



## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre **MANUEL NUMÉRIQUE**, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

▲ **Figure 33.1** Quelle fonction les minces tentacules bleus de cet organisme remplissent-ils ?

## CONCEPTS CLÉS

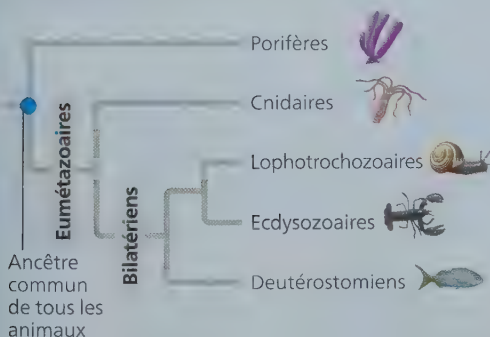
- 33.1** Les éponges sont des animaux primitifs dépourvus de vrais tissus
- 33.2** Les cnidaires constituent un embranchement ancestral des eumétazoaires
- 33.3** Les lophotrochozoaires, un clade créé grâce aux données moléculaires, présentent la plus grande variété sur le plan de la morphologie
- 33.4** Le groupe des ecdysozoaires est celui qui compte la plus grande variété d'espèces
- 33.5** Les échinodermes et les cordés sont des deutérostomiens

## Un dragon sans colonne vertébrale

Que ce soit pour ses couleurs saisissantes ou pour sa forme surréaliste, le dragon bleu (*Glaucus atlanticus*) de la **figure 33.1** est un animal plein de surprises. Ses structures fines et tentaculaires augmentent sa surface corporelle, ce qui favorise sa respiration et l'aide à flotter (à l'envers) à la surface de la mer. Cette petite limace de mer dispose également d'une arme redoutable : le venin mortel qu'elle récupère en absorbant les cellules urticantes de la galère portugaise (*Physalia physalis*), dont elle se nourrit.

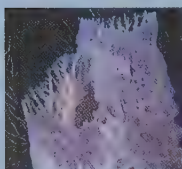
Les dragons bleus sont des **invertébrés**, c'est-à-dire des animaux dépourvus de colonne vertébrale. Ce regroupement d'organismes, qui ne constitue pas un clade, représente 95 % des espèces animales connues. Les invertébrés colonisent presque tous les habitats de la Terre, de l'eau brûlante qui s'échappe des bouches hydrothermales (« fumeurs noirs ») des grandes profondeurs au sol gelé de l'Antarctique. Dans ces différents environnements, l'évolution a produit une immense diversité de formes, que l'on pense aux espèces n'ayant qu'une double couche de cellules, à celles pourvues d'une glande séricigène (produisant la soie), de piquants pivotants ou de tentacules couverts de ventouses. Les invertébrés peuvent aussi être de dimensions très variées, puisque la taille de certains organismes est microscopique, alors que chez d'autres, elle peut dépasser la longueur d'un autobus scolaire (certains mesurent jusqu'à 18 m).

Dans le présent chapitre, nous effectuerons une visite du monde des invertébrés, en utilisant comme guide l'arbre phylogénétique de la **figure 33.2**. La **figure 33.3** passe en revue 23 embranchements d'invertébrés afin d'illustrer leur diversité. Nous examinerons plus en détail nombre d'entre eux dans le reste du chapitre.



◀ **Figure 33.2** La phylogénèse animale : une révision. À l'exception des éponges (des animaux primitifs de l'embranchement de porifères) et de quelques autres groupes, tous les animaux possèdent des tissus et font partie des eumétazoaires. La plupart des animaux sont des bilatériens (voir la figure 32.11).

Le règne des animaux comprend 1,3 million d'espèces connues. On estime toutefois que le nombre total des espèces appartenant à ce règne se situe entre 10 et 20 millions. Parmi les 23 embranchements présentés ici, 12 font l'objet d'un examen plus approfondi dans le présent chapitre, dans le chapitre 32 ou dans le chapitre 34; presque toutes les descriptions de ce panorama se terminent par un renvoi au concept pertinent.



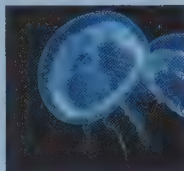
Éponge

### Embranchement des porifères (5 500 espèces)

Les animaux de cet embranchement sont communément appelés *éponges*. Les éponges sont des animaux sessiles simples, dépourvus de vrais tissus. Il s'agit d'organismes filtreurs qui se nourrissent des particules qui traversent les canaux internes de leur corps (voir le concept 33.1).

### Embranchement des cnidaires (10 000 espèces)

Les cnidaires comprennent notamment les coraux, les méduses et les hydres. Ces animaux diploblastiques présentent un plan d'organisation corporelle à symétrie radiaire, qui comporte une cavité gastrovasculaire munie d'une seule ouverture servant à la fois de bouche et d'anus (voir le concept 33.2).



Méduse

### Embranchement des acoèles (400 espèces)

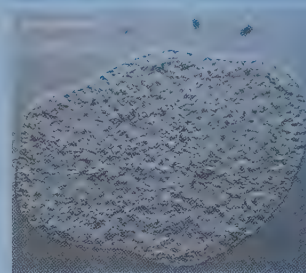


Vers plats (acoèles)

Les vers plats de l'embranchement des acoèles ont un système nerveux simple et un tube digestif sacculaire, ce qui leur a valu d'être classifiés dans l'embranchement des plathelminthes. Or, certaines analyses moléculaires ont révélé que la lignée des acoèles a divergé avant les trois principaux clades bilatériens (voir le concept 32.4).

### Embranchement des placozoaires (1 espèce)

La seule espèce connue de cet embranchement, *Trichoplax adhaerens*, ne ressemble en rien à un animal. Cet organisme est constitué de quelques milliers de cellules ciliées formant une double couche. Les biologistes soupçonnent *T. adhaerens* d'être un animal primitif, mais ils n'arrivent toujours pas à expliquer ses liens avec les porifères, les cnidaires et les autres embranchements qui ont divergé de la plupart des animaux tôt dans l'histoire évolutive des animaux. *T. adhaerens* se reproduit soit par scissiparité, soit en produisant par bourgeonnement de nombreux individus multicellulaires.



Placozoaire (MP)

### Embranchement des cténophores (100 espèces)



Cténophores

Comme les cnidaires, les cténophores (ou cténaires) sont diploblastiques et présentent une symétrie radiaire, ce qui semble indiquer que les deux embranchements ont divergé très tôt des autres animaux (voir la figure 32.11). Les cténophores constituent presque tout le plancton des océans. Ils possèdent de nombreux caractères distinctifs, dont une série de huit rangées de plaques ciliées formant des « peignes » (*cténos* en grec, d'où leur nom) qui leur permettent de se propulser dans l'eau. Lorsqu'un petit animal entre en contact avec les tentacules d'un cténophore, des cellules spécialisées éclatent et libèrent des filaments visqueux qui l'emprisonnent.

## Lophotrochozoaires

### Embranchement des plathelminthes (20 000 espèces)



Ver plat marin

Les plathelminthes, ou vers plats (qui comprennent les ténias, les planaires et les douves), présentent une symétrie bilatérale et un système nerveux central qui traite l'information provenant des structures sensorielles. Ils n'ont ni cavité corporelle ni appareil circulatoire (voir le concept 33.3).

### Embranchement des ectoproctes (4 500 espèces)

Les ectoproctes (aussi appelés bryozoaires) sont des organismes sessiles qui vivent en colonies et qui possèdent un exosquelette rigide (voir le concept 33.3).



Ectoproctes

### Embranchement des syndermés (2 900 espèces)

Défini récemment, cet embranchement réunit deux groupes auparavant considérés comme des embranchements distincts : les rotifères, des animaux microscopiques dotés de systèmes organiques complexes, et les acanthocéphales, des parasites de vertébrés extrêmement modifiés (voir le concept 33.3).



Rotifère

### Embranchement des brachiopodes (335 espèces)

Il est facile de confondre les brachiopodes avec les palourdes et d'autres mollusques. Or, la plupart sont pourvus d'un pédoncule unique, qui les retient à leur substrat, ainsi que d'une couronne de cils appelée lophophore (voir le concept 33.3).



Brachiopode

## Lophotrochozoaires (suite)

### Embranchement des gastrotriches (800 espèces)

Les gastrotriches sont de minuscules vers dont la surface ventrale est recouverte de cils. La plupart des espèces vivent au fond des lacs ou des océans et se nourrissent de petits organismes et de matières organiques partiellement décomposées. Le ver montré ici a ingéré une algue, comme en témoigne la matière verdâtre visible à l'intérieur de son système digestif.



Gastrotriche (microscopie à contraste différentiel)

### Embranchement des némertes (900 espèces)

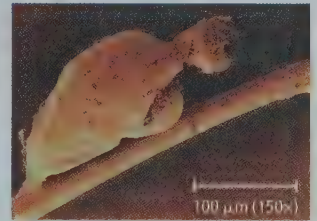


Ver rubané

Les némertes, ou vers rubanés, vivent dans l'eau ou le sable. Ils capturent leurs proies au moyen d'une trompe unique en son genre. Comme les vers plats, ils ne possèdent pas de vrai cœlome ; ils sont toutefois munis d'un tube digestif et d'un système vasculaire clos, et le sang qui circule dans leurs vaisseaux n'entre pas en contact avec les fluides de la cavité corporelle.

### Embranchement des cyclophores (1 espèce)

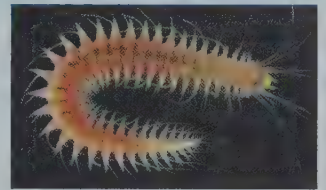
La seule espèce de cyclophores connue, *Symbion pandora*, a été découverte en 1995 sur les pièces buccales d'un homard. Ce minuscule acelomate en forme de vase possède un plan d'organisation corporelle unique et un cycle de développement particulièrement insolite. Les mâles fécondent des femelles en cours de développement dans le corps de leur mère. Les femelles fécondées quittent celui-ci et s'installent ailleurs sur le homard où elles donnent naissance à leurs petits. Il semble que les petits partent ensuite à la recherche d'un autre homard, auquel ils se fixent.



Cyclophore (MEB, cliché artificiellement coloré)

### Embranchement des annélides (16 500 espèces)

Les annélides, ou vers annelés, se distinguent des autres vers par leur apparence segmentée. Les vers de terre sont les annélides les plus connus, mais l'embranchement comprend surtout des espèces marines et dulcicoles, telle la sangsue (voir le concept 33.3).



Annélide marin

### Embranchement des mollusques (93 000 espèces)

Les mollusques (dont font partie les escargots, les palourdes, les calmars et les pieuvres) possèdent un corps mou qui, chez de nombreuses espèces, est protégé par une coquille (voir le concept 33.3).



Pieuvre

## Ecdysozoaires

### Embranchement des loricifères (10 espèces)

Les loricifères (du latin *lorica*, « corset », et *ferre*, « porter ») sont de minuscules animaux qui vivent dans les sédiments des fonds marins. Ils peuvent replier la tête, le cou et le thorax à l'intérieur de la lorica, une cavité formée par six plaques entourant l'abdomen. Bien que l'histoire naturelle de cet embranchement soit à peu près inconnue, on sait qu'au moins quelques espèces se nourrissent de bactéries et peuvent vivre sans oxygène (O<sub>2</sub>) moléculaire.



Loricifère (MP)

### Embranchement des priapulides (16 espèces)

Les priapulides sont des vers dont l'extrémité antérieure est munie d'une grande trompe arrondie. (Ils doivent leur nom à Priapos, le dieu grec de la fertilité, qui était symbolisé par un pénis géant.) D'une longueur variant de 0,5 mm à 20 cm, la plupart des espèces vivent enfouies dans les sédiments du plancher océanique. Les archives paléontologiques révèlent que les priapulides comptaient parmi les principaux prédateurs du Cambrien.



Priapulide

Suite ►

Ecdysozoaires (suite)



Onychophore

**Embranchement des onychophores (110 espèces)**

L'apparition des onychophores coïncide avec l'explosion du Cambrien (voir le chapitre 32). Au début de cette période géologique, ceux-ci ont prospéré dans l'océan, mais, à un certain moment, ils ont réussi à coloniser la terre ferme. Aujourd'hui, ils vivent exclusivement dans les forêts humides. Les onychophores possèdent une antenne charnue et plusieurs douzaines de paires de pattes en forme de sac.



Araignée (classe des arachnides)

**Embranchement des arthropodes (plus de 1 000 000 d'espèces)**

La vaste majorité des espèces animales connues, dont les insectes, les crustacés et les arachnides, sont des arthropodes. Tous les arthropodes possèdent un exosquelette segmenté et des appendices articulés (voir le concept 33.4).

**Embranchement des tardigrades (800 espèces)**

Les tardigrades (du latin *tardus*, «lent», et *gradus*, «pas») sont surnommés «oursins d'eau» en raison de leur forme globale et de leur démarche pataude. La plupart mesurent moins de 0,5 mm de longueur. Certains vivent en eau salée ou en eau douce, et d'autres, sur des végétaux ou des animaux dont ils se nourrissent à l'aide d'appendices suceurs. Dans 1 m<sup>2</sup> de mousse, on peut trouver jusqu'à 2 millions de tardigrades. Lorsque le milieu devient inhospitalier, ces animaux peuvent connaître une période de léthargie; ils arrivent alors à survivre pendant plusieurs jours à des températures de -272 °C, ce qui est près du zéro absolu! Dans une étude phylogénomique réalisée en 2015, on a découvert que plus de 15 % des gènes des tardigrades ont été intégrés dans leur génome par transfert horizontal, ce qui représente la fraction la plus importante jamais observée chez un animal pour ce type d'échange génétique.



Tardigrades (MEB, cliché artificiellement coloré)

**Embranchement des nématodes (25 000 espèces)**



Ver rond

Les nématodes, ou vers ronds, sont extrêmement abondants et diversifiés; on les trouve autant dans le sol que dans les milieux aquatiques. De nombreuses espèces vivent en parasites sur des végétaux et des animaux. Leur caractéristique la plus distinctive est la cuticule résistante qui recouvre leur corps (voir le concept 33.4).

Deutérostomiens

**Embranchement des hémicordés (85 espèces)**

Comme les échinodermes et les cordés, les hémicordés sont des deutérostomiens (voir le chapitre 32). Ils partagent d'autres caractères avec les cordés, comme des fentes branchiales et un tube neural dorsal. Le groupe le plus important est celui des entéropeustes, ou vers à gland, des animaux marins qui vivent en général enfouis dans la boue ou dissimulés sous des roches; ils peuvent atteindre une longueur de plus de 2 m.



Ver à gland

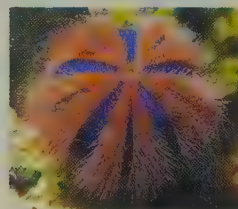
**Embranchement des cordés (52 000 espèces)**

Plus de 90 % des espèces de cordés possèdent une colonne vertébrale (et sont donc des vertébrés). Cet embranchement compte toutefois deux groupes d'invertébrés: les céphalocordés et les urocordés. (Voir le chapitre 34, dans lequel cet embranchement est décrit en détail.)



Tunicier (un urocordé)

**Embranchement des échinodermes (7 000 espèces)**



Oursin

Les échinodermes, dont font partie le dollar des sables, l'étoile de mer et l'oursin, sont des animaux aquatiques qui appartiennent au clade des deutérostomiens et qui présentent une symétrie bilatérale à l'état de larve, mais pas à l'âge adulte. Ils se déplacent et se nourrissent grâce à un réseau de canaux internes qui aspirent l'eau dans les diverses parties de leur corps (voir le concept 33.5).

## Les éponges sont des animaux primitifs dépourvus de vrais tissus



**Porifères**  
Cnidaires  
Lophotrochozoaires  
Ecdysozoaires  
Deutérostomiens

Les animaux de l'embranchement des porifères sont communément appelés éponges. De récentes études moléculaires indiquent que les éponges forment un groupe monophylétique;

notre exposé porte sur cette phylogenèse. Le débat n'est pas clos pour autant, puisque d'autres études laissent entendre que les éponges formeraient plutôt un groupe paraphylétique. Les éponges, qui comptent parmi les animaux les plus simples, sont immobiles, au point où les Grecs de l'Antiquité les prenaient pour des plantes. La plupart des espèces vivent en eau salée, et leur taille varie de quelques millimètres à quelques mètres. Les éponges sont des **organismes filtreurs**: elles filtrent les particules en suspension dans l'eau environnante en les aspirant. Celles-ci traversent ainsi leur corps qui, chez certaines espèces, présente l'aspect d'un sac percé de pores. Ces pores inhalants permettent à l'eau de pénétrer à l'intérieur d'une cavité digestive centrale, le **spongocœle**. L'eau ressort par une ouverture plus grande appelée **oscule** (figure 33.4). Les éponges complexes possèdent une paroi repliée; nombre d'entre elles sont dotées d'un spongocœle ramifié et de plusieurs oscules.

Les éponges représentent une lignée qui a divergé des autres animaux tôt dans l'histoire du groupe; par conséquent, elles sont considérées comme des **animaux primitifs**. Contrairement à presque tous les animaux, les éponges sont dépourvues de vrais tissus, c'est-à-dire de groupes de cellules semblables formant un ensemble fonctionnel, comme dans les tissus musculaires et nerveux. Leur corps contient néanmoins plusieurs types de cellules. Des cellules flagellées tapissent l'intérieur du spongocœle. Ce sont les **choanocytes**, qu'on appelle aussi cellules à collerette en raison des fines baguettes qui forment un « col » autour du flagelle. Ces cellules englobent des bactéries et d'autres particules de nourriture par phagocytose. La ressemblance entre les choanocytes et les cellules des choanoflagellés s'ajoute aux données moléculaires et renforce l'hypothèse d'un choanoflagellé ancestral commun à tous les animaux (voir la figure 32.3).

Le corps d'une éponge est formé de deux feuilletts de cellules séparés par une couche gélatineuse appelée **mésoglée**. Les deux feuilletts de cellules sont en contact avec l'eau, si bien que les échanges gazeux et l'expulsion des excréments s'effectuent directement par diffusion à travers les membranes cellulaires. Les **ambocytes**, des cellules qui tiennent leur nom de leur capacité à se déplacer à l'aide de pseudopodes, accomplissent d'autres tâches. Ils se déplacent à l'intérieur de la mésoglée et remplissent plusieurs fonctions. Ils absorbent les aliments qui viennent des choanocytes, les digèrent et acheminent les nutriments vers les autres cellules. Ils produisent aussi des fibres squelettiques résistantes à l'intérieur de la mésoglée. Chez certaines espèces, ces fibres sont des spicules pointus composés de calcaire



Éponge vase azurée (*Callyspongia plicifera*)

▼ **Figure 33.4 L'anatomie d'une éponge.** Dans le schéma principal, on a supprimé des sections de la paroi antérieure et postérieure de l'éponge afin d'illustrer sa structure interne.

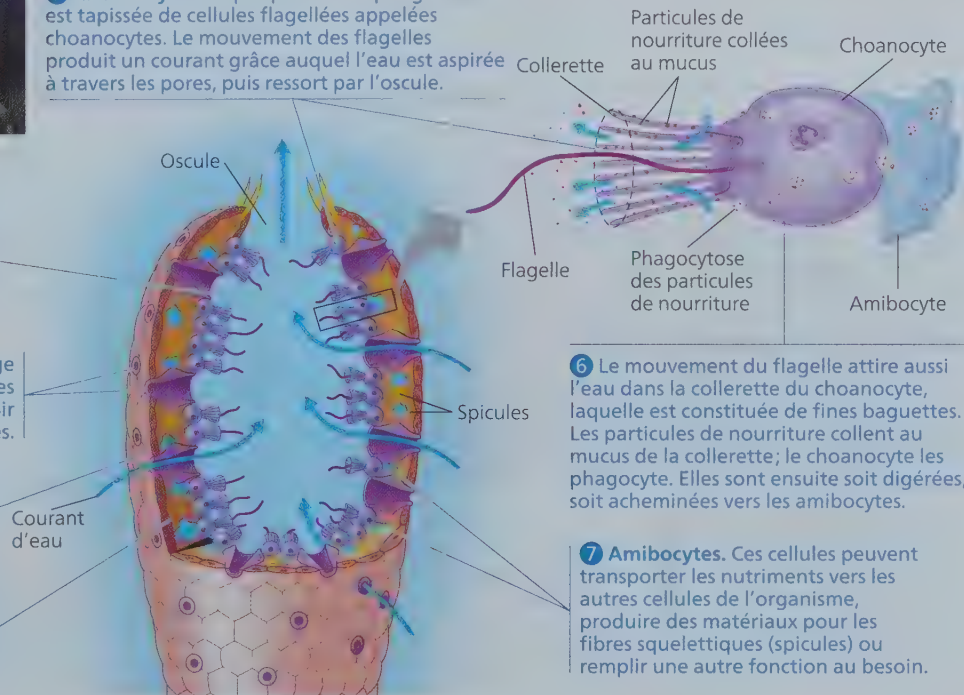
**5 Choanocytes.** La périphérie du spongocœle est tapissée de cellules flagellées appelées choanocytes. Le mouvement des flagelles produit un courant grâce auquel l'eau est aspirée à travers les pores, puis ressort par l'oscule.

**4 Spongocœle.** L'eau qui entre par les pores pénètre dans une cavité appelée spongocœle.

**3 Pores.** L'eau pénètre l'éponge par ses pores constitués de cellules dispersées et en forme d'entonnoir qui traversent les couches cellulaires.

**2 Épiderme.** Des cellules accolées forment l'épiderme, le revêtement externe.

**1 Mésoglée.** La paroi de cette éponge simple se compose de deux couches de cellules qui sont séparées par une matrice gélatineuse, la mésoglée.



**6** Le mouvement du flagelle attire aussi l'eau dans la collerette du choanocyte, laquelle est constituée de fines baguettes. Les particules de nourriture collent au mucus de la collerette; le choanocyte les phagocyte. Elles sont ensuite soit digérées, soit acheminées vers les ambocytes.

**7** **Ambocytes.** Ces cellules peuvent transporter les nutriments vers les autres cellules de l'organisme, produire des matériaux pour les fibres squelettiques (spicules) ou remplir une autre fonction au besoin.

ou de silice. Chez d'autres, les amibocytes forment des fibres plus flexibles qui sont constituées d'une protéine appelée spongine. Ces squelettes souples et poreux servent à plusieurs usages domestiques en raison de leur capacité à retenir l'eau (elles servent notamment d'éponges pour le bain). Enfin, et surtout peut-être, les amibocytes sont *totipotents* (capables de se transformer pour devenir d'autres cellules de l'éponge). Cette propriété procure au corps de l'éponge une remarquable flexibilité qui lui permet d'adapter sa forme selon les conditions environnementales (comme la direction du courant).

La plupart des éponges sont **hermaphrodites** : elles portent à la fois les gonades mâles et femelles, et peuvent donc produire des spermatozoïdes et des ovules. Presque toutes les éponges présentent un hermaphrodisme séquentiel, c'est-à-dire qu'elles possèdent d'abord les organes reproducteurs d'un sexe et ensuite ceux de l'autre sexe. La fécondation croisée a lieu lorsque les spermatozoïdes expulsés dans l'eau par un organisme se comportant comme un mâle sont absorbés par un organisme avoisinant se comportant comme une femelle. Le zygote ainsi créé devient une larve flagellée. Celle-ci sort par l'oscule en nageant. Après s'être établie sur un substrat adéquat, elle commence son existence sessile, propre aux éponges, et se développe.

Les éponges produisent divers antibiotiques et d'autres composés de défense. Des chercheurs sont en train d'isoler ces composés qui, espère-t-on, permettront de combattre certaines maladies humaines. Ainsi, la cribrostatine, un composé présent dans des éponges marines (*Cribrachalina sp.*), est capable de détruire les cellules cancéreuses et certaines souches de *Streptococcus sp.* résistantes à la pénicilline. D'autres composés provenant des éponges font également l'objet de tests en vue d'une utilisation comme agents anticancéreux.

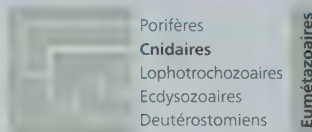
### RETOUR SUR LE CONCEPT 33.1

1. Décrivez la manière dont les éponges se nourrissent.
2. **ET SI ?** ▶ Selon certaines données moléculaires, le groupe frère des animaux ne serait peut-être pas les choanoflagellés, mais un groupe de protistes parasites, les mésomycétozoaires. Dans la mesure où ces parasites sont dépourvus de choanocytes, cette hypothèse pourrait-elle être fondée ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

### CONCEPT 33.2

## Les cnidaires constituent un embranchement ancestral des eumétazoaires

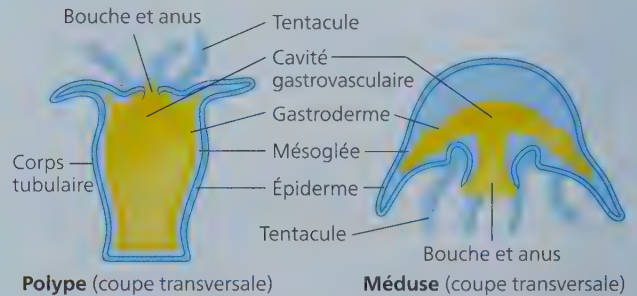


À l'exception des éponges et de quelques autres groupes, tous les animaux sont des **eumétazoaires** (« vrais animaux »), un clade d'animaux qui possèdent de vrais tissus. L'embranchement des cnidaires représente l'une des premières lignées à avoir divergé des autres

membres de ce clade. D'après certaines analyses d'ADN, les premières espèces de cet embranchement seraient apparues il y a environ 680 millions d'années. La diversification a donné une vaste gamme d'organismes tant sessiles que mobiles, dont les méduses, les coraux et les hydres. La plupart sont toutefois des animaux diploblastiques, dont le plan d'organisation corporelle relativement simple et à symétrie radiaire demeure le même qu'il y a quelque 560 millions d'années.

Le plan d'organisation corporelle des cnidaires a l'aspect d'un sac renfermant un compartiment digestif central, la **cavité gastrovasculaire**, qui communique avec le milieu extérieur par une seule ouverture servant à la fois de bouche et d'anus. Cette structure corporelle de base existe sous deux formes : la forme polype largement sessile et la forme méduse plus mobile (**figure 33.5**). Les hydres et les anémones de mer sont des exemples de la **forme polype**, qui est cylindrique. Elles adhèrent au substrat par l'extrémité aborale (opposée à la bouche) de leur corps et déploient leurs tentacules en attendant que les proies passent à leur portée. Même si elles sont principalement sédentaires, la plupart des formes polypes peuvent se déplacer lentement sur leur substrat en utilisant les muscles situés à l'extrémité aborale de leur corps. Lorsqu'elles sont menacées par un prédateur, certaines anémones de mer se détachent de leur substrat et « nagent » en courbant leur corps d'un côté à l'autre ou en agitant leurs tentacules. La forme **méduse** quant à elle ressemble à une version aplatie et renversée du polype. La méduse se déplace librement dans l'eau grâce à de faibles contractions et à sa flottaison. Ses tentacules pendent de la bouche, qui pointe vers le bas. Certains cnidaires existent seulement sous la forme polype, et d'autres, seulement sous la forme méduse ; d'autres encore passent du stade polype au stade méduse.

Les cnidaires sont des prédateurs. Leurs tentacules, disposés en anneau autour de la bouche, servent souvent à capturer des proies et à les pousser à l'intérieur de la cavité gastrovasculaire, où s'amorce la digestion. Les enzymes sécrétées dans la cavité décomposent les proies en un bouillon nutritif. Les cellules tapissant la cavité absorbent les nutriments et complètent la digestion ; les résidus de la digestion sont expulsés par l'ouverture, qui fait office de bouche et d'anus. Les tentacules possèdent une batterie de cellules, les **cnidocytes** (ou cnidoblastes), propres



▲ **Figure 33.5 Polype et méduse : les deux formes des cnidaires.**

L'enveloppe corporelle des cnidaires se compose de deux couches de cellules. L'épiderme (en bleu foncé ; provenant de l'ectoderme) forme la couche externe, et le gastroderme (en jaune ; provenant de l'endoderme), la couche interne. La digestion commence dans la cavité gastrovasculaire et se termine dans les vacuoles nutritives des cellules gastrodermiques. Une couche gélatineuse et parfois épaisse, la mésoglée, sépare l'épiderme et le gastroderme.

aux cnidaires, qui assurent la défense de l'organisme et la capture des proies. Les cnidocytes contiennent des vésicules appelées *cnidocystes* qui peuvent libérer une substance urticante. L'appellation *cnidaire* (du grec *knidê*, « ortie, plante urticante ») vient d'ailleurs de cette caractéristique (figure 33.6). Certains cnidocystes spécialisés appelés **nématocystes** renferment une structure filamenteuse urticante qui peut traverser la paroi des proies du cnidaire. D'autres espèces possèdent de très longs filaments qui adhèrent aux petites proies ou s'enroulent autour d'elles.

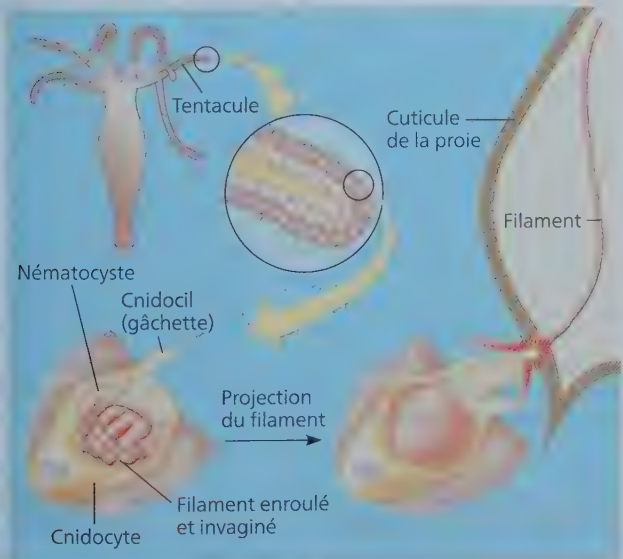
Chez les cnidaires, l'organisation des tissus contractiles et nerveux est rudimentaire. Les cellules de l'épiderme (feuillet externe) et du gastroderme (feuillet interne) sont pourvues de faisceaux de microfilaments disposés en fibres contractiles. C'est la cavité gastrovasculaire qui sert de squelette hydraulique contre lequel s'appuient les cellules contractiles pour exécuter un mouvement (voir le concept 50.6). Quand l'animal a la bouche fermée, la cavité a un volume fixe. La contraction de certaines cellules amène alors le cnidaire à changer de forme. Les cnidaires ne possèdent pas de cerveau. Leurs mouvements sont plutôt coordonnés par un *réseau nerveux* décentralisé se composant de récepteurs sensoriels distribués radialement dans tout le corps. Ainsi, l'animal détecte le stimulus provenant de toutes les directions, et y répond.

Des données paléontologiques et moléculaires laissent supposer que, très tôt dans son histoire évolutive, l'embranchement des cnidaires a divergé pour former deux principaux clades : les médusozoaires et les anthozoaires (figure 33.7).

## Les médusozoaires

Tous les cnidaires qui produisent une méduse appartiennent au clade des médusozoaires, qui regroupe les *scyphozoaires* (méduses) et les *cubozoaires* (cuboméduses) illustrés à la figure 33.7a, ainsi

▼ **Figure 33.6 Le cnidocyte d'une hydre.** Ce type de cnidocyte contient une capsule urticante, le nématocyste, dans laquelle se trouve un filament enroulé. Lorsqu'il reçoit une stimulation tactile ou chimique, un appendice sensoriel, appelé *cnidocil*, agit comme une gâchette et projette le filament en direction de la proie. Celui-ci s'y enfonce alors et injecte un poison.



que les *hydrozoaires*. La plupart des hydrozoaires se caractérisent par l'alternance des stades polype et méduse, comme le montre le cycle de développement d'*Obelia* (figure 33.8). Chez cet hydrozoaire, le stade polype se présente sous l'aspect d'une colonie de polypes reliés les uns aux autres, et constitue la forme la plus visible. L'hydre (*Hydra sp.*), l'un des rares cnidaires à vivre en eau douce, est également un hydrozoaire assez particulier qui n'existe que sous la forme polype.

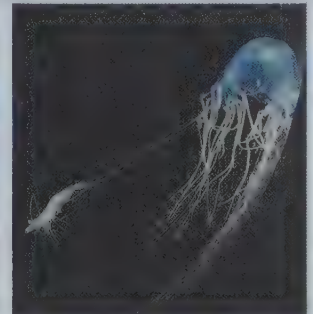
Contrairement aux hydrozoaires, la plupart des scyphozoaires et des cubozoaires passent la majorité de leur cycle de vie sous la forme méduse. Les scyphozoaires côtiers, par exemple, passent souvent une brève période de leur cycle de développement sous la forme polype. Cependant, les méduses qui vivent en haute mer ont pour la plupart éliminé le stade polype sessile. Comme leur nom l'indique, les cubozoaires (terme qui signifie

▼ **Figure 33.7 Les cnidaires.**

### (a) Médusozoaires



De nombreuses espèces de méduses sont bioluminescentes. La nourriture captée par les nématocystes est transmise aux tentacules buccaux. Ces tentacules spécialisés (mais dépourvus de nématocystes) transportent les proies capturées jusqu'à la bouche.



La cuboméduse produit un poison plus puissant que le venin du cobra, qui peut neutraliser des poissons, des crustacés (tel qu'illustré ici) et d'autres grosses proies.

### (b) Anthozoaires

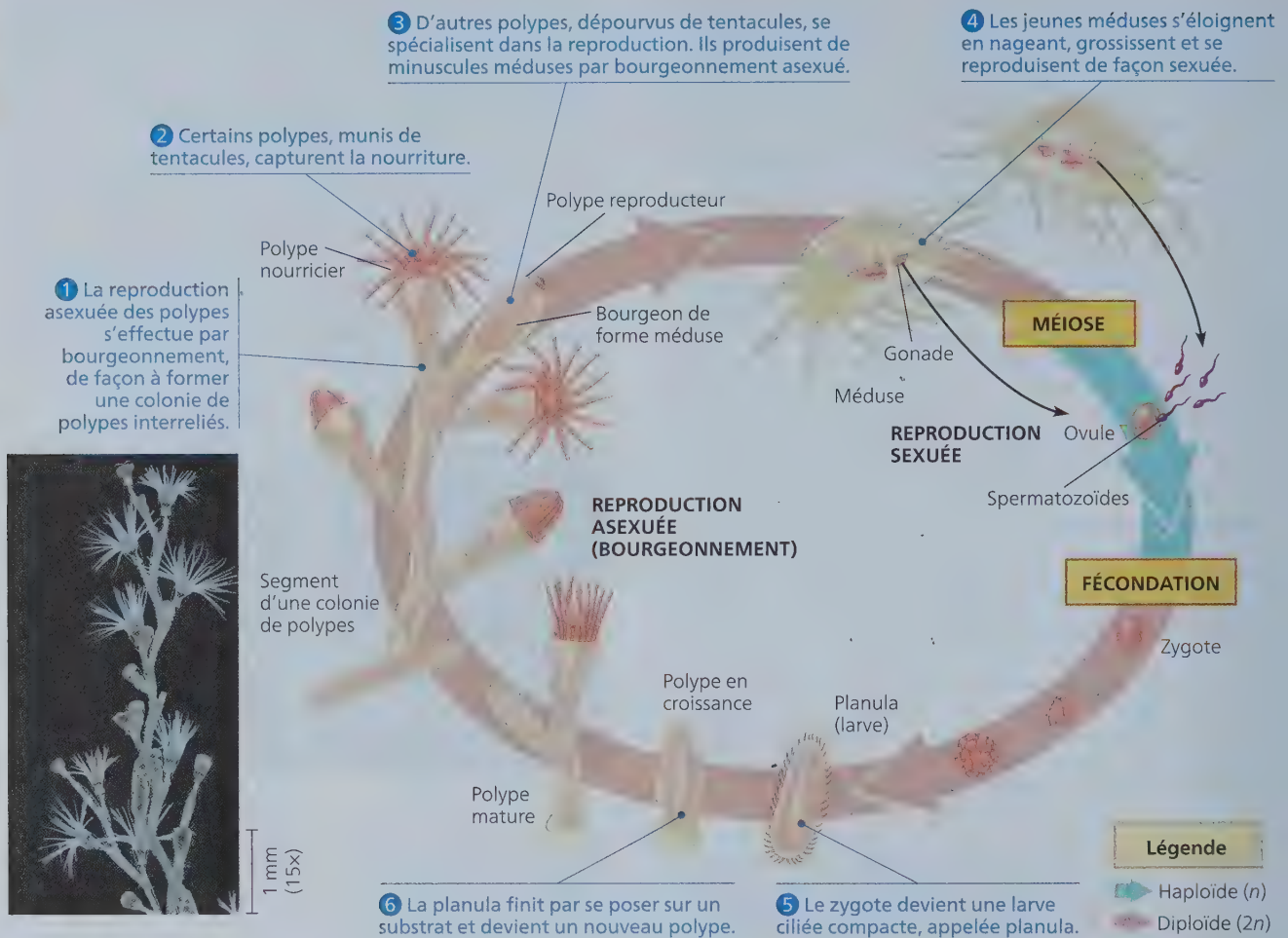


Les anémones de mer et les autres membres de la classe des anthozoaires n'existent que sous la forme polype. De nombreux anthozoaires établissent des associations symbiotiques avec des algues photosynthétiques.



Ces coraux étoilés vivent sous forme de colonies de polypes. Un exosquelette rigide entoure la base de leur corps souple.

▼ **Figure 33.8** Le cycle de développement de l'hydrozoaire *Obelia sp.* Le polype est asexué, tandis que la méduse est sexuée et libère les ovules et les spermatozoïdes. Les deux stades alternent et s'engendrent l'un et l'autre.



**FAITES DES LIENS** ► Comparez le cycle de développement d'*Obelia sp.* avec les cycles de la figure 13.6. Parmi les cycles de cette figure, lequel ressemble le plus à celui d'*Obelia sp.*? Expliquez votre réponse. (Voir également la figure 29.3.)

« animaux cubiques ») présentent un stade méduse de forme cubique. La plupart des cubozoaires vivent dans les océans tropicaux et sont souvent pourvus de cnidocytes extrêmement venimeux. Par exemple, la cuboméduse d'Australie ou guêpe de mer (*Chironex fleckeri*), un cubozoaire qui vit au large de la côte nord de l'Australie, est l'un des organismes les plus dangereux que l'on connaisse : sa brûlure cause une douleur intense et peut entraîner une insuffisance respiratoire, un arrêt cardiaque et la mort en quelques minutes seulement.

## Les anthozoaires

Les anémones de mer et les coraux appartiennent au clade des anthozoaires (voir la figure 33.7d). Ils n'existent que sous la forme polype. Les coraux sont des animaux qui vivent seuls ou en colonies, où ils forment des associations symbiotiques avec des algues. De nombreuses espèces sécrètent un **exosquelette** (squelette externe) rigide composé de calcaire. Ce sont ces

squelettes que nous baptisons corail. Chaque nouvelle génération s'établit sur les débris squelettiques des générations précédentes. Les coraux construisent ainsi des récifs dont les formes caractérisent l'espèce.

Les récifs coralliens sont aux mers tropicales ce que les forêts humides sont aux habitats terrestres : ils abritent une faune et une flore très riches. Malheureusement, ces récifs sont détruits à une vitesse alarmante. Actuellement, la pollution, la surpêche et l'acidification de l'océan (voir la figure 3.12) constituent les principales menaces ; le réchauffement de la planète semble aussi contribuer à leur dégradation en augmentant la température de l'eau au-dessus de l'étroite fourchette à l'intérieur de laquelle peuvent vivre les coraux.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 33.2

1. Comparez la forme polype et la forme méduse des cnidaires.

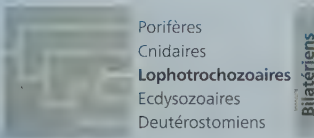
2. **HABILITÉS VISUELLES** ► Observez la figure 33.6 qui présente une hydre avec ses cnidocytes, ces cellules urticantes qui donnent leur nom aux cnidaires, et repérez sur ce cycle de développement ci-dessus (figure 33.8) où les cnidocytes seraient situées sur la méduse.

3. **FAITES DES LIENS** ► Plusieurs nouveaux plans d'organisation corporelle ont émergé durant et après l'explosion du Cambrien. Les cnidaires, eux, présentent le même plan d'organisation corporelle diploblastique depuis 560 millions d'années. Faut-il en conclure que les cnidaires se sont moins bien développés ou sont moins évolués que les autres groupes d'animaux ? Expliquez votre réponse. (Voir aussi les concepts 25.3 et 25.6.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 33.3

### Les lophotrochozoaires, un clade créé grâce aux données moléculaires, présentent la plus grande variété sur le plan de la morphologie



La grande majorité des espèces animales appartiennent au clade des bilatériens, dont les membres présentent une symétrie bilatérale et sont triploblastiques (voir le concept 32.3).

En outre, la plupart des bilatériens ont un tube digestif à deux ouvertures (bouche et anus) et un coelome. Des analyses d'ADN réalisées récemment donnent à penser que le plus récent ancêtre commun des bilatériens modernes existait il y a quelque 670 millions d'années. À ce jour, le plus ancien fossile communément accepté en tant que bilatérien est celui de *Kimberella sp.*, un mollusque (ou un proche parent) vieux de 560 millions d'années (voir la figure 32.5). Presque tous les autres groupes de ce clade ont fait leur apparition pendant l'explosion du Cambrien (il y a entre 535 et 525 millions d'années).

Les données moléculaires permettent de déduire qu'il existe aujourd'hui trois grands clades d'animaux à symétrie bilatérale : les lophotrochozoaires, les ecdysozoaires et les deutérostomiens. Cette section se concentre sur le premier de ces clades, les lophotrochozoaires. Les concepts 33.4 et 33.5 explorent les deux autres.

Des données moléculaires ont permis d'identifier les lophotrochozoaires, mais leur nom dérive des caractéristiques observables chez plusieurs d'entre eux. En effet, certains lophotrochozoaires forment une *lophophore*, une structure composée d'une couronne de tentacules ciliés servant à la nutrition, alors que d'autres espèces traversent un stade particulier, celui de la *larve trochophore* (voir la figure 32.12). Certains membres du clade ne présentent toutefois aucune de ces caractéristiques et un grand nombre d'espèces se distinguent par quelques autres attributs morphologiques uniques. Pour tout dire, les lophotrochozoaires constituent le clade de bilatériens le plus diversifié sur le plan de la morphologie, comme le reflète le nombre d'embranchements qu'il comporte : 18 en tout, soit deux fois plus que tout autre clade de bilatériens.

Examinons maintenant six de ces embranchements, soit les plathelminthes, les rotifères et acanthocéphales, les ectoproctes, les brachiopodes, les mollusques et les annélides.

### Les plathelminthes

Les plathelminthes, ou vers plats, vivent en eau douce, en eau salée ou en terrain humide. Bien que certaines espèces, comme les douves et les ténias (vers solitaires), parasitent certains animaux, un grand nombre d'espèces vivent à l'état libre. Leur corps est généralement aplati (plus large qu'épais), d'où leur nom (du grec *platus*, « large », et *helmins*, « ver »). (Notez que le terme *ver* ne désigne pas un groupe taxinomique ; c'est plutôt un terme général qui s'applique à des animaux invertébrés au corps long et étroit.) Certaines espèces sont microscopiques ; les ténias quant à eux peuvent mesurer jusqu'à 20 m de longueur.

Bien que les plathelminthes soient triploblastiques, ce sont des *acéломates* (des animaux sans cavité corporelle). Comme leur corps aplati augmente leur surface corporelle, toutes leurs cellules se trouvent à proximité du liquide environnant ou du contenu de leur tube digestif. En raison de cette proximité, les échanges gazeux et l'élimination des déchets azotés (ammoniac) s'effectuent par diffusion sur toute la surface de leur corps. Comme l'illustre la figure 33.9, la forme aplatie est l'une des nombreuses caractéristiques structurales qui maximisent la surface corporelle et qui sont apparues (par évolution convergente) chez différents groupes d'animaux et d'autres organismes.

Comme toutes leurs cellules se trouvent à proximité du liquide environnant, les plathelminthes ne possèdent pas d'organes spécialisés dans les échanges gazeux, et leur appareil excréteur relativement simple a pour principale fonction le maintien de l'équilibre osmotique avec le milieu. Cet appareil se compose d'une **protonéphridie**, un réseau tubulaire composé de structures ciliées, appelées *cellules-flammes*, qui pompent les liquides vers des canaux ramifiés ouverts sur l'extérieur (voir la figure 44.9). La plupart des plathelminthes possèdent une cavité gastrovasculaire munie d'une seule ouverture. Malgré l'absence de système circulatoire, les fines ramifications de cette cavité permettent la distribution de la nourriture directement aux cellules du ver.

Les plathelminthes se sont divisés tôt, au cours de leur histoire évolutive, en deux lignées, soit celle de *catenulida* et celle de *rhabditophora*. Le clade des *catenulida* ne compte qu'une centaine d'espèces, dont la plupart vivent en eau douce. Les membres de ce clade se reproduisent de façon asexuée en émettant des bourgeons à leur extrémité postérieure. Les petits produisent souvent leurs propres bourgeons avant de se détacher du parent, et forment ainsi une chaîne de deux à quatre individus génétiquement identiques.

L'autre lignée ancestrale de plathelminthes, *rhabditophora*, est très diversifiée et compte quelque 20 000 espèces marines et dulcicoles, dont celle de la figure 33.9. Pour étudier ce groupe plus en détail, notre exploration se concentrera sur les espèces vivant à l'état libre, puis sur les espèces parasites.

### Les espèces libres

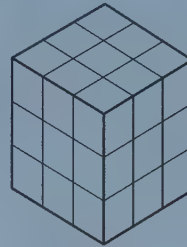
Les rhabditophores libres sont d'importants prédateurs et charognards dans de nombreux habitats marins et dulcicoles. Les membres les plus connus de ce groupe sont les espèces dulcicoles du genre *Dugesia*, communément appelées **planaires**. On les trouve en grand nombre dans les étangs et les ruisseaux non

## FAITES DES LIENS

▼ Figure 33.9

## Maximiser la surface corporelle

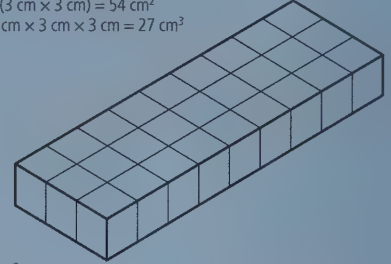
En général, l'activité métabolique ou chimique d'un organisme est proportionnelle à sa masse ou à son volume. L'optimisation du métabolisme exige toutefois la capacité de capter efficacement l'énergie et les matières premières (nutriments,  $O_2$ ) et celle d'éliminer les résidus. Or, les processus d'échanges risquent d'être limités par de simples règles géométriques pour les cellules de grande taille et chez les végétaux et les animaux. En effet, quand une cellule ou un organisme croissent sans changer de forme, leur volume augmente plus rapidement que leur surface (voir la figure 6.7). Par conséquent, lorsque la taille augmente, la surface sur laquelle se déroulent les processus d'échange est proportionnellement inférieure. Ce défi découlant de la relation entre la surface corporelle et le volume se pose dans différents contextes et touche divers organismes, mais les adaptations évolutives acquises pour y remédier sont similaires. Les structures qui maximisent la surface corporelle, que ce soit par leur forme aplatie, leurs replis, la formation de ramifications ou la présence de projections, jouent un rôle essentiel dans les systèmes biologiques.



Ces schémas comparent la surface ( $S$ ) de deux formes différentes dont le volume ( $V$ ) est le même. Notez quelle forme présente la plus grande surface.

$$S: 6 (3 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}) = 54 \text{ cm}^2$$

$$V: 3 \text{ cm} \times 3 \text{ cm} \times 3 \text{ cm} = 27 \text{ cm}^3$$

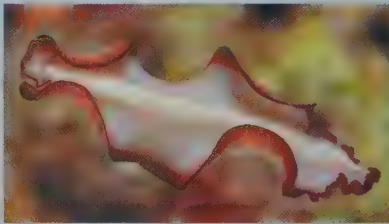


$$S: 2 (3 \text{ cm} \times 1 \text{ cm}) + 2 (9 \text{ cm} \times 1 \text{ cm}) + 2 (3 \text{ cm} \times 9 \text{ cm}) = 78 \text{ cm}^2$$

$$V: 1 \text{ cm} \times 3 \text{ cm} \times 9 \text{ cm} = 27 \text{ cm}^3$$

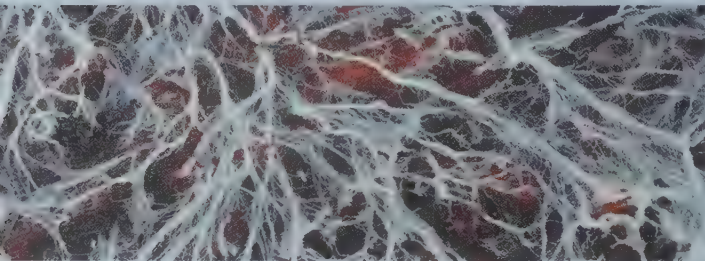
### ► Forme aplatie

Un organisme dont le corps n'a que quelques cellules d'épaisseur, comme ce ver plat, peut consacrer l'ensemble de sa surface corporelle aux échanges. (Voir la figure 40.3.)



### ▼ Ramifications

L'absorption de l'eau repose sur le transport passif. Les filaments extrêmement ramifiés du mycélium d'un champignon augmentent la surface d'absorption de l'eau et des minéraux provenant de l'environnement. (Voir la figure 31.2.)



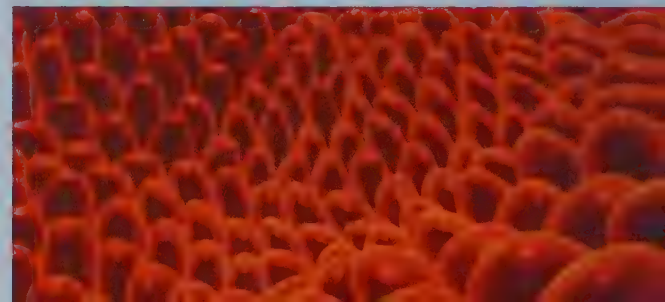
### ► Replis

Cette MET montre certaines parties de deux chloroplastes situés dans la feuille d'une plante. La photosynthèse a lieu dans les chloroplastes, constitués de regroupements aplatis et interconnectés de membranes internes connues sous le nom de membranes des thylakoïdes (un empilement de membranes thylakoïdes se nomme *granum*). Les replis de ces membranes augmentent la surface globale de la structure, ce qui accroît l'exposition à la lumière et le taux de photosynthèse. (Voir la figure 10.4.)



### ▼ Projections

Chez les vertébrés, l'intestin grêle est tapissé de villosités formées de projections filiformes à travers lesquelles sont absorbés les nutriments libérés par la digestion des aliments. Chacune des villosités représentées dans cette figure est couverte d'un grand nombre de projections microscopiques appelées microvillosités. Ainsi, chez les humains, la surface totale de l'intestin atteint près de  $300 \text{ m}^2$ , soit l'équivalent d'un terrain de tennis. (Voir la figure 41.12.)



**FAITES DES LIENS** ► Nommez d'autres exemples de formes aplaties, de replis, de ramifications et de projections (voir les chapitres 6, 9, 35 et 42). Pour chaque exemple, expliquez pourquoi la maximisation de la surface est importante par rapport à la fonction exercée par la structure.

pollués. Les planaires sont carnivores et se nourrissent de plus petits animaux et de charognes. Les planaires se déplacent au moyen des cils qui tapissent leur surface ventrale, glissant sur la pellicule de mucus qu'elles sécrètent. Certains rhabditophores utilisent aussi leurs muscles pour exécuter des mouvements ondulatoires qui leur permettent de nager.

Les planaires ont une tête sur laquelle se trouve une paire de cupules optiques (yeux primitifs) pouvant détecter la lumière, mais aussi deux prolongements latéraux, appelés auricules, qui contiennent des cellules chimioréceptrices procurant le sens de l'odorat. Le système nerveux des planaires est plus complexe et centralisé que le réseau nerveux des cnidaires (figure 33.10). Des expériences ont montré que les planaires peuvent en effet apprendre à modifier leurs réactions à des stimulus.

Certaines planaires se reproduisent de façon asexuée, par scissiparité. Le corps du parent s'étrangle à peu près au milieu (transversalement) pour se séparer en deux ; les deux moitiés reconstituent ensuite la portion manquante. Les planaires se reproduisent aussi par voie sexuée. Elles sont hermaphrodites, et leur accouplement avec d'autres individus permet la fécondation croisée.

### Les espèces parasites

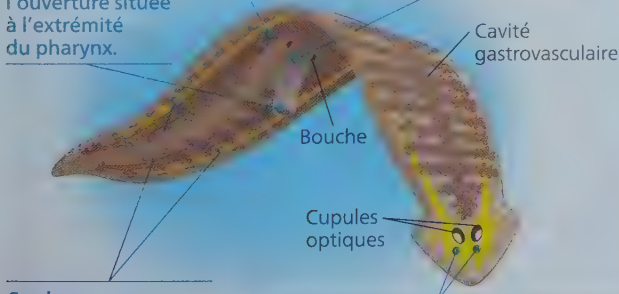
Plus de la moitié des espèces connues de rhabditophores vivent en parasites internes ou externes de certains animaux. Nombre d'entre eux possèdent des ventouses qui leur permettent de se fixer aux organes internes ou à la surface de leur hôte. La plupart des espèces sont dotées d'une enveloppe résistante qui les protège. Deux sous-groupes de rhabditophores parasites – les trématodes et les cestodes – ont une importance écologique et économique particulière.

▼ **Figure 33.10** L'anatomie de la planaire.

La digestion se termine à l'intérieur des cellules qui tapissent la cavité gastrovasculaire, laquelle est pourvue de nombreuses ramifications qui en augmentent la surface.

Les déchets de la digestion sont évacués par l'ouverture située à l'extrémité du pharynx.

**Pharynx.** Un pharynx musculaire peut se prolonger à partir de la bouche. L'animal arrose sa proie de sucs digestifs, puis il aspire des petits morceaux de nourriture prédigérés avec son pharynx, qui les achemine vers la cavité gastrovasculaire où la digestion se poursuit.



**Cordons nerveux ventraux.** Une paire de cordons nerveux partent des ganglions et traversent tout le corps de la planaire.

**Ganglions.** À son extrémité antérieure, près des principaux centres de perception, la planaire possède une paire de ganglions, deux amas denses de cellules nerveuses.

**Les trématodes** Le groupe des trématodes parasite une grande variété d'hôtes, et le cycle de développement de presque toutes les espèces comprend une alternance des stades sexué et asexué. Plusieurs ont besoin d'un hôte intermédiaire (dans lequel la larve se développe) pour devenir adultes et infecter l'hôte définitif (souvent un vertébré). Ainsi, les différents schistosomes qui parasitent l'humain passent leur stade larvaire dans l'escargot (figure 33.11). Près de 200 millions de personnes dans le monde sont infectées par un schistosome (*Schistosoma mansoni*) qui provoque la

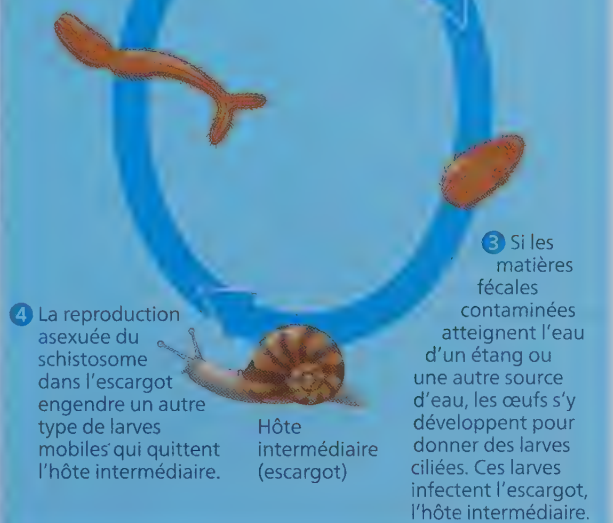
▼ **Figure 33.11** Le cycle de développement d'un schistosome sanguin (*Schistosoma mansoni*), un trématode.

1 Les schistosomes matures vivent dans les vaisseaux sanguins de l'intestin. La femelle se loge dans un sillon qui occupe presque toute la longueur du mâle, dont le corps est beaucoup plus volumineux, comme le montre la micrographie photonique à droite.



5 Ces larves transpercent la peau et pénètrent dans les vaisseaux sanguins des personnes qui travaillent dans des champs irrigués dont l'eau a été contaminée par des excréments de personnes infectées.

2 Les schistosomes se reproduisent de manière sexuée dans l'hôte humain. Les œufs fécondés quittent l'hôte avec les matières fécales.



**ET SI ?** Les escargots se nourrissent d'algues dont la croissance est stimulée par les éléments minéraux contenus dans les engrais. De quelle façon la contamination des eaux d'irrigation par les engrais risque-t-elle d'influer sur la prévalence de la schistosomiase ? Expliquez votre réponse.

schistosomiase, caractérisée par des lésions au foie et à la rate, des douleurs abdominales, de l'anémie et des diarrhées.

Vivre en parasites dans différents types d'hôtes soumet les trématodes à des contraintes que ne connaissent pas les animaux vivant à l'état libre. Un schistosome, par exemple, doit échapper au système immunitaire de l'escargot et de l'humain. En simulant les protéines membranaires de son hôte, il se crée un camouflage immunitaire partiel. Il libère aussi des molécules qui agissent sur le système immunitaire de ses hôtes de façon à lui faire tolérer sa présence. Ces défenses sont si efficaces que des schistosomes peuvent survivre chez un hôte humain durant plus de 40 ans.

**Les cestodes** Les cestodes sont un deuxième groupe important et diversifié de rhabditophores parasites (figure 33.12). Les adultes vivent surtout à l'intérieur des vertébrés, notamment l'humain. Chez beaucoup d'espèces, la tête, appelée scolex, porte des ventouses et souvent des crochets qui lui permettent de se fixer à la muqueuse intestinale de son hôte. Les cestodes n'ont pas de bouche ni de cavité gastrovasculaire; ils absorbent tout simplement les nutriments libérés par le système digestif de leur hôte. L'absorption s'effectue sur toute la surface de leur corps.

Derrière le scolex se trouve un long ruban d'anneaux, appelés proglottis, qui sont essentiellement des sacs contenant les organes reproducteurs. Après la reproduction sexuée, les proglottis contiennent des milliers d'œufs. Le ver les libère alors de son extrémité postérieure dans les excréments de son hôte. Dans l'un des cycles de développement, des excréments humains contaminent la nourriture ou l'eau d'hôtes intermédiaires du ver, comme les porcs ou les bovins. Les œufs ingérés se transforment en larves qui s'enkystent dans les muscles de ces animaux. L'humain s'infecte en consommant de la viande contaminée insuffisamment cuite pour détruire les kystes. Une fois dans l'intestin de l'humain, les kystes libèrent des larves et celles-ci deviennent des adultes qui parasitent l'intestin. Le ténia adulte (couramment nommé ver solitaire) peut atteindre plus de 20 m; il peut causer une occlusion intestinale et détourner suffisamment de nutriments pour que son hôte souffre de carences nutritionnelles. Plusieurs médicaments oraux peuvent éliminer les vers adultes en perturbant leur métabolisme des glucides et en causant leur désinsertion de la paroi intestinale.

## Les rotifères et les acanthocéphales

Des analyses phylogénétiques récentes ont démontré que deux embranchements classiques d'animaux, les rotifères et les acanthocéphales, forment plutôt un embranchement unique, celui des syndermés. Chacun des deux groupes possède des caractéristiques distinctives.

### Les rotifères

On compte environ 1 800 espèces de rotifères. Ces minuscules animaux, dont la forme ressemble généralement à une trompette, vivent en eau douce, en eau salée ou dans les sols humides. Ils mesurent entre 50  $\mu\text{m}$  et 2 mm, et sont donc plus petits que bon nombre de protistes (même si ces derniers sont unicellulaires). Malgré leur taille réduite, ils présentent une organisation multicellulaire véritable ainsi que des systèmes spécialisés (figure 33.13). Contrairement aux cnidaire et aux vers plats, qui possèdent une cavité gastrovasculaire, les rotifères sont munis d'un tube digestif comprenant deux ouvertures, une bouche et un anus. Les organes internes se trouvent à l'intérieur

du *pseudocœlome*, une cavité corporelle partiellement tapissée de mésoderme (voir la figure 32.9b). Le liquide du pseudocœlome sert de squelette hydraulique. Les mouvements de l'organisme répartissent le liquide dans tout le corps, assurant ainsi la diffusion des nutriments.

Le terme *rotifère* (du latin *rota*, «roue») fait référence à la couronne de cils qui entoure la bouche et y fait entrer l'eau en produisant un tourbillon; les cils jouent aussi un rôle dans la locomotion. À l'arrière de leur bouche, on trouve un appareil masticateur, le *mastax*, constitué de pièces dures et mobiles qui servent à broyer la nourriture, essentiellement des microorganismes en suspension dans l'eau. La digestion se poursuit plus loin dans le canal alimentaire. La plupart des autres bilatériens possèdent également un canal alimentaire qui leur permet de digérer progressivement un vaste éventail de particules alimentaires.

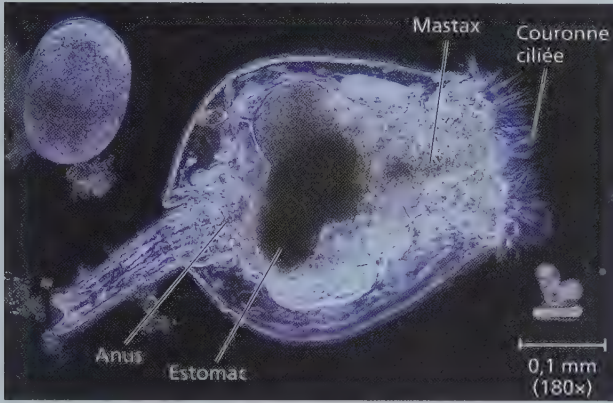
Les rotifères ont des modes de reproduction plutôt étranges. En effet, certaines espèces ne comptent que des femelles qui donnent naissance à d'autres femelles à partir d'œufs non fécondés; ce type de reproduction porte le nom de **parthénogenèse**. Certains autres invertébrés (par exemple, les pucerons et certaines espèces d'abeilles) et même quelques vertébrés (des lézards et des poissons notamment) se reproduisent aussi de cette façon. En plus d'être capables de produire des femelles par parthénogenèse, certains rotifères peuvent se reproduire de façon sexuée sous certaines conditions, par exemple en situation de surpopulation. Les ovules fécondés deviennent des embryons qui restent en dormance plusieurs années. Lorsqu'ils sortent de leur léthargie, les embryons forment une nouvelle génération de femelles qui se reproduisent par parthénogenèse jusqu'à ce que les conditions redeviennent propices à la reproduction sexuée.

Il est curieux qu'un si grand nombre d'espèces de rotifères survivent sans mâles. En effet, la vaste majorité des animaux et des végétaux se reproduisent



▲ Figure 33.12 L'anatomie d'un cestode (*Taenia solium*, ou ver solitaire). En médaillon, gros plan du scolex (MEB, cliché artificiellement coloré).

▼ **Figure 33.13** Un rotifère. L'anatomie de ce pseudocœlomate, plus petit que de nombreux protistes, est en général plus complexe que celle des vers plats (MP).



par voie sexuée au moins une partie de leur vie, sans compter que la reproduction sexuée présente certains avantages par rapport à la reproduction asexuée (voir le concept 46.1). Par exemple, les espèces qui se reproduisent de manière asexuée tendent à accumuler des mutations nuisibles dans leur génome plus rapidement que celles qui se reproduisent de manière sexuée. Les espèces asexuées sont donc susceptibles de connaître des taux d'extinction plus élevés.

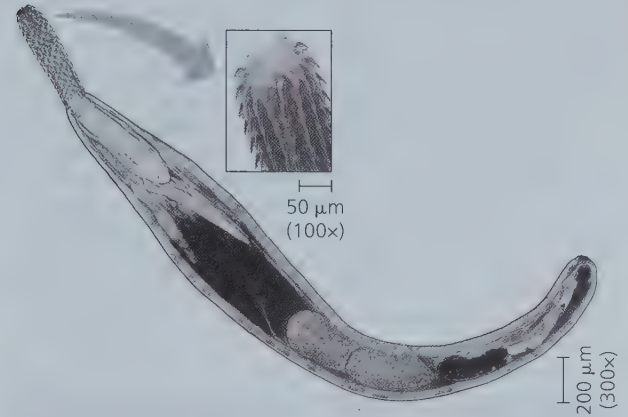
Cherchant à comprendre comment ce groupe a pu survivre sans mâle, des chercheurs ont étudié un clade de rotifères asexués appelés bdelloïdes. On connaît quelque 360 espèces de bdelloïdes et toutes se reproduisent par parthénogenèse, donc sans mâles. Des paléontologues ont découvert des bdelloïdes conservés dans de l'ambre vieux de 35 millions d'années; or, la morphologie de ces fossiles ne correspond qu'à la forme femelle, et aucune preuve de l'existence d'une forme mâle n'a été découverte. Des analyses de l'horloge moléculaire démontrent que les bdelloïdes sont asexués depuis plus de 50 millions d'années. Même s'ils ne semblent pas se reproduire par voie sexuée, les rotifères bdelloïdes pourraient générer une diversité génétique par d'autres moyens, notamment grâce à leur tolérance à des niveaux élevés de dessiccation. En effet, lorsque les conditions environnementales s'améliorent et que les cellules se réhydratent, l'ADN d'autres espèces de rotifères y pénètre par les fentes situées dans la membrane plasmique. Des données récentes laissent supposer que l'ADN étranger pourrait ainsi être intégré au génome des bdelloïdes, ce qui accentuerait la diversité génétique.

### Les acanthocéphales

Les acanthocéphales (1 100 espèces) sont dotés d'un système digestif complet, se reproduisent par voie sexuée et parasitent des vertébrés. Ils mesurent généralement moins de 20 cm de longueur. Les acanthocéphales sont communément appelés vers à tête épineuse en raison des crochets recourbés dont est munie la trompe rétractile située à l'extrémité antérieure de leur corps (**figure 33.14**). Même s'ils formaient auparavant un embranchement, des études récentes ont démontré que les acanthocéphales sont issus d'un groupe connu sous le nom de rotifères. En effet, l'ancêtre commun des rotifères du genre *Seison* et des acanthocéphales est plus récent que celui des rotifères du genre *Seison* et

▼ **Figure 33.14** *Paratenuisentis ambiguus*, un acanthocéphale.

La photo en médaillon présente les crochets recourbés auxquels les vers à tête épineuse doivent leur nom.



des autres rotifères. Par conséquent, on peut dire que les acanthocéphales forment un groupe de rotifères extrêmement modifiés.

Tous les acanthocéphales sont des parasites dont le cycle de développement complexe compte un ou plusieurs hôtes. Certains de ces vers modifient le comportement de leurs hôtes intermédiaires (généralement des arthropodes) de façon à augmenter leurs chances d'atteindre leurs hôtes définitifs (généralement des vertébrés). Ainsi, les acanthocéphales qui infectent des crabes de vase de la Nouvelle-Zélande forcent leurs hôtes à se diriger vers des endroits plus visibles de la plage, où ils ont davantage de chances d'être repérés et dévorés par des oiseaux, leurs hôtes définitifs.

### Les lophophoriens: ectoproctes et brachiopodes

Les bilatériens appartenant aux embranchements des ectoproctes et des brachiopodes sont groupés sous l'appellation de lophophoriens. Ces animaux possèdent tous une structure nommée *lophophore*, en forme d'anneau entourant la bouche et portant des tentacules ciliés (voir la figure 32.12a). Les cils de ces animaux créent un mouvement qui entraîne l'eau vers la bouche. Les tentacules contribuent alors à retenir les particules de nourriture. D'autres caractéristiques communes, comme la forme en U du tube digestif et l'absence d'une tête distincte, témoignent d'un mode de vie sessile. Contrairement aux vers plats, qui sont dépourvus de cavité corporelle, et aux rotifères, qui possèdent un pseudocœlome, les lophophoriens sont des *cœlomates*, soit des organismes dont la cavité corporelle est entièrement tapissée de mésoderme (voir la figure 32.9a).

Les **ectoproctes** (du grec *ecto*, «à l'extérieur», et *procta*, «anus») sont des animaux qui vivent en colonies et qui ressemblent un peu à des plantes. (Leur nom usuel, bryozoaires, vient du grec *bruon*, «mousse», et *zōon*, «animal».) Chez la plupart des espèces, la colonie est enfermée dans un exosquelette dur dont les pores permettent aux animaux de faire sortir leur lophophore; celui-ci peut alors s'agiter doucement à la recherche de nourriture et se rétracter complètement en cas de danger (**figure 33.15a**). Chez certaines espèces, les individus de la colonie se répartissent le travail (nutrition, défense, nettoyage). La

majorité des espèces d'ectoproctes vivent dans la mer, où elles constituent l'un des groupes d'animaux sessiles les plus répandus. Plusieurs espèces sont d'importants constructeurs de récifs. Il existe aussi des ectoproctes qui vivent dans les lacs et les rivières. Des colonies d'une espèce dulcicole, *Pectinatella magnifica*, s'établissent sur des branches ou des roches submergées et peuvent former une boule gélatineuse d'un diamètre de plus de 10 cm.

Les **brachiopodes** sont des animaux marins qui ressemblent un peu aux palourdes et aux bivalves, sauf que la position des valves diffère. En effet, chez les brachiopodes, une valve est dorsale et l'autre ventrale, tandis que chez les palourdes les deux valves sont latérales (une à droite, l'autre à gauche) (**figure 33.15b**). Tous les brachiopodes sont marins. La plupart vivent attachés à leur substrat par un long pédoncule flexible. Ils entrouvrent leur coquille pour faire circuler l'eau entre les

deux valves et dans le lophophore. Les brachiopodes sont les derniers représentants d'un embranchement autrefois très important qui comptait 30 000 espèces au Paléozoïque et au Mésozoïque. Certains brachiopodes actuels, par exemple ceux du genre *Lingula*, sont presque identiques aux fossiles d'espèces ayant vécu il y a 400 millions d'années.

## Les mollusques

Escargots, limaces, huîtres, palourdes, pieuvres et calmars font tous partie de l'embranchement des mollusques. Celui-ci compte plus de 100 000 espèces connues, ce qui le place au deuxième rang des embranchements d'animaux les plus diversifiés (après les arthropodes, dont il est question plus loin). Bien que la majorité des mollusques vivent en mer, quelque 8 000 espèces vivent en eau douce et 28 000 espèces d'escargots et de limaces colonisent la terre ferme. Tous les mollusques ont un corps mou, et la plupart sécrètent une coquille de calcaire. Cependant, au cours de l'évolution, certains mollusques ont perdu une partie (calmars) ou la totalité (pieuvres) de leur coquille.

En dépit de leur apparente diversité, les mollusques possèdent tout le même structure (**figure 33.16**). Le corps de ces coelomates se compose de trois parties principales : un **pied** musculueux servant habituellement aux mouvements, une **masse viscérale** contenant la plupart des organes internes et un **manteau** constitué d'une épaisse tunique de tissu recouvrant la masse viscérale et pouvant sécréter une coquille (si l'animal en présente une). Chez de nombreuses espèces, le prolongement du manteau forme un compartiment rempli d'eau, appelé **cavité palléale**, abritant les branchies, l'anus et les pores excréteurs. De nombreux mollusques se nourrissent au moyen d'un organe rugueux en forme de râpe, la **radula**, qu'ils utilisent pour gratter leur nourriture et la ramasser.

La plupart des mollusques sont unisexués, sauf les escargots, qui sont hermaphrodites. Les gonades (les ovaires et les testicules) sont situées dans la masse viscérale. Le cycle de

▼ **Figure 33.15** Les lophophoriens.



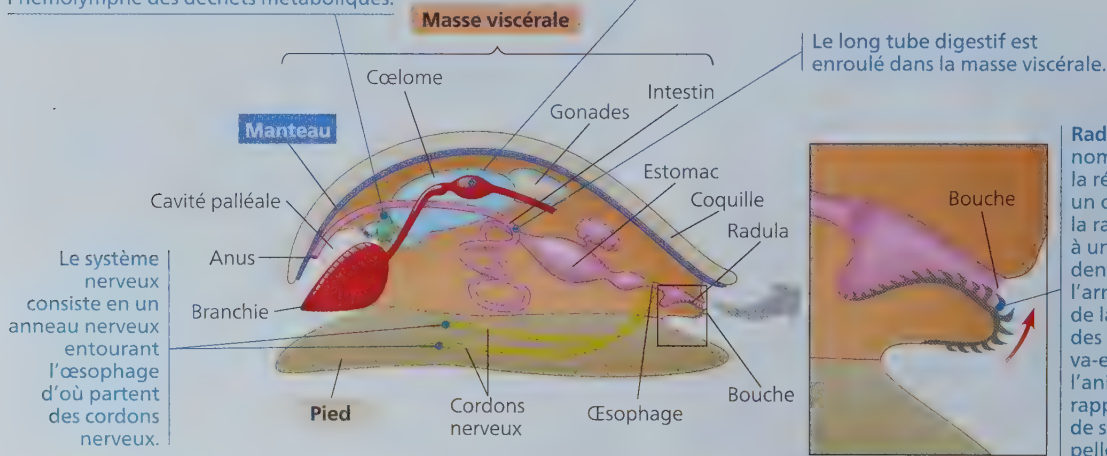
(a) Les ectoproctes, comme ce bryozoaire (*Plumatella repens*), sont des lophophoriens vivant en colonies.

(b) Les brachiopodes, comme *Terebratulina retusa*, sont pourvus d'une coquille à charnière. Leurs valves sont en position dorsale et ventrale.

▼ **Figure 33.16** Le plan d'organisation corporelle typique des mollusques.

**Métanéphridie.** Des organes excréteurs appelés métanéphridies débarrassent l'hémolymphe des déchets métaboliques.

**Cœur.** La plupart des mollusques possèdent un système cardiovasculaire ouvert comprenant, en position dorsale, un cœur qui pompe le liquide (hémolymphe) circulant des artères vers les sinus (espaces corporels); ceux-ci se remplissent de l'hémolymphe qui baigne les organes.



**Radula.** Chez de nombreux mollusques, la région buccale porte un organe rugueux, la radula. Semblable à une ceinture de dents recourbées vers l'arrière, celle-ci sort de la bouche et effectue des mouvements de va-et-vient permettant à l'animal de gratter et de rapprocher la nourriture de sa bouche, telle une pelle rétrocaveuse.

développement d'un grand nombre de mollusques marins comporte un stade de larve ciliée appelée trochophore (voir la figure 32.12b), caractéristique qu'ont en commun les annélides marins (vers annelés) et certains autres lophotrochozoaires.

Le plan d'organisation corporelle de base des mollusques a évolué de diverses façons dans les huit classes de cet embranchement. Nous décrivons quatre de ces classes : les polyplacophores (chitons), les gastéropodes (escargots et limaces), les bivalves (palourdes, huîtres et autres) et les céphalopodes (calmars, pieuvres, seiches et nautes). Nous examinerons ensuite les menaces qui guettent certains groupes de mollusques.

### Les polyplacophores

Les polyplacophores, ou chitons, sont des animaux marins ovales recouverts d'une coquille formée de huit plaques dorsales (figure 33.17) ; toutefois, le corps lui-même n'est pas segmenté. On les trouve accrochés aux rochers des rivages à marée basse. Ils y sont si bien agrippés, grâce à leur pied qui sert de ventouse, qu'il est toujours surprenant de constater à quel point il est difficile de les déloger. Les chitons utilisent aussi leur pied musculueux pour ramper lentement à la surface des rochers. À l'aide de leur radula, ils grattent la surface des rochers à la recherche de morceaux d'algues, dont ils se nourrissent.

### Les gastéropodes

Les gastéropodes représentent 75 % de toutes les espèces de mollusques modernes (figure 33.18). La plupart des espèces sont marines, mais beaucoup sont dulcicoles ; d'autres, comme les escargots et les limaces, se sont adaptées à la vie sur la terre ferme et vivent dans des habitats aussi variés que des déserts et des forêts tropicales.

Les gastéropodes se déplacent à une vitesse d'escargot, c'est le cas de le dire, grâce aux ondulations de leur pied ou aux battements de leurs cils. Toutefois, le processus est laborieux, ce qui les rend vulnérables aux attaques. Une coquille en forme de spirale protège la plupart des gastéropodes, qui peuvent s'y réfugier en cas de danger. Sécrétée par des glandes situées à l'extrémité du manteau, cette coquille remplit différentes fonctions, dont celle de protéger le corps mou de l'animal contre les blessures et la déshydratation. Toutefois, l'un de ses rôles les plus importants consiste à protéger le gastéropode contre les prédateurs, comme on peut le constater en comparant des populations présentant

différents antécédents de prédation (voir la rubrique **Habilités scientifiques**). Tout en se déplaçant lentement, la plupart des gastéropodes se servent de leur radula pour gratter la surface de matières végétales ou d'algues. Toutefois, les gastéropodes prédateurs ont une radula modifiée qui leur permet de percer les coquilles des autres mollusques ou de déchirer leurs proies. Chez les escargots, les individus appartenant aux cônes (tel *Conus guenianus*) possèdent sur leur radula des dents creuses qui se terminent par un barbillon empoisonné pénétrant la proie.

De nombreux gastéropodes ont une tête munie de tentacules, à l'extrémité desquelles on trouve des yeux. Les escargots terrestres ont remplacé les branchies des gastéropodes aquatiques par un système dans lequel la cavité palléale vascularisée sert de poumon et assure les échanges de gaz respiratoires avec l'air ambiant.

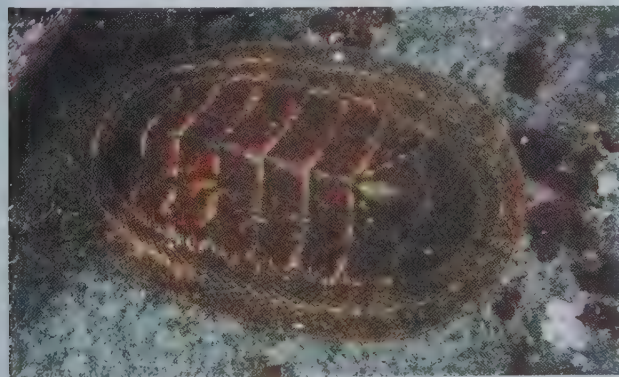
### Les bivalves

Tous les mollusques de la classe des bivalves, ou lamellibranches, sont aquatiques. Les bivalves comprennent de nombreuses espèces de palourdes, d'huîtres, de moules et de pétoncles. La coquille se divise en deux parties reliées par une charnière au milieu du dos (figure 33.19). Lorsque survient un danger, de puissants muscles adducteurs referment solidement les deux parties et protègent le corps mou de l'animal. Les bivalves n'ont pas de tête et ont perdu leur radula au cours de l'évolution. Chez certains, le bord extérieur du manteau est pourvu d'yeux et de tentacules sensoriels.

Chez la plupart des espèces, la cavité palléale renferme des branchies ciliées qui servent autant à l'alimentation qu'aux échanges gazeux (figure 33.20). La plupart des espèces de cette classe sont **suspensivores**, car elles captent de petites particules alimentaires en suspension dans le milieu aquatique grâce au mucus qui tapisse leurs branchies et à leurs cils qui dirigent ces particules vers la bouche. Un siphon inhalant amène l'eau dans la cavité palléale et lui fait traverser les branchies. Un siphon exhalant propulse ensuite l'eau hors de la cavité palléale.

En raison de leur mode de nutrition, les bivalves mènent une vie plutôt sédentaire. Les moules sécrètent des fils solides qui les attachent aux rochers, aux quais, aux coques de bateaux et aux

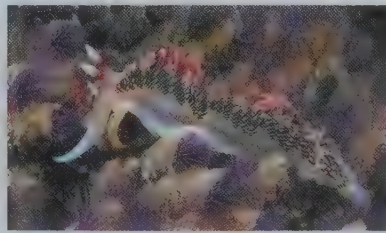
▼ **Figure 33.17** Un chiton. Remarquez la coquille dorsale composée de huit plaques, caractéristique des polyplacophores.



▼ **Figure 33.18** Les gastéropodes. Les gastéropodes ont colonisé les habitats terrestres et aquatiques.



(a) Escargot terrestre.



(b) Limace de mer. Les limaces de mer (ordre des nudibranches) ont perdu leur coquille au cours de l'évolution.

**Comprendre la méthode expérimentale et interpréter les données**

► Une littorine.



**■ EXISTE-T-IL DES PREUVES D'ADAPTATIONS DÉFENSIVES ATTRIBUABLES À LA SÉLECTION NATURELLE DANS LES POPULATIONS DE MOLLUSQUES EXPOSÉES À DES PRÉDATEURS ? ■**

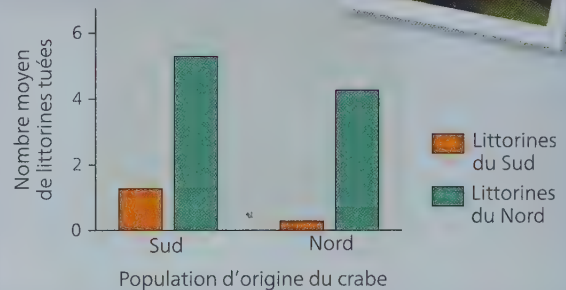
Du point de vue historique, des données paléontologiques démontrent une augmentation de la fréquence et de l'expression des moyens de défense chez les proies exposées à un risque élevé de prédation. Des chercheurs ont voulu déterminer si les populations de crabes verts européens (*Carcinus maenas*) ont exercé une pression sélective similaire sur leur proie gastéropode, la littorine obtuse (*Littorina obtusata*). Les littorines vivant dans les régions plus au sud du golfe du Maine, aux États-Unis, sont chassées par les crabes verts européens depuis plus de 100 générations, à raison d'environ une génération par année. Comme les crabes verts n'ont envahi les régions plus au nord du Golfe que récemment, les littorines peuplant ces régions n'interagissent avec les crabes que depuis quelques générations.

Selon une recherche antérieure, (1) les coquilles des littorines obtuses capturées récemment dans le golfe du Maine sont plus épaisses que celles des littorines capturées à la fin des années 1800 et (2) les populations de ces mollusques peuplant les régions plus au sud du Golfe ont une coquille plus épaisse que celles vivant dans des zones plus au nord. Dans cet exercice, vous interpréterez les résultats de l'expérience des chercheurs dont l'objectif était d'évaluer le taux de prédation par les crabes dans les populations de littorines du Nord et du Sud du golfe du Maine.

**■ MÉTHODE ■** Les chercheurs ont capturé des littorines et des crabes provenant du Nord et du Sud du golfe du Maine, dont le littoral s'étend sur 450 km. Ils ont placé un seul crabe avec huit littorines de différentes tailles. Après trois jours, ils ont vérifié si les littorines étaient toujours en vie. On a réparti les crabes dans des groupes correspondant à quatre différentes combinaisons : la moitié des crabes du Nord ont été placés avec des littorines du Nord, et l'autre moitié, avec des littorines du Sud ; on a procédé de la même façon pour les crabes du Sud. Tous les crabes étaient de taille similaire et comptaient un nombre équivalent de mâles et de femelles. Chaque combinaison était testée de 12 à 14 fois.

Dans la deuxième partie de l'expérience, on a retiré les littorines du Nord et du Sud de leur coquille, puis on les a offertes aux crabes provenant des régions nord et sud.

**■ RÉSULTATS ■**



**Source des données :** R. Rochette et coll., Interaction between an invasive decapod and a native gastropod: Predator foraging tactics and prey architectural defenses, *Marine Ecology Progress Series* 330: 179-188 (2007).

Lorsque les chercheurs ont offert aux crabes les littorines sans coquille, toutes les littorines ont été dévorées en moins de 1 heure.

**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼**

1. Dans cette étude, quelles étaient les hypothèses que les chercheurs voulaient vérifier ? Quelles étaient les variables indépendantes ? Quelles étaient les variables dépendantes ?
2. Pourquoi les chercheurs ont-ils établi quatre combinaisons (groupes) différentes ?
3. Pourquoi les chercheurs ont-ils offert des littorines sans coquille aux crabes ? Que démontrent les résultats de cette partie de l'expérience ?
4. Dans vos mots, résumez les résultats de l'expérience. Ces résultats appuient-ils l'hypothèse que vous avez formulée à la question 1 ? Expliquez votre réponse.
5. Expliquez quelle aurait pu être l'incidence de la sélection naturelle sur les littorines obtuses du Sud du golfe du Maine au cours des 100 dernières années.

coquilles d'autres animaux. Les palourdes, quant à elles, se déplacent dans le sable ou la vase en creusant à l'aide de leur pied musculieux. Outre qu'ils creusent le sol, les pétoncles se déplacent en faisant claquer brusquement les valves de leur coquille à la manière de castagnettes.

**Les céphalopodes**

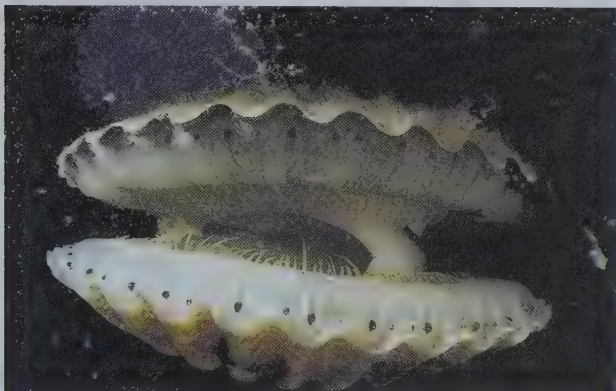
Les céphalopodes sont d'actifs prédateurs marins (figure 33.21). Ils utilisent leurs tentacules pour saisir leur proie et, avec leurs mâchoires en forme de bec, la mordent et l'immobilisent au moyen d'un venin présent dans leur salive. Leur pied, qui a subi des modifications au cours de l'évolution, comprend le siphon exhalant et une partie des tentacules. Le calmar se déplace de

façon saccadée en remplissant sa cavité palléale d'eau, qu'il expulse ensuite avec force par un siphon exhalant. Il se dirige en pointant ce dernier dans la direction contraire au déplacement.

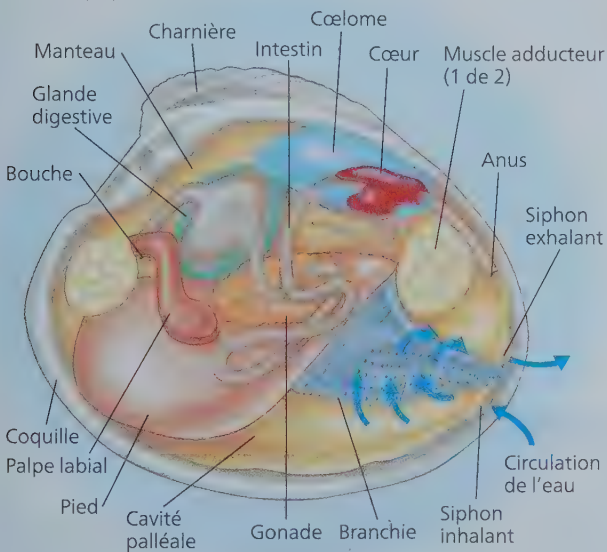
Un manteau recouvre la masse viscérale des céphalopodes, mais en général la coquille est réduite et interne (chez la plupart des espèces), ou complètement absente (chez certaines espèces de seiches et de pieuvres). Seuls les nautes ont conservé leur coquille externe jusqu'à nos jours.

Les céphalopodes sont les seuls mollusques à posséder un système cardiovasculaire clos, qui isole le sang des liquides contenus dans la cavité corporelle. Ils sont aussi pourvus d'un système nerveux bien développé comprenant un cerveau organisé. Comme ils doivent se déplacer rapidement, ces prédateurs ont une plus

▼ **Figure 33.19 Un bivalve.** Ce pétoncle possède un grand nombre d'yeux (points bleu foncé) situés le long des deux moitiés de sa coquille à charnière.



▼ **Figure 33.20 L'anatomie de la palourde.** Une fois aspirées par le siphon inhalant, les particules de nourriture en suspension dans l'eau sont recueillies par les branchies ciliées et amenées à la bouche par les cils et les palpes labiaux.



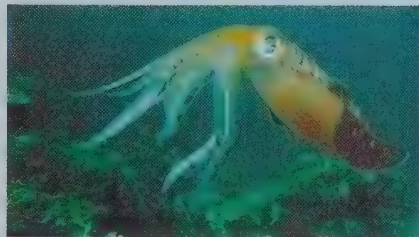
grande faculté d'apprentissage et un comportement plus complexe que ceux des animaux sédentaires comme les palourdes.

Les ancêtres des pieuvres et des calmars étaient probablement des mollusques munis d'une coquille qui ont adopté le mode de vie des prédateurs. Au fil de l'évolution, la coquille aurait disparu. Les céphalopodes à coquille appelés **ammonites**, dont plusieurs étaient aussi grands que des pneus de camion, étaient des prédateurs invertébrés qui ont dominé les mers durant des centaines de millions d'années. Ils ont disparu lors des extinctions massives de la fin du Crétacé, il y a 65,5 millions d'années.

La plupart des espèces de calmars mesurent moins de 75 cm de longueur, mais certaines ont une taille beaucoup plus considérable. Par exemple, on estime que la longueur maximale du calmar géant (*Architeuthis dux*) est de 13 m pour les femelles et

▼ **Figure 33.21 Les céphalopodes.**

► Les calmars sont des carnivores rapides pourvus de mâchoires en forme de bec et d'yeux bien développés.



◀ Les pieuvres figureraient parmi les invertébrés les plus intelligents.



► Les nautilus sont les seuls céphalopodes actuels à posséder une coquille externe.

de 10 m pour les mâles. Le calmar colossal (*Mesonychoteuthis hamiltoni*) est encore plus gros, puisqu'il peut atteindre une longueur de plus de 15 m. Contrairement à *A. dux*, qui possède de grosses ventouses et dont les tentacules sont munis de petites dents, *M. hamiltoni* présente à l'extrémité de ceux-ci des griffes rotatives qui peuvent causer des lacerations mortelles.

Il est probable que *A. dux* et *M. hamiltoni* demeurent presque en permanence en eau profonde, où ils peuvent se nourrir de gros poissons. On a trouvé des restes de ces deux espèces dans l'estomac de cachalots, qui sont vraisemblablement leurs seuls prédateurs naturels. En 2005, des scientifiques ont pour la première fois photographié *A. dux* dans son habitat naturel alors qu'il attaquait des hameçons appâtés à 900 m de profondeur. *M. hamiltoni* n'a toujours pas pu être observé dans son habitat naturel. Dans l'ensemble, il nous reste beaucoup à apprendre sur ces géants des mers.

### La protection des mollusques dulcicoles et terrestres

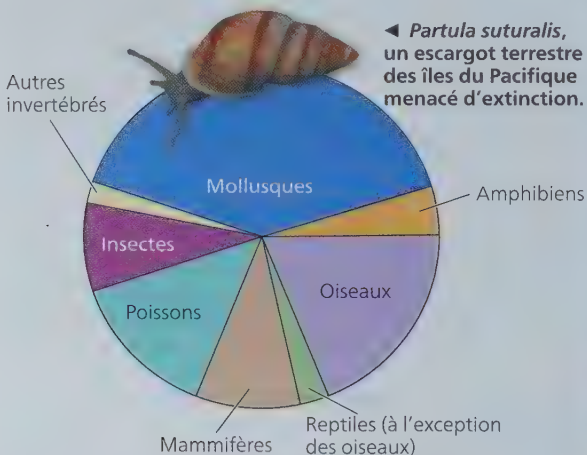
Le rythme de disparition des espèces s'est accéléré de façon importante au cours des quatre derniers siècles, à tel point que les derniers recensements de la biodiversité nous indiquent qu'une sixième extinction de masse, anthropique celle-là, serait en cours (voir le concept 25.4). Parmi les nombreux taxons menacés, les

mollusques se distinguent malheureusement des autres groupes d'animaux par le plus grand nombre d'extinctions documentées (figure 33.22).

Deux groupes de mollusques sont particulièrement menacés, soit les bivalves dulcicoles et les gastéropodes terrestres. Au rang des espèces en voie d'extinction se trouve notamment la moule perlière d'eau douce (*Margaritifera margaritifera*), un groupe de bivalves dulcicoles qui produit des perles naturelles (corps minéraux que forme une moule ou une huître par la sécrétion de couches successives d'un enrobage nacré autour d'un grain de sable ou d'un autre irritant). Quelque 10% des 300 espèces de moules observées en Amérique du Nord ont disparu au cours des 100 dernières années, et plus des deux tiers de celles qui restent sont menacées d'extinction. Des gastéropodes terrestres tels l'escargot présenté dans la figure 33.22 n'en mènent guère plus large. Dans les îles du Pacifique, des centaines d'escargots terrestres ont disparu depuis 1800. Dans l'ensemble, plus de 50% des gastéropodes terrestres des îles du Pacifique ont disparu ou sont menacés d'extinction à court terme.

La perte d'habitats, la pollution, la compétition, la prédation par des espèces non indigènes et la surexploitation par l'humain sont des facteurs responsables du sort que connaissent actuellement les mollusques dulcicoles et terrestres. Est-il trop tard pour les protéger? En certains endroits, l'adoption de mesures de réduction de la pollution de l'eau et la modification des mécanismes de vidange d'eau des barrages ont entraîné un redressement remarquable des populations de moules perlières d'eau douce. Ces résultats permettent de penser que, grâce à des mesures correctives, d'autres espèces de mollusques menacés seront sauvées.

▼ **Figure 33.22 La disparition silencieuse des mollusques.** Les mollusques représentent 40% des disparitions d'espèces animales documentées, un record qui ne fait pas les manchettes, mais qui n'en est pas moins préoccupant. Ces disparitions s'expliquent par la perte d'habitats, la pollution, l'introduction d'espèces non indigènes, la surexploitation et d'autres activités humaines. De nombreuses populations de moules perlières d'eau douce, par exemple, ont disparu à la suite de la surexploitation de leur coquille, dont la nacre a longtemps servi à fabriquer des boutons et d'autres produits. Les escargots terrestres sont extrêmement vulnérables aux mêmes menaces; comme les moules perlières, ils comptent parmi les groupes d'animaux les plus menacés.



▲ **Disparitions documentées des espèces animales.**

**FAITES DES LIENS** ► Les bivalves dulcicoles se nourrissent de protistes photosynthétiques et de bactéries; ils contribuent donc à en réduire les populations. À cet égard, leur disparition risque-t-elle d'avoir des effets négligeables ou importants sur les communautés aquatiques (voir le concept 28.6)? Expliquez votre réponse.

## Les annélides

Les annélides (du latin *anellus*, « petit anneau ») sont des vers annelés qui se caractérisent par leur apparence segmentée. Ils vivent dans la mer, en eau douce ou dans les sols humides. Leur taille varie de moins de 1 mm à 3 m.

Auparavant, on divisait l'embranchement des annélides en trois groupes principaux : les polychètes (vers annelés marins), les oligochètes (vers annelés dulcicoles ou terrestres) et les hirudinées (sangues). Le nom des deux premiers groupes évoque le nombre relatif de soies de chitine sur leur corps : les polychètes (du grec *poly*, « nombreux », et *chait*, « long poil ») comptent beaucoup plus de soies par segment que les oligochètes.

Cependant, une étude phylogénomique réalisée en 2011 ainsi que des analyses moléculaires récentes montrent que les oligochètes forment un sous-groupe de polychètes (tels qu'ils sont définis en fonction de leur morphologie) qui, par conséquent, forment un groupe paraphylétique. De même, on a démontré que les hirudinées sont un sous-groupe d'oligochètes. C'est pourquoi on n'utilise plus ces appellations classiques pour décrire l'histoire évolutive des annélides. Les données actuelles indiquent plutôt qu'on peut diviser les annélides en deux principaux clades : les errantes et les sédentaires. Cette classification reflète leur mode de vie fort différent.

## Les errantes

Les errantes (de l'ancien français *errer*, « voyager ») constituent un groupe réunissant de nombreuses espèces annélides diversifiées et vivant principalement en milieu marin (figure 33.23). Comme leur nom l'indique, de nombreuses errantes sont



▲ Des travailleurs sur un monticule de moules perlières récoltées pour la fabrication de boutons (1919).

mobiles; certaines formes (petits organismes à la dérive) nagent parmi le plancton, alors que d'autres rampent ou creusent les sédiments au fond de la mer. Nombre d'entre elles sont prédatrices, alors que d'autres se nourrissent en broutant de grosses algues multicellulaires. Ce groupe compte également quelques espèces relativement immobiles, comme *Platynereis*, une espèce marine tubicole, qu'on utilise depuis peu comme modèle dans les recherches en neurobiologie et sur le développement.

Les anneaux de nombreuses errantes possèdent chacun une paire de structures de locomotion ressemblant à des rames ou à des crêtes et appelées parapodes (du grec *para*, «à côté», et *podia*, «pied») (voir la figure 33.23). Chaque parapode des errantes comporte de nombreuses soies de chitine, tout comme celles de certaines sédentaires. Chez un grand nombre d'espèces, ces organes sont très vascularisés et servent de branchies. Les errantes possèdent souvent une mâchoire bien développée ainsi que des organes sensoriels, comme c'est souvent le cas chez les prédateurs ou les organismes brouteurs qui se déplacent à la recherche de nourriture.

### Les sédentaires

Les espèces appartenant au clade des sédentaires (du latin *sedere*, «résider») ont tendance, comme leur nom l'indique, à être moins mobiles que celles du clade des errantes. Certaines espèces se frayent lentement un chemin à travers les sédiments ou la terre, alors que d'autres vivent dans des tubes qui les protègent et soutiennent leur corps mou. Les sédentaires tubicoles possèdent souvent des branchies ou des tentacules élaborés qu'ils utilisent pour filtrer les aliments (figure 33.24).

Même si le ver arbre de Noël de la figure 33.24 était auparavant considéré comme un polychète, les données actuelles indiquent qu'il s'agit d'un sédentaire. Le clade des sédentaires compte également d'anciens oligochètes, dont les deux groupes que nous présentons ci-dessous, les hirudinées et les vers de terre.

**Les hirudinées** Certaines hirudinées, ou sangsues, parasitent temporairement des animaux, dont l'humain, et se nourrissent de leur sang. Toutefois, la plupart sont des prédateurs qui se nourrissent d'autres petits invertébrés. La taille des hirudinées varie de 1 à 30 cm. La plupart d'entre elles vivent en eau douce,

#### ▼ Figure 33.23 Une errante, le prédateur *Nereimyra punctata*.

Cette annélide marine tend une embuscade à ses proies à partir de terriers creusés à même le fond marin. Pour détecter ses proies, *N. punctata* utilise de longs organes sensoriels, les cirres, qui se dressent hors du terrier.



mais d'autres vivent soit en milieu marin, soit dans la végétation terrestre humide. Certaines espèces parasites possèdent des mâchoires très coupantes dont elles se servent pour entailler la peau de leur hôte. L'hôte ne se rend habituellement compte de rien, car les sangsues produisent en même temps un anesthésique. Après l'incision, les sangsues sécrètent un autre composé, l'hirudine, qui empêche le sang de coaguler. Les parasites peuvent alors sucer autant de sang qu'ils peuvent en contenir, c'est-à-dire plus de 10 fois leur propre masse; leur intestin possède des diverticules où le sang ingéré peut être mis en réserve. Lorsqu'elles sont rassasiées, les sangsues peuvent vivre plusieurs mois sans nourriture.

Jusqu'au 20<sup>e</sup> siècle, les médecins utilisaient souvent les sangsues pour faire des saignées. On se sert encore de ces animaux pour drainer le sang qui s'accumule dans les tissus à la suite d'accidents ou d'opérations chirurgicales (figure 33.25). Par ailleurs, différentes formes d'hirudine peuvent être produites grâce aux techniques d'ADN recombiné et utilisées pour dissoudre les caillots de sang qui se forment pendant une opération ou qui résultent d'une cardiopathie.

**Les vers de terre** Les vers de terre ingèrent de la terre, dont ils extraient les nutriments au fur et à mesure qu'elle passe dans leur système digestif. Les matières non digérées, mélangées au mucus sécrété par le tube digestif, sortent par l'anus sous

#### ▼ Figure 33.24 *Spirobranchus giganteus*, le ver arbre de Noël.

Les deux spires en forme d'arbre de ce sédentaire sont des tentacules, qui servent aux échanges gazeux et à la capture de petits organismes en suspension dans l'eau. Elles émergent d'un tube de calcaire sécrété par le ver afin de protéger et de soutenir son corps mou.



#### ◀ Figure 33.25 Une sangsue.

Cette sangsue médicinale (*Hirudo medicinalis*) a été appliquée sur le pouce d'un patient afin de traiter un hématome (accumulation anormale de sang au siège d'une lésion interne).



forme de déjections. Les agriculteurs apprécient ces vers, car ils ameublissent et aèrent la terre, et en améliorent la texture avec leurs excréments. (Au 19<sup>e</sup> siècle, Charles Darwin a estimé qu'en Angleterre un seul hectare de terre cultivée renfermait environ 125 000 vers de terre pouvant produire 45 tonnes de déjections par année.)

La **figure 33.26** explique l'anatomie du ver de terre, qui représente bien les annélides. Les vers de terre sont hermaphrodites et pratiquent la fécondation croisée. Deux vers s'accouplent en se plaçant tête-bêche de telle sorte qu'ils puissent échanger leur sperme, puis se séparent. Certains vers de terre se reproduisent aussi de façon asexuée, par fragmentation et régénération.

▼ **Figure 33.26** L'anatomie du ver de terre, un sédentaire.

Chaque segment est entouré d'un muscle longitudinal, lui-même recouvert d'un muscle circulaire. Le ver de terre se meut grâce à la contraction coordonnée de ces deux séries de muscles.

**Cœlome.** Le cœlome est compartimenté par des cloisons intersegmentaires (dissépinements, ou septums).

**Métanéphridie.** Chaque anneau d'un ver de terre contient une paire d'organes tubulaires excréteurs, appelés métanéphridies (en vert), qui déversent à l'extérieur les déchets provenant du sang et du liquide cœlomique.

Bon nombre des structures internes se répètent à chaque anneau.

**Soies.** À l'extérieur, chaque anneau possède quatre paires de soies permettant au ver de ramper et de s'ancrer pendant qu'il creuse le sol.

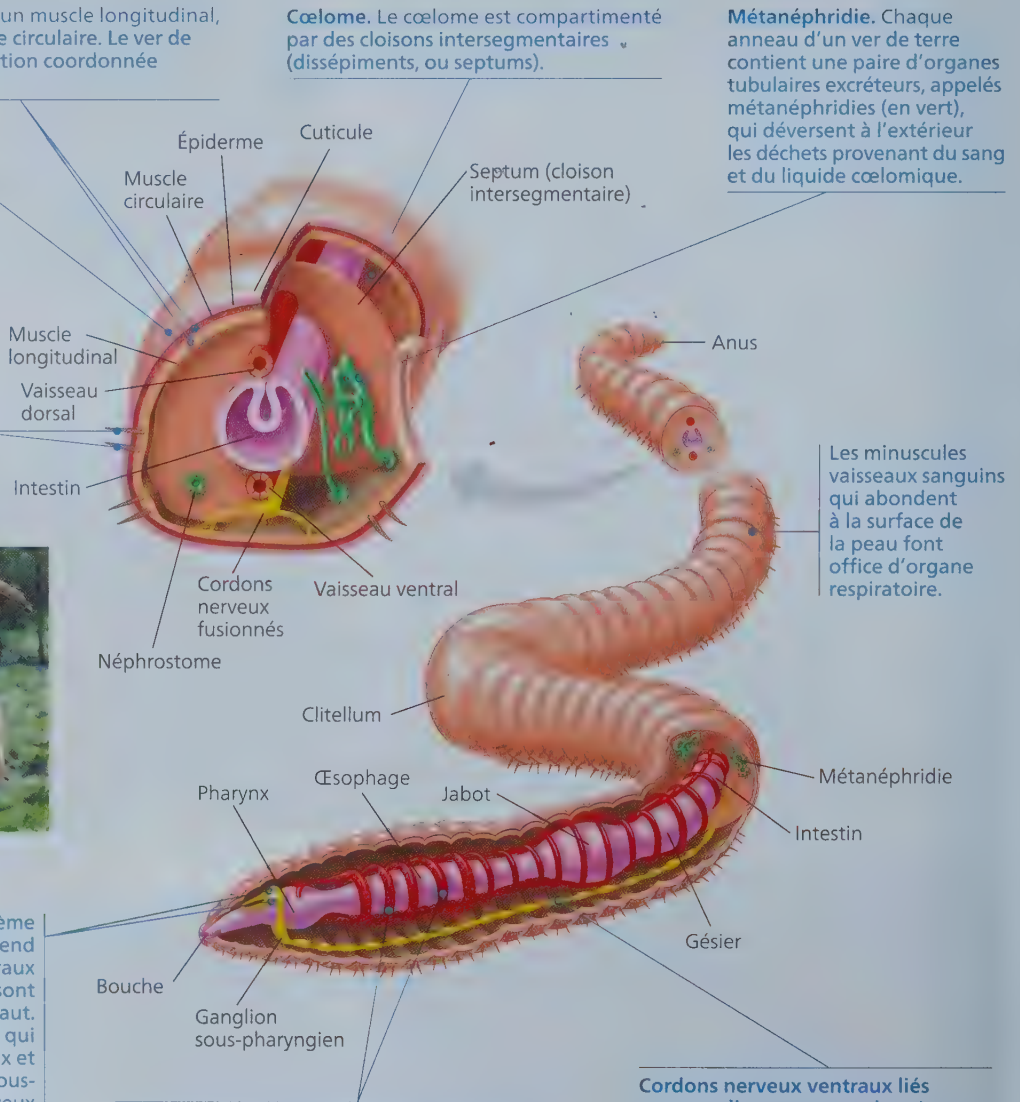


Lombric d'Australie (*Megascolides australis*)

**Ganglions cérébraux.** Le système nerveux du ver de terre comprend une paire de ganglions cérébraux ressemblant à un cerveau, qui sont situés devant le pharynx, en haut. De là partent des nerfs qui contournent le pharynx et s'unissent à un ganglion sous-pharyngien. Deux cordons nerveux jumelés partent de ce ganglion et longent la face ventrale du ver jusqu'à l'extrémité postérieure.

Le système cardiovasculaire, qui consiste en un réseau de vaisseaux, est clos. Dans chaque segment, les vaisseaux ventral et dorsal sont reliés par une paire de vaisseaux latéraux, dont certains contiennent du tissu musculaire qui propulse le sang dans le système cardiovasculaire.

**Cordons nerveux ventraux liés aux ganglions segmentaires.** Les cordons nerveux pénètrent la cloison intersegmentaire et s'étendent sur toute la longueur de l'animal, comme le système digestif et les vaisseaux sanguins longitudinaux.



1. Expliquez comment les cestodes peuvent survivre en l'absence de cœlome, de bouche, de système digestif et de système excréteur.
2. On peut décrire l'anatomie de l'annélide comme étant un tube à l'intérieur d'un tube. Expliquez cette affirmation.
3. **FAITES DES LIENS** ► Expliquez comment le pied musculieux des gastéropodes et le siphon exhalant des céphalopodes constituent un exemple de descendance avec modification (voir le concept 22.2).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## Le groupe des ecdysozoaires est celui qui compte la plus grande variété d'espèces



Porifères  
Cnidaires  
Lophotrochozoaires  
**Ecdysozoaires**  
Deutérostomiens

Bien que le clade des ecdysozoaires ait été défini principalement au moyen de données moléculaires, il comprend des animaux qui sécrètent un exosquelette résistant (une **cuti-**

**cule**) au cours de leur croissance. En fait, le clade tire son nom de ce processus, appelé *ecdysis*, ou **mue**. La mue est rendue nécessaire par la présence de cet exosquelette, qui doit être remplacé périodiquement afin que l'animal poursuive sa croissance et augmente de taille. Les ecdysozoaires comprennent huit embranchements et réunissent plus d'espèces connues que tous les autres groupes d'animaux, de protistes, d'eumycètes et de végétaux réunis. Nous nous concentrons ici sur les deux plus grands embranchements, celui des nématodes et celui des arthropodes, qui comptent parmi les groupes d'animaux les plus florissants.

### Les nématodes

Les nématodes, ou vers ronds, font partie de l'embranchement qui compte le plus grand nombre d'individus et d'espèces. On en trouve dans la plupart des habitats aquatiques, dans les sols humides, dans les tissus humides des végétaux ainsi que dans les liquides corporels et les tissus animaux. Le corps cylindrique des nématodes a une extrémité postérieure en pointe effilée et une extrémité antérieure arrondie (figure 33.27). Sa taille varie de moins de 1 mm à plus de 1 m. Les nématodes sont revêtus d'une sorte d'exosquelette résistant appelé cuticule. Au cours de leur développement, ils s'extirpent régulièrement de leur vieille cuticule et en sécrètent une autre, plus grande. Après un nombre déterminé de mitoses, la croissance chez ces animaux s'effectue exclusivement par augmentation de la taille des cellules. Les nématodes possèdent un tube digestif complet, mais pas de système cardiovasculaire. Le liquide qui circule dans leur pseudo-cœlome apporte des nutriments à toutes les cellules du corps. Les muscles de la paroi corporelle sont tous longitudinaux, et leur contraction produit des mouvements saccadés.



◀ **Figure 33.27**  
Un nématode vivant à l'état libre (MEB, cliché artificiellement coloré).

Des multitudes de vers ronds vivent dans les sols humides et dans les matières organiques en décomposition au fond des lacs et des océans. On en connaît 25 000 espèces, mais il en existe peut-être 20 fois plus. On prétend que s'il ne restait sur la Terre que des nématodes, la planète conserverait grâce à eux son aspect et un grand nombre de ses caractéristiques. Ces vers qui vivent à l'état libre jouent un rôle très important dans la décomposition et le recyclage des nutriments. Pourtant, on les connaît très peu. *Caenorhabditis elegans*, un résident du sol, fait exception : cet organisme est l'un des animaux les plus étudiés en biologie du développement (voir le concept 47.3). Des études en cours portant sur cette espèce donnent un aperçu des mécanismes du vieillissement chez les humains et nous renseignent sur plusieurs autres sujets.

L'embranchement des nématodes comprend de nombreuses espèces parasites des végétaux, et plusieurs d'entre elles représentent un fléau pour les agriculteurs, car elles s'attaquent aux racines de certaines plantes. D'autres vivent aux dépens de divers animaux. Certaines de ces espèces sont utiles aux cultivateurs puisqu'elles attaquent des insectes comme le ver gris, qui se nourrit des racines des plantes cultivées. En revanche, au moins 50 espèces de nématodes parasitent l'humain, dont les oxyures (par exemple, l'oxyure vermiculaire, *Enterobius vermicularis*) et les ankylostomes (tel l'ankylostome duodénal, *Ancylostoma duodenale*). Le plus connu des nématodes parasites est la trichine (*Trichinella spiralis*), agent de la trichinose (figure 33.28). L'humain contracte cette maladie en consommant de la viande (des tissus musculaires) crue ou insuffisamment cuite de porc ou d'un autre animal, y compris du gibier, comme l'ours ou le morse, contenant des larves enkystées. Une fois dans l'intestin, les larves deviennent des adultes sexuellement matures. Les femelles s'enfoncent dans les muscles de l'intestin et donnent naissance à d'autres larves. Celles-ci s'introduisent dans le système lymphatique et vont s'enkyster dans les muscles squelettiques ainsi que dans d'autres organes.

Les nématodes parasites possèdent un outillage moléculaire extraordinaire qui leur permet de réorienter à leur profit quelques-unes des fonctions cellulaires de leurs hôtes. Certaines espèces injectent aux végétaux sur lesquels elles vivent des molécules

▼ **Figure 33.28** Les larves du nématode parasite *Trichinella spiralis* enkystées dans du tissu musculaire humain (MP).



qui déclenchent le développement de cellules racinaires, lesquelles fournissent ensuite des nutriments aux parasites. Lorsque *T. spiralis* parasite des animaux, il envahit des cellules musculaires et régite l'expression de gènes particuliers, lesquels codent pour des protéines qui rendent la cellule assez élastique pour l'abriter. En outre, des signaux émis par la cellule musculaire infectée stimulent le développement de nouveaux vaisseaux sanguins destinés à fournir des nutriments au nématode.

## Les arthropodes

Les biologistes croient que la population mondiale d'arthropodes s'élève à environ 1 milliard de milliards ( $10^{18}$ ) d'individus. À ce jour, près de 1 million d'espèces d'arthropodes ont été décrites, la plupart faisant partie des insectes. En fait, les deux tiers des organismes connus appartiennent à l'embranchement des arthropodes, dont on rencontre les membres dans presque tous les habitats de la biosphère. Les arthropodes sont les plus diversifiés, les plus répandus et les plus nombreux des animaux.

### Les origines des arthropodes

Selon des biologistes, la diversification et l'abondance remarquables des **arthropodes** s'expliquent par leur segmentation, leur exosquelette rigide et leurs appendices articulés. Comment ce plan d'organisation corporelle est-il apparu et quels avantages procurait-il ?

Les plus anciens fossiles d'arthropodes datent de l'explosion du Cambrien (il y a entre 535 et 525 millions d'années), ce qui indique que leur origine remonte *au moins* à cette époque. Les archives paléontologiques de l'explosion du Cambrien contiennent aussi de nombreuses espèces de *lobopodes*, un clade à partir duquel les arthropodes pourraient avoir évolué. Les lobopodes comme *Hallucigenia sp.* (voir la figure 32.7) ont un corps segmenté, mais la plupart de leurs segments sont identiques. Les appendices des premiers arthropodes, dont les trilobites, présentaient aussi des segments relativement constants (figure 33.29). Au fil de l'évolution, les groupes de segments ont fini par former des unités fonctionnelles, soit des régions corporelles spécialisées dans diverses fonctions, dont la quête de nourriture, la marche ou la nage. Ces modifications ont donné lieu non seulement à une grande diversification, mais aussi à une structure corporelle efficace qui permet la répartition des tâches entre les différentes régions du corps.

À quelles modifications génétiques les arthropodes doivent-ils la complexité grandissante de leur plan d'organisation

► **Figure 33.29 Un trilobite fossilisé.** Les trilobites étaient très répandus dans les mers peu profondes tout au long de l'ère paléozoïque, mais ils ont disparu au cours des grandes extinctions du Permien, il y a environ 250 millions d'années. Les paléontologues ont décrit environ 4 000 espèces de trilobites.



corporelle ? Les arthropodes modernes présentent deux gènes *Hox* inhabituels qui influent conjointement sur la segmentation. Pour déterminer si ces gènes auraient pu guider l'évolution vers une plus grande diversification de la segmentation chez les arthropodes, des chercheurs ont étudié des gènes *Hox* sur des onychophores (voir la figure 33.3), de proches parents des arthropodes (figure 33.30). Les résultats de leur étude indiquent que la diversité du plan d'organisation corporelle des arthropodes *ne découle pas* de l'acquisition de nouveaux gènes *Hox*. L'évolution de la diversité dans la segmentation corporelle des arthropodes résulterait plutôt de modifications dans la séquence ou la régulation de gènes *Hox* existants (voir le concept 25.5).

### Les caractéristiques générales des arthropodes

Au cours de l'évolution, les appendices de certains arthropodes se sont modifiés et spécialisés dans diverses fonctions comme la marche, la quête de nourriture, la perception sensorielle, la reproduction et la défense. Comme les appendices dont elles dérivent, ces structures modifiées sont articulées et viennent en paires. La figure 33.31 illustre les divers appendices et autres caractéristiques du homard, un arthropode.

Le corps des arthropodes est complètement recouvert d'une cuticule, un exosquelette composé de couches de protéines et de chitine, un polysaccharide. Si vous avez déjà mangé du crabe ou du homard, vous savez que la cuticule peut être solide et épaisse comme une armure à certains endroits sensibles du corps, ou flexible et mince comme du papier à d'autres endroits, comme aux articulations. L'exosquelette protège l'animal et fournit des points d'attache aux muscles qui permettent aux appendices de bouger. Cependant, il empêche également les arthropodes de croître, sauf s'ils s'en débarrassent à l'occasion et qu'ils en sécrètent un nouveau, plus grand. Ce phénomène, qui porte le nom de mue, nécessite une grande dépense d'énergie et expose l'animal aux prédateurs et à d'autres dangers, car le nouvel exosquelette met un certain temps à durcir.

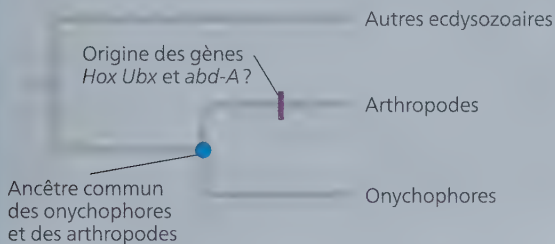
Lorsque l'exosquelette est apparu chez les arthropodes marins, ses principales fonctions étaient vraisemblablement la protection et l'établissement d'un point d'attache pour les muscles. Plus tard, toutefois, il a permis à certains arthropodes de vivre sur la terre ferme. En effet, sa relative imperméabilité prévenait la déshydratation, et sa rigidité offrait un appui aux arthropodes, qui ne pouvaient plus compter sur la poussée de l'eau lors de leurs déplacements. Des archives fossiles laissent supposer que les arthropodes comptent parmi les premiers animaux à avoir colonisé la terre ferme, il y a de cela environ 450 millions d'années. Parmi ces fossiles, on compte certains fragments issus des restes d'arthropodes ainsi que les terriers potentiels de millipèdes. Les fossiles d'arthropodes provenant de différents continents démontrent que des millipèdes, des centipèdes, des araignées et différents insectes sans ailes ont tous colonisé la terre ferme il y a 410 millions d'années.

Les arthropodes possèdent des organes sensoriels développés, entre autres les yeux, les récepteurs olfactifs et les antennes pour toucher et sentir. Les organes sensoriels se trouvent généralement à l'extrémité antérieure de l'animal, hormis quelques exceptions intéressantes. La femelle papillon, par exemple, « goûte » les plantes grâce à des organes sensoriels situés à l'extrémité de ses pattes.

## Le plan d'organisation corporelle des arthropodes est-il le produit de nouveaux gènes *Hox* ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Si le plan d'organisation corporelle diversifié des arthropodes résulte de l'introduction (par duplication génétique) des deux gènes *Hox* inhabituels, *Ultrabithorax (Ubx)* et *abdominal-A (abd-A)*, ces gènes devraient être absents des embranchements exempts de cette diversité.

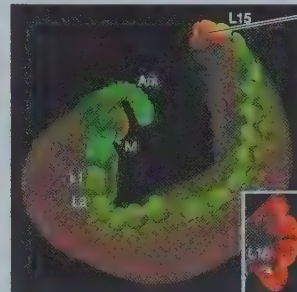
■ **EXPÉRIENCE** ■ Des chercheurs ont vérifié cette hypothèse en utilisant des onychophores, un clade d'invertébrés proches parents des arthropodes. Contrairement à de nombreux arthropodes modernes, les onychophores présentent un plan d'organisation corporelle dont presque tous les segments sont identiques. Il s'agit de vérifier si les gènes *Hox Ubx* et *abd-A* sont apparus en même temps que la diversité corporelle des arthropodes, donc dans la lignée de l'embranchement des arthropodes, sans être présents chez les onychophores :



D'après cette hypothèse, *Ubx* et *abd-A* n'auraient pas été présents chez l'ancêtre commun des arthropodes et des onychophores ; on ne devrait

donc pas les trouver chez les onychophores. Les chercheurs ont alors examiné les gènes *Hox* d'*Acanthokara kaputensis*, un onychophore.

■ **RÉSULTATS** ■ *A. kaputensis* présente les mêmes gènes *Hox* que les arthropodes, y compris *Ubx* et *abd-A*.



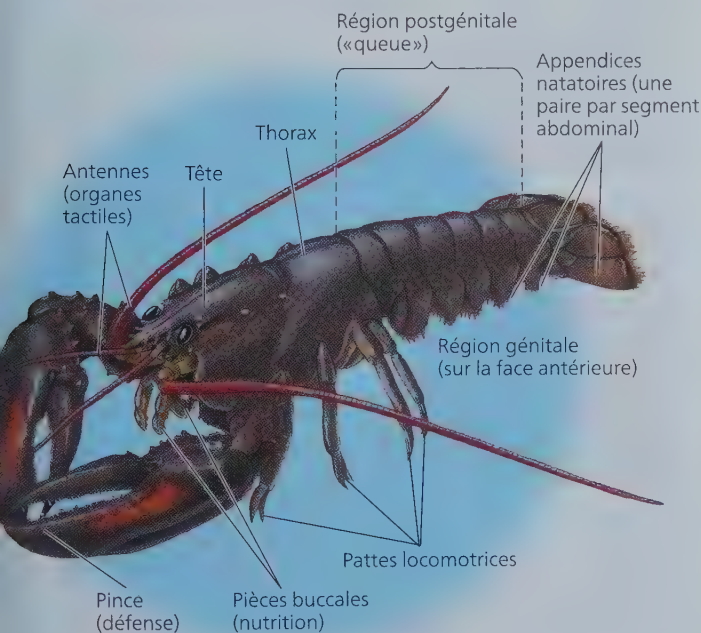
Le rouge indique les régions du corps, sur cet embryon d'onychophore, où se sont exprimés les gènes *Ubx* et *abd-A*. (Le médaillon montre la zone agrandie.)

Ant = antenne  
M = mâchoires  
L1-L15 = segments corporels

■ **CONCLUSION** ■ L'augmentation de la diversité, dans la segmentation du corps des arthropodes, n'était pas liée à l'origine des nouveaux gènes *Hox* étudiés.

**Source des données :** J. K. Grenier, S. Carroll et coll., Evolution of the entire arthropod *Hox* gene set predated the origin and radiation of the onychophoran/arthropod clade, *Current Biology* 7 : 547-553 (1997).

**ET SI ?** ► Quelle incidence l'absence des gènes *Hox Ubx* et *abd-A* chez *A. kaputensis* aurait-elle eue sur les conclusions de cette étude ? Expliquez votre réponse.



Comme beaucoup de mollusques, les arthropodes sont dotés d'un **système cardiovasculaire ouvert** dans lequel un cœur propulse un liquide appelé **hémolymphe** (le terme *sang* s'emploie généralement pour désigner un liquide contenu dans un système cardiovasculaire clos). L'hémolymphe quitte le cœur par de petites artères qui l'amènent jusqu'à des espaces appelés sinus, qui entourent les tissus et les organes. Elle retourne ensuite dans le cœur par des pores habituellement munis de valves. L'ensemble des sinus, qui sont remplis d'hémolymphe, s'appelle **hémocoèle** et ne fait pas partie du coelome. Bien que les arthropodes soient des coelomates, chez la plupart des espèces, le coelome de l'embryon régresse graduellement au profit de l'hémocoèle, qui devient la cavité corporelle principale de l'animal adulte.

◀ **Figure 33.31** L'anatomie externe du homard (arthropode). Cette vue dorsale d'un homard d'Amérique (*Homarus americanus*) montre plusieurs des traits distinctifs des arthropodes. Le corps des arthropodes est segmenté, mais ce trait n'est apparent que sur la région postgénitale, ou la « queue », située derrière les parties génitales. Tous les appendices sont articulés (pinces, pièces buccales, pattes locomotrices et appendices natatoires). La tête comprend une paire d'yeux composés (à lentilles multiples). Le corps et les appendices sont recouverts d'un exosquelette.

Les arthropodes disposent d'une grande variété d'organes spécialisés dans les échanges gazeux. Ces organes doivent permettre la diffusion des gaz respiratoires, malgré la présence de l'exosquelette. La plupart des espèces aquatiques possèdent des branchies pourvues d'extensions duveteuses qui maximisent la surface en contact avec l'eau. Les arthropodes terrestres, quant à eux, ont habituellement recours à des structures internes spécialisées dans les échanges gazeux. Par exemple, la majorité des insectes possèdent un système de trachées, c'est-à-dire des conduits qui amènent l'air à l'intérieur, grâce aux pores que contient la cuticule.

Les données morphologiques et moléculaires semblent indiquer que les arthropodes modernes se divisent en quatre grandes lignées qui ont divergé tôt dans l'histoire de cet embranchement : les **chélicérates** (araignées de mer, limules, scorpions, tiques, mites et araignées), les **myriapodes** (centipèdes et millepèdes), et les **pancrustacés** (un groupe diversifié défini récemment qui compte les insectes ainsi que les homards, les crevettes, les balanes et d'autres crustacés).

### Les chélicérates

Le sous-embranchement des chélicérates doit son nom aux **chélicères**, les appendices en forme de pince qui permettent à ces animaux de s'alimenter. Ils n'ont pas d'antennes, et la plupart sont munis d'yeux simples (à une seule lentille).

Les premiers chélicérates étaient des **euryptérides**, ou scorpions de mer. Ces prédateurs marins et dulcicoles pouvaient atteindre 3 m de longueur ; on pense que certaines espèces pourraient avoir marché sur la terre ferme, comme le font les crabes terrestres modernes. La plupart des chélicérates marins, dont les euryptérides, ont disparu. Les araignées de mer (*Pycnogonides spp.*) et les limules comptent parmi les espèces marines qui ont survécu jusqu'à aujourd'hui (figure 33.32).

La majeure partie des chélicérates modernes sont classés parmi les **arachnides**, auxquels appartiennent les scorpions, les araignées, les tiques et les mites (figure 33.33). Presque toutes les tiques sont des parasites qui se nourrissent du sang des reptiles et des mammifères. Elles vivent à la surface du corps de ces animaux. Les mites parasites vivent à l'intérieur ou à l'extérieur d'une grande variété de vertébrés, d'invertébrés et de végétaux.

Les arachnides possèdent un céphalothorax pourvu de six paires d'appendices : une paire de chélicères ; une paire d'appendices appelés pédipalpes et servant à la perception sensorielle, à la préhension de la nourriture, à la défense ou à la reproduction ; et quatre paires de pattes locomotrices. Les araignées utilisent leurs chélicères, en forme de crochet et munies de glandes à venin, pour attaquer leurs proies. Pendant qu'elles déchiquettent leur capture en menus fragments avec leurs chélicères, elles déversent des sucs digestifs sur les tissus déchirés pour les ramollir. Elles aspirent ensuite l'aliment liquéfié. Chez la plupart des araignées, les échanges gazeux se font dans des **poumons lamellaires** constitués d'un ensemble de lamelles empilées contenues dans une chambre interne (figure 33.34). L'étendue de ces organes respiratoires augmente les échanges  $O_2$ - $CO_2$  entre l'hémolymphe et l'air.

Un grand nombre d'araignées ont acquis la faculté unique d'attraper des insectes au moyen d'une toile tissée de fils de soie. Cette soie se compose de fibroïne, une protéine liquide sécrétée par des glandes abdominales spéciales, les glandes séricigènes.

D'autres organes, les filières, transforment la fibroïne en fibres qui durcissent et deviennent de la soie. Chaque araignée construit un modèle de toile qui est propre à son espèce et qu'elle réussit d'ailleurs du premier coup, signe que ce comportement complexe est héréditaire. Les araignées utilisent également la soie à d'autres fins que leurs toiles. Ainsi, celle-ci peut devenir une voie pour descendre rapidement d'un endroit, une enveloppe pour protéger des œufs et même un emballage-cadeau pour certains mâles qui l'utilisent afin d'offrir de la nourriture

▼ **Figure 33.32** Des limules (*Limulus polyphemus*). Ces « fossiles vivants » n'ont guère changé depuis des centaines de millions d'années. Ils ont survécu au grand nombre de chélicérates qui peuplaient autrefois les mers, et abondent sur les côtes de l'Atlantique et de la partie américaine du golfe du Mexique.



▼ **Figure 33.33** Les arachnides.



◀ Les scorpions possèdent des pédipalpes, soit des pinces spéciales qui leur permettent de se défendre et d'attraper leurs proies. Le bout de leur queue porte un dard venimeux.



▲ Les acariens de la poussière sont des charognards omniprésents dans les maisons. Ils sont inoffensifs, sauf pour les personnes qui y sont allergiques (MEB, cliché artificiellement coloré).



▲ Les araignées qui tissent des toiles sont habituellement plus actives le jour.

aux femelles qu'ils courtisent. Plusieurs petites araignées propulsent leur soie dans les airs pour être transportées par le vent.

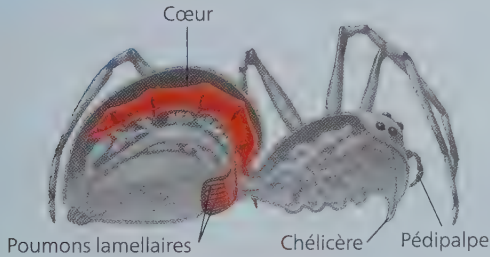
### Les myriapodes

Les millipèdes et les centipèdes appartiennent au clade des myriapodes (figure 33.35). Tous les myriapodes modernes sont terrestres. Leur tête porte une paire d'antennes et trois paires de pièces buccales, dont les mandibules.

Les millipèdes possèdent un grand nombre de pattes (jusqu'à 80), ce qui est tout de même beaucoup moins que les mille que leur nom évoque ! Chaque segment de leur tronc est formé de deux segments fusionnés et est muni de deux paires de pattes (voir la figure 33.35a). Les millipèdes se nourrissent de feuilles en décomposition et d'autres débris végétaux ; ils s'enroulent sur eux-mêmes dès qu'ils perçoivent une menace. Ils comptent probablement parmi les premiers animaux terrestres : ils vivaient sur les mousses et les premières plantes vasculaires.

Contrairement aux millipèdes, les centipèdes sont carnivores. Chaque segment du tronc possède une paire de pattes locomotrices (voir la figure 33.35b). Les centipèdes utilisent des crochets à venin (les forcipules) situés sur le premier segment du tronc, juste derrière la tête, pour paralyser leur proie et se défendre.

▼ Figure 33.34 Les poumons lamellaires.



▼ Figure 33.35 Les myriapodes.



(a) Millipède



(b) Centipède

### Les pancrustacés

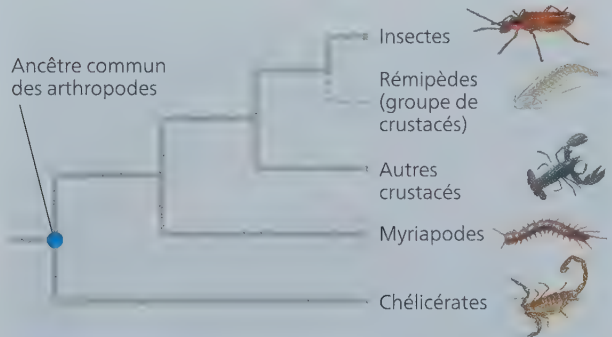
Selon plusieurs articles publiés récemment, dont un portant sur une étude phylogénomique réalisée en 2010, des données démontrent que les insectes terrestres sont plus étroitement apparentés aux homards et aux autres crustacés qu'ils ne le sont aux myriapodes (millipèdes et centipèdes) que nous venons tout juste de décrire. Des études laissent également supposer que les crustacés constituent un groupe diversifié paraphylétique : certaines lignées de crustacés sont plus étroitement apparentées aux insectes qu'ils ne le sont aux autres crustacés (figure 33.36). Cependant, les insectes et les crustacés forment ensemble le clade des pancrustacés (du grec *pan*, « tous »), ainsi nommé par les taxonomistes. Nous décrivons ci-dessous les crustacés et les insectes, tous membres du clade des pancrustacés.

**Les crustacés** Les crustacés (crabes, homards, crevettes, balanes et plusieurs autres) vivent dans divers milieux marins, dulcicoles et terrestres. De nombreux crustacés possèdent des appendices très spécialisés. Ainsi, les homards et les écrevisses sont pourvus d'un ensemble d'appendices en nombre pair (voir la figure 33.31). Ceux qui sont situés le plus en avant forment deux paires d'antennes ; les crustacés sont les seuls arthropodes à en posséder deux paires. Trois paires d'appendices ou plus forment des pièces buccales, notamment des mandibules rigides. Les pattes (de cinq à sept paires) émergent du thorax. De plus, contrairement à leurs parents terrestres, les insectes et certains crustacés portent des appendices sur la partie postgénitale de leur corps, communément qualifiée de « queue ».

Les petits crustacés effectuent leurs échanges gazeux et excrètent les déchets azotés par diffusion à travers les régions minces de leur cuticule. Quant aux plus grands, ils sont dotés de branchies. Une paire de glandes maintient l'équilibre salin de l'hémolymphe.

Les individus sont unisexués chez la plupart des espèces. Pendant la copulation, le homard et l'écrevisse mâles utilisent une paire d'appendices spécialisés pour transférer le sperme dans le pore reproducteur (gonopore) de la femelle. La plupart des crustacés aquatiques passent par un ou plusieurs stades larvaires avant de devenir adultes.

▼ Figure 33.36 Position phylogénétique des insectes. Selon des données récentes, les insectes sont apparentés à certaines lignées de crustacés aquatiques. Les rémipèdes sont l'un des nombreux groupes de ces crustacés qui pourraient constituer le groupe frère des insectes.



**FAITES UN DESSIN** ► Encerclez les éléments de cet arbre qui appartiennent au clade des pancrustacés.

Les *isopodes* constituent un des groupes de crustacés les plus nombreux, car ils comptent plus de 11 000 espèces, qui incluent des espèces terrestres, dulcicoles et marines. Certains d'entre eux vivent dans le fond des océans. Parmi les isopodes terrestres se trouvent les cloportes, qui vivent souvent dans les endroits humides, par exemple sous les bûches et dans les feuilles.

Les homards, les écrevisses, les crabes et les crevettes sont tous des crustacés relativement gros appartenant à l'ordre des *décapodes*, des animaux à 10 pattes (**figure 33.37**). Leur exosquelette, ou cuticule, est calcifié par l'imprégnation de sels de calcaire ( $\text{CaCO}_3$ ). La section qui couvre la partie dorsale du céphalothorax forme un bouclier portant le nom de carapace. La majorité des décapodes vivent en milieu marin, mais les écrevisses vivent en eau douce, et certains crabes des tropiques, sur la terre ferme.

Une grande quantité de petits crustacés sont d'importants membres des communautés planctoniques marines et dulcicoles. Ils comprennent diverses espèces de *copépodes* (du grec, *kope*, « rame », et *podos*, « pied »), l'un des groupes d'animaux les plus nombreux. Certains copépodes brouteurs se nourrissent d'algues, alors que d'autres sont prédateurs et mangent de petits animaux (y compris des copépodes plus petits). Les copépodes ne sont dépassés en nombre que par le krill, constitué d'organismes semblables à des crevettes et pouvant atteindre 5 cm de longueur (**figure 33.38**). Principale source alimentaire de plusieurs espèces de baleines (dont le rorqual bleu, le rorqual à bosse et la baleine noire), le krill est aujourd'hui recueilli pour servir de nourriture et d'engrais. Les larves de nombreux crustacés plus gros font aussi partie du plancton.

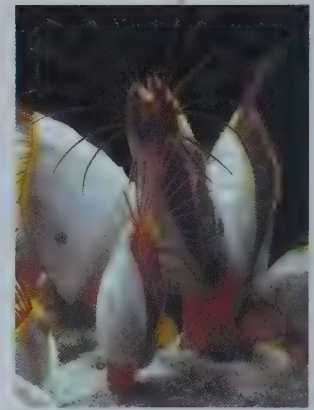
À l'exception de quelques espèces parasites, les *cirripèdes* forment un groupe de crustacés qui sont pour la plupart sessiles et dont certaines parties de la cuticule sont calcifiées (**figure 33.39**). La plupart se fixent aux rochers, aux coques des bateaux, aux pilotis et à d'autres surfaces immergées. La substance adhésive qu'ils utilisent à cette fin est aussi forte que n'importe quelle colle synthétique. Ces cirripèdes se nourrissent en filtrant leur nourriture à l'aide de leurs appendices. Ce n'est que dans les années 1800 qu'on a constaté que les cirripèdes faisaient partie des crustacés. En effet, des naturalistes ont découvert à cette époque que leurs larves ressemblaient à celles des autres crustacés. Le remarquable mélange de caractères uniques et d'analogies avec les crustacés que présentent les

▼ **Figure 33.37** Un crabe fantôme, un exemple de décapode.

Les crabes fantômes (*Ocypode cordimanus*) vivent sur les rivages sablonneux des océans un peu partout dans le monde. Surtout nocturnes, ils s'abritent dans des terriers pendant le jour.



▲ **Figure 33.38** Le krill. Ces crustacés planctoniques\* (*Euphausia superba*) sont consommés en quantités phénoménales par les baleines.



▲ **Figure 33.39** Les cirripèdes. Les appendices articulés (cirres) émergeant de la coquille de ces cirripèdes servent à capturer des organismes et des particules de matières organiques en suspension dans l'eau.

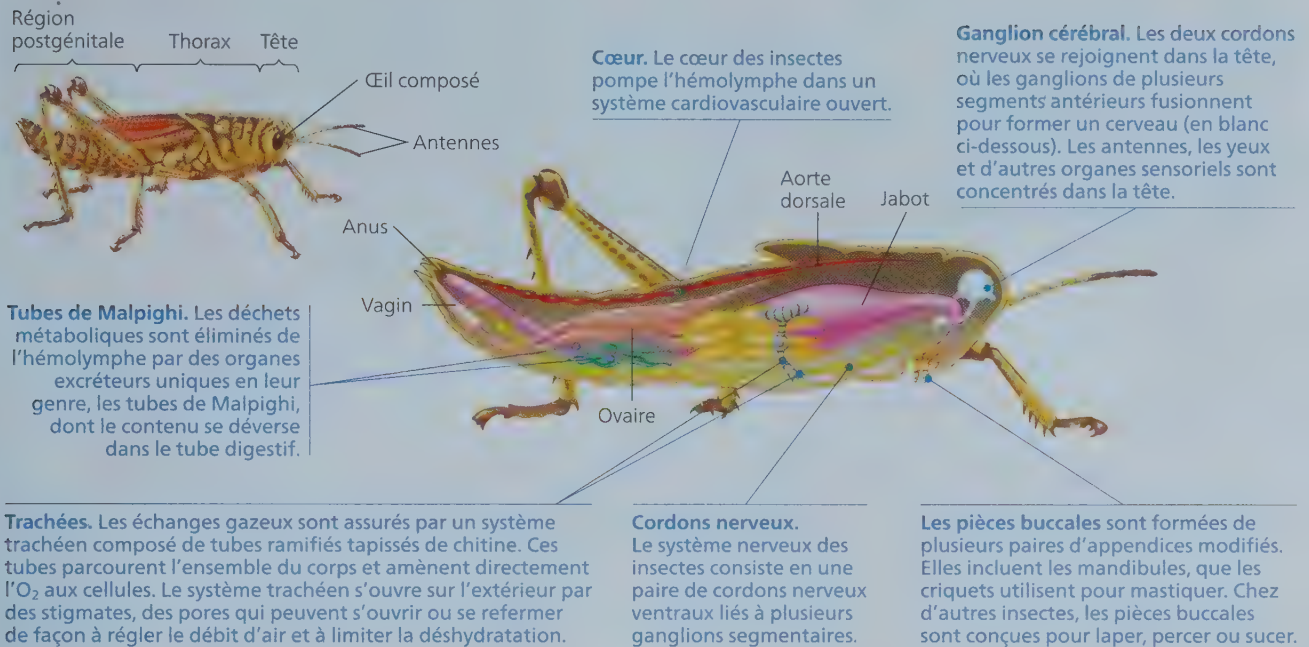
cirripèdes a été une grande inspiration pour Charles Darwin au moment où il a formulé sa théorie de l'évolution.

**Les insectes** Les insectes et leurs parents terrestres munis de six pattes forment le vaste clade des hexapodes ; dans ce chapitre, nous mettrons l'accent sur les insectes puisque, en tant que groupe, ils présentent une diversité d'espèces plus grande que celle de toutes les autres classes combinées. Les insectes ont colonisé presque tous les habitats terrestres, de même que les eaux douces et les airs. Ils sont plus rares dans les habitats marins, où les arthropodes les plus nombreux sont les crustacés. L'intérieur du corps d'un insecte contient plusieurs organes complexes, que la **figure 33.40** met en évidence.

Les plus vieux fossiles d'insectes remontent à quelque 415 millions d'années. Cependant, l'évolution du vol chez les insectes durant le Carbonifère et le Permien (de 359 à 252 millions d'années) a provoqué une explosion de leur diversité. L'animal qui vole peut échapper à ses prédateurs, s'accoupler ou trouver de la nourriture et un nouvel habitat plus rapidement que celui qui rampe. Chez de nombreux insectes, une ou deux paires d'ailes sont fixées à la partie dorsale du thorax. Comme leurs ailes constituent des prolongements de la cuticule et non des appendices, les insectes ont pu voler sans perdre de pattes (**figure 33.41**). En revanche, les vertébrés volants, tels les oiseaux et les chauves-souris, ont transformé l'une de leurs deux paires de pattes en ailes, ce qui rend certaines espèces moins habiles au sol.

Les insectes se sont également multipliés après l'apparition de nouvelles espèces végétales, qui constituaient de nouvelles sources de nourriture. Les mécanismes de spéciation décrits au concept 24.2 permettent d'imaginer qu'une population d'insectes qui se nourrit d'une nouvelle espèce végétale diverge des autres populations et, ultimement, forme une nouvelle espèce. Par exemple, les insectes ont connu une nouvelle période de radiation adaptative à l'apparition des gymnospermes et d'autres plantes du Carbonifère, dont ils ont pu se nourrir grâce à certains modes d'alimentation spécialisés, comme l'indiquent

▼ **Figure 33.40** L'anatomie d'un criquet (insecte). Le corps des insectes (du latin *insectus*, «divisé en parties») se compose de trois régions: la tête, le thorax et la région postgénéitale. La segmentation est apparente sur le thorax (3 segments) et la région postgénéitale (11 segments plus ou moins fusionnés), mais les 6 segments de la tête sont totalement fusionnés.



▼ **Figure 33.41** Une coccinelle en vol.



les pièces buccales fossiles. Plus tard, la diversification des plantes à fleurs pendant le Crétacé (il y a environ 100 millions d'années) semble avoir fortement accentué la diversité des insectes. Bien que cette diversité, tout comme celle des végétaux, ait diminué pendant l'extinction massive du Crétacé, les deux groupes se sont rattrapés au cours des 66 millions d'années qui ont suivi. La diversification accrue d'un embranchement particulier d'insectes a souvent été associée aux radiations des plantes à fleurs dont ceux-ci se nourrissaient.

Un grand nombre d'insectes se métamorphosent au cours de leur développement. Les sauterelles et certains individus appartenant à d'autres groupes d'insectes subissent des **métamorphoses incomplètes**. Le corps de l'insecte juvénile (appelé nymphe), bien qu'il soit plus petit, proportionné différemment et sans ailes, ressemble alors à celui d'un adulte. Une succession de mues amène la nymphe à ressembler de plus en plus à l'adulte. À la mue finale, l'insecte acquiert sa taille définitive, des ailes et la maturité sexuelle. Les insectes qui subissent des

**métamorphoses complètes** passent quant à eux par un stade larvaire, qu'on appelle notamment asticot ou chenille, au cours duquel le corps de l'animal juvénile diffère complètement de celui de l'adulte. Le rôle principal de la larve est de manger et de croître, tandis que celui de l'adulte est de trouver un adulte de sexe opposé et de se reproduire. La métamorphose qui se déroule entre le stade larvaire et le stade adulte correspond au stade nymphal, de chrysalide ou de puppe (**figure 33.42**).

La reproduction des insectes est habituellement sexuée et a lieu entre un mâle et une femelle distincts (les insectes ne sont pas hermaphrodites). Les adultes se rencontrent et reconnaissent les membres de leur espèce grâce à des couleurs brillantes (papillons), des sons (grillons) ou des signaux chimiques tels que des phéromones (abeilles). La fécondation est en général interne. Chez la plupart des espèces, le mâle dépose le sperme directement dans le vagin de la femelle pendant la copulation. Mais chez certaines, le mâle dépose le sperme à côté de la femelle, qui le ramasse et l'emmagasine dans un réceptacle interne, la spermathèque, de façon à en posséder suffisamment pour féconder plus d'une ponte. Bon nombre d'insectes ne s'accouplent qu'une fois dans leur vie. Après l'accouplement, la femelle pond ses œufs à même une source d'aliments dont les larves pourront se nourrir dès l'éclosion.

Les insectes sont divisés en 30 ordres, dont 8 sont présentés dans la **figure 33.43**.

Les insectes sont tellement nombreux, divers et répandus qu'ils ont une influence sur tous les organismes terrestres, l'humain compris. Les insectes consomment d'énormes quantités de matières végétales et remplissent des fonctions clés en tant que prédateurs, parasites et décomposeurs. Ils constituent une source alimentaire essentielle pour de plus gros animaux,



▲ **Figure 33.42** La métamorphose d'un papillon, *Danaus plexippus*. (a) La larve (chenille) passe son temps à manger et à croître, muant au fur et à mesure qu'elle grossit. (b) Après plusieurs mues, elle s'enferme dans un cocon et devient une chrysalide. (c) Dans la chrysalide, les tissus larvaires sont détruits. L'adulte se forme par des divisions et des différenciations cellulaires inhibées pendant le stade larvaire. (d) Finalement, l'adulte sort du cocon. (e) L'hémolymphe poussée dans les nervures fait déployer les ailes, puis est évacuée. Les nervures durcissent ensuite à l'air pour servir d'armature aux ailes. L'insecte peut maintenant s'envoler et se reproduire. Il puise une grande partie de son énergie dans les réserves qu'il a emmagasinées au stade larvaire.

notamment les lézards, les rongeurs et les oiseaux. Les humains dépendent de certains insectes comme les abeilles et les mouches pour la pollinisation d'une grande partie de leurs cultures et de leurs vergers. De plus, les peuples de nombreuses régions du monde mangent des insectes, qui constituent une source importante de protéines. Par ailleurs, certains insectes sont des vecteurs de maladies, comme la maladie du sommeil (transmise par la mouche tsé-tsé qui transporte un protiste du genre *Trypanosoma*; voir la figure 28.7) et le paludisme (transmis par des anophèles porteurs du protiste *Plasmodium sp.*; voir les figures 23.18 et 28.16).

Les insectes et les humains entrent parfois en concurrence pour la nourriture. Ainsi, dans certaines régions d'Afrique, des insectes consomment près de 75 % des récoltes. Aux États-Unis, l'épandage sur les cultures de doses massives d'insecticides coûte chaque année des milliards de dollars. Malgré toutes ses tentatives, l'humain ne peut ébranler la suprématie des insectes et des arthropodes en général. Un entomologiste renommé présente le problème de cette façon : « Les insectes n'hériteront pas de la Terre. Ils la possèdent déjà. Il vaudrait donc mieux faire la paix avec les propriétaires. »

indiquent que les annélides font partie du clade des lophotrochozoaires, alors que les arthropodes appartiennent à celui des ecdysozoaires. Pourrait-on tester les hypothèses classique et moléculaire en étudiant l'expression des gènes *Hox* qui dicte la segmentation corporelle (voir le concept 21.6)? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **33.5**

**Les échinodermes et les cordés sont des deutérostomiens**



À première vue, les étoiles de mer, les oursins et les autres échinodermes semblent avoir très peu en commun avec l'embranchement des cordés, qui comprend notamment les

vertébrés, soit les animaux qui possèdent une colonne vertébrale. Les données génétiques indiquent néanmoins que les échinodermes et les cordés sont étroitement liés, et ces deux embranchements appartiennent au clade des deutérostomiens, qui fait lui-même partie des bilatériens. Les échinodermes et les cordés ont par ailleurs en commun des caractéristiques propres au mode de développement des deutérostomiens, par exemple la segmentation radiaire et la formation de l'anus à partir du blastopore (voir la figure 32.10). Cependant, comme nous l'avons vu au concept 32.4, certains embranchements comptent des animaux – notamment des ectoproctes et des brachiopodes – qui présentent des caractéristiques du développement deutérostomien, sans pour autant

RETOUR SUR LE CONCEPT **33.4**

1. En quoi le plan d'organisation corporelle des nématodes diffère-t-il de celui des annélides ?
2. Décrivez deux adaptations à l'origine du foisonnement des insectes sur la terre ferme.
3. **FAITES DES LIENS** ► Selon la conception classique, les annélides et les arthropodes étaient considérés comme des parents proches en raison de la segmentation de leur corps. Or, les séquences d'ADN

# PANORAMA

▼ Figure 33.43

## La diversité des insectes

Il existe plus de 30 ordres d'insectes, mais nous n'en présentons que 8 ci-dessous. Deux ordres d'insectes sans ailes, les archéognathes et les thysanoures (dont le lépisme argenté), ont divergé tôt dans l'histoire évolutive des insectes. Les liens évolutifs entre les autres groupes décrits ici font toujours l'objet de débats; c'est pourquoi nous ne les présentons pas dans l'arbre phylogénétique.

### Les archéognathes (350 espèces)

Ces insectes non ailés vivent sous l'écorce en décomposition et au sein d'autres habitats humides et sombres, comme un couvert de feuilles mortes, le compost et les crevasses rocheuses. Ils se nourrissent d'algues, de débris végétaux et de lichens.

### Les thysanoures (lépismes; 450 espèces)

Ces petits insectes sans ailes ont un corps aplati et des yeux réduits. Ils vivent dans les couvertures de feuilles mortes ou sous l'écorce des arbres. Ils peuvent aussi devenir nuisibles en infestant des bâtiments.

### Les insectes ailés (plusieurs ordres, dont six sont présentés ci-dessous)

#### Métamorphose complète

#### Les coléoptères (350 000 espèces)

Les coléoptères, dont fait partie ce charançon (*Rhinastus lateris*) mâle, constituent l'ordre d'insectes le plus diversifié. Ils ont deux paires d'ailes: les ailes antérieures sont épaisses et cornées, et les ailes postérieures sont membraneuses. Leur exosquelette est dur et coriace; leurs pièces buccales sont conçues pour broyer et mastiquer.

#### Les diptères (151 000 espèces)

Les diptères ont une seule paire d'ailes; leur seconde paire s'est transformée en des organes stabilisateurs appelés balanciers. Leur appareil buccal est de type suceur, piqueur ou lécheur. Les mouches et les moustiques comptent parmi les mieux connus des diptères, qui sont des charognards, des prédateurs ou des parasites. Comme beaucoup d'autres insectes, cette tachinaire (*Adejeania vexatrix*) et les autres mouches ont des yeux composés qui leur procurent une vue à grand angle incomparable pour la détection des mouvements rapides.

#### Les hyménoptères (125 000 espèces)

La plupart des hyménoptères, dont font partie les fourmis, les abeilles et les guêpes, sont des insectes très sociaux. Ils possèdent deux paires d'ailes membraneuses, une tête mobile et un appareil buccal de type broyeur-suceur. Chez bon nombre d'espèces, les femelles sont pourvues d'un aiguillon postérieur. De nombreuses espèces, dont cette guêpe poliste (*Polistes dominula*), construisent des nids complexes.

#### Les lépidoptères (120 000 espèces)

Les papillons et les phalènes possèdent deux paires d'ailes recouvertes d'écailles minuscules. Pour se nourrir, ils déroulent une longue trompe, ou proboscis, visible dans la photo de ce sphinx colibri (*Macroglossum stellatarum*). Cette phalène tient son nom de son aptitude à voler sur place pendant qu'elle butine une fleur. La plupart des lépidoptères se nourrissent de nectar, mais certaines espèces consomment d'autres substances, dont du sang ou des larmes de certains animaux.

#### Métamorphose incomplète

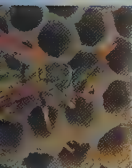
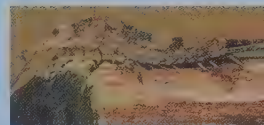
#### Les hémiptères (85 000 espèces)

Les hémiptères comprennent notamment les punaises, telles que les réduves et les pantatomidés. Les hémiptères ont deux paires d'ailes: les antérieures sont partiellement cornées, et les postérieures sont membranées. Leur appareil buccal est de type piqueur suceur. Ils subissent une métamorphose incomplète, comme en témoigne cette photo d'un pantatomidé adulte veillant sur ses petits (nymphe).

#### Les orthoptères (13 000 espèces)



Les criquets, les sauterelles, les grillons et les autres membres de ce groupe sont principalement herbivores. Ils possèdent de puissantes pattes postérieures conçues pour sauter, deux paires d'ailes (une paire d'ailes cornées et une paire d'ailes membraneuses) et un appareil buccal de type piqueur ou broyeur. La tête et les pattes spécialisées de cette sauterelle nommée « diable épineux » (*Panacanthus cuspidatus*) servent à dissuader les importuns. En courtisant les femelles, les orthoptères mâles émettent souvent des sons en frottant ensemble des parties de leur corps, par exemple les crêtes de leurs pattes postérieures.



faire partie du clade des deutérostomiens. Malgré son nom, ce clade est délimité avant tout par des ressemblances génétiques et non par des ressemblances au chapitre du développement.

## Les échinodermes

Les étoiles de mer et la plupart des autres **échinodermes** (du grec *ekhinós*, « hérisson », et *derma*, « peau ») sont des animaux marins qui sont sessiles ou se déplacent lentement. Les échinodermes sont des coéломates. Un tégument mince couvre leur squelette constitué de dures plaques calcaires et la majorité d'entre eux portent des épines et des bosses destinées à plusieurs usages. Ils possèdent un **système ambulacraire** (ou aquifère) unique en son genre. Ce système se compose d'un réseau de canaux hydrauliques ramifiés en prolongements érectiles appelés **pièds ambulacraires**. Ce réseau est rempli d'un liquide dont la pression osmotique est supérieure à celle de l'eau de mer, ce qui assure une entrée d'eau continue dans les canaux et maintient la pression constante dans le réseau. Les pieds ambulacraires servent à la locomotion et à la capture des proies (**figure 33.44**). Chez les échinodermes, les mâles et les femelles libèrent leurs gamètes dans la mer.

Les échinodermes sont issus d'ancêtres à symétrie bilatérale. À première vue, la majorité d'entre eux semblent toutefois

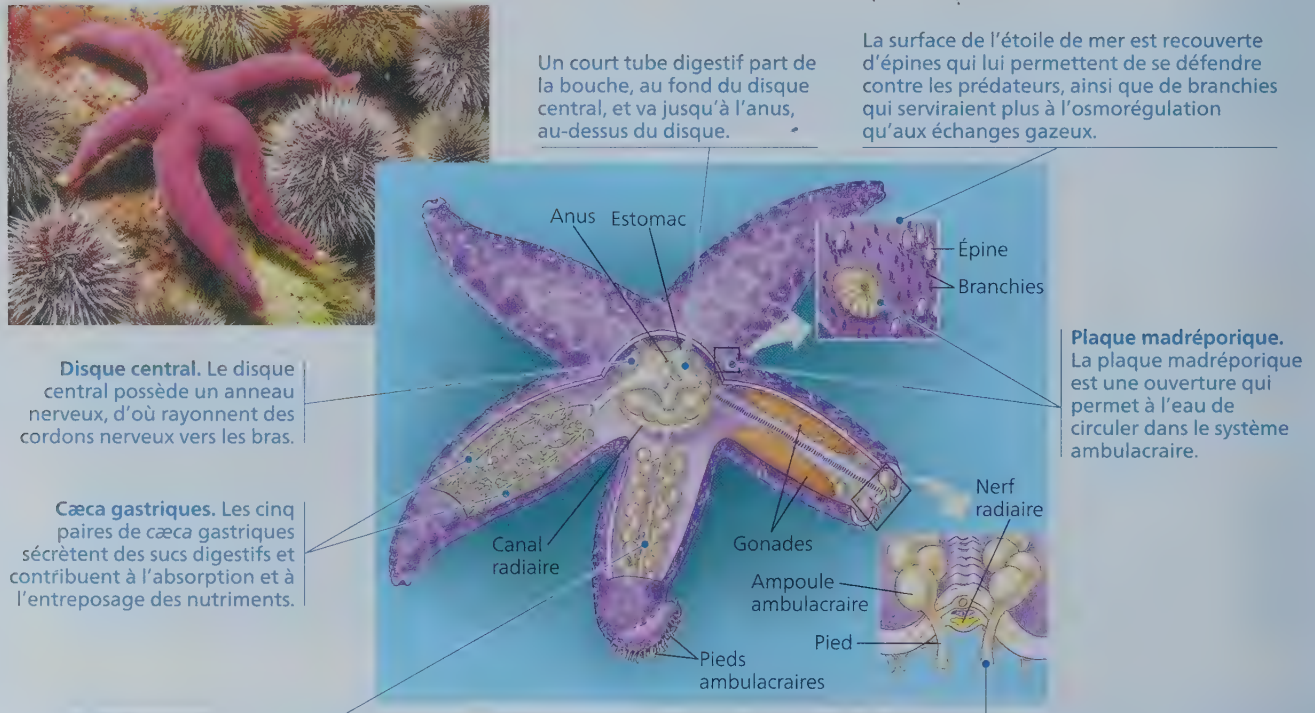
présenter une symétrie radiaire. La plupart des échinodermes adultes possèdent une région centrale d'où rayonnent les parties internes et externes, formant souvent cinq bras. Or, au stade larvaire, les échinodermes présentent une symétrie bilatérale. De plus, même à maturité, les échinodermes adultes ne sont pas parfaitement radiaires. Par exemple, l'ouverture (la plaque madréporique) du système ambulacraire de l'étoile de mer n'est pas située au centre, mais sur un côté de l'animal.

Les échinodermes vivant de nos jours sont divisés en cinq clades.

### Les astérides : étoiles de mer et concentricycloïdés

Les étoiles de mer possèdent un disque central d'où rayonnent de multiples bras (jusqu'à une cinquantaine). La face inférieure des bras porte des pieds ambulacraires. Une combinaison d'actions musculaires et chimiques permet aux pieds ambulacraires de se fixer à un substrat ou de s'en détacher. L'étoile de mer adhère ainsi fermement aux rochers et se déplace lentement le long des parois. Ses pieds s'étendent, s'agrippent, se contractent et se relâchent, pour ensuite recommencer. Bien que la base de chaque pied soit munie d'un disque ressemblant à une ventouse, l'effet adhésif est causé par des substances chimiques adhésives et non par la succion (voir la figure 33.44).

▼ **Figure 33.44** L'anatomie de l'étoile de mer (embranchement des échinodermes).



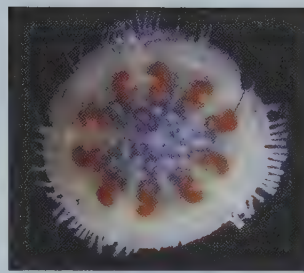
**Canal radiaire.** Le système ambulacraire consiste en un anneau rempli de liquide d'où rayonnent cinq canaux radiaires dans des sillons situés le long des bras. Chaque canal radiaire se ramifie en centaines de pieds ambulacraires, tubes creux et musculaires à l'intérieur desquels se trouve du liquide qui circule dans tout le système.

**Pied ambulacraire.** Chaque pied ambulacraire est composé d'une vésicule appelée ampoule ambulacraire et d'une extrémité munie d'une ventouse. Sur les surfaces dures, ces pieds permettent la locomotion de la façon suivante: lorsque l'ampoule se comprime, elle expulse l'eau contenue dans le pied et entre en contact avec le substrat. Des substances adhésives sont alors sécrétées par la base du pied, pour le faire adhérer au substrat. Le pied se détache sous l'action de substances antiadhérentes sécrétées ensuite et de la contraction des muscles qui renvoient l'eau dans l'ampoule. Le pied se raccourcit alors et se replie. L'étoile de mer laisse sur son passage une « empreinte » visible formée par les substances adhésives restées sur le substrat.

L'étoile de mer utilise aussi ses pieds ambulacraires pour capturer ses proies, par exemple une palourde ou une huître. Elle commence par entourer la coquille fermée avec ses bras, puis s'y accroche fermement avec les ventouses de ses pieds ambulacraires. Ses systèmes musculaire et ambulacraire font contracter ses pieds, ce qui crée une traction suffisante pour entrouvrir la coquille de sa proie. L'étoile de mer dévagine alors une partie de son estomac par la bouche et l'introduit entre les valves du mollusque. Son tube digestif sécrète ensuite des sucs qui amorcent la digestion du corps de sa proie, qui est toujours à l'intérieur de sa coquille. Une fois l'opération terminée, l'estomac réintègre le corps de l'étoile de mer, pour finir la digestion du corps du mollusque (maintenant liquéfié). Cette aptitude à la digestion extracorporelle permet à l'étoile de mer de consommer des bivalves et d'autres proies dont la taille excède celle de sa bouche.

Les étoiles de mer et certains autres échinodermes possèdent une grande capacité de régénération. Les étoiles de mer peuvent régénérer des bras perdus, mais le processus est très lent. Il existe même un genre (*Linckia*) capable de reconstituer un corps entier à partir d'un seul bras, pourvu qu'une partie du disque central y soit encore attachée.

Le clade des astérides comprend aussi un petit groupe d'espèces dépourvues de bras, les concentricycloïdés. Ce groupe ne compte que trois espèces connues à ce jour, et toutes vivent sur des troncs d'arbres submergés. Leur corps est discoïde et présente cinq parties symétriques. Ces animaux mesurent moins de 1 cm de diamètre (figure 33.45). Le pourtour de leur corps est garni de petites épines. Les concentricycloïdés absorbent les nutriments par la membrane qui entoure leur corps.



◀ **Figure 33.45**  
Un concentricycloïde  
(clade des astérides).



▲ **Figure 33.46** Une ophiure (clade des ophiurides).

### Les ophiurides

Les ophiures ont un disque central distinct des bras, qui sont longs et flexibles (figure 33.46). Elles se déplacent principalement en exécutant des mouvements ondulatoires avec leurs bras. Leurs pieds ambulacraires ne possèdent pas de ventouses, mais sécrètent les mêmes substances chimiques adhésives que les étoiles de mer. Elles peuvent donc, comme elles et d'autres échinodermes, utiliser leurs pieds pour agripper le substrat. Certaines espèces sont suspensivores, alors que d'autres sont des prédateurs ou des nécrophages.

### Les échinoïdes: oursins et dollars des sables

Les oursins et les dollars des sables ne possèdent pas de bras, mais plutôt cinq groupes de pieds ambulacraires disposés en rayons qui leur permettent de se déplacer lentement. Afin de faciliter leurs déplacements et leur protection, ces échinodermes utilisent aussi leurs muscles pour faire pivoter leurs longues épines (figure 33.47). Chez les oursins, la bouche est située sur la face inférieure et comporte un anneau de structures très complexes ressemblant à des mâchoires. Les oursins peuvent ainsi manger des algues marines et d'autres aliments. Les oursins sont sphériques, et les dollars des sables sont discoïdes.

### Les crinoïdes: lis de mer et comatules

Les lis de mer vivent attachés à un substrat par des pédoncules. Les comatules rampent grâce à leurs longs bras flexibles. Les lis de mer et les comatules sont suspensivores. Les bras encerclent la bouche qui pointe vers le haut, à l'opposé du substrat



▲ **Figure 33.47** Un oursin (clade des échinoïdes).

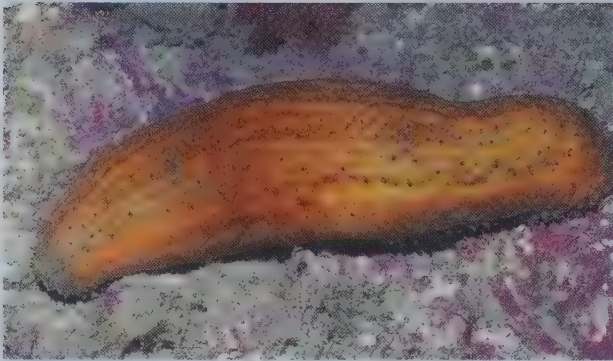
(figure 33.48). Le clade des crinoïdes est ancien et a peu évolué. D'ailleurs, les lis de mer fossilisés datant de 500 millions d'années ressemblent étroitement aux membres actuels de ce clade.

### Les holothuroïdes: concombres de mer

À première vue, les concombres de mer ne ressemblent pas beaucoup aux autres échinodermes. Leur endosquelette intradermique est réduit à de minuscules spicules (bâtonnets) éparés. De plus, ils ont une forme allongée dans l'axe antérieur-postérieur, d'où leur nom de concombres (figure 33.49). Cette caractéristique contribue à camoufler leur parenté avec les étoiles de mer et les oursins. Toutefois, un examen attentif révèle cinq groupes de pieds ambulacraires disposés en rayons,



▲ **Figure 33.48** Un comatule (clade des crinoïdes).



▲ **Figure 33.49** Un concombre de mer (clade des holothuroïdes).

tout comme chez d'autres échinodermes. Certains de ceux-ci, qui ceignent la bouche, sont des tentacules qui permettent à l'animal de se nourrir.

## Les cordés

L'embranchement des cordés contient deux groupes primitifs d'invertébrés, les urocordés et les céphalocordés, et le groupe des vertébrés. Les cordés sont des coelomates à symétrie bilatérale et leur corps est segmenté. Bien qu'il existe un lien étroit entre les échinodermes et les cordés, on ne doit pas en déduire qu'un embranchement est l'ancêtre de l'autre, car ils ont en effet évolué en tant qu'embranchements distincts durant plus de 500 millions d'années. Nous étudierons au chapitre 34 la phylogénèse des cordés, plus particulièrement l'évolution des vertébrés.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 33.5

1. Comment les pieds ambulacraires des étoiles de mer adhèrent-ils au substrat ?
2. **ET SI ?** ► On utilise couramment *Drosophila melanogaster*, un insecte, et *Caenorhabditis elegans*, un nématode, comme organismes modèles. Ces espèces constituent-elles des invertébrés appropriés pour formuler des inférences au sujet des humains et d'autres vertébrés ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► Décrivez en quoi les caractéristiques et la diversité des échinodermes illustrent l'unité du vivant en même temps que sa diversité, et l'harmonie entre les organismes et leur environnement (voir le concept 22.2).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.












# RÉVISION DU CHAPITRE 33



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

## Résumé des concepts clés

Ce tableau récapitule les embranchements des animaux que nous avons abordés dans ce chapitre.

Concept clé		Embranchement	Description
<b>CONCEPT 33.1</b> <b>Les éponges sont des animaux primitifs dépourvus de vrais tissus (p. 757 et 758)</b> ? Puisqu'elles sont dépourvues de tissus et d'organes, comment les éponges accomplissent-elles des activités comme les échanges gazeux, le transport de la nourriture et l'expulsion des excréments ?		Porifères (éponges)	 Absence de vrais tissus. Présence de choanocytes (cellules à collerette flagellées uniques ingérant des bactéries et de petites particules de nourriture).
<b>CONCEPT 33.2</b> <b>Les cnidaires constituent un embranchement ancestral des eumétazoaires (p. 758 à 761)</b> ? Décrivez le plan d'organisation corporelle des cnidaires et ses deux grandes variations.		Cnidaires (hydres, méduses, anémones de mer, coraux)	 Des cellules spécialisées (cnidocytes) contiennent des structures urticantes uniques (nématocystes). Diploblastiques. Symétrie radiaire. Cavité gastrovasculaire (compartiment digestif muni d'une seule ouverture).
<b>CONCEPT 33.3</b> <b>Les lophotrochozoaires, un clade créé grâce aux données moléculaires, présentent la plus grande variété sur le plan de la morphologie (p. 761 à 772)</b> ? Les lophotrochozoaires présentent-ils des caractéristiques morphologiques propres à tous les membres du clade ? Expliquez votre réponse.	Métazoaires Eumétazoaires	Bilatériens Lophotrochozoaires	Plathelminthes (planaires, ténias)  Acéломates au corps aplati dorso-ventralement. Cavité gastrovasculaire ou absence de structures liées à la digestion.
Syndermés (rotifères et acanthocéphales)  Pseudocéломates. Les rotifères sont pourvus d'un tube digestif avec bouche et anus et d'une mâchoire. Les acanthocéphales sont des parasites des vertébrés.			
Lophophoriens : ectoproctes, brachiopodes  Céломates munis d'un lophophore (structure de nutrition bordée de tentacules ciliés).			
Mollusques (palourdes, escargots, pieuvres)  Céломates composés de trois parties : pied musculieux, masse viscérale et manteau. Céloème réduit. Chez la plupart, coquille rigide faite de calcaire.			
Annélides (lombrics, néréides)  Céломates segmentés munis de cloisons et d'organes internes (à l'exception du tube digestif, non segmenté) dont certains se trouvent dans chaque segment.			
<b>CONCEPT 33.4</b> <b>Le groupe des ecdysozoaires est celui qui compte la plus grande variété d'espèces (p. 773 à 780)</b> ? Décrivez les rôles écologiques des nématodes et des arthropodes.		Ecdysozoaires	Nématodes (ascaris, trichines)  Pseudocéломates cylindriques, aux extrémités fuselées. Absence de système cardiovasculaire. Muent en grandissant.
	Arthropodes (araignées, centipèdes, crustacés et insectes)  Céломates segmentés aux appendices articulés. Exosquelette fait de protéines et de chitine.		
<b>CONCEPT 33.5</b> <b>Les échinodermes et les cordés sont des deutérostomiens (p. 780 à 784)</b> ? Vous avez lu plus tôt que les échinodermes et les cordés sont des parents proches et qu'ils ont évolué de façon distincte pendant plus de 500 millions d'années. Expliquez comment ces deux énoncés peuvent être justes.		Deutérostomiens	Échinodermes (étoiles de mer, oursins)  Céломates à symétrie radiaire secondaire (larves à symétrie bilatérale et adultes à symétrie radiaire). Système ambulacraire unique. Endosquelette.
	Cordés (urocordés, céphalocordés, vertébrés)  Céломates pourvus d'une notocorde, d'un tube neural dorsal creux, de fentes branchiales et d'une queue postnatale musculieuse (voir le chapitre 34).		

# Évaluation

## NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Qu'est-ce que l'escargot terrestre, la palourde et la pieuvre ont en commun ?
  - a) Un manteau.
  - b) Une radula.
  - c) Des branchies.
  - d) Une céphalisation distincte.
2. Quel embranchement se caractérise par des animaux au corps segmenté ?
  - a) Les cnidaires.
  - b) Les plathelminthes.
  - c) Les arthropodes.
  - d) Les mollusques.
3. Le système ambulacraire des échinodermes :
  - a) fonctionne comme un système cardiovasculaire qui distribue les nutriments aux cellules.
  - b) sert à la locomotion et à la capture des proies.
  - c) est à symétrie bilatérale, même si l'animal adulte présente une symétrie radiaire.
  - d) déplace l'eau à travers le corps de l'animal dans le but de la filtrer.
4. Parmi les associations suivantes entre un embranchement et ses caractéristiques, laquelle est *inexacte* ?
  - a) Échinodermes : symétrie bilatérale au stade larvaire, coelomates.
  - b) Nématodes : vers ronds, pseudocoelomates.
  - c) Plathelminthes : vers plats, cavité gastrovasculaire, acelomates.
  - d) Porifères : cavité gastrovasculaire, coelomates.

## NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

5. Dans la figure 33.2, quels clades sont directement issus d'un ancêtre eumétazoaire commun ?
  - a) Les porifères et les cnidaires.
  - b) Les lophotrochozoaires et les ecdysozoaires.
  - c) Les cnidaires et les bilatériens.
  - d) Les deutérostomiens et les bilatériens.

6. **FAITES DES LIENS** ► Présumons que les deux méduses illustrées au stade 4 de la figure 33.8 ont été produites par une colonie de polypes. Revoyez les concepts 12.1 et 13.3 puis, à partir de votre compréhension de la mitose et de la méiose, évaluez si l'énoncé suivant est vrai ou faux. Quelle réponse, parmi celles proposées, est la bonne ?

*Bien que les deux méduses soient génétiquement identiques, les spermatozoïdes produits par l'une seront génétiquement différents des ovules produits par l'autre.*

- a) Faux, les méduses sont génétiquement identiques et leurs gamètes aussi.
- b) Faux, ni les méduses ni leurs gamètes ne sont génétiquement identiques.
- c) Faux, les méduses ne sont pas identiques, mais leurs gamètes, eux, le sont.
- d) Vrai.

*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*