extrémité antérieure les font ressembler à une roue en rotation. Certains sont très importants dans l'habitat marin et en eau douce car ils servent de nourriture à des prédateurs comme les poissons.	2500
<b>Nemertea</b> (némertes ou vers rubanés) (aussi appelés Rhynchocoela)	<i>Lineus</i> 	Vers protostomiens connus pour leur fragilité – lorsqu'ils sont perturbés, ils se fragmentent. Un long proboscis extensible occupe un espace coelomique; celui de certains se termine par un stylet en forme de lance. La plupart sont marins, mais certains vivent en eau douce et quelques-uns sont terrestres.	2400
<b>Tardigrada</b> (tardigrades ou oursons d'eau)	<i>Hypsibius</i> 	Protostomiens microscopiques avec cinq segments corporels et quatre paires de pattes griffues. Un individu vit une semaine ou moins, mais peut entrer dans un état de vie ralentie («cryptobiose») qui peut durer plusieurs décennies. Ils occupent des habitats marins, d'eau douce et terrestres.	1300
<b>Brachiopoda</b> (brachiopodes)	<i>Lingula</i> 	Animaux protostomiens enfermés entre deux valves qui sont orientées par rapport au corps de manière différente que chez les mollusques bivalves. Un anneau de tentacules ciliés (lophophore) entoure la bouche. Plus de 30 000 espèces fossiles sont connues.	335
<b>Ctenophora</b> (cténoéphores ou cténaïres)	<i>Groseilles de mer, (ceintures de Vénus)</i> 	Animaux marins, gélatineux, presque transparents, souvent bioluminescents; huit bandes de cils; ce sont les plus grands animaux qui utilisent des cils pour leur locomotion; tractus digestif complet avec pore anal.	150
<b>Chaetognatha</b> (chétognathes ou vers sagittaires)	<i>Sagitta</i> 	Petits vers marins, transparents, à symétrie bilatérale avec une nageoire de chaque côté, des mâchoires épineuses et puissantes, des cordons nerveux latéraux; certains sont dotés de grands yeux. Certains aussi injectent une toxine dans leur proie. On ignore s'ils sont des cœlomates et, au cas où ils le seraient, s'ils sont des protostomiens ou des deutérostomiens.	130
<b>Onychophora</b> (onychophores ou péripates)	<i>Peripatus</i> 	Vers protostomiens segmentés ressemblant aux tardigrades; pourvus d'un exosquelette mou de chitine et d'appendices non segmentés. Apparentés aux arthropodes. Le seul phylum exclusivement terrestre, mais leurs ancêtres du Cambrien auraient été marins.	110
<b>Loricifera</b> (loricifères)	<i>Nanaloricus mysticus</i> 	Minuscule pseudocœlomate marin qui vit entre les grains de sable. La bouche se trouve à la pointe d'un tube flexible. Découvert en 1983.	35
<b>Cycliophora</b> (cycliophores)	<i>Symbion</i> 	Animaux microscopiques qui vivent sur les pièces buccales des homards et langoustines. Découverts en 1995.	3
<b>Micrognathozoa</b> (micrognathozoaires)	<i>Limnognathia</i> 	Animaux microscopiques avec des mâchoires compliquées. Découverts en 2000 au Groenland.	1

Actuellement, les chercheurs utilisent les séquences de centaines de gènes pour essayer d'établir complètement l'arbre phylogénique animal.

Les données moléculaires contribuent à la résolution de certains problèmes soulevés par la phylogénie traditionnelle, par des groupes énigmatiques qui ne rentrent pas bien dans une phylogénie largement acceptée. Ces données peuvent être particulièrement utiles pour clarifier des relations que les observations classiques n'ont pu établir, par exemple, chez les animaux parasites. En raison de leur dépendance de leur hôte, les parasites ont une anatomie, une physiologie et un comportement qui ont tendance à être tellement modifiés que les caractéristiques qui pouvaient révéler des affinités phylogénétiques avec des animaux vivant à l'état libre ont été fortement modifiées ou perdues.

## La compréhension actuelle de la phylogénie diffère des vues traditionnelles

Bien qu'elles diffèrent les unes des autres à certains égards, les phylogénies basées sur des données moléculaires partagent une structure profonde avec l'arbre phylogénique des animaux traditionnel. La figure 33.5 est un résumé de la phylogénie des animaux développée à partir d'observations morphologiques, moléculaires, historiques et d'autres types de données pertinentes. Certaines parties de cette phylogénie ne sont pas fermement établies, et de nouvelles études apparaissent constamment, souvent avec des conclusions quelque peu différentes. Il s'agit d'une période excitante pour être un taxonome, mais des changements dans la compréhension des relations entre les groupes d'animaux peuvent être frustrants pour certains ! Comme toute idée scientifique, une phylogénie est une hypothèse, ouverte au défi et prête à être révisée à la lumière de données supplémentaires.

Un résultat constant, c'est que les porifères (éponges) constituent un groupe monophylétique qui partage un ancêtre commun avec les autres animaux. Certains taxonomes avaient considéré que les éponges comprenaient deux (ou trois) groupes non liés de manière particulièrement étroite, mais les données moléculaires soutiennent ce qui avait été un point de vue majoritaire, le phylum des porifères est monophylétique.

Parmi les animaux restants, appelés eumétazoaires, les données moléculaires sont en accord avec l'opinion traditionnelle selon laquelle la branche des cnidaires (hydres, méduses et coraux) se serait détachée de l'arbre phylogénique avant l'origine des animaux à symétrie bilatérale, les bilatériens (voir chapitre 34). Notre perception de la phylogénie de la branche des bilatériens deutérostomiens n'a pas beaucoup changé, mais notre compréhension de la phylogénie des protostomiens a été modifiée par les données moléculaires.

La plus grande surprise est venue du constat que les annélides et les arthropodes, qui étaient considérés comme étroitement apparentés sur base de leur segmentation, loin d'être proches, appartiennent à des clades distincts. Actuellement, les arthropodes sont regroupés avec les protostomiens qui muent (changent de cuticule) au moins une fois au cours de leur vie. Ceux-ci sont appelés ecdysozoaires, qui signifie « animaux qui muent » (voir chapitre 34). Les données de séquences moléculaires peuvent contribuer à tester nos idées quant aux caractéristiques morphologiques qui révèlent le mieux des liens de parenté ; dans le cas présent, les données moléculaires nous ont permis de constater que, contrairement à notre hypothèse, la segmentation semblait avoir évolué de façon convergente, mais pas le processus de mue.

Mais, toutes les caractéristiques ne sont faciles à diagnostiquer, et les données moléculaires ne permettent pas de résoudre toutes les incertitudes. Le phylum énigmatique des cténophores (groseilles de mer) a été considéré à la fois comme diploblastique et triploblastique ; on a pensé qu'ils avaient un tube digestif complet, mais un intestin aveugle. De même,

le phylum tout aussi énigmatique des chétognathes (vers sagittaires) ; ceux-ci ont été considérés à la fois comme cœlomates et pseudocœlomates, et s'ils étaient cœlomates, ils auraient été à la fois protostomiens et deutérostomiens. Leur placement dans les phylogénies varie selon les caractéristiques et les méthodes utilisées pour construire l'arbre. D'autres recherches sont nécessaires pour corriger ces ambiguïtés.

## La phylogénie basée sur la morphologie se base essentiellement sur le cœlome

La compréhension actuelle de la phylogénie des animaux nécessite de repenser la façon dont certains caractères ont évolué. Jadis les zoologistes considéraient que les premiers animaux étaient acœlomates, que certains de leurs descendants avaient développé un pseudocœlome, et que certains descendants pseudocœlomates avaient acquis un cœlome. Ce point de vue était si répandu que les systèmes de classification étaient basés sur l'état du cœlome. Cependant, comme vous l'avez vu au chapitre 21, l'évolution se produit rarement de manière linéaire et directionnelle. Selon notre perception actuelle de la phylogénie des animaux, le cœlome pourrait avoir été acquis beaucoup plus souvent qu'on ne le pensait et que, par conséquent, il n'est pas un caractère fiable pour en déduire des relations phylogénétiques.

Selon une autre hypothèse, un cœlome n'aurait été acquis qu'une seule fois, dans l'ancêtre du clade comprenant des protostomiens et des deutérostomiens (voir figure 33.5). Par la suite, les états de pseudocœlomate et d'acœlomate seraient réapparus plusieurs fois à partir d'ancêtres cœlomates dans le clade des protostomiens. En conséquence, tous les deutérostomiens ont un cœlome, mais la situation chez les protostomiens est mixte. En outre, bien que l'absence de cœlome soit l'état ancestral pour les métazoaires, certains bilatériens auraient perdu cet espace corporel, devenant secondairement des acœlomates.

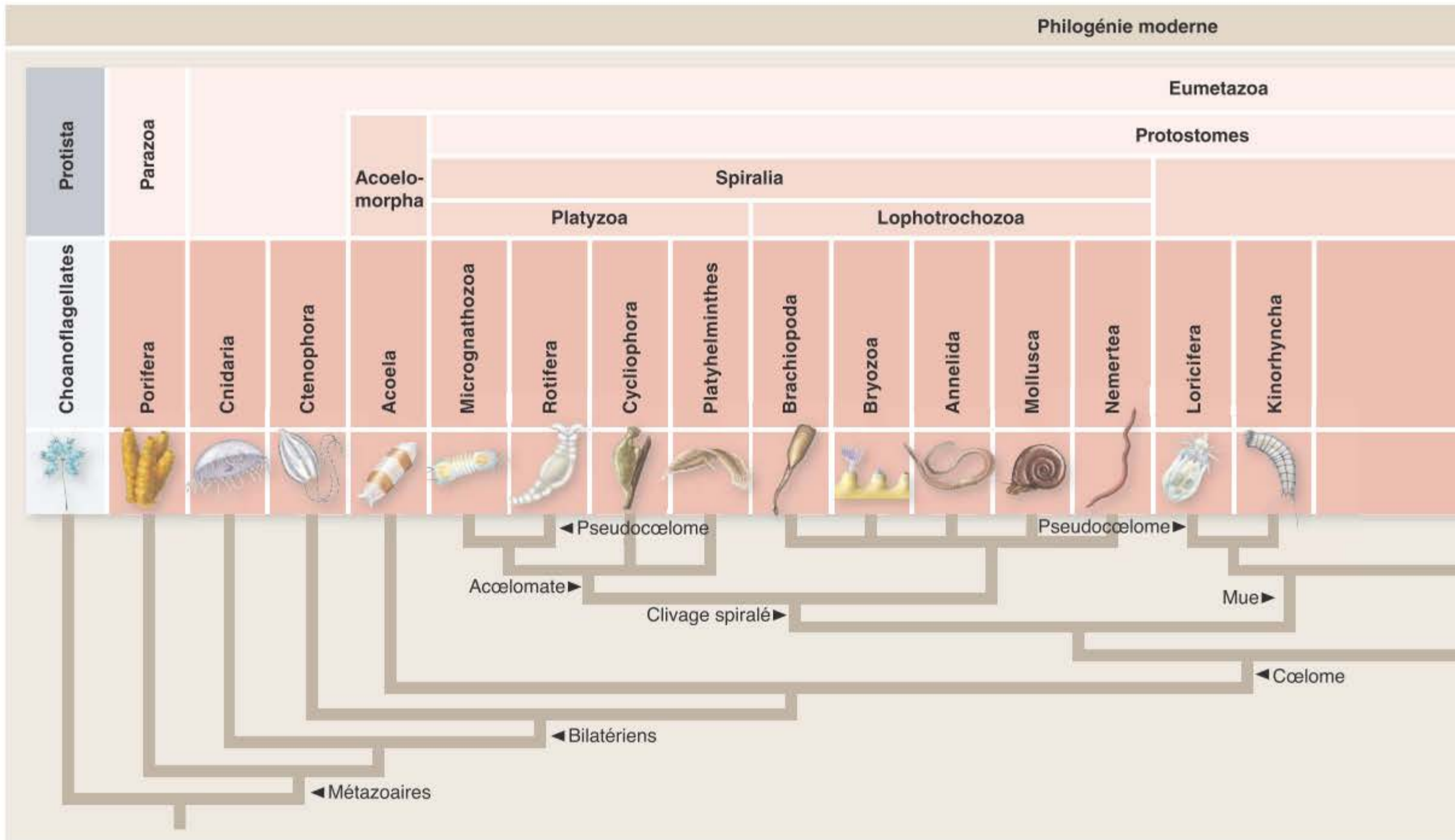
## Les protostomiens comprennent les spiraliens et les ecdysozoaires

Deux clades importants de protostomiens sont reconnus comme ayant évolué indépendamment depuis des temps anciens : les spiraliens et les ecdysozoaires (voir figure 33.5). Les animaux spiraliens croissent par addition progressive de masse au corps et subissent un clivage spiralé (voir figure 33.4). Il existe deux groupes principaux de spiraliens : les lophotrochozoaires et les platyzoaires. Les lophotrochozoaires se déplacent par contractions musculaires et comprennent tous les phylums spiraliens dotés d'un cœlome. Les platyzoaires sont acœlomates ou pseudocœlomates et se déplacent par action ciliaire.

Les ecdysozoaires sont des animaux qui muent (figure 33.6), un phénomène qui semble avoir évolué une seule fois dans le règne animal. Parmi les nombreux phylums protostomiens considérés comme ecdysozoaires, celui des arthropodes comprend un nombre d'espèces plus grand que celui de tout autre phylum.

## Les deutérostomiens comprennent les chordés et les échinodermes

Les deutérostomiens comprennent moins de phylums et d'espèces que les protostomiens, et sont plus uniformes à bien des égards, malgré des apparences très différentes. Des échinodermes comme les étoiles de mer et des chordés comme les humains partagent un mode de développement qui constitue un argument en faveur d'une évolution à partir d'un ancêtre commun et qui les distingue clairement des autres animaux.



**Figure 33.5 Proposition de révision de l'arbre de vie animale.** Une phylogénie de la plupart des 35-40 phylums reflète un consensus fondé sur une interprétation des données anatomiques et de développement ainsi que sur les résultats provenant d'études phylogénétiques moléculaires. On ignore si les chétognathes sont des protostomiens ou des deutérostomiens.

**?** **Question** Quel état acœlomate, pseudocœlomate ou cœlomate, est un indicateur fiable de parenté phylogénétique?

### Synthèse 33.3

Les scientifiques ont défini des phylums sur base des tissus, de la symétrie, de caractéristiques telles que la présence ou l'absence d'un cœlome ou d'un pseudocœlome, du développement protostomien ou deutérostomien, du mode de croissance et des stades larvaires ainsi que des données moléculaires. Parmi les protostomiens, les organismes spiraliens ont un mode de croissance simple, alors que les ecdysozoaires doivent muer pour grandir. L'état du cœlome et l'apparition de la segmentation ont évolué de manière convergente chez les animaux, tandis que d'autres traits, comme la mue, ne sont apparus qu'une seule fois. Parmi les phylums des deutérostomiens, on trouve les échinodermes et les chordés, dont les humains.

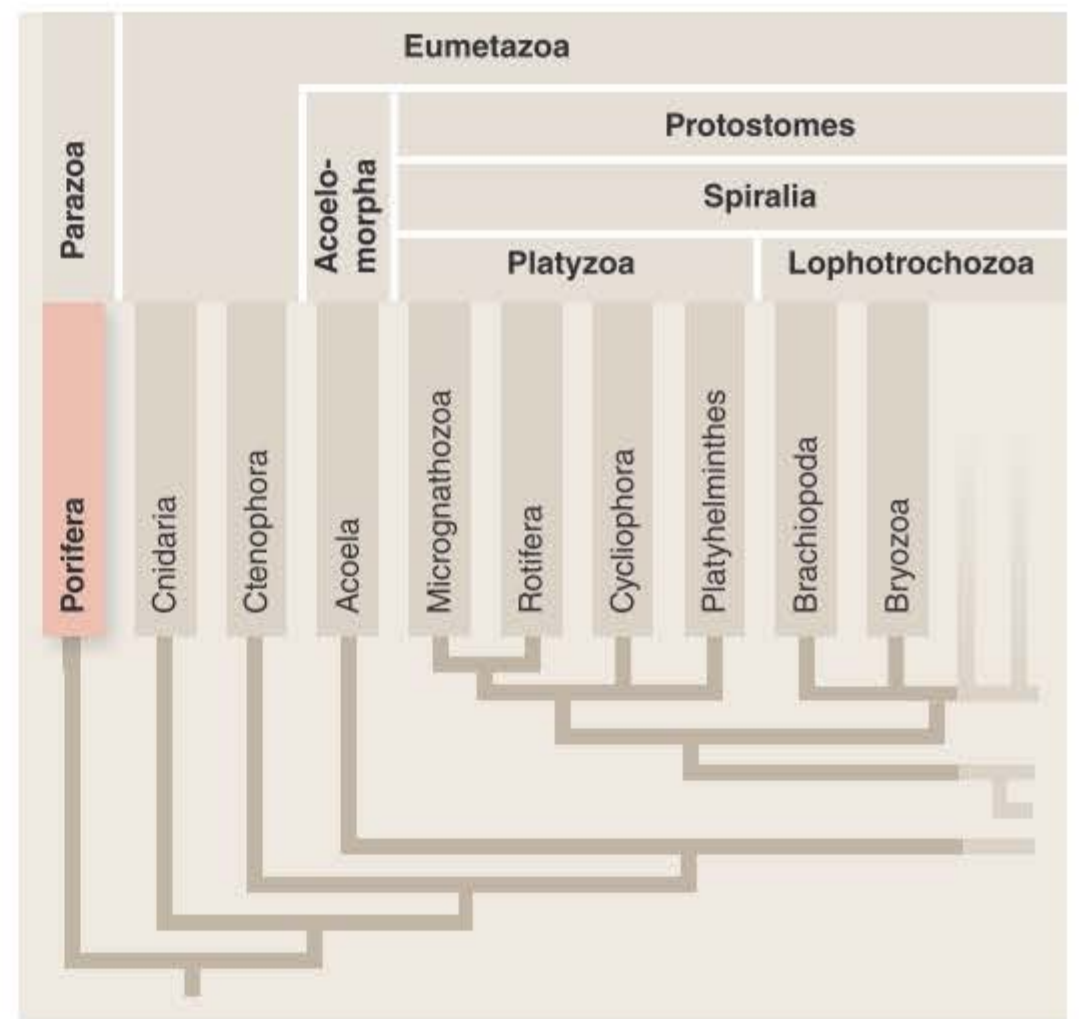
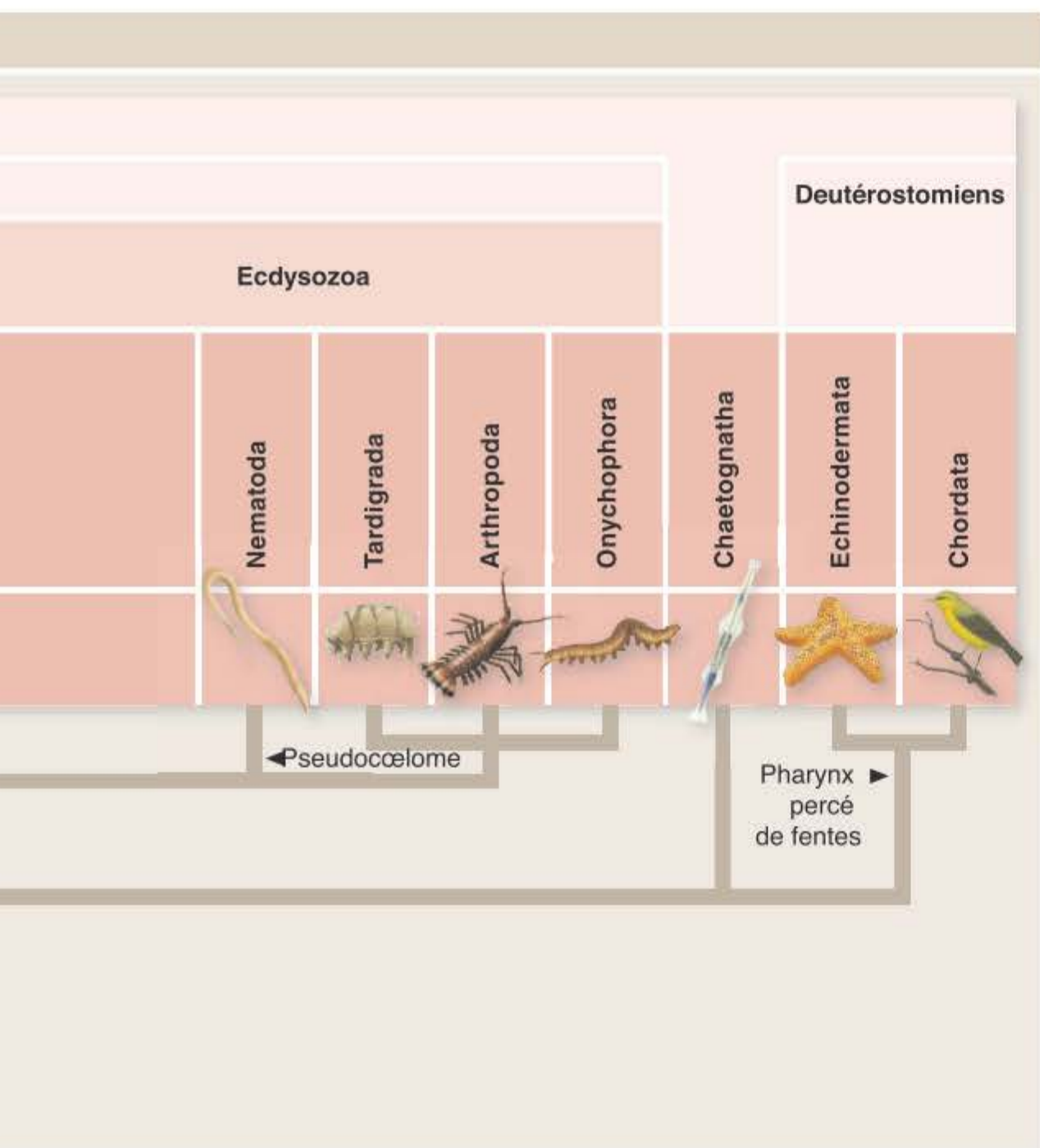
- Pourquoi les taxonomistes essaient-ils de caractériser chaque groupe d'animaux par une ou plusieurs caractéristiques qui n'ont évolué qu'une seule fois ?

**Figure 33.6**

### Mue du crabe bleu.

Les ecdysozoaires croissent par étapes parce que leur squelette externe est rigide.





## 33.4 Les spongiaires

### Objectifs

1. Décrire les différents types de cellules dans le corps d'une éponge.
2. Expliquer la fonction des choanocytes.

Dans le reste de ce chapitre et dans les deux prochains chapitres, nous explorerons la grande diversité des animaux. Nous commençons par les membres morphologiquement les plus simples du règne animal, les éponges, les méduses et certains types de vers (un bon tiers des phylums animaux sont basés sur un plan corporel « vermiforme » !). Malgré leur simplicité, ces animaux peuvent exercer toutes les fonctions essentielles de la vie, tout comme le font les animaux morphologiquement plus complexes, manger, respirer, se reproduire et se protéger. La principale organisation du corps a d'abord évolué chez ces animaux et c'est à partir de ce schéma corporel de base que tout le reste des animaux a évolué.

Comme nous l'avons souligné précédemment, la vision traditionnelle prétendait que les spongiaires n'avaient pas de tissus, mais aujourd'hui les couches cellulaires des éponges sont considérées comme de vrais épithéliums, donc de vrais tissus. Les membres du phylum des porifères ou spongiaires sont appelés communément

« éponges ». Autrefois, certains scientifiques pensaient que les éponges n'étaient pas étroitement apparentées aux autres animaux, ce qui signifierait que ce que nous considérons comme étant des animaux auraient eu deux origines distinctes. Les eumétazoaires (« vrais animaux ») sont des animaux qui ont une forme définie et symétrique. La plupart ont des organes et des systèmes d'organes. Aujourd'hui, la plupart des taxonomistes sont d'accord pour considérer que les spongiaires et les eumétazoaires sont les descendants d'un ancêtre commun, et donc que la vie animale a eu une origine unique. La plupart des phylogénies construites avec des données moléculaires placent les spongiaires à la base de l'arbre de la vie animale.

### Les éponges ont une organisation corporelle relativement simple

Malgré leur simplicité morphologique, à l'instar de tous les animaux, les éponges sont vraiment pluricellulaires.

Plus de 26 000 espèces d'éponges vivent dans la mer, et peut-être 150 espèces vivent en eau douce. Les éponges marines se trouvent à toutes les profondeurs, et peuvent être parmi les animaux les plus abondants dans la partie la plus profonde des océans. Bien que certaines éponges soient de petite taille (pas plus de quelques millimètres de diamètre), certaines peuvent atteindre 2 m de diamètre ou plus.

Quelques petites éponges ont une symétrie radiaire, mais la plupart des membres de ce phylum manquent de symétrie. Certaines ont une forme peu épaisse et incrustée ; elles grandissent en couvrant différentes sortes de surfaces ; d'autres se dressent et sont lobées, certaines dans des formes complexes (figure 33.7a).

Comme c'est le cas de beaucoup d'animaux invertébrés marins, les larves des éponges nagent librement. Après qu'une larve d'éponge se soit attachée à une surface appropriée, elle se métamorphose en adulte et reste attachée à la surface pour le reste de sa vie. Ainsi, les éponges adultes sont sessiles, c'est-à-dire qu'elles sont ancrées et immobiles sur des roches ou d'autres objets immergés. Les éponges se défendent en produisant des substances chimiques qui repoussent les prédateurs

potentiels et les organismes qui pourraient les envahir. C'est pourquoi ces produits intéressent les sociétés pharmaceutiques qui pourraient les destiner à des applications humaines.

## Le corps d'une éponge est composé de plusieurs types cellulaires

Dépourvue de tête, d'appendices, de bouche ou d'anus et de structure interne organisée caractéristique de tous les autres animaux, une éponge semble, à première vue, un amas de cellules noyées dans une matrice gélatineuse. En fait, une éponge contient plusieurs types cellulaires (figure 33.7b), chacun exerçant des fonctions spécialisées. C'est ce qui distingue les éponges, qui sont des organismes véritablement multicellulaires, des formes coloniales de protistes ; ceux-ci peuvent former des agrégats cellulaires mais, à l'exception des cellules reproductrices, toutes les cellules sont fonctionnellement identiques, sauf pour les cellules reproductrices.

Une caractéristique unique des cellules d'éponge est leur capacité de différenciation d'un type à l'autre, et de dédifférenciation d'un état spécialisé à un état non spécialisé. Il est possible de séparer les cellules d'une éponge, en pressant celle-ci à travers un tamis serré ou une toile grossière. On constate alors que les cellules ont gardé une certaine affinité l'une pour l'autre et tendent à se réassembler pour reconstituer une éponge entière, un phénomène qui se produit également chez les hydres (cnidaires). Une petite éponge anatomiquement simple a une forme de vase. Les parois du « vase » comportent trois couches fonctionnelles. Face à la cavité interne, se trouvent des cellules flagellées appelées **choanocytes** ou cellules à collerettes (voir figure 33.7b). Une éponge plus grande et plus complexe a de nom-

breuses petites chambres reliées par des canaux. Lorsque l'eau a traversé une chambre flagellée, elle parcourt les canaux qui convergent vers une grande ouverture appelée **oscule**, par laquelle l'eau est expulsée.

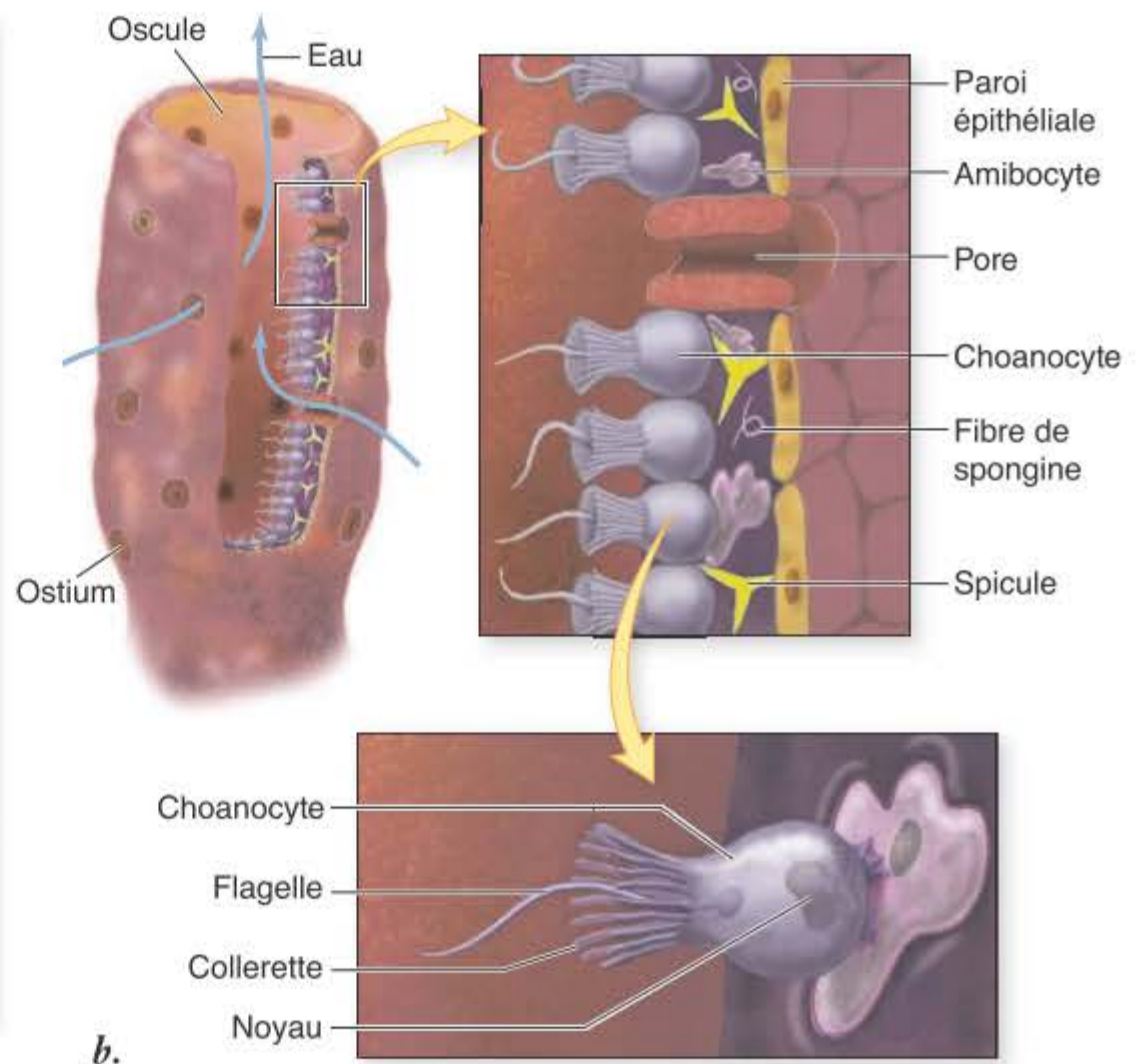
Le corps d'une éponge est délimité par un épithélium externe constitué de cellules aplaties un peu comme celles qui composent les couches externes des animaux des autres phylums. Des pores à la surface de l'éponge permettent à l'eau d'entrer dans les canaux qui parcourent son corps et conduisent aux chambres flagellées. Le nom du phylum, porifères, se réfère à ces pores, les ostioles ; une grande éponge a de multiples oscules, mais ils sont de loin moins nombreux que les ostioles.

Certaines cellules épithéliales spécialisées entourent les ostioles ; elles peuvent se contracter lorsqu'elles sont touchées ou exposées à des stimulus appropriés, ce qui déclenche la fermeture des ostioles et protège ainsi les cellules fragiles de l'intérieur contre l'entrée de substances potentiellement dangereuses telles que le sable et des produits chimiques nocifs. Les cellules entourant les ostioles individuels fonctionnent indépendamment les unes des autres, parce qu'une éponge n'a pas de système nerveux, les actions ne peuvent pas être coordonnées à grande distance.

Entre les couches cellulaires extérieure et intérieure, les éponges contiennent principalement une matrice gélatineuse, riche en protéine et appelée **mésohyle** ; elle contient divers types de cellules amiboïdes ainsi que les ovocytes. Dans de nombreux types d'éponges, certaines de ces cellules sécrètent des aiguilles de carbonate de calcium ou de silice connues sous le nom de **spicules**, ou des fibres d'une protéine dure appelée **spongine**. Les spicules et la spongine forment le squelette qui soutient le corps de l'éponge. Les



a.



b.

**Figure 33.7** Phylum des porifères: les éponges. a. *Aplysina longissima*. On trouve cette belle et longue éponge de couleur vive orange et rouge dans les zones profondes des récifs de corail. b. Dessin schématique du type le plus simple d'éponge. Les éponges sont composées de plusieurs types de cellules différentes, dont les activités sont coordonnées entre elles. Le corps de l'éponge n'est pas symétrique.

spicules siliceux de certaines éponges d'eau profonde peuvent atteindre un mètre de long ! Une éponge de bain naturelle est le squelette de spongine d'une éponge marine ; la production des éponges artificielles à base de cellulose ou en plastique s'inspire de la structure de cet animal, avec un corps poreux apte à contenir de grandes quantités d'eau. Les trois classes d'éponges, Hexactinellida, Demospongiae et Calcarea, se distinguent en partie par la nature et la forme de leurs spicules.

### Les choanocytes contribuent à la circulation de l'eau à travers l'éponge

Chaque choanocyte ressemble à un protiste doté d'un seul flagelle (voir figure 33.7b), une similitude qui reflète son origine évolutive. La pression créée par le battement des flagelles dans la cavité contribue à la circulation de l'eau, qui apporte ainsi nourriture et oxygène, et emporte les déchets. Dans les grandes éponges, la cavité intérieure est fortement alvéolée, ce qui augmente la surface et dès lors le nombre de flagelles. On estime que 1 cm<sup>3</sup> de ces éponges peut propulser plus de 20 litres d'eau par jour. Les choanocytes capturent également les particules alimentaires en suspension dans l'eau, les ingèrent et les digèrent. De toute évidence, cet arrangement oblige les éponges à se nourrir de particules considérablement plus petites que les choanocytes, c'est-à-dire essentiellement de bactéries.

### Les éponges se reproduisent à la fois de manière asexuée et sexuée

Certaines éponges peuvent se reproduire de façon asexuée simplement en se fragmentant. Chaque fragment est en mesure d'assurer sa croissance en tant que nouvel individu.

Les spermatozoïdes d'une éponge proviennent de la transformation de choanocytes, qui sont ensuite libérés dans l'eau où ils peuvent être transportés vers une autre éponge de la même espèce. Quand un spermatozoïde est capturé par un choanocyte, il est amené au contact d'une cellule œuf, présente dans le mésohyle (et qui, chez certaines éponges, est aussi un choanocyte transformé). Dans de nombreuses espèces, la larve ciliée se développe dans la mère. Dans d'autres, l'œuf fécondé est libéré dans l'eau, où il se développe. Après libération que ce soit de l'œuf fécondé ou d'une larve, celle-ci dérive brièvement à l'état planctonique, puis se fixe sur un substrat approprié où elle devient adulte.

#### Synthèse 33.4

Les éponges sont multicellulaires, mais n'ont pas de développement tissulaire ni de symétrie corporelle. Les cellules qui composent une éponge comprennent une couche de choanocytes, une couche de cellules épithéliales et des cellules amiboïdes dans le mésohyle entre les deux couches. Les choanocytes ont des flagelles qui, par leurs battements, font circuler l'eau à travers le corps de l'éponge, permettant la capture des particules alimentaires.

- Quelles sont les caractéristiques d'une éponge qui la font ressembler à une colonie, et quelles sont les caractéristiques qui la font ressembler à un organisme unique ?

## 33.5 Les eumétazoaires

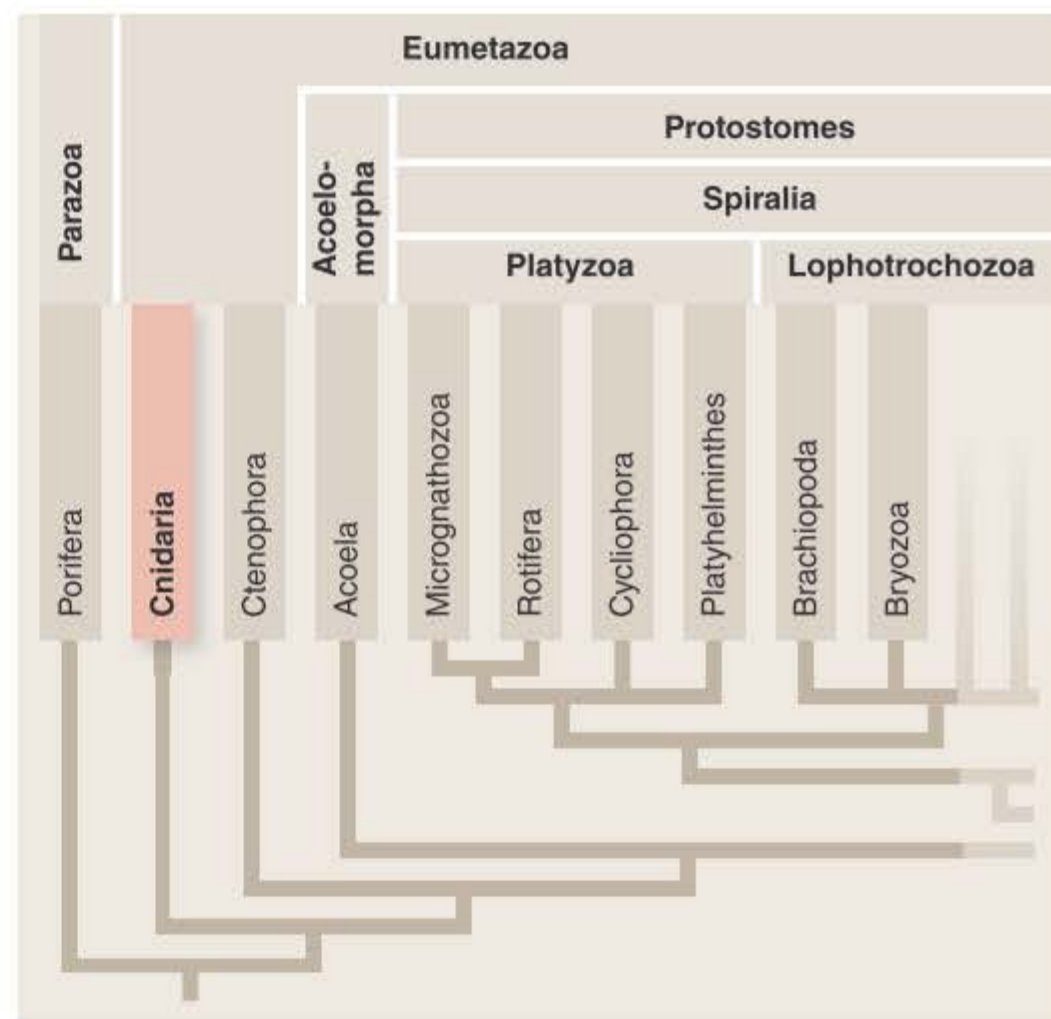
### Objectifs

1. Décrire les caractéristiques qui définissent les cnidaires.
2. Différencier les cnidaires des cténophores.
3. Discuter la question de la symétrie des cténophores.

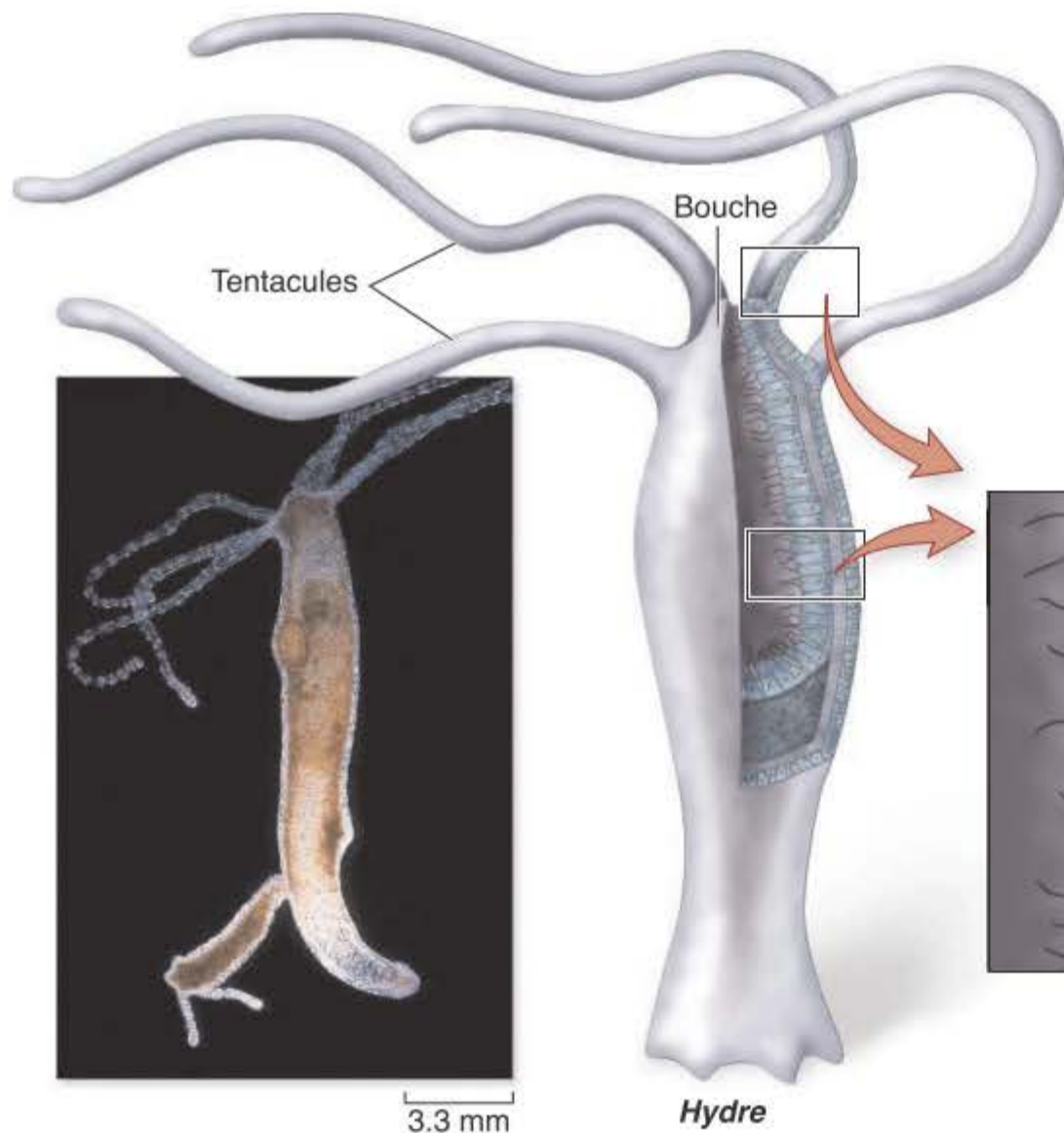
Les eumétazoaires sont des animaux qui ont acquis la première caractéristique de transition dans le plan corporel de l'animal, à savoir des tissus distincts. Les couches cellulaires embryonnaires se différencient en tissus du corps adulte, constituant ainsi le plan corporel typique de chaque groupe animal.

Il faut se rappeler que l'enveloppe extérieure du corps (l'épiderme) et le système nerveux se développent à partir de l'ectoderme embryonnaire, et le tissu digestif (appelé **gastroderme**) provient, lui, de l'endoderme embryonnaire. Chez les bilatériens, le mésoderme embryonnaire, qui se trouve entre l'endoderme et l'ectoderme, forme les muscles. Les eumétazoaires ont également acquis une symétrie corporelle, dont les deux types principaux sont la symétrie radiaire et la symétrie bilatérale.

### Tous les cnidaires sont carnivores



La plupart des 10 000 espèces de cnidaires sont marines ; un très petit nombre vit en eau douce. Les corps de ces animaux diploblastiques, de constitution simple, mais fascinants, sont faits de tissus distincts, bien qu'ils soient dépourvus d'organes. Malgré l'absence de systèmes reproducteur, circulatoire, digestif ou excréteur, les cnidaires se reproduisent, ont des échanges gazeux, capturent et digèrent des proies et distribuent les molécules organiques qui en résultent à toutes leurs cellules. Un cnidaire n'a pas de tissu nerveux concentré qui pourrait être considéré comme un cerveau ou même un ganglion (un plus petit



**Figure 33.8 Phylum des cnidaires.** Les cellules d'un cnidaire comme cette hydre sont organisées en tissus spécialisés. La cavité intérieure intestinale assure la digestion extracellulaire, c'est-à-dire une digestion dans un intestin plutôt que dans une cellule. L'épiderme contient des nématocytes (ou cnidocyte) pour la défense et la capture des proies. Cette hydre se reproduit de manière asexuée, un nouvel individu se formant par bourgeonnement.

groupe de cellules nerveuses – voir chapitre 43). Au contraire, son système nerveux est une sorte de treillis, les cellules ayant des jonctions comme celles des bilatériens. Tous les cnidaires ont des récepteurs nerveux sensibles au toucher, et certains ont des récepteurs sensibles à la gravité et à la lumière, qui comprennent, dans quelques espèces, des yeux formant des images.

Les cnidaires capturent leurs proies (qui comprennent des poissons, des crustacés et de nombreux autres types d'animaux) au moyen de nématocystes (figure 33.8), des structures intracellulaires microscopiques propres au phylum. La nourriture capturée par un cnidaire est portée à la bouche par des tentacules qui entourent la bouche.

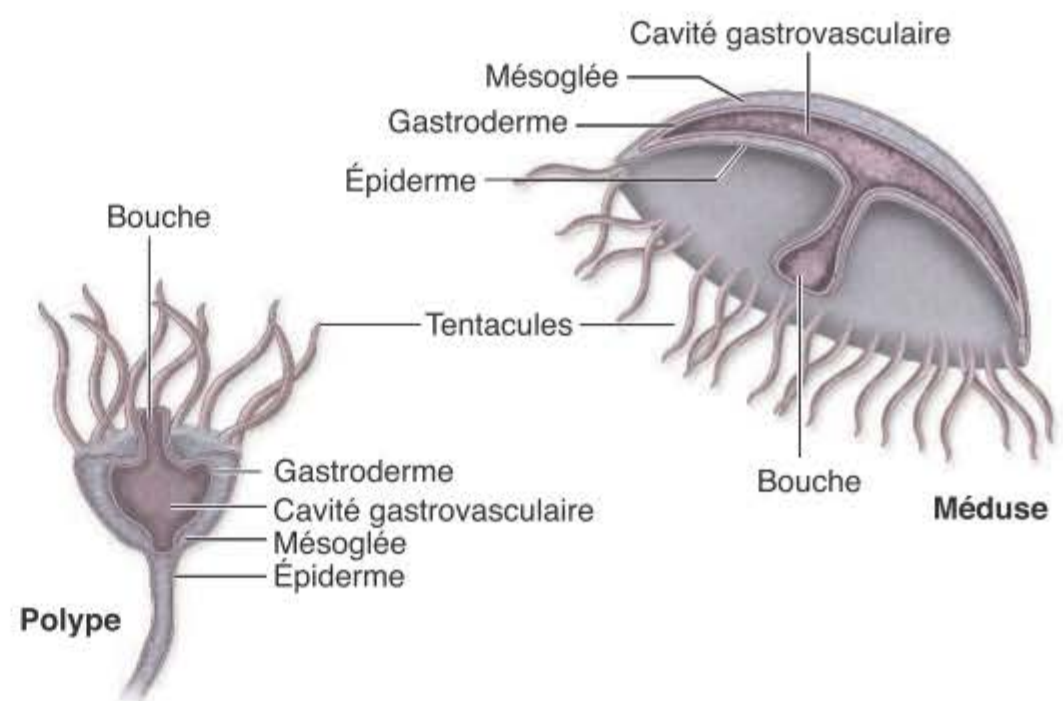
### Plans corporels de base

Un cnidaire peut prendre deux formes, soit celle d'un polype, soit celle d'une méduse (figure 33.9). Un **polype** est cylindrique, avec une bouche entourée de tentacules à l'extrémité opposée à celle par laquelle il est attaché. La plupart des polypes solitaires s'accrochent à un substrat ferme, mais ceux qui font partie d'une colonie, sont liés à la masse de tissu colonial commun. Une **méduse** a une forme discoïde ou de parapluie, avec une bouche entourée de tentacules à une extrémité ; la plupart vivent librement dans l'eau. Ces deux corps en apparence très différents partagent la même morphologie ; la bouche, entourée de tentacules, s'ouvre dans une cavité gastrovasculaire en forme de sac.

Le plan corporel des cnidaires a une seule ouverture menant à l'espace gastrovasculaire, qui est le site de la digestion, de la plupart des échanges gazeux, de l'évacuation des déchets et, chez de nombreux cnidaires, de la formation des gamètes. La paroi du corps comporte deux couches : l'épiderme, qui couvre les surfaces en contact avec l'environnement extérieur, et le gastroderme, qui couvre la cavité gastrovasculaire. Entre ces deux couches, se trouve la **mésoglée**, qui peut

être acellulaire, n'étant, chez l'hydre, rien de plus qu'une colle liant le gastroderme à l'épiderme. Chez les grandes méduses, la mésoglée, épaisse et caoutchouteuse, contient de nombreuses cellules (voir les figures 33.8, 33.9).

L'espace gastrovasculaire sert aussi de squelette hydrostatique (voir chapitre 46). Un squelette hydrostatique joue deux des rôles assurés par un squelette osseux ou des coquilles : il fournit une structure rigide sur laquelle les muscles peuvent prendre appui et donne la forme à l'animal. Pour que les muscles puissent fonctionner, l'espace rempli de liquide doit être fermé hermétiquement afin que le fluide soit sous pression suffisante et ne s'échappe pas lorsque les muscles se contractent autour de l'espace. Imaginez que l'espace gastrovasculaire d'un cnidaire plein d'eau est comme un ballon rempli d'air, gonflé et de forme allongée. Puisqu'il est ferme, les muscles qui le raccourcissent



**Figure 33.9 Deux formes corporelles des cnidaires : le polype et la méduse.**

lui permettent de s'élargir, et les muscles qui diminuent son diamètre l'allongent. Toutefois, si vous gonflez le ballonnet avec de l'air, mais ne tenez pas l'ouverture fermée, l'air s'échappe et le ballon va devenir flasque. De même, lorsqu'un cnidaire se contracte fortement, il doit ouvrir la bouche pour que l'eau puisse s'échapper. Toutefois, la bouche peut se tenir suffisamment fermée pour retenir l'eau dans la cavité gastrovasculaire, ce qui rend alors l'animal turgescent et lui permet de plier et d'étendre ses tentacules.

En plus du squelette hydrostatique de tous les polypes, de nombreuses espèces s'entourent d'un exosquelette de chitine ou de carbonate de calcium ; dans de nombreuses espèces coloniales, le squelette unit les membres de la colonie. Les polypes d'un plus petit nombre d'espèces sécrètent des éléments squelettiques internes. Des polypes de certains groupes de cnidaires, comme les anémones de mer, n'ont pas de squelette du tout. Les méduses sont solitaires (sauf certains siphonophores qui ont des méduses intégrées dans leurs colonies) et n'ont pas de squelette.

### Le cycle de vie des cnidaires

Les cnidaires montrent une variation considérable au cours de leur vie. Certains cnidaires existent sous forme de polypes, et d'autres sous forme de méduses, mais beaucoup alternent ces deux phases (voir figure 33.9) ; quelle que soit leur forme, les individus sont diploïdes. En général, dans les espèces passant par les états de polype et de méduse au cours de leur vie, c'est la forme méduse qui produit les gamètes. Les sexes sont séparés ; ce qui s'appelle gonochorisme, c'est-à-dire qu'un individu est soit mâle soit femelle. Un œuf et un spermatozoïde s'unissent pour former un zygote, qui se développe en une larve **planula** ciliée, planctonique, qui se métamorphose en un polype. Le polype produit des méduses de manière asexuée. Ce sont les méduses et les larves qui assurent la dispersion de l'espèce. Dans la plupart des espèces vivant de la sorte, un polype peut également produire d'autres polypes de manière asexuée ; s'ils restent attachés l'un à l'autre, l'ensemble qui en résulte est appelé colonie.

Dans un petit nombre d'espèces, la planula produite par une méduse peut se développer, directement ou indirectement, en une autre méduse sans passer par le stade de polype. Plus souvent, le cycle vital se déroule entièrement sous la forme polype, plutôt que sous la forme méduse. Chez ces cnidaires, le polype peut former des gamètes, et la planula résultante se développera en un autre polype. Dans certaines espèces, le polype peut également produire d'autres polypes par voie asexuée, par division, bourgeonnement ou en se fragmentant et en régénérant les morceaux perdus.

### Digestion

Une innovation majeure dans l'évolution des cnidaires est la digestion extracellulaire des aliments à l'intérieur de l'animal. Rappelons qu'une éponge digère les aliments dans ses choanocytes ; les particules alimentaires doivent donc être assez petites pour être ingérées par ces cellules. Chez un cnidaire, la digestion se déroule en partie dans la cavité gastrovasculaire. Les enzymes digestives, libérées par les cellules tapissant la cavité, dégradent en partie les aliments. D'autres cellules pariétales ingèrent les fragments d'aliments par phagocytose. Cela permet à un cnidaire de se nourrir de proies plus grandes que celles captées par une éponge.

### Nématocystes

Les cnidaires captent leur nourriture à l'aide de **nématocystes** (ou cnidocytes), des capsules microscopiques, urticantes, propres à ce

phylum (voir figure 33.8). Chacune est présente dans une cellule appelée nématocyte. Les cnidaires peuvent être morphologiquement simples, mais les nématocystes sont les structures les plus complexes secrétées par des cellules animales. Lors d'une stimulation, le clapet fermant la capsule s'ouvre brutalement et un filament est projeté dehors. Cette décharge de nématocystes est l'un des processus cellulaires les plus rapides. Son mécanisme est inconnu ; plusieurs hypothèses ont été proposées. L'action d'un nématocyte est souvent décrite comme celle d'un harpon, mais en fait, le tubule se retourne, intérieur vers extérieur. Il peut pénétrer ou s'enrouler autour d'un objet ; les tubules de certains nématocystes sont barbelés et certains libèrent du venin. Dans quelques rares espèces, les venins sont assez puissants pour tuer un homme.

Plusieurs milliers de nématocytes font partie de l'épiderme de chaque tentacule. Chacun ne peut être utilisé qu'une seule fois. Dans certains types de cnidaires, des nématocystes sont présents dans d'autres parties du corps, notamment dans la cavité gastrovasculaire, où ils peuvent faciliter la digestion. En plus d'être utilisés de façon offensive, les nématocystes constituent le seul moyen de défense des cnidaires ; c'est pourquoi les méduses et le corail de feu sont urticants. Le nom du phylum, cnidaires, provient du grec *Cnide* qui désigne l'ortie, plante bien connue pour ses propriétés urticantes.

### Les cnidaires sont regroupés en cinq classes

Traditionnellement, trois classes de cnidaires ont été reconnues : les anthozoaires (anémones de mer, coraux, gorgones), les hydrozoaires (hydrides, hydre, physalie) et les scyphozoaires (méduses). Actuellement, presque tous les biologistes acceptent que certains scyphozoaires se distinguent suffisamment par leur cycle vital et leur morphologie pour qu'ils constituent leur propre classe ; ce sont les cubozoaires (méduse boîte ou cuboméduse), dont certains ont un venin suffisamment toxique pour tuer des êtres humains, et les staurozoaires (stauro-méduses ou lucernaires).

#### Classe des anthozoaires : anémones de mer et coraux

La plus grande classe des cnidaires est celle des **anthozoaires** (du grec *anthos*, fleur) ; elle comprend environ 6 200 espèces de polypes solitaires et coloniaux, parmi lesquels on trouve les anémones de mer à corps mou (figure 33.10) les coraux durs (figure 33.11), et d'autres groupes connus sous des noms fantaisistes comme stylos de mer, pensées de mer, gorgones et fouets de mer. Beaucoup de ces noms reflètent l'aspect de plantes des polypes individuels ou des colonies.

Un polype anthozoaire diffère d'un polype d'autres classes par sa cavité gastrovasculaire, qui est compartimentée par des feuilletts tissulaires longitudinaux, disposés de manière radiaire et appelés mésen-



**Figure 33.10**  
Classe  
des anthozoaires.  
*Cribrinopsis fernaldi*  
(en anglais, *Crimson anemone*)



**Figure 33.11 Scléactiniaires ou coraux durs.** *Tubastraea aurea* est une espèce de Malaisie qui ne forme pas de récif.

tères. Les gamètes d'un anthozoaire se développent dans les mésentères. Les tentacules d'un anthozoaire sont creux, alors que ceux de nombreux autres cnidaires sont pleins.

Les anémones de mer (voir figure 33.10) constituent un groupe d'un peu plus de 1000 espèces d'anthozoaires ; elles ont un corps mou, relativement complexe et très musclé. Elles vivent à toutes les profondeurs partout dans le monde. Elles peuvent ne mesurer que quelques millimètres ou dépasser un mètre de diamètre, et beaucoup atteignent cette longueur.

La plupart des coraux sont des anthozoaires, et la plupart des coraux durs (environ 1 400 espèces, voir figure 33.11) sont apparentés étroitement aux anémones de mer. Le polype de corail sécrète un exosquelette de carbonate de calcium autour et sous lui-même (c'est le même matériau qui compose la craie) ; alors que l'individu, ou la colonie, croît vers le haut, le squelette mort s'accumule en dessous. En eau peu profonde, sous les tropiques, ces accumulations forment les récifs coralliens. La plupart des eaux dans lesquelles les récifs coralliens se développent sont pauvres en éléments nutritifs, mais les coraux sont capables de pousser, car ils contiennent, dans leurs cellules, des dinoflagellés symbiotiques (zooxanthelles) qui, grâce à la photosynthèse, fournissent de l'énergie aux animaux. Évidemment, afin que la lumière du soleil puisse les atteindre, les coraux constructeurs de récifs ne peuvent vivre qu'en eau peu profonde, généralement pas plus de 100 m. Par contre, les coraux qui ne forment pas de récifs peuvent se développer à une plus grande profondeur, pouvant atteindre environ 5 000 m. Près de la moitié des espèces de coraux durs participent à la formation des récifs.

Les récifs coralliens sont économiquement importants ; ils servent de refuges pour les jeunes de nombreuses espèces de crustacés et de poissons consommés par les humains. De plus, ils protègent les côtes de nombreuses îles tropicales. Mais ils sont menacés par le changement climatique mondial. Une eau plus chaude que d'habitude peut rompre la symbiose avec les zooxanthelles, un phénomène connu sous le nom de « blanchissement des coraux », car le squelette blanc sous-jacent devient visible à travers le corps de l'animal dépourvu des symbiotes. Le blanchissement ne tue pas nécessairement un corail, mais constitue une forme d'agression. Avec l'augmentation du dioxyde de carbone dans l'atmosphère, il s'en dissout davantage dans l'eau, où il forme de l'acide carbonique, qui abaisse le pH et rend moins disponible le carbonate de

calcium. On a montré que la baisse du pH ralentissait la formation du squelette et le rendait moins robuste dans certaines espèces de plantes et d'animaux marins calcifiants, y compris les coraux.

Certains « coraux mous » sécrètent des aiguilles de carbonate de calcium semblables aux spicules d'éponges ; ces sclérites forment un étui autour du polype ou sont intégrés dans leurs tissus, sans doute, pour offrir une protection contre la prédation. Certains de ces animaux sécrètent également une tige cornée qui fournit un support flexible aux membres de la colonie croissant autour d'elle (les gorgones forment de telles colonies).

### Classe des cubozoaires : les cuboméduses

Comme leur nom l'indique, les méduses de la classe des **cubozoaires** ont une forme de boîte, avec un tentacule ou un groupe de tentacules suspendus à chaque coin de la boîte (figure 33.12). La plupart des quelque 90 espèces ne mesurent que quelques centimètres de hauteur, bien que certaines atteignent 25 cm. Les cuboméduses sont des nageurs puissants et des prédateurs voraces de poissons dans les eaux tropicales et subtropicales ; ces deux faits sont liés au fait que certains cubozoaires ont des yeux primitifs formant des images ! Les piqûres de certaines espèces peuvent être mortelles pour l'homme. Le stade polype est discret et, dans bien des cas, inconnu.

### Classe des hydrozoaires

La plupart des quelques 6 000 espèces de la classe des **hydrozoaires** passent, au cours de leur vie, par les deux stades, polype et méduse, (voir figure 33.9). La phase polype de la plupart des espèces est coloniale. Les polypes d'une colonie peuvent ne pas être identiques dans leur structure ou fonction : certains peuvent être spécialisés dans la capture de nourriture, mais être incapables de reproduction, alors que l'inverse est vrai pour d'autres ; ils sont nourris par les matières transportées à partir des polypes nourriciers à travers l'espace gastrovasculaire reliant les éléments de la colonie. La physalie ou galère portugaise (figure 33.13) n'est pas une méduse, mais est une colonie flottante d'individus polypoïdes et médusoïdes étroitement intégrés ! Certains hydroïdes marins et méduses sont bioluminescents.

**Figure 33.12**

**Classe des cubozoaires.**  
*Chironex fleckeri*,  
une cuboméduse.



**Figure 33.13**  
**Physalie**  
*(Physalia physalis)*.  
 Cette espèce est extrêmement urticante.



Les hydrozoaires constituent la seule classe de cnidaires comportant des membres dulcicoles. Un hydraire bien connu est l'hydre d'eau douce, qui est exceptionnelle non seulement par son habitat, mais aussi par qu'elle ne passe pas par le stade méduse et reste solitaire (voir figure 33.8). Chaque polype s'attache par un disque qui lui sert de base (sole pédieuse) et qui lui permet de se déplacer en glissant, ce qui est facilité par des sécrétions muqueuses. Il peut également exécuter une sorte de salto qui lui permet de se fixer à un autre endroit ; en se penchant, il s'attache au substrat par ses tentacules, puis bascule son corps jusqu'à reprendre appui sur sa base. Si le polype se détache du substrat, il peut flotter en surface.

#### Classe scyphozoaires : les méduses

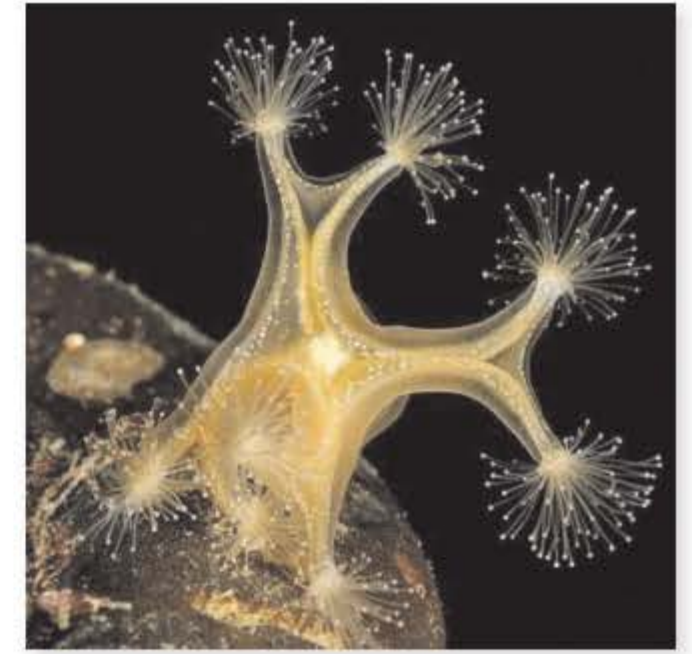
Parmi les quelque 200 espèces de la classe des **scyphozoaires**, la méduse est beaucoup plus visible et plus complexe que le polype. Bien que de nombreuses scyphoméduses soient essentiellement incolores (figure 33.14), certaines ont une coloration surprenante, orange, bleue ou rose. Le polype est petit, peu visible, de structure simple et généralement de couleur blanche et peut faire entièrement défaut chez certains scyphozoaires océaniques.

L'épithélium qui entoure une méduse contient un anneau de cellules musculaires qui peuvent se contracter rythmiquement pour propulser l'animal au moyen d'un jet d'eau provenant de la cavité gastrovasculaire ou de l'espace situé au-dessous ; en contractant les muscles d'un seul côté, l'animal peut s'orienter. Dans le roman de Sherlock Holmes « La crinière du lion », une scyphoméduse (*Cyanea capilata*) s'avérait capable de tuer, mais bien que certaines puissent infliger de la douleur, il est peu probable qu'elles puissent tuer quelqu'un.

**Figure 33.14**  
**Classe des scyphozoaires.**  
*Aurelia aurita*, une méduse.



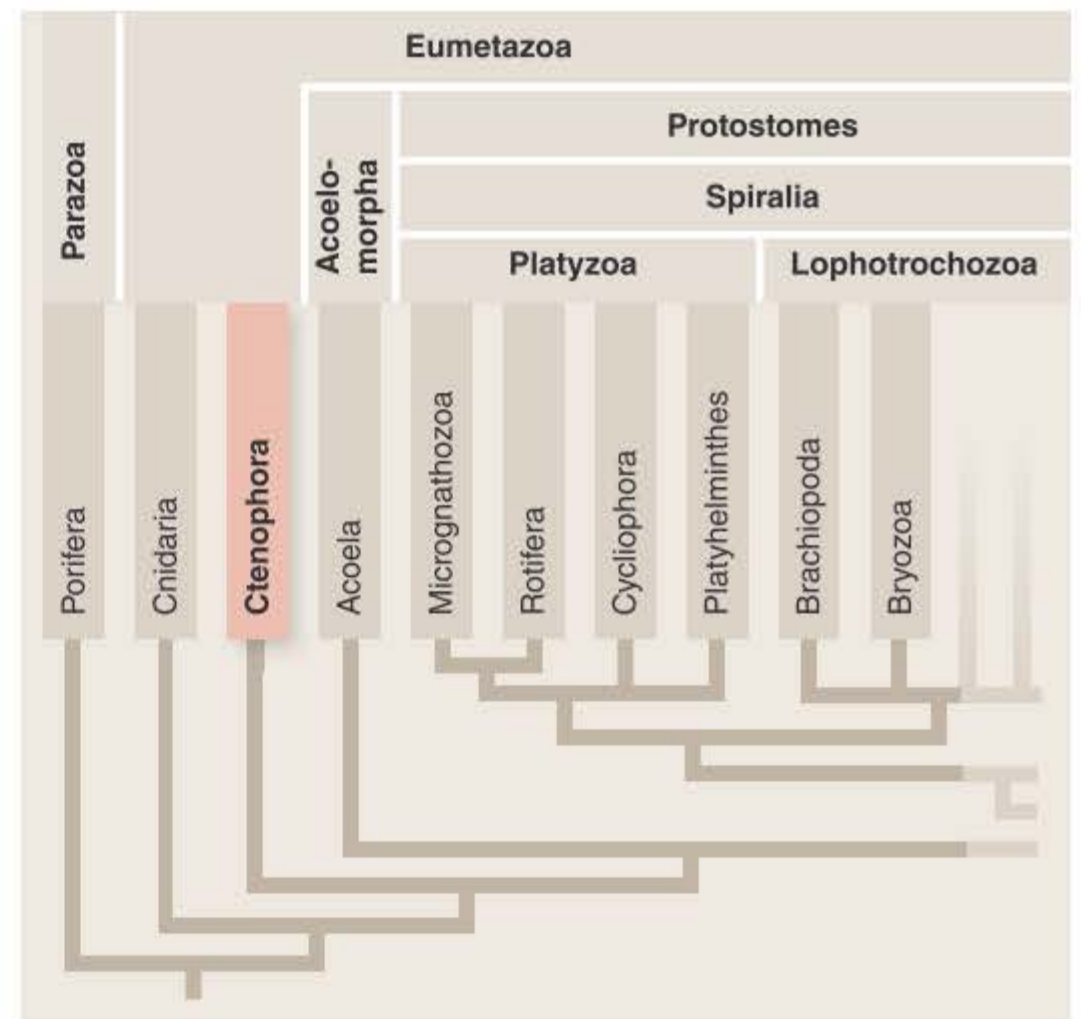
**Figure 33.15**  
**Stauroméduse.**  
 Lucernaire à boutons  
*(Halicystus auricula)*.



#### Classe staurozoaires : stauroméduses

Ce type d'animal partage avec les méduses plusieurs caractères, mais les 50 espèces de ce groupe ont été séparées des scyphozoaires et placées dans leur propre classe (staurozoaires) car elles restent fixées au substrat par une sorte de tige qui émerge du côté opposé à la bouche (figure 33.15). En outre, chez tous les staurozoaires connus, la larve planula se déplace plutôt en rampant qu'en nageant ou en dérivant.

#### Les cténaïres, phylum des cténophores, utilisent des cils pour se déplacer



Les membres pélagiques du petit phylum marin des **cténophores** peuvent avoir une forme sphérique ou rubanée et sont appelés cténaïres, groseilles de mer ou ceintures de Vénus. Abondants dans l'océan, la plupart de ces animaux sont transparents et ne mesurent que quelques centimètres de long, mais quelques espèces rares sont fortement pigmentées ou peuvent atteindre 1 m de long. Ils se propulsent dans l'eau au moyen de huit rangées de plaques en forme de peignes constituées de cils fusionnés qui battent de manière coordonnée ; en diffusant la lumière, ils

Figure 33.16

Un cténaire (phylum des cténophores).

Notez les rangées iridescentes de plaques qui ressemblent à des peignes et qui sont constituées de cils fusionnés.



prennent un aspect d'arc en ciel (figure 33.16). Les cténaires sont les animaux les plus gros qui utilisent des cils pour leur locomotion. Beaucoup d'entre eux sont bioluminescents, émettant des éclairs de lumière qui sont particulièrement visibles dans les eaux profondes ou à la surface durant la nuit. La plupart des cténaires ont deux longs tentacules rétractiles utilisés pour la capture des proies. L'épithélium des tentacules contient des **colloblastes**, un type de cellules qui éclatent pour libérer une substance fortement adhésive au contact de proie animale.

La position phylogénétique des cténophores n'est pas évidente. Ils étaient autrefois considérés comme étroitement apparentés aux cnidaires car la plupart des espèces ont une forme gélatineuse de type méduse. Cependant, ils sont dépourvus de nématocystes et sont structurellement plus complexes que les cnidaires. Ils ont des pores anaux par lesquels de l'eau et diverses substances peuvent quitter le corps. Bien que les cténophores aient été considérés comme diploblastes à symétrie radiaire, de récentes études du développement ont démontré que les cellules musculaires proviennent du mésoderme, ce qui signifie qu'ils doivent être considérés comme triploblastes, comme des bilatériens. Les deux tentacules placés sur les côtés opposés du corps d'un cténophore lui confèrent une certaine bilatéralité, mais on se demande encore si leur symétrie doit être considérée comme biradiaire comme celle des anémones de mer. Une phylogénie moléculaire récente a placé les cténophores à la base de l'arbre de la vie animale, comme un groupe frère de tous les autres métazoaires. Si cela se confirmait, cela impliquerait que l'animal ancestral a été triploblastique et bilatéralement symétrique. Pour le moment, nous considérons les cténophores comme un taxon frère des bilatériens.

### Synthèse 33.5

Les membres du phylum des cnidaires ont une symétrie radiaire ainsi que des nématocystes, des capsules utilisées pour leur défense et la capture des proies. Les membres du phylum des cténophores sont dépourvus de nématocystes ; ils se propulsent au moyen de huit rangées de plaques ayant la forme de peignes et constituées de cils fusionnés. Les cténophores ont des cellules appelées des colloblastes qui les aident à capturer leurs proies. La position phylogénétique des cténophores reste un sujet controversé.

- Pourquoi la position phylogénétique des cténophores est-elle incertaine ?

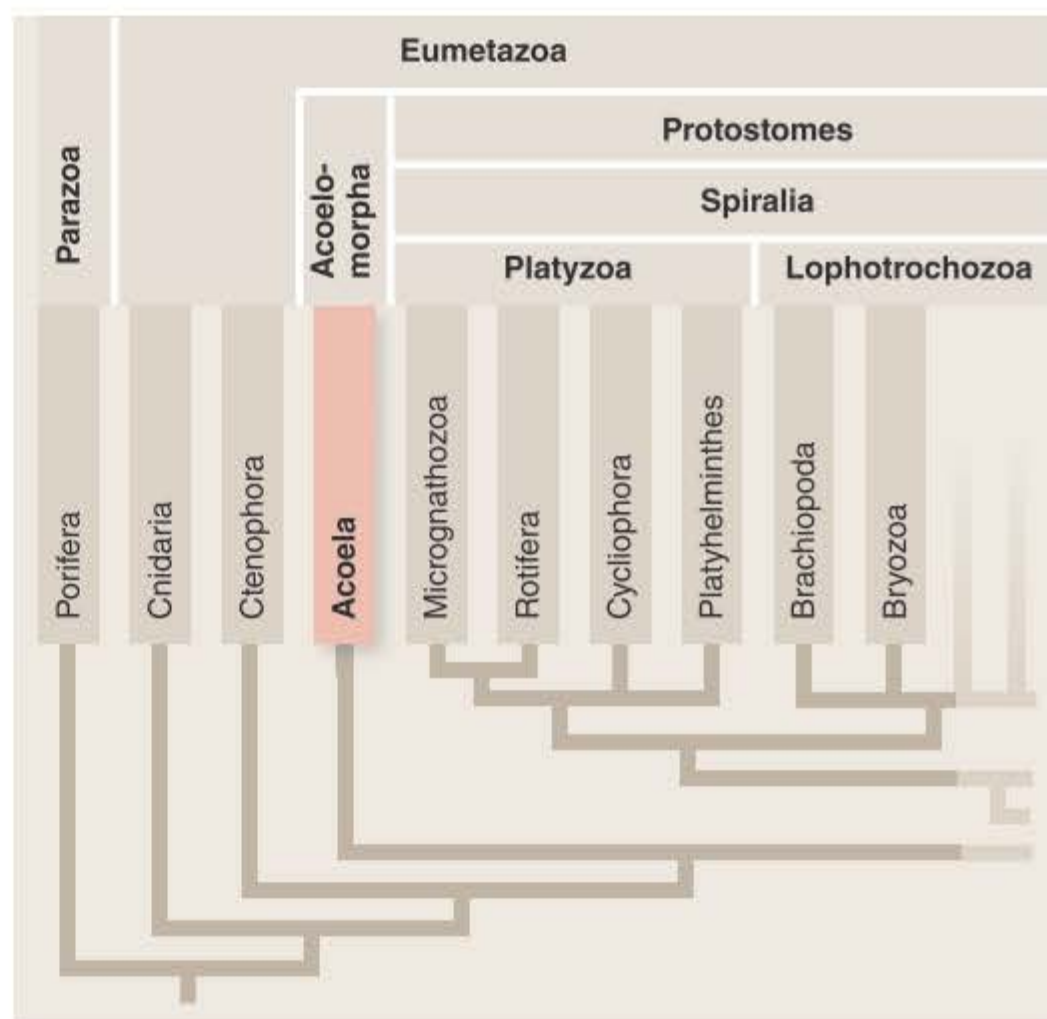
## 33.6 Bilatériens acœlomates

### Objectifs

1. Énumérer les caractères distinctifs des bilatériens.
2. Comprendre la phylogénie des principaux groupes de bilatériens.

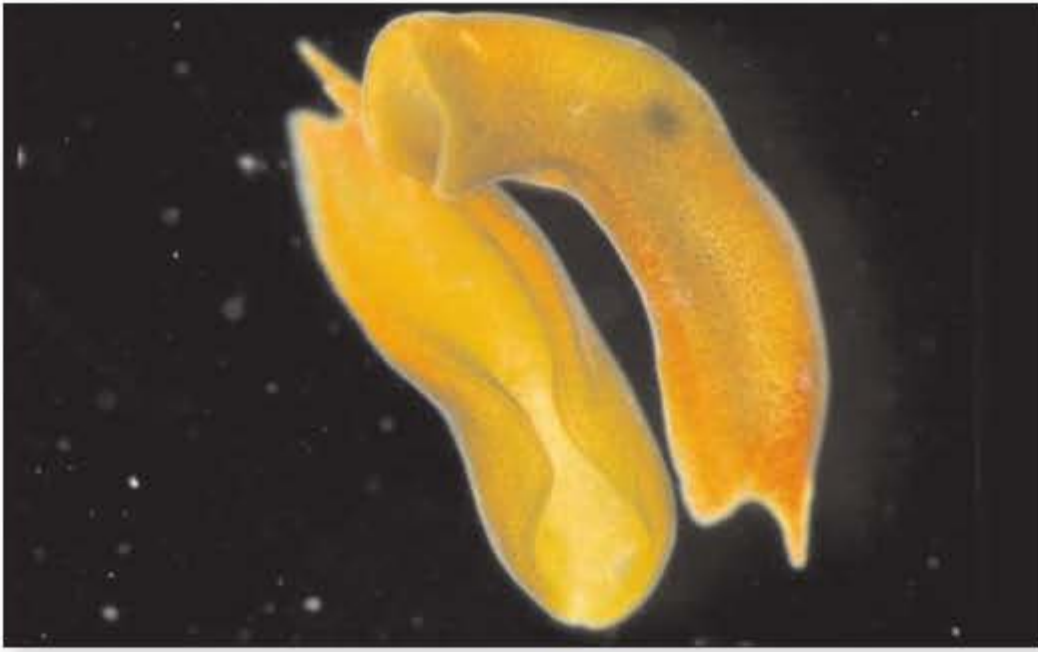
Le bilatérien est caractérisé par une transition importante dans le plan corporel, la symétrie bilatérale, qui a permis aux animaux d'atteindre un haut niveau de spécialisation dans des parties de leur organisme, comme la concentration des structures sensorielles à l'extrémité antérieure. Un petit groupe appelé acœlomorphes serait le groupe-frère de tous les autres bilatériens d'après certaines phylogénies moléculaires très contestées.

### Les vers acœlomates paraissent distincts des autres vers plats



Comme leur nom l'indique, un ver plat acœlomorphe (figure 33.17) est dépourvu de cœlome. En outre, il dispose d'un système nerveux, qui consiste en un simple réseau de nerfs avec une concentration mineure de neurones dans l'extrémité antérieure du corps. Il manque une cavité digestive permanente, de sorte que la bouche conduit à un syncytium digestif solide (une masse de cellules qui n'ont pas de membranes cellulaires qui les séparent).

L'interprétation de ces caractéristiques a mené au classement traditionnel des vers plats acœlomorphes avec les vers plats dans le phylum des plathelminthes, décrit dans le chapitre suivant. Cependant, sur la base des données moléculaires, les scientifiques ont conclu que les acœlomorphes ne sont pas étroitement liés aux membres du phylum des plathelminthes ; les similitudes entre les deux groupes sont convergentes. Ils appartiennent à leur propre phylum, les acœlomorphes. Leur position exacte dans l'arbre phylogénétique diffère selon les fonctions utilisées pour le construire ; une hypothèse suivie ici, c'est qu'il s'agit d'une



**Figure 33.17** Phylum des acœlomorphes. Ver plat acèle du genre *Waminoa*. Ces vers plats, longtemps considérés comme apparentés aux plathelminthes, ont un système nerveux primitif et sont dépourvus de cavité digestive permanente.

émanation précoce des bilatériens, constituant ainsi le taxon frère du clade comprenant les protostomiens et les deutérostomiens.

### Synthèse 33.6

Les bilatériens forment un clade caractérisé par une symétrie bilatérale et composé de deux clades : les vers plats acœlomorphes et le clade comprenant des protostomiens et des deutérostomiens. Traditionnellement, les vers plats acœlomorphes ont été considérés comme liés à d'autres types de vers plats, mais de récentes études moléculaires phylogénétiques indiquent qu'ils ne sont pas étroitement liés, et que par conséquent leur ressemblance morphologique est le résultat d'une évolution convergente.

- *Les vers plats acœlomorphes sont dépourvus de cœlome. Existe-t-il des membres de leur taxon frère qui montrent un état semblable ?*



## Résumé

### 33.1 Quelques caractéristiques générales des animaux

#### *Les animaux partagent certaines caractéristiques générales*

Des caractéristiques communes à tous les animaux sont la multicellularité, une alimentation hétérotrophe et l'absence de paroi cellulaire. D'autres particularités sont la présence de tissus spécialisés, l'aptitude à se mouvoir et la reproduction sexuée.

### 33.2 Évolution du plan d'organisation des animaux

#### *La plupart des animaux montrent une symétrie bilatérale ou radiaire.*

La plupart des éponges sont asymétriques, mais d'autres animaux ont une symétrie bilatérale ou radiaire à un certain moment de leur vie. Les parties du corps des animaux à symétrie radiaire sont disposées autour d'un axe central. Le corps d'un animal à symétrie bilatérale a des moitiés gauche et droite. La plupart des organismes à symétrie bilatérale sont céphalisés et peuvent se mouvoir de manière orientée.

#### *L'évolution des tissus a permis le développement de structures et fonctions spécialisées.*

Chaque tissu consiste en cellules différenciées qui ont des formes et des fonctions caractéristiques.

#### *Une cavité corporelle rend possible le développement de systèmes d'organes complexes.*

La plupart des animaux bilatériens possèdent une cavité corporelle autre que l'intestin. Un cœlome est une cavité qui se trouve dans les tissus dérivés du mésoderme. Un pseudocœlome se situe entre les tissus dérivés du mésoderme et de l'intestin (qui dérive de l'endoderme). L'état d'acœlomates et le pseudocœlome semblent avoir évolué plus d'une fois, mais le cœlome n'a évolué qu'une seule fois.

Un système circulatoire est un exemple de système d'organes spécialisés qui contribue à la distribution des nutriments et l'élimination des déchets.

#### *Les bilatériens ont deux types principaux de développement.*

Chez un protostomien, la bouche se développe à partir ou à proximité du blastopore. La plupart des protostomiens ont un développement déterminé, et beaucoup ont une segmentation spiralée.

Chez un deutérostomien, l'anus se développe à partir du blastopore. La plupart des deutérostomiens ont un développement indéterminé et ils ont tous une segmentation radiaire.

#### *La métamérie a permis la constitution de systèmes redondants et l'amélioration de la locomotion.*

La métamérie, qui a évolué plusieurs fois, permet un mouvement souple et efficace, parce que chaque segment peut se déplacer de façon relativement indépendante. Un autre avantage de la segmentation est la redondance des systèmes d'organes.

### 33.3 Phylogénie animale

Les animaux sont classés en 35 à 40 phylums fondés sur des caractéristiques communes.

#### *La compréhension actuelle de la phylogénie diffère des vues traditionnelles.*

Par l'incorporation des données moléculaires dans les analyses phylogénétiques, certaines modifications ont été apportées à la perception traditionnelle des liens de parenté entre les membres de ces phylums (figure 33.5).

Les porifères (éponges) constituent un groupe monophylétique qui partage un ancêtre commun avec d'autres animaux. Les cnidaires (hydres, méduses et les coraux) ont évolué avant l'origine des animaux bilatéralement symétriques.

Les annélides et les arthropodes ont été considérés comme apparentés étroitement sur base de leur segmentation, mais actuellement les arthropodes sont regroupés avec les protostomiens qui muent leur cuticule au moins une fois durant leur vie.

#### *La phylogénie basée sur la morphologie se base essentiellement sur le cœlome.*

Les deux groupes d'animaux bilatéralement symétriques (les bilatériens) – protostomiens et deutérostomiens – diffèrent par leur développement embryonnaire. La présence d'un cœlome est un caractère ancestral du clade comprenant des protostomiens et des deutérostomiens. Tous les deutérostomiens

ont un coelome, mais certains protostomiens ont acquis un pseudocoelome et d'autres ont perdu complètement un coelome.

**Les protostomiens comprennent les spiraliens et les ecdysozoaires.**

Les spiraliens comprennent les clades des lophotrochozoaires et des platyzoaires. Les spiraliens croissent par apport progressif de masse et subissent une segmentation spiralée.

La croissance des ecdysozoaires passe par une ou plusieurs mues du squelette externe ; ils comprennent de nombreuses espèces variées, allant de pseudocoelomates, par exemple les nématodes non segmentés, aux arthropodes coelomates et segmentés.

**Les deutérostomiens comprennent les chordés et les échinodermes.**

Les principaux groupes de deutérostomiens sont, d'une part, les échinodermes, qui comprennent des animaux tels que les étoiles de mer et les oursins et, d'autre part, les chordés, qui incluent les vertébrés.

Le développement des deutérostomiens indique que les échinodermes et les chordés ont évolué à partir d'un ancêtre commun, ce qui les distingue nettement des autres animaux.

### 33.4 Les spongiaires

**Les éponges ont une organisation corporelle relativement simple.**

Les éponges n'ont pas d'organes et pour la plupart pas de symétrie définie, mais leur caractère multicellulaire est complexe. Les larves d'éponges nagent librement, alors que les adultes sont ancrés à des objets immergés.

**Le corps d'une éponge est composé de plusieurs types cellulaires.**

Les éponges sont composées de trois couches : une couche épithéliale protectrice externe ; une matrice centrale, appelée mésohyle, qui est riche en protéines et qui contient des cellules amiboïdes ; une couche interne de choanocytes qui font circuler l'eau et captent des particules alimentaires (voir figure 33.7b)

**Les choanocytes contribuent à la circulation aqueuse à travers l'éponge.**

Le mésohyle peut contenir des spicules et/ou des fibres d'une protéine dure appelée spongine qui renforce le corps de l'éponge.

**Les éponges se reproduisent à la fois de manière asexuée et sexuée.**

Des fragments d'une éponge sont capables de se développer en individus complets. Des spermatozoïdes et des ovules peuvent être produits par des individus matures ; la fécondation donne des zygotes qui se transforment en larves nageant librement ; qui deviennent finalement des adultes sessiles.

### 33.5 Les eumétazoaires

Les eumétazoaires comprennent des animaux avec des tissus distincts. Les couches de cellules embryonnaires se différencient en tissus du corps adulte, générant un plan corporel caractéristique de chaque groupe d'animaux (figure 33.8)

**Tous les cnidaires sont carnivores.**

Les membres des cnidaires à symétrie radiaire (ou biradiaire), qui sont carnivores, ont des tissus distincts, mais pas d'organes. Ils sont diploblastiques et ont deux formes corporelles : soit un polype cylindrique sessile, soit une méduse flottant librement (voir figure 33.8).

Les cnidaires se caractérisent par des capsules appelées nématocystes qui servent à l'attaque et à la défense.

Les cnidaires n'ont pas de systèmes circulatoire, excréteur ou respiratoire. Ils ont un treillis de cellules nerveuses et sont sensibles au toucher ; certains ont des récepteurs de gravité et des récepteurs de lumière.

**Les cnidaires sont regroupés en cinq classes.**

Les cinq classes de cnidaires sont les anthozoaires (anémones de mer, coraux, gorgones) ; les cubozoaires (cuboméduses) ; les hydrozoaires (hydrides, hydres) ; les scyphozoaires (méduses) et les staurozoaires (stauroméduses). Les cténaires, phylum des cténophores, utilisent des cils pour se déplacer.

Le petit phylum des cténophores est constitué d'animaux qui se propulsent au moyen de bandes de cils fusionnés. Ils sont triploblastiques, bien qu'ils n'appartiennent pas aux bilatériens. Ils capturent leurs proies au moyen de colloblastes, des cellules qui libèrent une substance adhésive.

### 33.6 Bilatériens

Les bilatériens sont caractérisés par une symétrie bilatérale, qui permet une spécialisation fonctionnelle comme avoir des récepteurs nerveux à l'extrémité antérieure du corps.

**Les vers plats acéломorphes paraissent être distincts des autres vers plats.**

Les vers plats acéломorphes, phylum des acéломorphes, ont été jadis considérés comme se situant à la base du phylum des plathelminthes, mais il apparaît qu'ils ont évolué au début de l'histoire des bilatériens et qu'ils constituent le taxon frère du clade comprenant des protostomiens et des deutérostomiens.

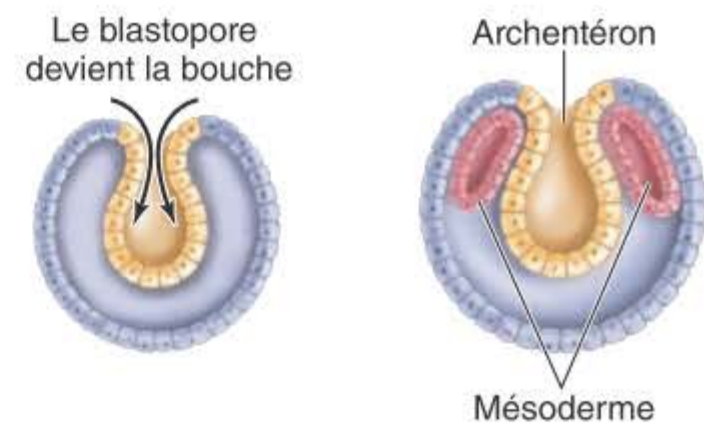


## COMPRENDRE

- Laquelle des caractéristiques suivantes est unique chez tous les membres du règne animal ?
  - Reproduction sexuée
  - Multicellularité
  - Collagène
  - Hétérotrophie
- Les animaux eumétazoaires sont uniques dans le fait qu'ils possèdent \_\_\_\_\_ pour le mouvement et \_\_\_\_\_ pour le transfert des signaux entre les cellules.
  - cerveaux ; muscles
  - tissu musculaire ; tissu nerveux
  - membres ; cordons vertébraux
  - flagelles ; nerfs.

- Dans la reproduction sexuée des animaux les gamètes sont formés par le processus de
  - méiose.
  - mitose.
  - fusion.
  - fission binaire.
- L'évolution de la symétrie bilatérale a été une étape nécessaire à l'évolution
  - de tissus.
  - de segmentation.
  - d'une cavité du corps.
  - de céphalisation.

5. Une cavité remplie de liquide qui se développe complètement dans le tissu mésodermique est caractéristique
  - a. d'un coelomate
  - b. d'un pseudocoelomate
  - c. d'un acelomate
  - d. de tout ce qui précède
6. Lequel des énoncés suivants n'est pas vrai en ce qui concerne la segmentation ?
  - a. La segmentation permet l'évolution de systèmes redondants.
  - b. La segmentation est nécessaire au développement d'un système circulatoire fermé.
  - c. La segmentation favorise la locomotion.
  - d. La segmentation représente un exemple d'évolution convergente.
7. Laquelle des caractéristiques suivantes sert à la distinction d'un spongiaire et d'un eumétazoaire ?
  - a. Présence d'un coelome véritable
  - b. Segmentation
  - c. Céphalisation
  - d. Système nerveux
8. En ce qui concerne le classement des animaux, quel est l'objet d'étude qui change notre compréhension de l'organisation du règne ?
  - a. Systématique moléculaire
  - b. Origine des tissus
  - c. Modèles de segmentation
  - d. Évolution des caractéristiques morphologiques
9. Le coelome
  - a. est une synapomorphie pour le clade comprenant des protostomiens et des deutérostomiens.
  - b. a évolué de multiples fois de manière convergente.
  - c. est toujours une indication de parenté évolutive étroite.
  - d. se forme dans l'endoderme.
10. Laquelle des caractéristiques suivantes peut avoir un organisme coelomate ?
  - a. Un système circulatoire
  - b. Un squelette interne
  - c. Une taille plus grande qu'un pseudocoelomate
  - d. Tout ce qui précède
11. Quel est le type cellulaire d'une éponge qui est muni d'un flagelle ?
  - a. Choanocyte
  - b. Amibocyte
  - c. Épithélial
  - d. Spicules
12. Le stade larvaire d'un cnidaire est appelé
  - a. méduse.
  - b. planula.
  - c. polype.
  - d. cnidocyte.
13. Vers plats acoelomorphes
  - a. sont apparentés étroitement à d'autres vers plats.
  - b. ont acquis un coelome.
  - c. font partie des parazoaires.
  - d. forment le taxon frère du clade composé de protostomiens et de deutérostomiens.



## APPLIQUER

1. Le schéma suivant est celui du stade gastrula du développement embryonnaire. Sur base des informations fournies par le diagramme, laquelle des affirmations suivantes est correcte ?
  - a. La plupart des animaux montrent ce mode de développement.
  - b. Il a dû être formé par clivage spiralé.
  - c. Il a dû présenter un développement déterminé.
  - d. Tout ce qui précède est correct.
2. Laquelle des caractéristiques suivantes ne s'applique pas aux ecdysozoaires ?
  - a. Bilatéralité
  - b. Clivage indéterminé
  - c. Mue au moins une fois au cours de leur cycle vital
  - d. Métazoaire
3. Vous découvrez dans la forêt vierge une nouvelle espèce qui a les caractères suivants : elle est terrestre, elle a un développement déterminé, elle mue au cours de sa vie et possède des appendices articulés. Dans quel phylum animal faudrait-il la classer ?

## RÉVISION

1. L'étude de l'évolution des vers représente un excellent moyen de comprendre l'évolution d'une cavité corporelle. En utilisant les phylums des nématodes, des annélides, des plathelminthes et des némertes, construisez un arbre phylogénique basé uniquement sur la forme de la cavité corporelle (rapportez-vous à la figure 33.3 et au tableau 33.1 pour vous aider). Quel est le rapport avec le contenu de la figure 33.5 ? La cavité corporelle devrait-elle être utilisée comme seule caractéristique pour classer un ver ?
2. La plupart des étudiants ont du mal à croire que les échinodermes et les chordés sont des phylums étroitement apparentés. Si le critère de la formation d'une cavité corporelle n'était pas pris en compte, où placeriez-vous les échinodermes dans le règne animal ? Argumentez votre réponse.