Présentation des panarthropodes

La notion d'arthropode est trop vague et est délaissée en phylogénétique où l'on préfère employer le terme de « panarthropode ». Les **panarthropodes** sont des animaux **eumétazoaires** (animaux complexes) **bilatériens** (à symétrie bilatérale avec présence de faces dorsales, ventrales, antérieures, postérieurs, gauches et droites distinctes) **protostomiens** (avec un mode de développement protostomien) **ecdysozoaires** (avec la présence d'un squelette externe cuticulaire impliquant une croissance par mues). Ils sont segmentés et portent des appendices pairs non jointifs pourvus de griffes à leurs extrémités pour les groupes actuels (certaines espèces disparues ne portaient pas de griffes). Ceux-ci occupaient à l'origine une fonction locomotrice, mais les appendices antérieurs sont parfois modifiés de façon à prélever la nourriture. Ils possèdent également un système circulatoire avec un cœur en situation dorsale et présentant des ostioles latéraux (sauf pour les tardigrades mais il s'agit d'une perte secondaire). La cavité générale du corps est un hémocoele résultant de la fusion du coelome et du blastopore. Le cerveau s'organise généralement en 3 ou 4 ganglions. Ainsi, un protocérébron innerve les yeux, un ou deux ganglion(s) innerve(nt) les appendices antennaires, et un dernier ganglion nommé tritocérébron entoure l'œsophage. La bouche est en situation terminale (comme chez tous les ecdysozoaires). Aujourd'hui, ce groupe rassemble les euarthropodes (principalement les crustacés, les arachnides et les insectes), les tardigrades (les fameux « oursons d'eau » aux capacités de survie fantastiques) et les onychophores (des vers terrestres à pattes griffues).







<^ Quelques ecdysozoaires : un crabe (un panarthropode pancrustacé), un priapulopsis (un sqalidophore priapulien) et un nématode (un vers rond nématoïde). Les ecdysozoaires possèdent une cuticule formant un squelette externe et imposant une croissance par mues (ecdysis - action de muer -donnant des exuvies – mue de l'animal).

Les **tardigrades** sont des animaux microscopiques dont la taille à l'âge adulte varie de 50 µm à 1,2 mm. Ils se caractérisent notamment par la perte de la région centrale du corps correspondant au thorax et à la majeur partie de l'abdomen des insectes. Ils ont donc perdu les gènes HOX impliqués dans le développement des segments absents chez les tardigrades. C'est pourquoi leurs gènes HOX se retrouve au nombre de 5 au lieu d'une dizaine chez les autres arthropodes. Leurs 4 segments et leur tête correspondent à la tête et à la fin de l'abdomen des insectes, et les trois premiers segments étant homologues à la tête des onychophores. Ils possèdent également une paire d'organes photorécepteurs à la structure particulière. Une autre synapomorphie est la présence d'un connectif qui unit les lobes du protocérébron au premier ganglion ventrale. Ils possèdent deux stylets buccaux permettant leur de percer les cellules des végétaux, de vers nématodes ou de rotifères afin de se nourrir de leur contenu. La métamérisation de leur système nerveux laisse penser que les tardigrades étaient à l'origine constitués de 5 segments, le plus antérieur ayant par la suite fusionné avec la tête. C'est pourquoi les scientifiques pensent que les deux stylets buccaux perforateurs seraient les griffes modifiées de ce segment. Les tardigrades possèdent un corps trapu et cylindrique muni de 4 paires de pattes courtes munies de griffes de forme et de nombre variable. Leur tête est directement attachée au corps sans cou. Cette allure fait penser à celle d'un ours d'ou leur surnom anglais « water bear » (ourson d'eau en français). Ils présentent une cuticule complexe de chitine, de protéines et de mucopolysaccharides. Cette cuticule peu former de plaques dorsales parfois ornementées d'épines ou de cirres. Il y a absence d'organes circulatoire et respiratoires. Les gaz traversent la surface humide de l'animal et se diffusent dans les tissus. Outre cette simplification, on retrouve aussi un cœlome très réduit chez l'adulte dont la principale cavité corporelle est un pseudocœlome rempli d'un fluide corporel faisant office de squelette hydrostatique. Il est le vestige de la première cavité embryonnaire : le blastocœle. Les tardigrades ne possèdent que des muscles longitudinaux lisses, d'où leur déplacement lent. Leur système digestif s'organise en une bouche pourvue de 2 stylets perforateurs, d'un pharynx musculeux fonctionnant comme une pompe, d'un œsophage, d'un estomac large, d'un rectum court et d'un anus terminal.



^ Un tardigrade vue au microscope optique (face ventrale).

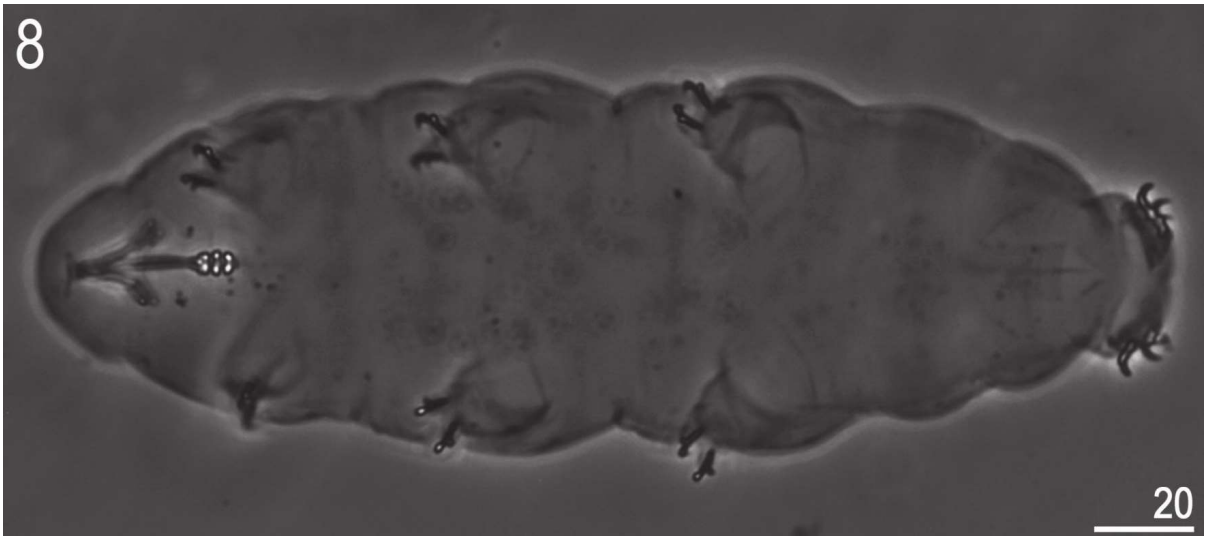
Les tardigrades ont colonisés une grande partie de la planète de l'Himalaya (6 000 mètres d'altitude) aux fonds océaniques (4 000 mètres de profondeur). Ils vivent dans de nombreux milieux différents : fond marin dans les interstices des sédiments dans la zone de balancement des marées jusqu'aux eaux profondes (parfois atteignant une population de 25 000 individus par litre) ; eau douce à la surface des algues, de la boue fine et à la lisière des mousses des lacs ; enfin, plus de 100 espèces sont terrestres vivant dans les milieux humides comprenant les interstices du sol et l'eau retenue par les feuilles de divers végétaux dont notamment les mousses et des hépatiques. Leur régime alimentaire est soit végétariens (se nourrissant du contenu des cellules végétales), soit carnivores/omnivores (attaquant vers nématodes et rotifères et présentant une bouche terminale), soit détritivores (se nourrissant de détritus et de particules organiques présents dans l'humus ou du sédiment). Ils ne possèdent qu'une seule gonade dorsale et les sexes sont séparés. La fécondation peu être externe ou interne selon les espèces. Étant ovipares, les femelles pondent d'un à une trentaine d'œufs pouvant mesurer moins de 0,05 mm. Lorsqu'ils sont exposés à des conditions défavorables, les œufs peuvent être résistant présentant une paroi épaisse. Sinon, ils possèdent une paroi mince avec une surface collante et la larve se développe immédiatement. Lors de la fécondation externe qui a lieux juste après la mue de la femelle, celle-ci grade ses œufs dans la partie externe de sa cuticule. Le mâle s'enroule autour d'une extrémité de sa partenaire et celle-ci stimule l'abdomen du géniteur afin d'obtenir l'éjaculation. Cette dernière s'effectue au sein de la couche externe de la cuticule de la femelle fécondant les œufs que la mère garde jusqu'à l'éclosion des larves. Elles présentent un développement direct sans phase larvaire. Certaines espèces sont parthénogénétiques (soit l'adoption temporaire d'un mode de reproduction asexué).



^ Un tardigrade vue de face au microscope électronique (image colorisées artificiellement).

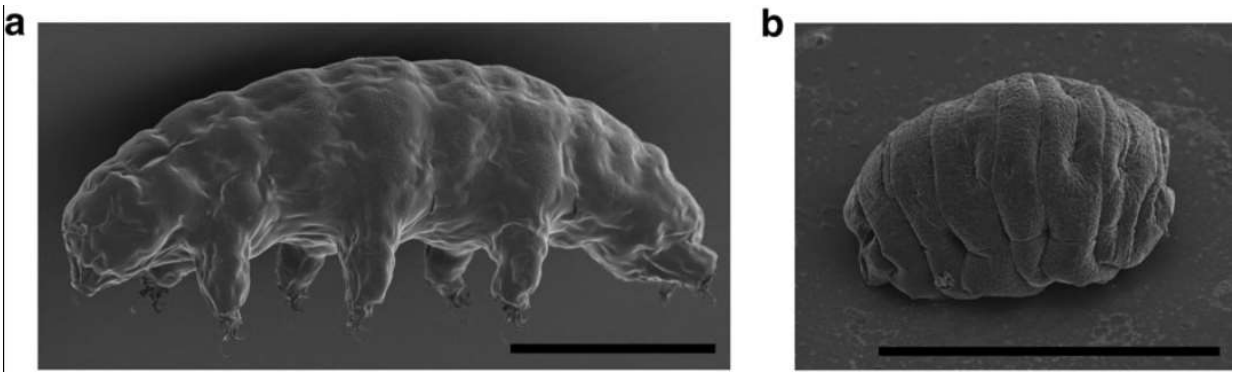
Les tardigrades possèdent d'impressionnantes capacités leurs permettant de résister à de nombreuses conditions extrêmes. La colonisation de milieux tel les glaces de l'Himalaya ou du Groenland est alors possible pour les oursons d'eau qui peuvent poursuivre leurs activités bien en-dessous de 0 °C malgré qu'ils soient des animaux à sang froid (leur température corporelle est à peu près égale à celle du milieu dans lequel ils se trouvent). Voici un aperçu des conditions extrêmes aux quelles les tardigrades peuvent survivre : résistance aux températures extrêmes (de – 272,8 °C à + 151 °C), à la

déshydratation extrême (dessiccation), aux pressions extrêmes (de 0 - vide spatiale - à 1 200 atmosphères), aux radiations dont notamment aux rayons X avec une dose létale de 5 000 à 6 200 Gy (soit plus de 1 100 fois supérieure à la dose létale humaine), aux produits toxiques, à la salinité, au manque d'oxygène… Ainsi, parmi quelques tardigrades lâchés dans l'espace en 2007, milieu combinant une pression de 0 atmosphères (le vide quasi parfait), une température d'environ – 271 °C (proche du zéro absolu) et soumis aux radiations du soleil (notamment des rayons X), quelques uns ont survécus et se sont « réveillés » une fois replacés dans des conditions favorables.



^ *Minibiotus formosus* vue au microscope optique (face ventrale, échelle : 20 µm).

Ces multiples résistances s'expliquent par différents mécanismes. Par exemple, pour parer à un manque d'oxygène, les tardigrades entrent en anoxybiose. Cette asphyxie à pour conséquence l'arrêt du système de régulation de la quantité d'eau et de la concentration de sels dissous dans les fluides interne de l'animal (ou osmorégulation) qui ne peut pas fonctionner sans oxygène. L'animal vat alors gonfler ne pouvant éliminer l'eau en excès dans sont organisme. Les tardigrades réussissent néanmoins à survivre en anaérobiose donc sans oxygène. Cependant, cet état n'est que passager : au bout de 5 jours, l'individu meurt suite à l'accumulation dans son organisme de déchets et de substances toxiques qu'il ne peut éliminer. Pour résister à une forte salinité (ou halotolérence), ils s'entourent d'un tonnelet (petite boule microscopique de cire) imperméable aux sels ou utilisent l'osmobiose en luttant pour préserver l'eau douce présente dans leurs cellules et qui baigne leur corps. Afin de survivre à la dessiccation, les tardigrades peuvent rentrer en anhydrobiose entrant en état de vie ralentie et faisant passer leur proportion interne d'eau de 80 % à 3 % ! Si l'eau vient à manquer sur de longues périodes, le tardigrade peut demeurer ainsi rétracté et déshydraté durant une dizaine d'années. Cette capacité met en jeu une classe particulière de protéines : les TDP dont la vitrification protège l'organisme. Dans cet état, il résiste aussi à des températures extrêmes autant négatives que positives, mais il reste bien vivant durant cette durée même si son métabolisme est ralenti. La faculté de résister à la déshydratation sévère, qui détruit normalement les tissus mous et peu déchirer l'ADN, pourrait aussi permettre aux tardigrades de résister aux rayons X, qui dégradent également l'ADN. En effet, une des protéines de résistance à la déshydratation nommée Dsup protège également les l'animal des rayons X. Encore mieux : ces protéines semblerait pouvoir protéger les cellules humaines des rayons X à hauteur de 40 % ! Cette découverte pourrait être utile pour des traitements de radiothérapie ou en cas de voyage dans l'espace.

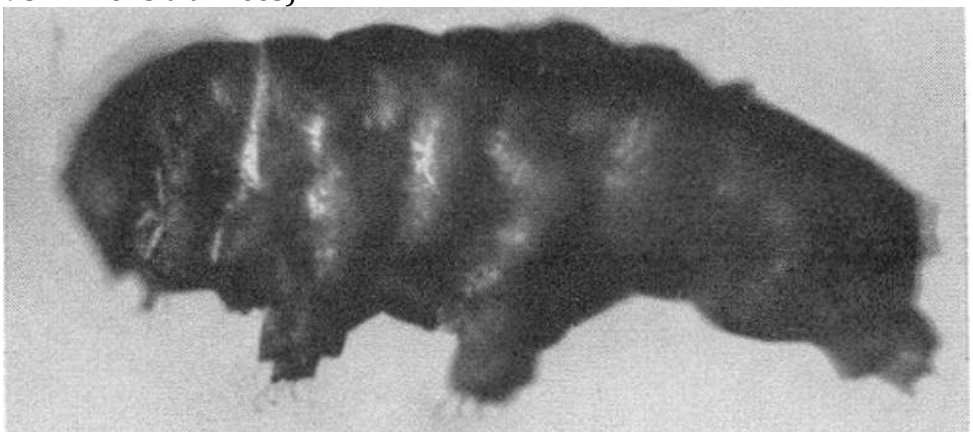


^ Vues au microscope électronique du tardigrade extrémophile *Ramazzottius varieornatus* hydraté (a, tête à gauche) et déshydraté (b). Echelle : 100 µm.

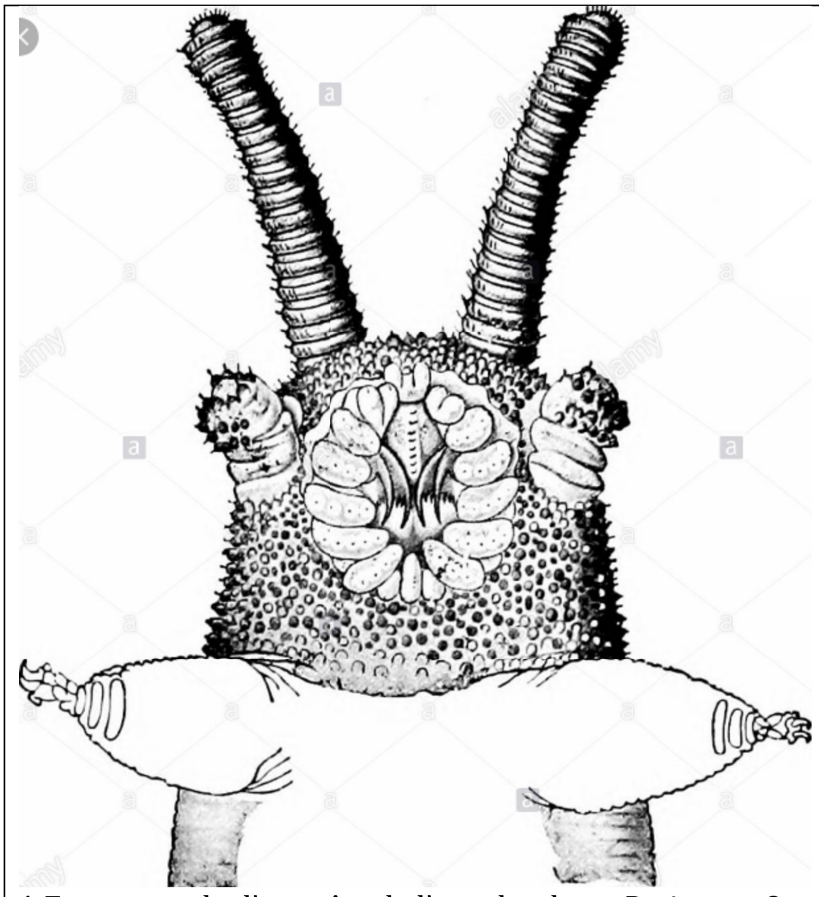
Le mécanisme de résistance absolue des tardigrades est la **cryptobiose**, c'est-à-dire un état dans lequel le métabolisme de l'organisme est complètement à l'arrêt. En cas d'absence prolongée d'eau, de nourriture ou d'exposition à des conditions extrêmes, ces animaux se déshydrates presque complètement (perte de 99 % de leur eau). Cette eau expulsée est remplacée à l'intérieur des cellules par un sucre synthétisé par l'animal nommé tréhalose. Celui ci se comporte comme un antigel et préserve les structures cellulaires. L'animal se rétracte alors au sein de son ancienne cuticule et perd une partie de ses organes internes. Une nouvelle cuticule forme la paroi du kyste : le tardigrade s'est « enkyster ». Lors du retour à des conditions favorables, l'animal se réhydrate et redevient actif au bout de quelques minutes à quelques heures. Leur durée de vie active n'est que de 12 à 14 mois pour les espèces aquatiques, et de 15 à 30 mois pour les espèces terrestres. Cependant, ils peuvent survivre beaucoup plus longtemps grâce à cet état particulier. En laboratoire, le record était de 9 ans en 2015, mais en 2016, des scientifiques japonais ont annoncés avoir réanimé deux tardigrades et un œuf après avoir passé 30,5 ans en cryptobiose à – 20 °C. Alain Couté du Museum national d'histoire naturelle a découvert des tardigrades en état de cryprobiose dans des couches profondes de la banquise du Groenland. Ils ont repris vie alors que la glace qui les emprisonnait a été datée à plus de 2 000 ans ! En fait, nous ne connaissons pas la durée maximale de la cryptobiose des tardigrades qui pourrait être bien plus longue. Selon certains testes en laboratoire, les tardigrades pourraient également résister à de nombreux produits toxiques grâce à une réponse immunitaire nommée « chimiobiose » qui est une réponse cryptobiotique face à de hauts niveaux de toxines environnementales.

<u>NOTE IMPORTANTE :</u> les extraordinaires capacités des tardigrades ne sont pas partagés par tous leurs représentants. En effet, chaque espèce à sa spécialité.

En ce qui concerne la phylogénétique, les 1 157 espèces de tardigrades répertoriées sont réparties en 3 classes. Les fossiles de tardigrades sont rares du fait de l'absence de partie biominéralisées dans leur corps. Le plus ancien fossile de tardigrade est un membre de la classe Eutardigrada : *Beorn leggi* (image ci-dessous). Il a été découvert dans de l'ambre du lac Mantitoba (Canada) et date du début du Crétacé (Cénomanien, - 95 millions d'années).



Les **onychophores** sont des animaux vermiformes présentant de nombreuses pattes annelées et mesurant de 1 à 30 cm de long (5 cm en moyenne). Leur tête comporte 3 segments et présente différents organes spécialisés dans le repérage, la capture et le broyage des proies. Ainsi, sur le premier segment se trouve une paire d'antennes fines et annelées. Elles permettent une perception sensorielle chimique en complément de la paire de petits yeux simples présente à leur base (et parfois absente chez quelques espèces aveugles). Ces antennes ne correspondent probablement pas aux antennes des insectes, mais plutôt à leurs « lèvres » (ou labrum). Les « lèvres » des onychophores (qui ne sont sans doutes pas homologues au labrum des arthropodes) se trouvent du côté abdominal du second segment de la tête. Cette structure est une excroissance musculaire de la gorge. Ces lèvres permettant de gouter la nourriture sont utilisées lors de l'alimentation, ainsi que les mandibules (« mâchoires ») en forme de croissant présentent au fon de la cavité buccale. Celles ci sont fortement durcies et ressemblent aux griffes des pattes. En effet, les mandibules sont homologues aux griffes comme le montre les stades précoces du développement où les appendices de la mâchoire ont une position et une forme similaire à celles des membres suivants. Les mâchoires sont divisées en mandibules internes et externes leur surface concave portant de fins denticules bordant leurs côtés. Le reste de la surface est lisse. Elles se déplacent d'avant en arrière dans un sens longitudinal, déchirant la proie. Enfin, le troisième segment de la tête porte des glandes nommées « glandes à glu ». Plus précisément, il s'agit d'une paire

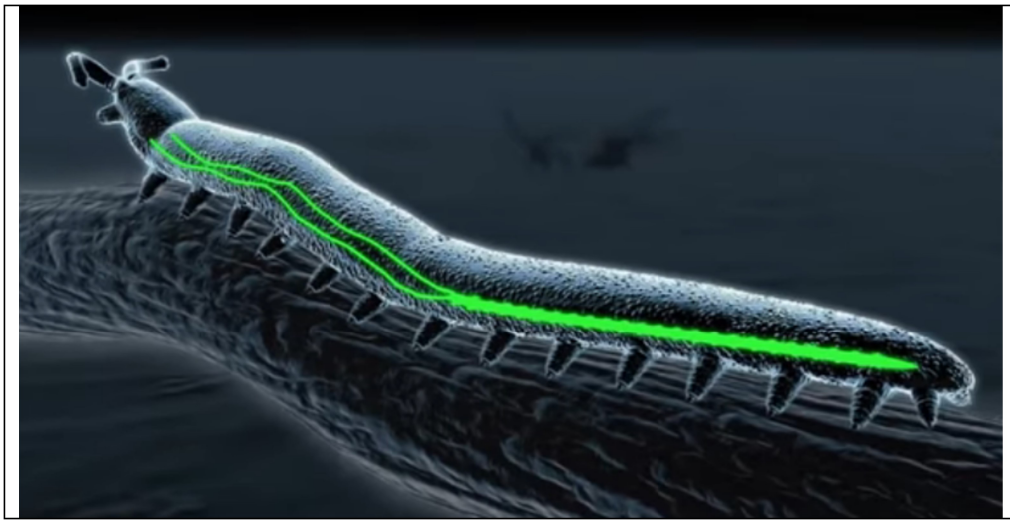


^ Face ventrale d'une tête de l'onychophore *Peripatus*. On voit les antennes (en haut), les glandes à glu (sur les côtés) et la bouche (au centre) équipée de « lèvres » (en périphérie) et de mandibules (à l'intérieur).

d'orifices nommés « papilles orales » situés à gauche et à droite de la bouche. Elles renferment chacune une grosse glande visqueuse fortement ramifiée. Celles ci sécrètent une substance adhésive servant pour la capture de proies piégées dans cette sorte de mucus blanc laiteux. En fait, la substance en question est produite stockée dans une extension intracorporelle de chaque glande : un tube mesurant plus de la moitié de la longueur du corps. Ainsi, la substance représente jusqu'à 11 % du poids de l'organisme. Une réserve épuisée met environ 24 jours à ce reformer. L'intérieur des glandes renferme un système de type seringue qui permet une giclée rapide en utilisant une contraction musculaire lente.

Ainsi, la « glu » est projetée à travers une petite ouverture (de 50 à 200 µm) à une vitesse de 3 à 5 m/s couvrant une distance d'environ 1 cm malgré des records de 15 cm. Lors de la projection, la traversé du liquide dans les glandes élastiques provoque un mouvement oscillatoire de la part de celles-ci (de 30 à 60 Hz). Ce mouvement permet la formation d'un réseau désordonné de « glu » dont les onychophores ne peuvent

contrôler la direction. Egalement utilisée à des fins défensifs, celle ci durcit à l'aire pour se transformer en une gomme élastique et collante. En effet, la Glu se compose de 90 % d'eau, mais les 10 % restant contiennent principalement de protéines (surtout du collagène). Seule 1,3 % du poids de la substance sèche est constitué de sucres (principalement de galactosamine). On y trouve également des éléments libres, des lipides ainsi que le nonylphénol, un tensioactif que seul les onychophores peuvent produire. La composition protéique de la glu explique sa grande résistance à l'étirement et à la traction. En fait, lors de l'éjection, il se forme un réseau de fils d'environ 20 µm de diamètre, avec des gouttelettes de fluide adhésif visqueux. Lors du séchage, les mailles se contractent perdant leur pouvoir collant et devenant cassant. La fonction des lipides et du nonylphénol n'est pas claire : ils pourraient empêcher la glu de coller à l'organisme lorsqu'il est sécrété, ou bien ils pourraient ralentir le temps de séchage. Les glandes à glu semblent être des glandes crurales modifiées (voir page 8). En fait, la paire d'organes particuliers de chacun des trois segments de la tête (antennes, mandibules et papilles orales) ont pour origine évolutive des paires de pattes fortement modifiées.



< Onychophore représenté en 3 D avec les canaux à glu colorés en vert et visible par transparence.

Le corps cuticulé des onychophores est constitué de 14 à 43 segments porteurs de pattes annelées terminées par une paire de griffes rétractables. La cuticule des mandibules et des griffes est distincte de celle du reste du corps. En effet, cette cuticule chitineuse possède une partie interne déshydraté et fortement durcie (offrant une meilleur résistance), et une partie externe ne comptant que deux couches (contre quatre pour le corps). Les griffes sont constituées d'alpha-chitine sclérotisée, renforcées de phénols et de quinones. Leur composition est uniforme à l'exception de la concentration plus élevée en calcium de leur extrémité distal leur conférents une plus grande résistance. Les griffes se composent de 3 éléments imbriqués comme des poupées russes. L'élément le plus externe disparaît lors de l'ecdysis (mue) pour exposé l'élément sous-jacent parfaitement formé et n'as pas besoin de durcir avant utilisation. Sans ce système, l'animal serait incapable de se déplacer avant que ses griffes ne soient durcies. Ce caractère particulier permet d'identifier certains fossiles comme étant des onychophores ou du moins des proches parents (tel *Hallucigenia* et ses sclérites dorsaux composés d'éléments imbriqués –> voir document « origine des panarthropodes 1 (xenusiides et autres) » aux pages 13 et 14).



^ Paire de griffes de *Euperipatoides kanangrensis.*

Les pattes consistent en des appendices pairs en situation latéro-ventrale le long du tronc. Ils sont coniques et creux, leur rigidité ainsi que celle du corps étant fournie par la pression hydrostatique du fluide qu'ils contiennent. Leur mouvement est généralement de type passif résultant de l'étirement et de la contraction du corps entier. Cependant, les pattes possèdent des muscles internes permettant de raccourcir et de plié ces appendices locomoteurs. L'absence d'articulation permet des flexions n'importe où le long des pattes. L'animal repose sur 3 à 6 « coussinets » épineux situés à la base des griffes et autorisant des déplacement sur substrat lisses. Les griffes rétractables à l'extrémité distal des pattes permettent aux onychophores (« porteurs de griffes » en grec) de s'encrer fermement au substrat.



^ *Oroperipatus*, un magnifique onychophore.

Les pattes portent deux types de glandes selon les espèces. Ainsi, tous les onychophores possèdent des glandes crurales situées à l'épaule des pattes et s'étendant dans la cavité corporelle. S'ouvrant vers des petites papilles crurales en forme de bosses, ces glandes sécrètes des phéromones : des molécules ayant le rôle de messager chimique afin de communiquer avec les autres membres de son espèces. Le second type de glande est propre à la famille des peripatidés. Il s'agit des vésicules de Coxal, des poches situées sur la face interne (vers le ventre) des pattes. Ces poches peuvent être retournées et servent sans doute à absorber l'eau. Outre les glandes de la tête et des pattes, la peau de l'animal consiste en une cuticule chitineuse mince, souple et perméable recouverte de papilles (pourvues de soies sensorielles) et d'écailles lui conférant un aspect velouté et irisé. Les onychophores ont une gamme de couleur variée : bleu-noir, gris, orange, vert ou encore blanchâtre. La perméabilité de la cuticule contraint les onychophores à vivre dans des milieux humides pour éviter la déshydratation. La mue à lieu souvent (environ tous les 14 jours). L'ancienne cuticule à la surface interne couverte de motifs hexagonaux laisse place à l'épiderme sous-jacent. Composé de cellules vivantes, celui-ci vat alors sécrété la nouvelle cuticule (qui est dépourvue de cellules vivantes). Sous l'épiderme du tronc se trouve un tissu conjonctif épais formé de trois couches de muscles : une couche externe circulaire, une couche intermédiaire formée de fibres obliques entrelacées, et une couche interne longitudinale. Entre les muscles circulaires et la cuticule se trouve des canaux hémaux formant un système circulatoire sous-cutané.

Les organes baignent dans un liquide sanguin à l'intérieure du pseudocoele (ou hémocoele) du corps. Ce liquide maintient la rigidité relative du corps par sa pression hydrostatique et permet d'alimenter facilement les organes en oxygène et en nutriments. Ce « sang » est incolore et abrite deux type de cellules sanguines (ou hémocytes) : les amibocytes et les néphrocytes. Les premières représentent probablement une protection contre les corps étranger (système immunitaire inné) et jouent un rôle dans la reproduction chez certaines espèces. Les secondes absorbent les toxines ou les convertissent en une forme appropriée à l'élimination par les néphridies (organes ventraux expulsant les toxines par des néphridopores à l'aisselle des pattes et

rejettant une « urine » solide). Le diaphragme est une cloison horizontale divisant le pseudocoele en deux parties : une dorsale (sinus péricardiaque) abritant le cœur, et une partie ventrale (sinus périviscéral) abritant les autres organes. Le diaphragme est perforé en de nombreux endroits afin d'assurer la circulation sanguine entre les deux divisions. Le cœur consiste en un tube creux formé de muscles circulaires traversant le dos de l'animal et possédant deux ouvertures par segment. Les battements cardiaques s'organises en deux phase : le remplissage du sinus péricardiaque de sang par les ouvertures du diaphragme nommées ostia (phase de diastole), et la contraction des muscles éjectant le sang dans le pseudocoele par une ouverture à l'extrémité antérieure du cœur les ostia s'étant fermées (phase de systole). Les mouvements du corps ont également un impacte sur la circulation sanguine. On parle ici de circulation ouverte par l'absence de vaisseaux sanguins (sauf pour les canaux hémaux et la paire d'artères irrigant les antennes).



^ *Eoperipatus totoro* (à gauche). Son nom de genre « *Eoperipatus* » signifie « marcheur de l'aube » et son nom d'espèce « *totoro* » vient de la ressemblance de l'animal avec le chatbus du film d'animation japonais « mon voisin Totoro » (à droite).

Une partie de l'oxygène consommé par l'organisme est absorbé à travers toute la surface perméable du corps (impliquant peut-être les vésicules coxal chez certaines espèces). Cependant, une proportion plus grande d'oxygène est absorbée par les trachées. Elles s'ouvrent par de minuscules pores (les stigmates) regroupés dans des creux de la peau nommés oreillettes. Les trachées se composent d'une membrane très fine à travers laquelle l'oxygène peut facilement se diffuser. Les « faisceaux de trachées » sont en moyenne au nombre de 75 par segment avec une plus forte concentration sur la face dorsale de l'organisme. Contrairement aux euarthropodes, les stigmates restent constamment ouvertes ce qui engendre de fortes pertes en eau : les onychophores sont ainsi restreints aux environnements humides.

La digestion est initiée par les mandibules de la bouche qui découpent mécaniquement la nourriture. De plus, derrière celles-ci se trouvent une paire de glandes salivaires dans la « gorge » (intestin antérieure avant) qui produisent un mucus et des enzymes hydrolytiques. Cette salive se diffuse dans la bouche et aussi hors de celle-ci. Les glandes salivaires ont probablement évoluées à partir de néphridies (organes éliminant les déchets). La gorge est très musculeuse et aspire la nourriture partiellement liquéfiée par l'intermédiaire de « l'œsophage » (intestin antérieure arrière). La fin de la digestion par des enzymes digestives et l'absorption des nutriments dans l'organisme se réalisent dans l'intestin central où les particules de nourriture sont recouverte par une membrane péritrophique à base de mucus protégeant les parois sensibles du tube digestif. Le système digestif s'organise donc en la bouche, l'intestin antérieur recouvert de cuticule avec une partie avant (gorge) et arrière (œsophage), l'intestin central dépourvu de cuticule, l'intestin arrière (« rectum ») avec cuticule et l'anus en situation ventrale à l'extrémité postérieure de l'animal.

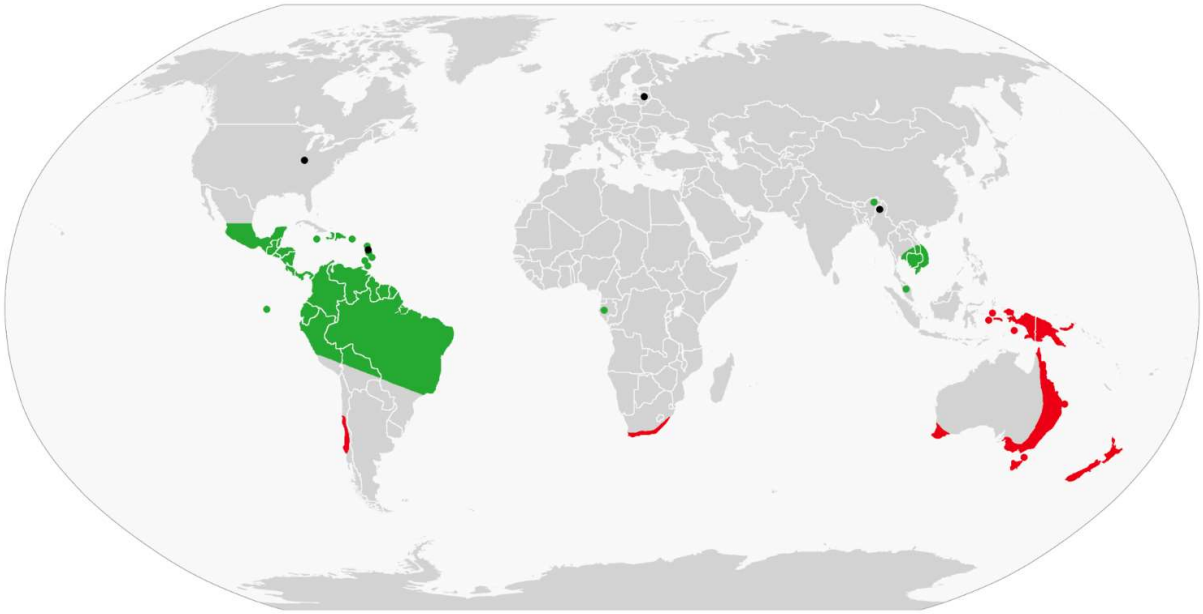
Les onychophores possèdent 3 systèmes sensoriels principaux : les antennes et les « lèvres » (perception chimique), les papilles et soies sensorielles recouvrant le corps (perception mécanique) et les deux yeux (perception visuelle). Les yeux sont simples composés d'une lentille sphérique chitineuse, d'une cornée le protégeant et d'une rétine riche en cellules pigmentaires (permettant une détection orientée de la lumière) et photoréceptrices (cellules flagellées fortement modifiées avec pigments photochimiques dans leur flagelle). Ces yeux simples qualifiés « d'ocelles » permettent de former des images floues. Par conséquent, les yeux ne sont pas les organes sensoriels majeurs de ces animaux, les antennes étant plus utilisées lors de la chasse et du déplacement. Ces ocelles semblent homologues aux ocelles de certains euarthropodes tel les insectes. Cependant, les ocelles des onychophores se développent et s'innervent derrière les antennes alors que c'est l'inverse chez les insectes. Néanmoins, si une telle homologie est confirmée, cela pourrait laisser penser que le dernier ancêtre commun aux panarthropodes ne possédait que des ocelles comme organe de photodétection.



^ Dissection d'un *Euperipatoides kanangrensis* femelle montrant ces deux ovaires blancs.

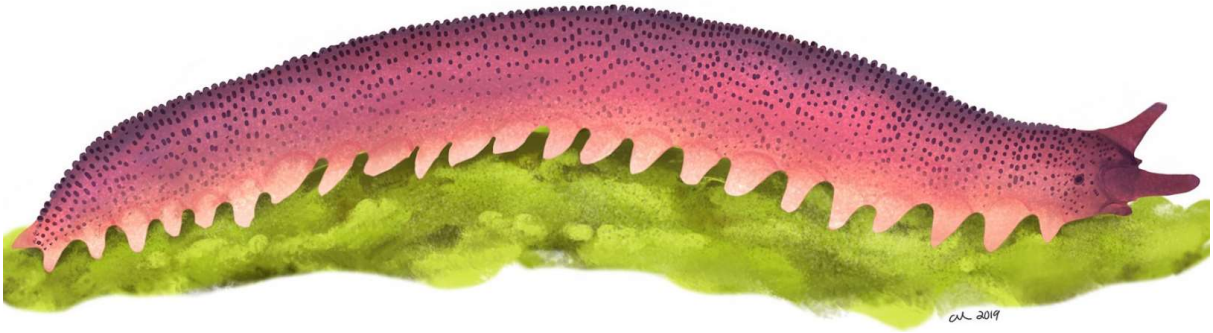
Mâles et femelles possèdent une paire de gonades métamérisées et reliées à un canal nommé gonoduct et qui débouche sur une ouverture génitale commune à l'anus nommée gonopore. Les femelles possèdent un seul vagin dans lequel les deux gonoducts se rejoignent. Chez les espèces ovipares, les femelles possèdent un ovipositeur, un long appareil de ponte permettant de déposer dans des milieux humide de gros œufs riches en vitellus et entourés d'une coque chitinoïde.Les plus part des espèces sont ovivipares incubant les œufs dans le corps de la mère au sein de structures nommées « utérus ». Cependant, le développement des embryons se fait au dépend des réserves vitellines. Le troisième type de développement est vivipare : les œufs sont pauvres en vitellus et les embryons se nourrissent de sécrétions de la paroi de l'utérus maternel. Chez certaines espèces, les femelles possèdent un réceptacle seminis permettant de stocker les spermatozoïdes des mâles temporairement ou plus longtemps. Les mâles possèdent deux testicules séparés ainsi que deux vesicula seminalis associés à chaque gonade etjouant le rôle de réserve de sperme. Un canal nommé vasa efferentia par de chaque véssicule séminal pour déboucher dans le canal déférent commun aux deux gonades et qui s'élargi pour donner le canal éjaculatoire s'ouvrant dans au niveau du gonopore. Deux paires de glandes placées à côté et derrière le gonopore ont sens doute une fonction lors de la reproduction. Une structure semblable à un pénis a été observée chez le genre *Paraperiptus*. Lors de la reproduction, le mâle dépose un spermatophore (emballages de spermatozoïdes) soit directement dans le gonopore de la femelle, soit sur le corps de celle-ci la cuticule se décomposant laissant les spermatozoïdes migrer dans l'animal. Certaines espèces australiennes présentent diverses fossettes, pointes, stylets creux en face des yeux. Il semblerait qu'elles servent chez certaines espèces au transfert d'un spermatophore ou la réception de sperme. La femelle presse par la suite sa tête contre son gonopore pour transférer les spermatozoïdes dans sont vagin. Les mâles de la plus part des espèces possèdent des glandes situées sous leurs pattes sécrétant une phéromone afin d'attirer les femelles.

Les onychophores actuels sont exclusivement terrestres alors que les espèces du paléozoïque (avant - 250 millions d'années) étaient marines. Ils vivent dans les zones humides, en particulier les forêts tropicales pluvieuses. Ils se déplacent parmi l'humus ou le bois pourri sous les feuilles ou les pierre. Leurs mouvements lents les rendent difficile à repérer notamment par leurs proies. En effet, les onychophores sont des prédateurs se nourrissant de petits insectes et crustacés qu'ils capturent grâce à la projection d'une glu collante. Ils peuvent également se nourrir de matière végétale en décomposition. En période défavorable, les onychophores sont inactifs. Malgré leur petit cerveau à la structure cependant complexe, les onychophores semblent avoir développé une vie sociale complexe. Le genre le plus étudié dans ce domaine est *Euperipatoides*. Ainsi, des structures sociales ont été observées dans des groupes allant jusqu'à 15 *Euperipatoides* et comprenant des mâles, des femelles et des juvéniles chassant ensemble. Elles prennent la forme d'une hiérarchie dans l'accès à la nourriture : la femelle dominante se nourrit d'abord suivit par les autres femelles, les mâles et enfin par les jeunes. La hiérarchie est mise en place par des comportements agressifs et maintenue par des comportements de soumission. Souvent, les jeunes grimpent sur le dos des adultes. Les individus des autres groupes sont repoussés avec agressivité.



^ Répartition mondiale des onychophores : familles actuelles des peripatidae (en vert) et des peripatopsidae (en rouge) + quelques fossiles (en noir).

Les onychophores actuels font tous partie de la classe des Udeonychophores (Udeonychophorea) dont les 182 espèces sont réparties en deux familles : les peripatidae et les peripatopsidae. Cette dernière regroupe les seuls onychophores ovipares. Malgré la ressemblance des onychophores aux lobopodiens (voir deuxième document), la place du plus vieil onychophore connu est débattue dans le monde scientifique. D'une manière générale, *Helenodora inopinata* est considéré comme un onychophore basal du carbonifère (- 311 à - 307 millions d'années) même si le genre *Hallucigenia* du cambrien est parfois inclus dans le groupe.



^ Représentation de *Helenodora inopinata*, l'un des plus anciens onychophores connus.

Ce document a été écrit en 2019.

Sources :

Sites internet :

- Wikipédia (français, anglais, allemand et espagnol)
- ResearchGate
- Evolution biologique
- Futura planète
- ScienceDirect
- Wordpress
- Semantic Scholar
- Royal Society publishing
- National Geographic Wild France

Ouvrages :

- « Classification phylogénétique du vivant » (2017)
- Science et Vie Junior (divers numéros)