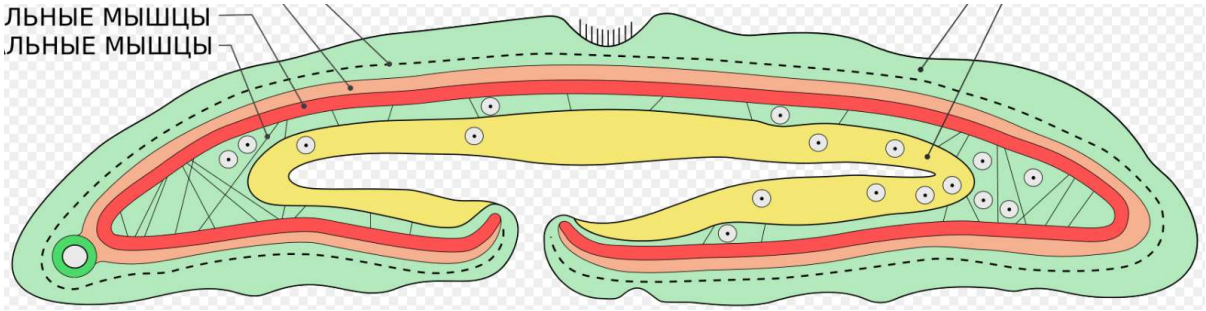
Les Xenambulacraires et les Xenacoelomorphes

L'embranchement de Xenacoelomophes (**Xenacoelomorpha**) rassemble d'étranges animaux à l'anatomie grandement simplifiée. Le clade présente ainsi de nombreuses caractéristiques morphologiques issues de cette simplification : la perte de l'anus, la réduction ou la perte du pharynx et du tube digestif, et enfin la perte de toutes cavités cœlomiques qui aurait pu accueillir des organes (on parle alors d'animaux acœlomés) d'où le nom du groupe. La conséquence morphologique la plus remarquable de cette simplification est la présence de seulement 4 couches de tissus. D'abords, l'épiderme tapissant la surface des ces organismes se compose de cellules ciliées pour lesquelles chaque cil est comoposé de 9 paires de microtubules périphériques et 1 ou 2 microtubules centraux. Les paires 4 à 7 se terminant avant le bout formant une structure appelée « étagère ». Ensuite vient le système nerveux très lié à l'épiderme, puis la couche musculaire consistant en des muscles circulaires (muscles transversaux, longitudinaux ou radiaires), et enfin le gastroderme. Cependant, l'espace entre les muscles et le gastroderme est rempli de cellules mésenchymateuses libres et disposées de manière lâche dans cette matrice. On parle alors dans un cas général de mésenchyme, mais cette structure est ici qualifiée de parenchyme. La bouche ventrale donne sur une cavité qui fait office de tube digestif dépourvu d'anus et qui est tapissé d'un gastroderme non cilié où les cellules épidermiques usagées sont résorbées. Leurs organes sensoriels sont peux nombreux consistant surtout en un statocyste (organe sensoriel de la gravité), Certaines familles possèdent également des cellules photoréceptrices ou ocelles unicellulaires épidermiques.

Un nouveau clade : les Xenambulacraires

Les Xenacoelomorphes se placent peut-être parmi les deutérostomiens. Il existe différentes théories au sujet de la classification de ce groupe. Une hypothèse de 2009 les place à la base des bilatériens à l'extérieure du clade deutérostomiens + protostomiens alors nommé « néphrozoaires » (**Nephrozoa**). Des études plus récentes proposent quant à elles le placement des Xenacoelomorphes au sein des deutérostomiens, dans le clade des Xénambulacraires (**Xenambulacraria**) réunissant xénacoelomorphes et ambulacraires (hémichordés + échinodermes) soit un clade d'environ 7 244 espèces actuelles. L'embranchement des xénacoelomorphes possède en effet des caractères communs avec les ambulacrariens (**Ambulacraria**). Il s'agit de caractères morphologiques dont voici les deux principaux : un système nerveux diffus intra-épidermique ou très étroitement lié à l'épiderme sans concentration sous la forme d'un ganglion ; une perte de la néphridie, l'organe excréteur des invertébrés (dont les chordés non vertébrés). Si cette théorie est exacte, le clade des néphrozoaires est un synonyme des bilatériens. Cependant, le caractère inédit du transcriptome (ensemble des molécules d'ARN d'un être vivant) des xénacoelomorphes est parfois interprété comme un élément discriminant ce groupe des nephrozoaires. En effet, l'embranchement est caractérisé par deux familles de micro-ARNs. Cependant, pour certains scientifiques, ce transcriptome particulier ne remet pas en question la monophylie des xenambulacrariens. Récemment, l'analyse du code génétique des représentants de ce clade aurait prouvé sa monophylie, phylogénie moléculaire notamment fondée sur la parenté de 197 gènes. Cette même étude a confirmée la monophylie des xénacoelomorphes (qui se composent alors d'environ 424 espèces) grâce à l'analyse de ces 197 gènes mais aussi grâce à celle de 1 178 autres gènes.

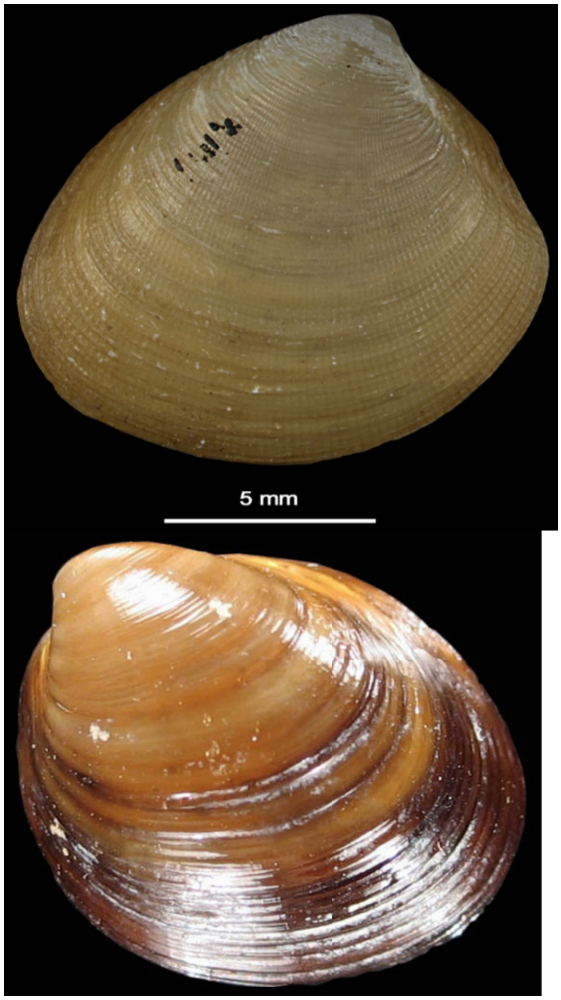


^ Schéma de *Xenoturbella bocki*. On voit en jaune le gastroderme, en vert barré le parenchyme, en rouge foncé les muscles, en rouge claire le complexe nerveux et en vert l'épiderme. L'arrière se trouve à gauche (présence du statocyste), la bouche en bas et on aperçoit une partie du sillon transversale sur la partie dorsale de l'animale. Des œufs de grande taille sont présents dans le parenchyme et le gastroderme de l'animale. *X. bocki* est l'espèce type du genre *Xenoturbella*. Mesurant de 1,2 à 3 cm, certains auraient pu atteindre 4 cm. Pour ces spécimens, le sillon transversal est postérieur à la bouche alors que chez les individus dont la taille gravite autour de 0,7 cm, le sillon transversal se trouve au niveau de la bouche. (Plus de précision sur l'espèce : voir image page)

Les Xenoturbellidés

L'embranchement des Xenacoelomorphes comprend le sous-embranchement des Xenoturbellidiens (**Xenoturbellida**) composé de l'unique famille des xenoturbellidés (**Xenoturbellidae**) elle-même représentée par un seule genre connu : *Xenoturbella*. 6 espèces appartenant à ce genre ont été décrites. Ces animaux se présentent sous la forme de vers plats benthiques de quelques centimètres de long. Ils possèdent deux caractéristiques propres : 1 à 4 sillons longitudinales latéraux discrets et parfois un sillon transversale ceinturant le corps en sa moitié ou en son tiers. Ces sillons

correspondent à une densification du réseau nerveux sous l'épiderme en ces zones, assurant probablement une fonction sensorielle. La bouche ventrale et ovale débouche sur le cas gastrodermique faisant office de tube digestif. Il n'y a ni système respiratoire, ni système circulatoire, ni gonades tout en distinguant individus femelles et individus mâles par les gamètes qu'ils possèdent dans le parenchyme et parfois dans le gastroderme (ex : *X. bocki* ci-dessus). Les individus sont cependant hermaphrodites simultanément changeant de sexe au cours de leur vie. Ces gamètes donnent des œufs de grande taille qui, une fois fécondés et relâchés dans l'eau, donnent naissance rapidement à une larve dépourvue de bouche et de système digestif qui nage durant 5 jours avant de devenir benthique prenant sa forme adulte. Cette larve nageuse ciliaire (présentant des cils) avec une touffe apicale (à son sommet) de cils locomoteur ne peut donc pas se nourrir et est encore plus simple que l'adulte. Malgré leur simplicité extrême pour des animaux qui ne sont pas microscopiques, ils sont équipés d'un statocyste à l'arrière du corps, un organe sensible à la gravité. Lorsqu'un *Xenoturbella* est coupé en deux, la partie renfermant le statocyste survit et se régénère. Ces animaux vivent là où la concentration d'organismes benthiques est élevée c'est-à-dire autant sur un fond vaseux près de sources hydrothermales que sur un cadavre de baleine. Les *Xenoturbella* peuvent s'enterrer dans les sédiments à au moins 15 cm de profondeur. Ils peuvent resté en dormance dans leur abri pendent plusieurs mois. Leurs muscles permettent à leur corps de passer de la forme aplatie à celle d'une banane voir en forme de boule.



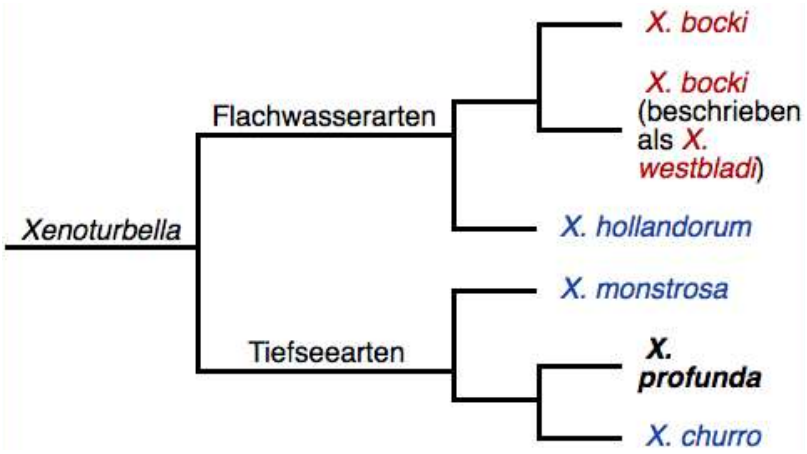


<^ Les xenoturbellidés, tous membres du genre *Xenoturbella*, se nourrissent de bivalves au stade larvaire, de juvéniles et peut-être même d'adultes. Les espèces identifiées comme étant leurs proies sont principalement *Abra nitida* (de la famille des semelidés), *Nucula sulcata* et *Ennucula tenuis* (famille des nuculidés).

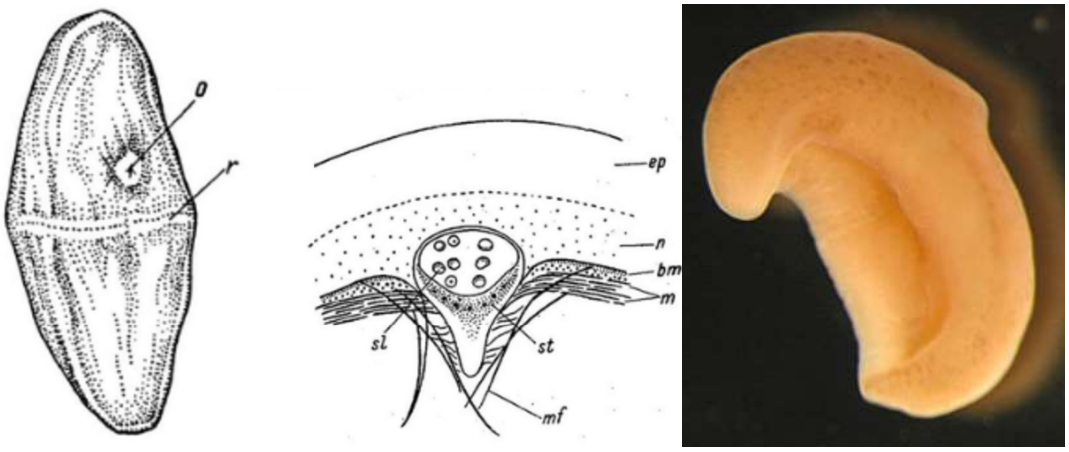
En haut à gauche : *Nucula sulcata* (nuculidae)
En haut à droite : *Abra nitida* (semelidae)
Ci-contre : *Ennucula tenuis* (nuculidae)

L'espèce type (*X. bocki*) ainsi que l'espèce *X. hollandorum* forment un groupe de *Xenoturbella* de petite taille (respectivement 3/4 et 2,5 cm maximum) et vivant à petite profondeur (< - 650 m). Ces deux espèces aux couleurs respectivement orange et rouge présentent un sillon transversal ceinturant le corps en son milieu. Elles sont présentes respectivement au large du Danemark (et peut-être dans la Manche) et au large de la Californie (USA). Le groupe formé des espèces *X. churro*, *X. monstrosa* et *X. profunda* forme un autre groupe de *Xenoturbella* de plus grande taille (respectivement 10, 20 et 15 cm de long) et vivant à plus grande profondeur (- 1700 à - 3700 m). Ces trois espèces présentes au large de la côte pacifique du Mexique sont de couleur violet pâle et ont un corps allongé avec des sillons longitudinaux dorsaux au nombre variable plus deux latéraux et un transversal ainsi que des gamètes dans leur dos et leur côté abdominal. Elles présentent aussi une relation inter-espèce avec des moules abyssales de la famille des Vesicomyidae dont on a retrouvé de l'ADN dans les tissus des *Xenoturbella* d'eau profonde. La dernière espèce, *X. japonica* a été découverte en 2017 dans le pacifique occidental. L'espèce *X. westbladi* très proche de l'espèce type est considérée comme un synonyme de celle-ci. L'étude de la séquence de 13 protéines mitochondriales (dans les mitochondries : organites des cellules assurant leur apport en énergie) a permis de restreindre le groupe au seul genre et

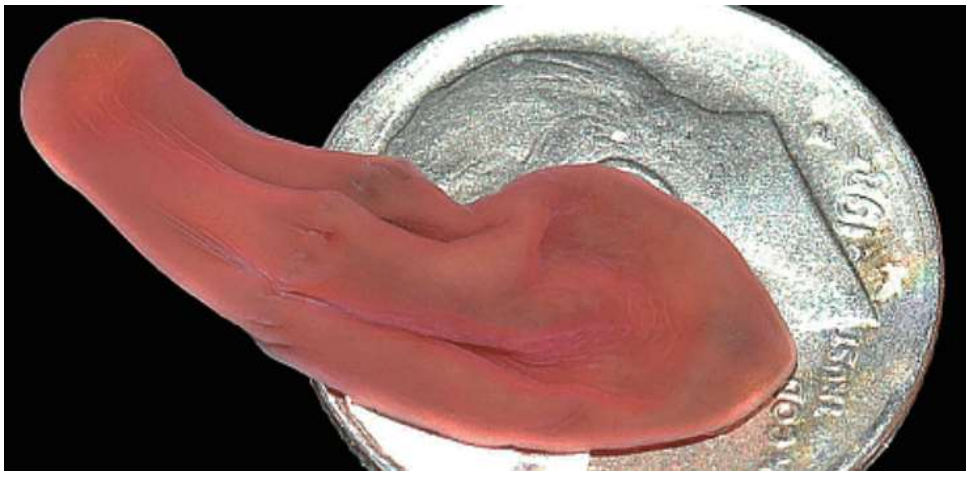
à ses 6 espèces. Malgré la répartition restreinte des espèces connues, le genre est sans doute présent dans la plus part des fonds marins à travers le monde.



^ Cladogramme montrant les affinités entre les différentes espèces de *Xenoturbella* selon la profondeur où elles vivent et les études morphologiques et moléculaires. *X. japonica* n'apparaît pas.
Légende :
Flachwasserarten = espèces de faible profondeur
Tiefseearten = espèces d'eau profonde
beschrieben als = décrit comme (à propos de *X. westbaldi* considérée comme un synonyme de *X. bocki*)



^ Schémas et photo de *Xenoturbella bocki*. A gauche : schéma de la partie ventrale de *X. bocki*. Il y a deux sillons longitudinaux de chaque côté de la face en contacte avec le sol. Riches en cils, cette face permet la locomotion de l'animale. On aperçoit la bouche (o) et le sillon transversal (r) séparant l'animale en son centre et qui se poursuit à gauche sur la face dorsale partiellement visible sur le dessin. Au centre : schéma du statocyste de l'animale. A droite : photo de *X. bocki*. Cette espèce vit au large du Danemark entre 50 et 200 m de profondeur où elle se nourrit probablement de mollusques à l'état larvaire. Cependant, elle aurait été aperçue dans la Manche. (Plus de précision sur l'espèce : voir image page)

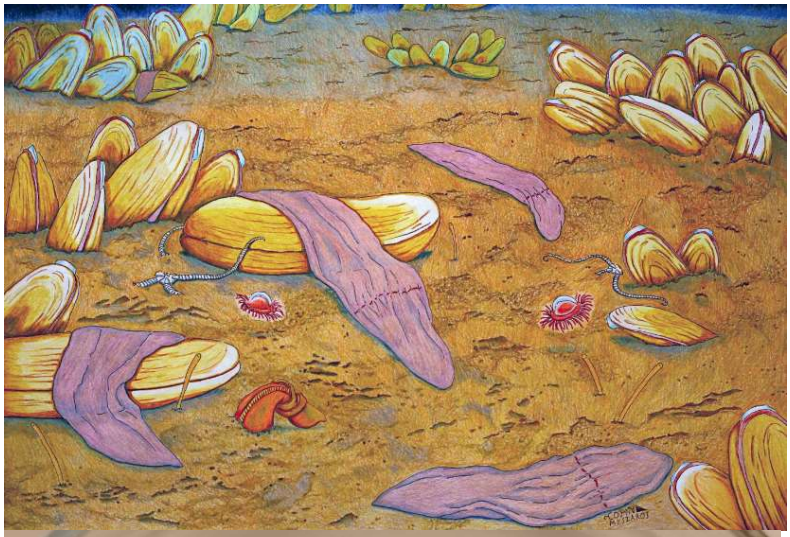


^ Photo de *X. hollandorum* sur une pièce de monnaie. Il s'agit de la seconde espèce avec *X. bocki* qui forme le groupe des *Xenoturbella* d'eau peu profonde. Avec ses 2,5 cm, c'est la plus petite espèce du genre. Elle possède deux sillons longitudinaux dorsaux et deux latéraux dans le même schéma d'organisation que *X. bocki*. Son sillon transversal est situé au milieu du corps et la bouche en forme de diamant se trouve un peu avant celui-ci. L'espèce a été découverte au large de la Californie (USA) à 630 m de profondeur non loin du cadavre d'une baleine, l'animal profitant sans doute de l'arrivée de nombreuses moules *Archivesica gigas* attirées par cette manne alimentaire.



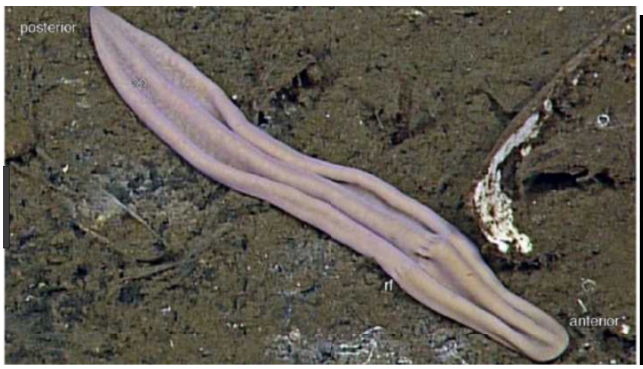
< Photo de *X. churro*. Cette espèce découverte au large de la côte pacifique du Mexique à 1722 m de profondeur peut atteindre 10 cm de long. On peut voir les 4 sillons longitudinaux qui traversent sa face dorsale et deux latéraux. Le sillon transversal se situe du côté avant du corps et la bouche se situe au milieu entre l'extrémité avant et ce sillon. Cette espèce loge ses gamètes dans son dos et son côté abdominale. On a retrouvé l'ADN de la moule abyssale *Calyptogena pacifica* dans ses tissus (photo en ci-dessous).







< Dessin de plusieurs spécimens de X. monstrosa dans leur milieu naturel. Avec ses 20 cm de long, cette espèce est la plus grande du genre. Elle présente 2 sillons longitudinaux le long de l'axe du corps, deux latéraux et un sillon transversal coupant le corps à son premier tiers. La bouche ovale se trouve au milieu entre le sillon transversal et l'extrémité avant de l'animale. Découverte au même endroit que *X. churro*, elle possède comme elle ses gamètes dans son dos et sur son côté abdominal. Elle est présente au large de la côte pacifique du Mexique où elle abrite l'ADN de la moule Archivesica diagonalis (coquille ci-contre), mais aussi au large de la Californie (USA) où elle présente l'ADN de la moule *Calyptogena pacifica* (comme *X. churro*).





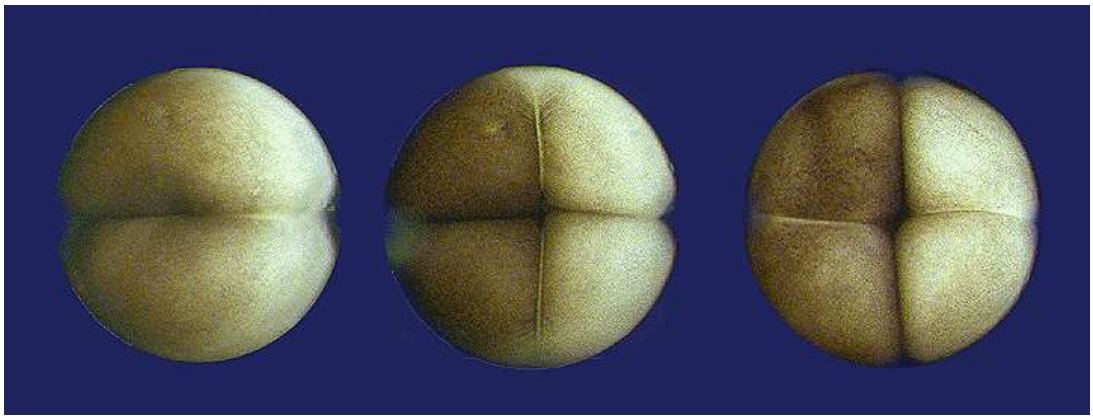
^ Photo de dans *X. profunda* son milieu naturel. La tête est marquée par « anterior » et l'arrière par « posterior ». Le sillon transversal noté « M » sépare les deux premiers tiers du corps de l'animale tendis que deux sillons longitudinaux le traverse en totalité dorsalement plus deux latéralement. La bouche se situe antérieurement au sillon transversal. Cette espèce atteint la longueur exceptionnelle de 15 cm et présente des gamètes dans son dos et son côté abdominal comme les autres espèce du groupe de grande profondeur. Les gamètes femelles (ovocytes) font 450 microns de diamètre tendis que les spermatozoïdes possèdent une tête sphérique. L'espèce a été découverte à 3 700 m de profondeur au large de la côte pacifique du Mexique à proximité de sources hydrothermale. L'environnement y est colonisé par un tapis de bactéries mais aussi par d'autres espèces d'animaux dont la moule abyssale *Archivesica gigas* (photo de sa coquille ci-dessus) dont l'ADN a été retrouvé dans les tissus de *X. profunda.*



^ *X. japonica* est la dernière espèce de *Xenoturbella* décrite en 2017. Elle a été découverte dans l'océan pacifique occidentale par une équipe japonaise. Le sillon transversal blanchâtre est indiqué par une flèche.

Les Acoelomorphes

L'embranchement des Xenacoelomorphes comprend le sous-embranchement des Acoelomorphes (**Acoelomorpha**) composé de 418 espèces réparties dans deux classes : les Acoeles (**Acoela**) comprenant 400 espèces, et les Némertodermatides (**Nemertodermatida**) incluant 18 espèces. Tous ressemblent à des vers plats à la symétrie bilatérale et à l'anatomie simple. Leur taille varie de microscopique à millimétrique. Outre la phylogénie moléculaire - basée sur 197 gènes nucléaires (soit 38 330 positions d'acides aminés) et sur l'ensemble des gènes mitochondriaux -, la monophylie du groupe est soutenue par 3 caractères anatomiques et 1 caractère embryonnaire. Ainsi, les Acoelomorphes sont dotés d'un épiderme couvert de cils dont les encrages possèdent des interconnections disposées selon un patron hexagonal (primitivement, les ancrages des cils ne sont pas interconnectés entre eux). La forme de ces cils est particulière ceux-ci étant dotés d'un petit plateau à leur extrémité. En ce qui concerne leur système nerveux, ils possèdent des cordons nerveux disposés radialement et longitudinalement. Ces faisceaux nerveux sont plaqués à la base de l'épiderme cilié et se rejoignent antérieurement en un anneau nerveux, sans pour autant que cette structure présente une véritable concentration ganglionnaire. Cependant, ce type d'organisation nerveuse est supposé être le précurseur de la céphalisation (apparition du cerveau) chez les bilatériens plus complexes tel les vertébrés. Après décapitation, ce « ganglion cérébroïde » se régénère en quelques semaines. Enfin, le caractère embryonnaire concerne le début du développement de l'œuf avant le stade de fœtus avec une particularité du second plan de clivage (plan de « division » des 2 cellules en 4). La cellule œuf originelle se divise en deux cellules (ou blastomères) dans un premier plan de clivage symétrique comme chez la plus part des animaux (voir ci-dessous). Cependant, le second plan de clivage de l'œuf (stade 4 cellules) est horizontal et asymétrique chez les Acoelomorphes.

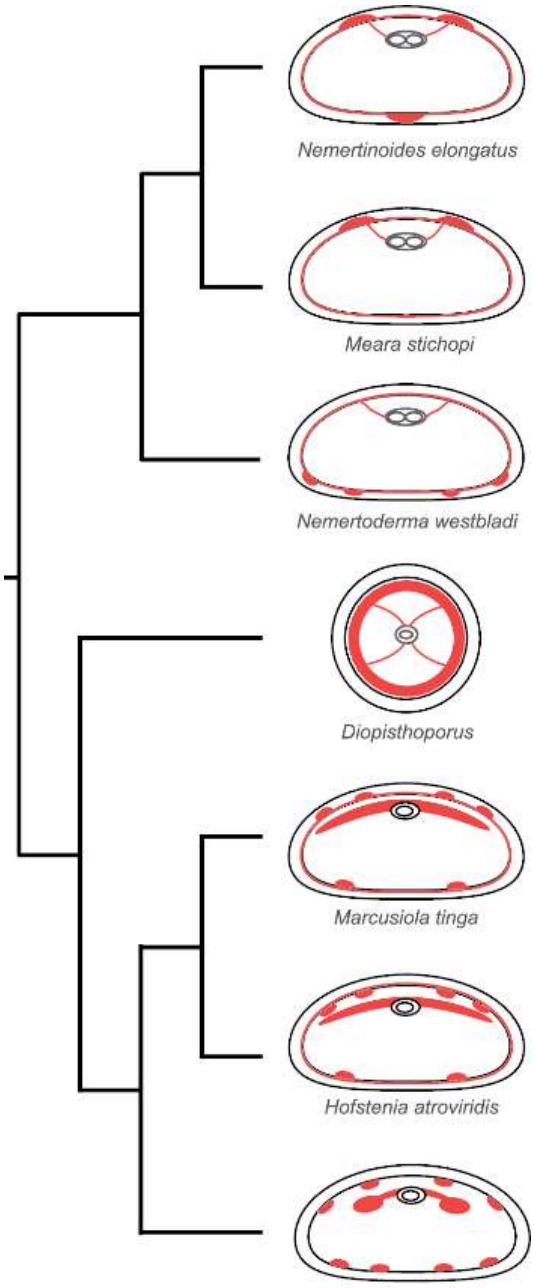


^ Premières étapes du développement embryonnaire chez la grenouille (stades 2 à 4 cellules). Au stade 2 cellules, le plan de clivage est symétrique. Au stade 4 cellules, le plan de clivage est horizontale (les blastomères ventraux sont foncés et les dorsaux sont clairs) et toujours symétrique alors que celui-ci est asymétrique chez les Acoelomorphes.

Outre ces caractères d'ordre phylogénique, les Acoelomorphes possèdent d'autres particularités cellulaires et anatomiques. Ainsi, leur cellules épidermiques sont incapables de se divisées. Elle sont remplacées par des cellules souches mésodermiques (voir caractères des xénacoelomorphes). Les organes des sens consistent en un organe de la gravité (statocyste) et parfois en ocelles pigmentées sensibles à la lumière. Les muscles circulaires sont divisés en trois couches : une couche de muscles transversaux sous les faisceaux nerveux, une couche de muscles longitudinaux intermédiaire, et enfin une couches de muscles radiaires en contact avec le parenchyme.

Du côté reproduction, ils sont hermaphrodites simultanés (mâle et femelle en même temps) et la fécondation est toujours interne par échange de spermatozoïdes (via le gonopore ou par injection hypodermique). D'autre part, les gamètes ne sont pas enfermés dans un sac. Ainsi, ils se trouvent directement dans le parenchyme formant des amas que l'on qualifie de gonades non constituées (ce qui est différent des gamètes isolés des Xenoturbellides). Ces cellules sexuelles divergent de cellules mésenchymateuses qui constituent le parenchyme. Ovaires et testicules ont des positions variables, pairs ou impairs selon les espèces. Une vésicule séminale (par laquelle circulent les gamètes mâles avant la pénétration dans l'organisme receveur) occupe une position médiane ventrale et comporte parfois un organe copulateur (« pénis ») de forme variable selon les espèces. Il existe aussi un gonopore femelle débouchant sur un vagin puis une bourse séminale où est stocké le sperme réceptionné d'un autre individu. Après la fécondation interne, les œufs sont émis par la bouche, par le gonopore femelle ou par rupture de la paroi corporelle. Le clivage secondaire fait l'objet d'un caractère propre énoncé plus haut avec un clivage horizontale et asymétrique. Durant le reste du développement embryonnaire, le clivage se fait selon un patron original : en spiral dual et asymétrique. Cette asymétrie forme des macromères (blastomères plus grands) et des micromères (blastomères plus petits). Le développement est direct sans phase larvaire. Outre cette reproduction sexuée, il existe une reproduction asexuée documentée chez plusieurs espèces. Elle consiste en une division de l'organisme en deux ou en un bourgeonnement d'un autre individu sur un premier spécimen. On peut souligner que les capacités de régénération après fission ou amputation sont considérables comme le montre le cas du « ganglion céphaloïde » évoqué plus haut. D'une manière générale, les organismes simples possèdent de grandes capacités régénératives à l'image des acoelomorphes, des méduses ou encore des vers plats. Ces facultés

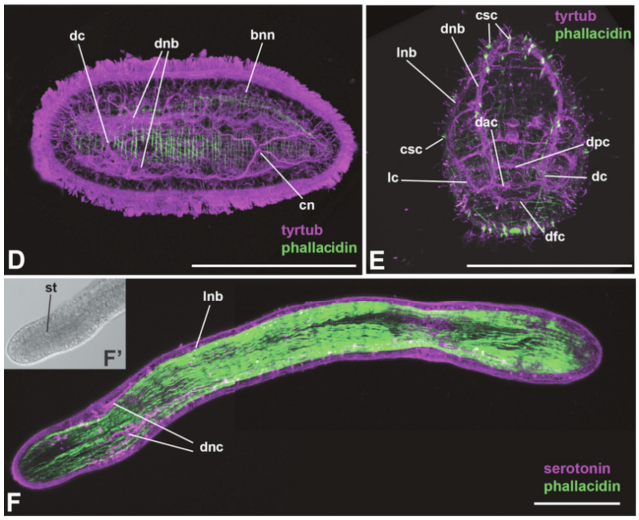
sont perdues chez les organismes plus complexes malgré quelques cas exceptionnels tel celui des salamandres capables de régénérer un membre amputé. Comme spécifié plus haut, leur système nerveux est organisé en divers fuseaux nerveux présentant par endroit des concentrations de cellules nerveuses dont un « ganglion céphaloïde » sans concentrations nerveuses dignes d'un véritable ganglion (voir images ci-dessous).



^ Organisation du système nerveux (en rouge) de divers acoelomorphes (branche supérieure : némertodermatides, branche inférieure : acoeles).

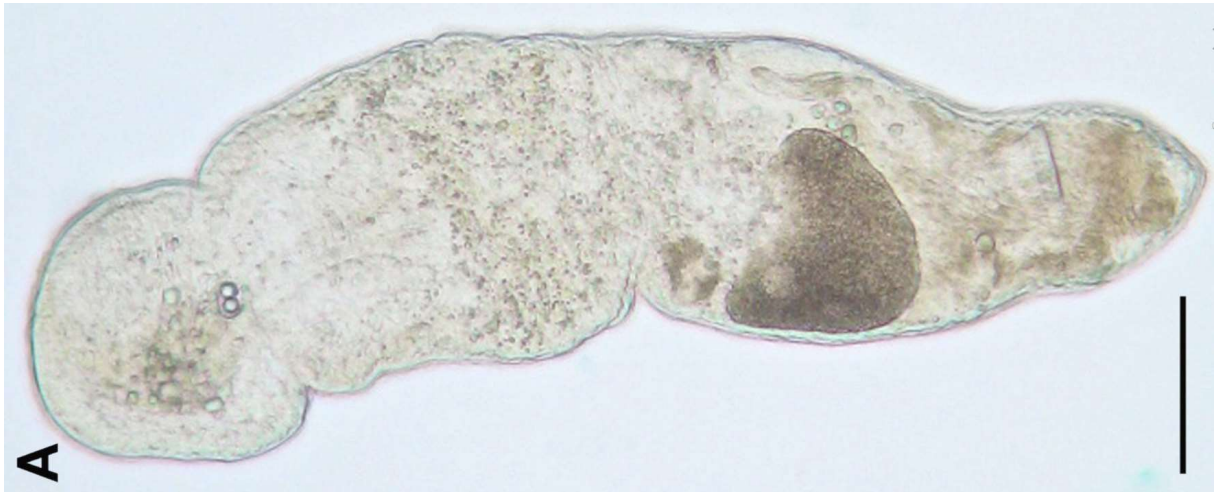
Au niveau du mode de vie, les Acoelomorphes mènent en majorités une existence benthique libre se déplaçant dans les sédiments marins. La plus part sont marins (à l'exception de deux espèces d'eau douce) et possèdent une morphologie variable selon le milieu dans lequel ils vivent. Ainsi, ceux qui mènent une vie benthique sont soit longs et fin s'ils vivent entre les grains de sables, soit ont une forme plus compacte de « goutte » s'ils vivent dans la vase. Certains (plus rares) vivent à la surface des rochers ou d'autres organismes (coraux, algues, …) et sont plus plats et larges. Enfin, quelques uns ont une forme de disque et sont pélagiques (vie planctonique). Seulement 7 espèces sont parasites ou symbiotes du tube digestif d'échinodermes (oursins, étoiles de mer, concombres de mer, … voir chapitre 2). Leurs régimes alimentaires sont variés. Selon les espèces, il est composé de bactéries et/ou d'algues unicellulaires. Les espèces prédatrices consomment quant à elles de petits crustacés, de petits bivalves et/ou de petits vers (dont des acoeles). Il existe aussi des espèces cannibales tel *Conaperta flavibacillum*.

v Mise en évidence de la musculature (en vert) et des fuseaux nerveux (en violet) au sein de 3 acoelomorphes : *Meara stichopi* (D : juvénile de dos, nermetodermata), *Convoutriloba* (E : juvénile en vue dorso-antérieure, acoela) et *Sterreria sp.* (F : adulte de dos, nemertodermata). Les légendes désignes des cellules sensorielles (csc) ou divers parties du système nerveux.

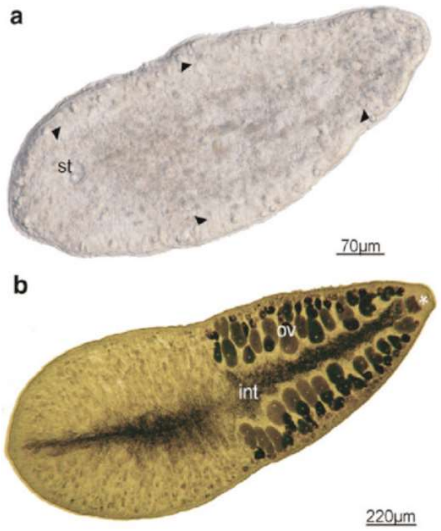


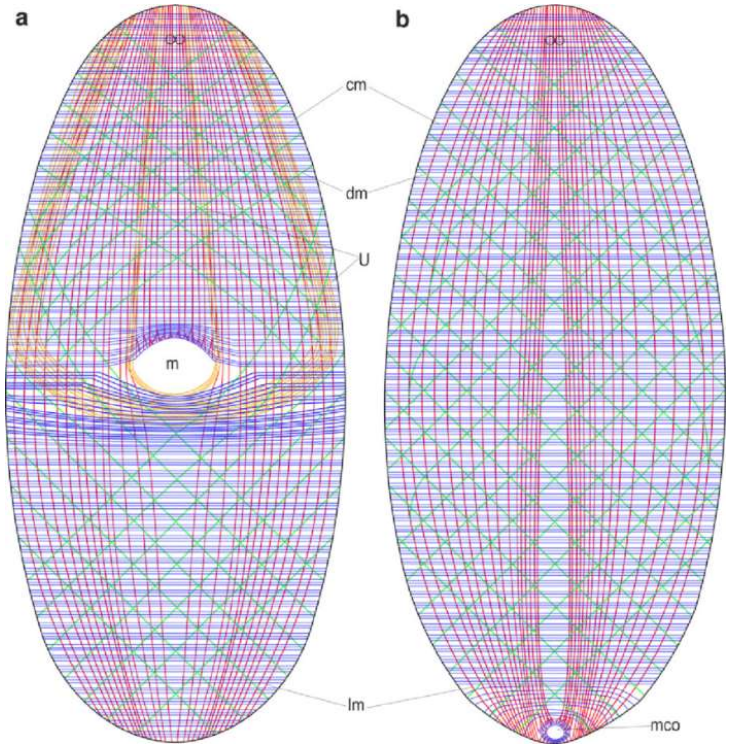
Les Nérmertodermatides

La classe des Némertodermatides (**Nemertodermatida**) comprend 6 genres pour 18 espèces connues de petits vers de taille millimétrique, principalement des parasites intestinaux. Cependant, le nombre d'espèces de némertodermatides est sans doute bien plus élevé. On ne connaît que très peu de chose à leur sujet. Le groupe a longtemps été classé au sein des plathelminthes ou vers plat parmi les protostomiens avant d'être considérés comme des acoelomoprhes. Les némertodermatides se divisent en deux familles.



La première famille est celle de Ascopariidés (**Ascopariidae**). Elle ne contient que 2 genres pour 3 espèces. Le genre *Ascoparia* est représenté par 2 espèces de l'ouest de l'océan Atlantique nord : *A. neglecta* endémique de Floride (USA), et *A. secunda* endémique de Caroline du Nord (USA). La troisième espèce de la famille est *Flagellophora apelti* (image ci-dessus). Endémique de l'Atlantique nord, c'est le premier ascopariidé découvert.





^ Deux némertodermatidés. Ci-dessus : *Meara stichopi* (a), *Nermertoderma westbladi* (b). Légende : flèches = glandes épidermiques, st = statocyste (organe de la pesanteur), int = intestin, ov = ovules, * = anus. Ci-contre: musculature de *Meara stichopi* en face ventrale (c) et en face dorsale (b). Légende : cm = muscles circulaires externes en bleu, lm = muscles longitudinaux en rouge, mco =muscles diaguonaux en vert, U = muscles en « U » en jaune, m = bouche.

La seconde famille est celle des Némertodermatidés (**Nemertodermatidae**). Elle compte 4 genres pour 15 espèces. Il s'agit de vers marins au corps cilié et pourvus d'un « intestin semblable à un sac ». Seul espèce de son genre, *Meara stichopi* parasite les intestins du concombre de mer *Parastichopus tremulus* et se rencontre sur les côtes de Norvège ainsi que de Suède. Les deux espèces du genre *Nermertoderma* sont endémiques du nord de l'océan Atlantique et mesures de 260 à 400 µm pour *N. bathycola* et de 360 à 750 µm pour *N. westbladi.* Le genre *Nemertinoides* contient quant à lui 3 espèces : *N. elongatus* d'une taille de 6 mm et provenant d'Atlantique nord, *N. glandulosum* mesurant 5 mm et originaire du nord-est de l'Atlantique, et *N. wolfgangi* de méditerranée atteignant 5 mm.



< Les 3 espèces du genre *Nemertinoides*. De gauche à droite : *N. glandulosum, N. wolfgangi* et *N. elongatus.*

Le genre *Sterreria* est le plus grand de la famille avec ses 9 espèces. Elles se rencontrent de l'Atlantique au Pacifique en passant par l'océan Indien. Plusieurs sont endémiques du nord-est de l'Atlantique (*S. lundini* et *S. rubra*) de Papouasie Nouvelle-Guinée (*S. boucheti* – l'une des plus petites du genre avec ses 1,5 mm –, *S. monolithes* et *S. papuensis* – la plus grande espèce avec ses 10 mm) et d'Hawaï (*S. martindalei* et *S. ylvae*). D'autres ont une répartition bien plus large : *S. variabilis* – l'une des plus petites espèces du genre avec ses 1 mm – habitant le Pacifique ainsi que l'Atlantique nord, et *S. psammicola* – mesurant 3,1 mm – se rencontrant en Atlantique nord, dans l'ouest du Pacifique et l'ouest de l'océan Indien.



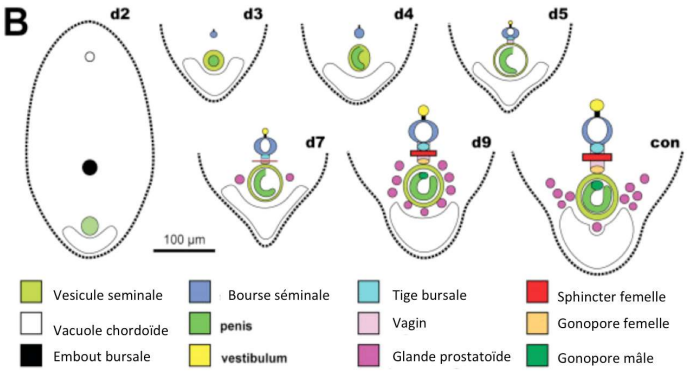
^ Espèces du genre *Sterreria*. De gauche à droite : *S. martindalei, S. psammicola, S. rubra, S. variabilis, S. ylvae.*

Les Acoeles

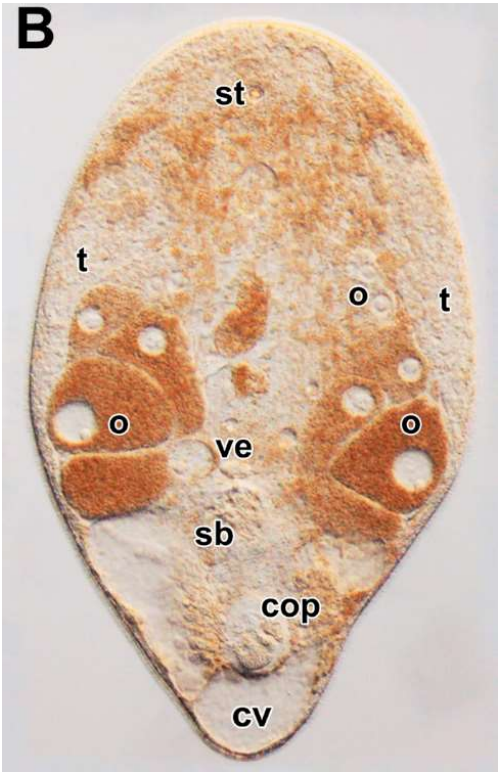
Les acoeles (**Acoela**) forment une classe de petits vers plats libres (donc non parasitiques). Comme les némertodermatides, ils ont longtemps été considérés comme des plathelminthes (vers plats protostomiens). Ces animaux simples possèdent généralement une taille inférieure à 2 mm, mais certaines espèces peuvent atteindre

jusqu'à 1,5 cm. Etant dépourvus de chambre corporelle (pas de cœlome : organismes acœlomés, d'où le nom du groupe), leur bouche s'ouvre directement dans le mésenchyme (couche cellulaire interne) et la digestion s'effectue dans un syncytium (complexe de cellules possédant plusieurs noyaux) qui forme à une chambre de digestion. Comme celle-ci ne peut pas être considéré comme un véritable estomac, on parle de vacuole dans la quelle les particules alimentaires sont assimilées. Il y a parfois un pharynx court reliant la bouche à la vacuole. On les trouve dans les eux marines et saumâtres du monde entier. Ils sont généralement benthiques, mais certaines espèces sont épibiontes : elles vivent à la surface d'autres organismes.

On dénombre 400 espèces d'acoeles (chiffre de 2017) dont la classification est complexe. Souvent révisée, elle s'enrichit progressivement de nouvelles familles. Depuis 2005, on compte 21 familles au sein des acoeles. La dernière en date est celle des Isodiametridés (**Isodiametridae**). Elle renferme notamment *Isodiametra pulchra*. Cette espèce a été étudiée afin de comprendre le mécanisme de la régénération chez ces organismes. En effet, comme précisé lors de la description des acoelomorphes, les représentants du groupe possèdent de grandes capacités de régénération.

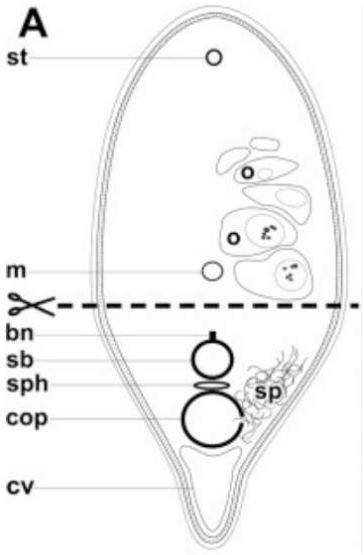


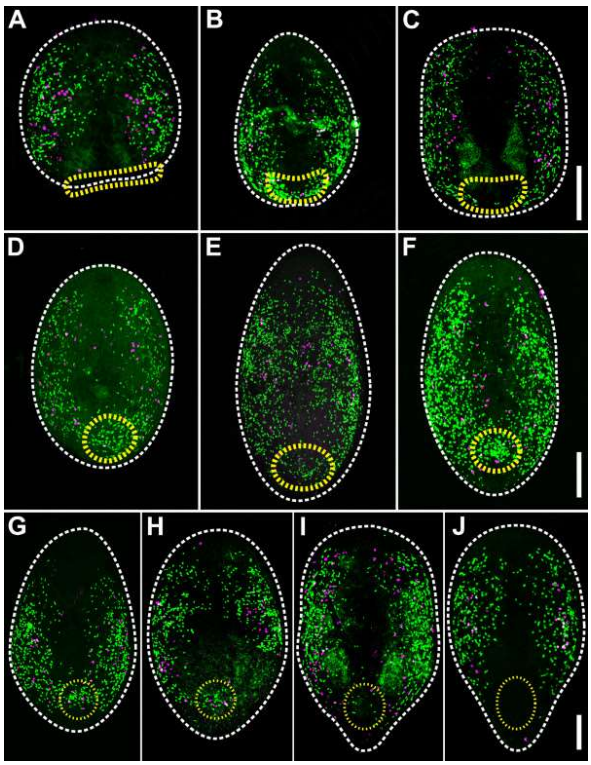
^ Etapes de la régénération de la partie arrière du corps de *Isodiametra pulchra* suite à la découpe présentée en (A). Cette régénération touche principalement l'appareil copulatoire de cet hermaphrodite. L'appareil reproducteur mâle comprend un pénis contenu dans un vésicule séminale et débouchant à l'extérieur par un gonopore. Divers glandes prostatoïdes permettent de former le sperme en plus des spermatozoïdes provenant des testicules. L'appareil reproducteur femelle comprend entre autres un vagin débouchant par un gonopore.



^ (B) Photo de *Isodiametra pulchra* permettant d'appréhender son anatomie.
v (A) Schéma de *Isodiametra pulchra* avec la zone de découpe lors de l'expérience de régénération.

Légende des deux images :
bn : embout bursal ; cv : vacuole choroïde
cop : appareil copulatoire mâle ; m : bouche
o : oocyte (cellule précurseur d'ovules)
sb : bourse séminale ; sp : sperme
sph : sphincter femelle
st : statocyste (organe de la pesanteur)
t : testicules ; ve : vestibulum
barre d'échelle : 80 µm





< Processus de génération de la partie arrière du corps chez *Isodiametra pulchra*. On observe que, durant cette régénération dans la zone découpée, les cellules sont majoritairement en phase S et en cours de mitose, et que elles cellules cessent de se diviser dans la zone une fois la régénération complète (soit au bout d'environ 7 jours). En temps normale, ces cellules mitotiques et en phase S se situent plutôt au niveau des testicules.

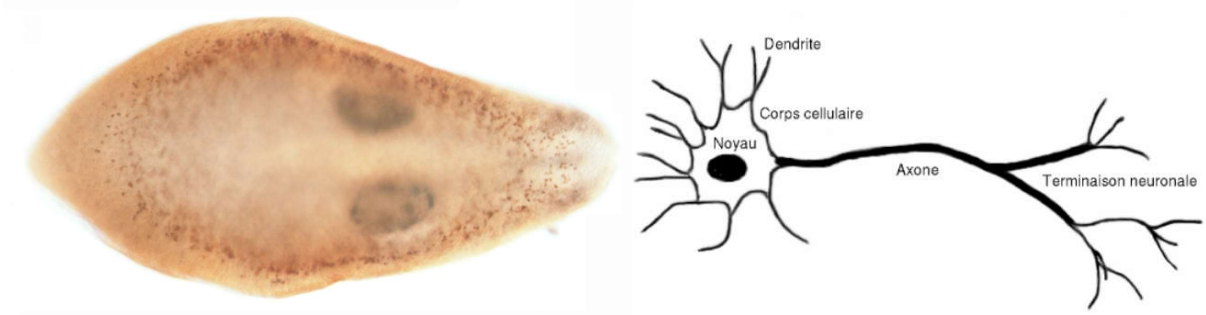
Spécimens découpés depuis : 30 min (A) ; 2 h (B) ; 24 h (C) ; 2 jours (D) ; 3 jours (E) ; 4 jours (F) ; 5 jours (G) ; 6 jours (H) ; 7 jours (I)

Spécimen non découpé : J

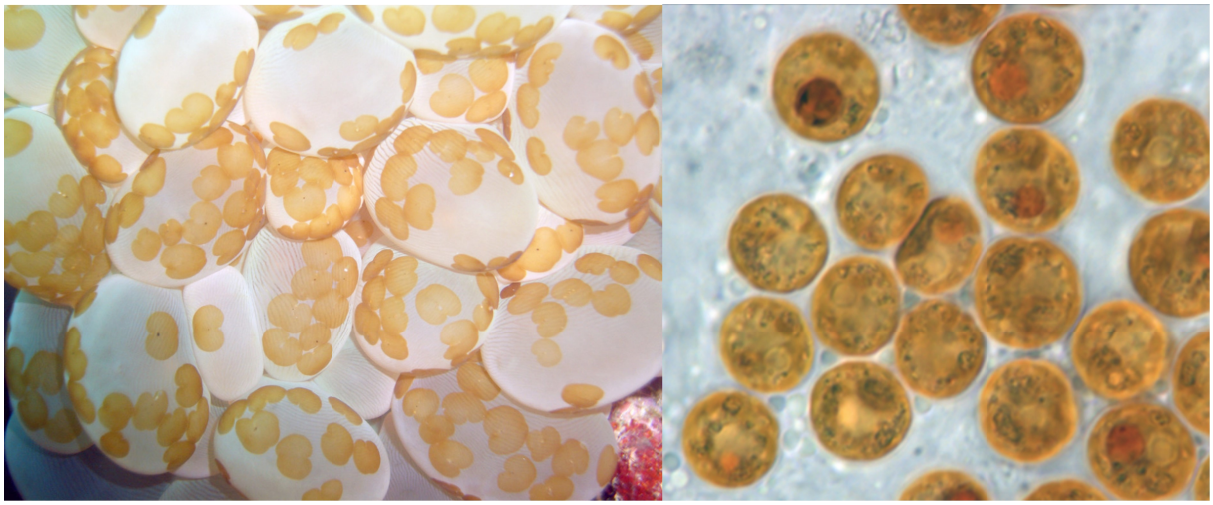
Couleurs :
Cellules en phase S (phase de réplication de l'ADN : vert)
Cellules mitotiques (en cours de mitose : violet)
Silhouette du spécimen (rond blanc)
Zone de découpe (A à C : rond jaune)
Précurseurs des organes de copulation (D et E : rond jaune)
Organes copulatoires (F à J : rond jaune)

Barre d'échelle : 100 µm

Depuis plusieurs années, certains groupes ont fusionnées aboutissant selon certains scientifiques jusqu'à seulement 16 familles dans les années 2010. Leurs liens au sein des acoeles sont complexes. Un regroupement semble cependant émerger : en 2011, 9 familles sont rassemblées dans l'ordre **Brusalia** (ou sous-ordre selon différents auteurs). Ici, nous nous baserons sur ce résultat. Ainsi, au sein des Brusalies se trouve la plus grande famille d'acoeles : celle des Convolutidés (**Convolutidae**, intégrant l'ancienne famille Sagittiferidae). En effet, avec ses 22 genres pour plus de 100 espèces, elle représente plus d'un tiers des représentants de la classe. Les représentants de cette famille possèdent une bouche ventrale et une musculature de la paroi corporelle composée de fibres croisées circulaires et longitudinales dans les faces dorsale et ventrale. Ils possèdent également un amas de glandes frontal ainsi qu'une paire yeux et un statocyste. La plus part des convolutidés sont des symbiotes d'algues. Parmi eux se trouvent quelques espèces particulières tel *Neochildia fusca*. Cet animal possède en effet un système nerveux plus développé que ses cousins avec un « cerveau » antérieur compact. Celui-ci est organisé en une couche de corps cellulaires neuronaux entourant une zone contenant exclusivement des fibres nerveuses.

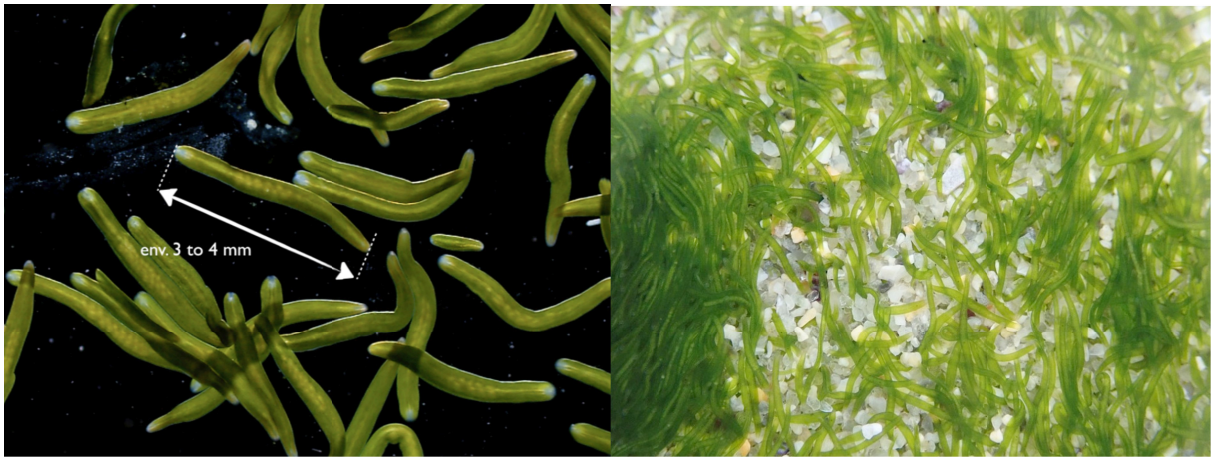


^ Un convolutidé particulier. A gauche : *Neochildia fusca* possède un « cerveau » où la densité de neurones est élevée. Celui-ci s'organise en une couche de corps cellulaires entourant une zone contenant uniquement des fibres nerveuses. A droite : organisation d'un neurone avec un corps cellulaire d'où partent des fibres nerveuses (dendrites et axones).



^ Un convolutidé épibionte. *Waminoa* (à gauche en orange) est un épizoïque. En effet, il vit sur d'autres animaux : des coraux (ici en blancs) dont il ingère le mucus afin de se nourrir. Parfois, ils peuvent également abriter des dinoflagellés (micro-algues) comme *Symbiodinium* (à droite).

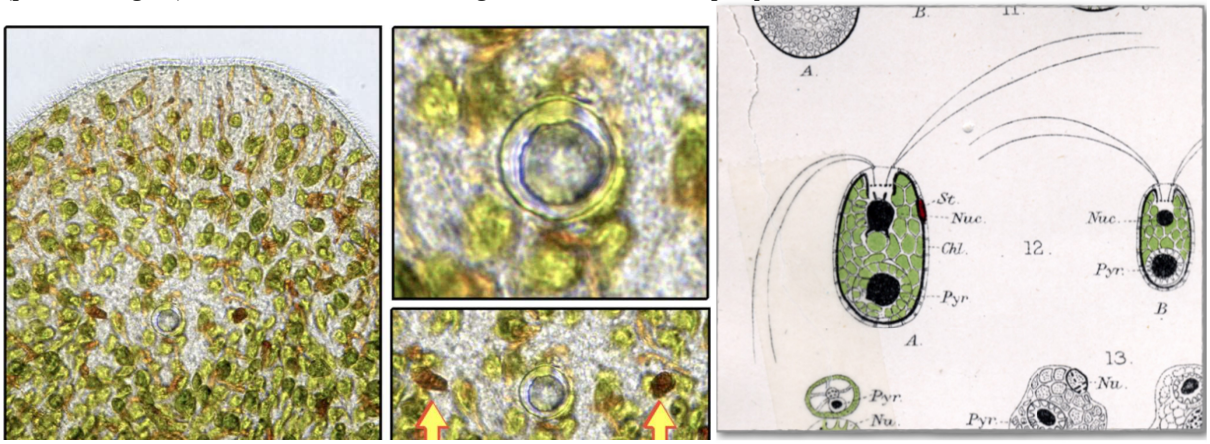
Divers représentants de cette famille sont épibiontes : ils vivent à la surface d'autres organismes. On dit qu'ils sont épizoïques lorsqu'ils vivent sur d'autres animaux. Concernant les symbiotes d'algues, un représentant de l'ancienne famille des Sagittiferidés est particulièrement étudié. Il s'agit du vers de Roscoff (*Symsagittifera roscoffenis*). Ce vert allongé mène une vie libre dans la zone de balancement des marées surtout sur du substrat sableux. Lors de la marée haute, les vers s'enfoncent dans le sable ne sortir qu'à marée basse. Ses mouvements verticaux sont influencés par la granulométrie du sable. Se rencontrant sur les côtes Atlantique de l'Europe, les vers de Roscoff vivent parfois en très grand nombre.



^ Le vers de Roscoff (*Symsagittifera roscoffenis*), un acoele symbiotique. C'est un convolutidé de taille moyenne pouvant atteindre 3 à 4 mm de long (à gauche : gros plan sur des vers de Roscoff). A marée basse, ils sortent du sable pour former de grandes colonies denses (photo de droite) dans des écoulements d'eau de mer. Sa couleur verte vient des miscro-algues symbiotiques qu'il héberge dans son épiderme.

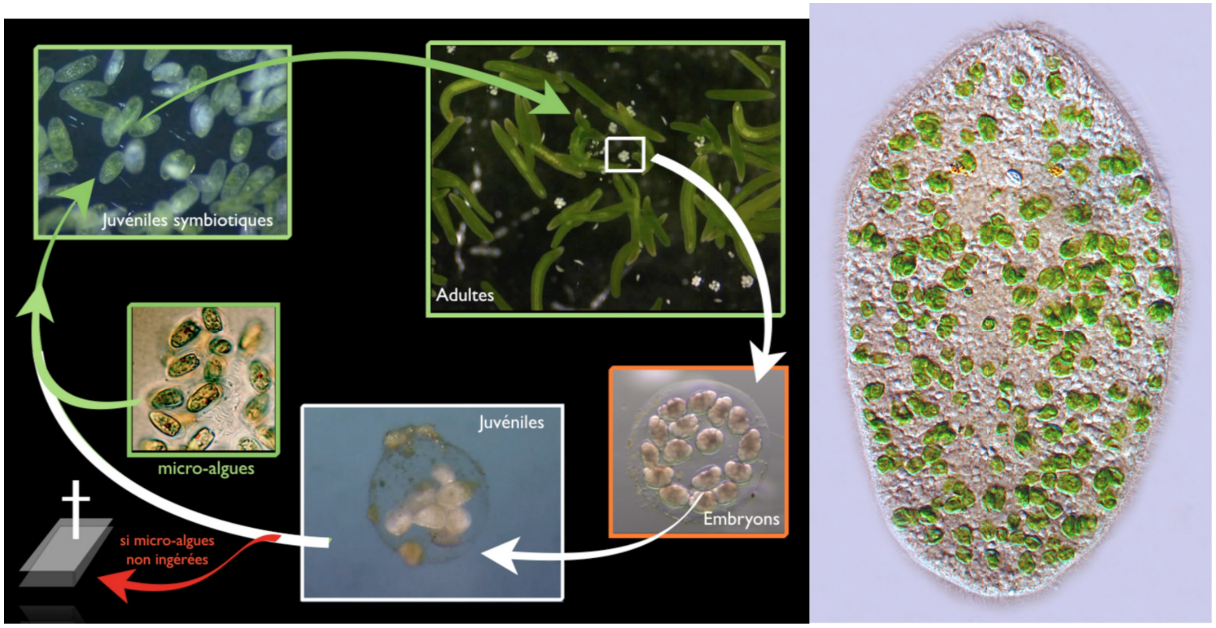
Les vers de Roscoff vivent dans un milieu pauvre en déchets organiques. Comment font-ils alors pour subvenir à leurs besoins alimentaires ? C'est là qu'intervient la symbiose. En effet, la couleur verte de ces animaux est due à la présence de micro-algues dans l'épiderme de ceux-ci : des *Tetraselmis convolutae*. Ces micro-organismes vivent en symbiose avec le vers et leur perte est fatale pour l'hôte. En effet, dans cette relation d'hôte à symbiote, les micro-algues fournissent des molécules nutritives et de l'oxygène au vers en « échange » d'un support de développement et d'une protection. Encore mieux : il a été prouvé que les micro-algues recycles l'acide urique (un déchet produit par le vers) pour élaborer leurs propres protéines. Ainsi, ce déchet issue du vers représenterait une source d'azote, un composant essentiel pour le développement du symbiote. Afin de maximiser l'efficacité de la photosynthèse de ses symbiotes, le vers de Roscoff est équipé de deux photorécepteurs autour de son statocyste en position antérieure. D'ailleurs, en cas de mutilation, l'animal semble régénérer en priorité ces organes. Ces capteurs de lumières lui permettent ainsi de ne pas s'exposer à des conditions lumineuses extrêmes : trop faible mais aussi trop forte. En effet, une trop grande exposition à la lumière serait « photoinhibant » et ne serait optimale pour le système vers + micro-algues. La micro-algue c'est également adaptée à ce nouveau mode de vie. En effet, *Tetraselmis convolutae* mène à l'origine une vive libre dans la colonne d'eau et surtout à la surface des fonds marins. Sous cette forme, elle possède 4 flagelles, une thèque solide la protégeant et une vacuole qui contient des molécules photo-réceptrices nommé stigma. Une fois impliquée dans une relation symbiotique au sein d'un vers, la micro-algue perd les trois caractéristiques précédemment listées. Le fait est

qu'elle n'a plus besoin de ce déplacer (perte des flagelles), de se protéger (perte de la thèque) ni de chercher la lumière (perte du stigma). Ce mécanisme où deux organismes influent réciproquement leur évolution se nomme « coévolution ».



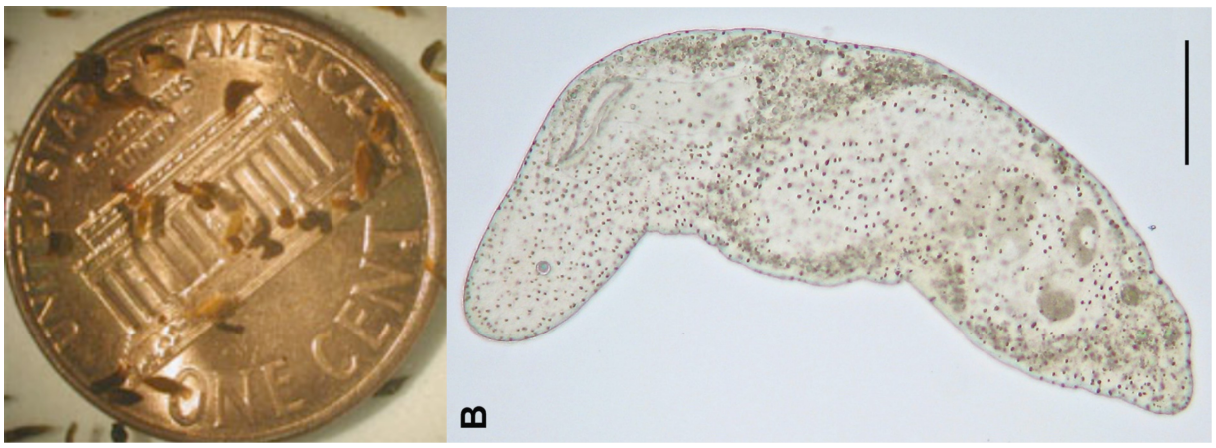
^ La coévolution au sein du partenariat symbiotique vers / micro-algue. Les photos de gauche montrent des vues au microscope d'un vers de Roscoff. On y voit de nombreuses algues symbiotiques en vert. L'animal possède deux photorécepteurs (flèches jaunes) entourant son statocyste (gros plan en haut) afin de pouvoir repérer et exposer ses symbiotes à des conditions lumineuses optimales. Le dessin de droite montre divers *Tetraselmis convolutae* dans leur forme libre. Une fois absorbées par un vers, elles perdent leurs 4 flagelles, leur thèque protectrice ainsi que leur stigma photorécepteur (St). Le vers comme la micro-algue se sont adaptés afin de pouvoir vivre en symbiose.

Le vers de Roscoff est hermaphrodite comme tous les acoeles, mais ne peut pas s'autoféconder. Les embryons sont dépourvus de micro-algues symbiotiques. Ainsi, lorsque le juvénile est formé, il doit trouver et intégrer des *Tetraselmis convolutae* pour survivre. En cas d'échec, il finira par mourir faute de source d'alimentation. Cette stratégie de symbiose est très efficace. Cependant, avec l'augmentation du taux le CO_2 marin, les océans s'acidifient. Cette diminution du pH marin entraîne alors l'éjection des micro-algues de l'organisme du vers causant son affaiblissement puis sa mort. Les émissions de dioxyde de carbone humaines représentent donc une source de danger majeur pour ces organismes.



^ Le cycle de vie des vers de Roscoff. A l'état adulte, les vers sont de couleur verte grâce à leurs micro-algues symbiotiques. Cependant, à sa naissance, le vers est dépourvu de ces micro-algues (à gauche : cycle de vie de *Symsagittifera roscoffenis*). Il doit donc en ingérer rapidement sous peine de mourir de faim (à droite : juvénile d'environ 1/2 mm de long à un stade précoce de l'intégration de micro-algues symbiotiques).

La surface du corps des vers de Roscoff est fortement ciliée. Afin de se déplacer, l'animal produit un mucus qui forme une matrice dans laquelle il se meut. Ce mucus abrite une communauté bactérienne spécifique qui semble être intimement liée à la biologie du vers. Nous sommes donc en présence d'un système complexe vers + micro-algues + consortium bactérien. C'est ici un bel exemple d'holobionte ou « supraorganisme » soit un complexe formé par un organisme animal ou végétal ainsi que toute la communauté de micro-organismes qu'il héberge.



^ A gauche : des *Convolutriloba retrogemma* vus au microscope avec une pièce d'un penny américain comme échelle. A droite : *Proporus carolinensis* vu au microscope.

D'autres vivent dans la zone de balancement des marrées au sein du sable tel *Proporus carolinensis* (famille **Proporidae**) du centre-ouest de l'Atlantique. D'autres espèces appartenant aux convolutidés peuvent mixer une source de nutrition symbiotique et une alimentation hétérotrophe (consommation de matière organique). C'est ainsi le cas de *Convolutriloba retrogemma*. Ce vers plat de 2 mm de long tire sa couleur brune des micro-algues brunes qu'il héberge. Cette relation symbiotique n'est pas sont unique source de nourriture puisqu'il consomme également de petits invertébrés. Comme beaucoup d'autres acoeles, il contient des toxines visant à éloigner ses prédateurs. A près sa mort, celles-ci peuvent être libérées dans l'eau et peuvent êtres très nocives notamment pour les coraux, les poissons et même les humains si les poissons empoisonnés sont consommés. Cet animale est capable de se multiplier très rapidement grâce à ses modes de reproductions sexué (hermaphrodite) et asexué (par division en deux de l'organisme). Cette dernière est à l'origine de sa formidable prolifération dans certains récifs occasionnant une male nutritions des coraux par recouvrement de leur surface.