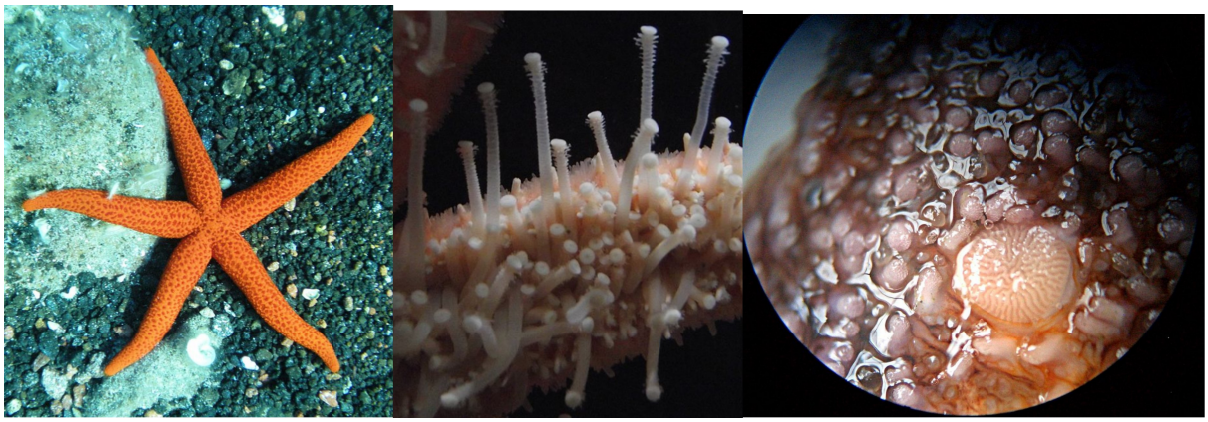
Les échinodermes

Les échinodermes sont des animaux exclusivement marins qui se caractérisent notamment par la présence du squelette original. En effet, celui-ci est formé par de nombreux micros-cristaux ayant tous la même orientation. La composition de ce squelette est aussi unique : il s'agit de calcite (carbonate de calcium) magnésienne organisée en un réseau tridimensionnel de plaques (le stéréome) abritant des pores un réseau organique (le stoma). D'origine mésodermique (couche de cellule interne de l'embryon), il est protégé par un épithélium, une couche de cellules étroitement jointives notamment disposée à la surface de la peau chez la plus part des animaux, mais aussi présente à la surface du squelette chez les échinodermes. Le groupe se caractérise également par le développement d'un hydrocœle à partir du mésocœle (cavité interne de l'embryon). Celui-ci rempli d'eau de mer communique avec l'extérieur par un ou plusieurs pore(s) aquifère(s) à travers une plaque spéciale du squelette nommée « plaque aquifère » ou madréporite. A l'âge adulte, ils perdent la symétrie bilatérale, à savoir la présence d'un avant et d'un arrière, d'un haut et d'un bas, d'un côté droit et d'un côté gauche identifiable. Cette symétrie est partagée par tous les ambulacriares sauf les échinodermes qui possèdent une symétrie radiale c'est-à-dire avec une répétition circulaire des mêmes éléments. Souvent au nombre de cinq, cela abouti à la formation d'un organisme circulaire à l'image de l'étoile de mer et de ses cinq bras. Couplée avec une disposition linéaire de certains éléments tel la bouche sur l'axe centrale, cette symétrie dite « pentaradiée » implique l'absence d'un avant, d'un dessus et d'un dessous identifiables mais avec la présence d'une face orales (celle de la bouche) et d'une face aborale (l'autre face). D'ailleurs, la bouche et l'anus sont primitivement tous deux placés sur la face orale (caractère perdu chez les éleuthérozoaires tel l'oursin, l'étoile de mer ou encore le concombre de mer). Cette organisation est mise en place lors de la métamorphose en adulte chez les espèces au développement larvaire et est initiée par des lobes produits par l'hydrocœle produits au début du développement embryonnaire. Ces lobes s'allongent et donnent notamment naissance aux pieds ambulacraires, de nombreux petits organes tapissant la face orale de l'animal et impliqués dans la locomotion (alors terminés par des ventouses), la respiration ou encore la nutrition.

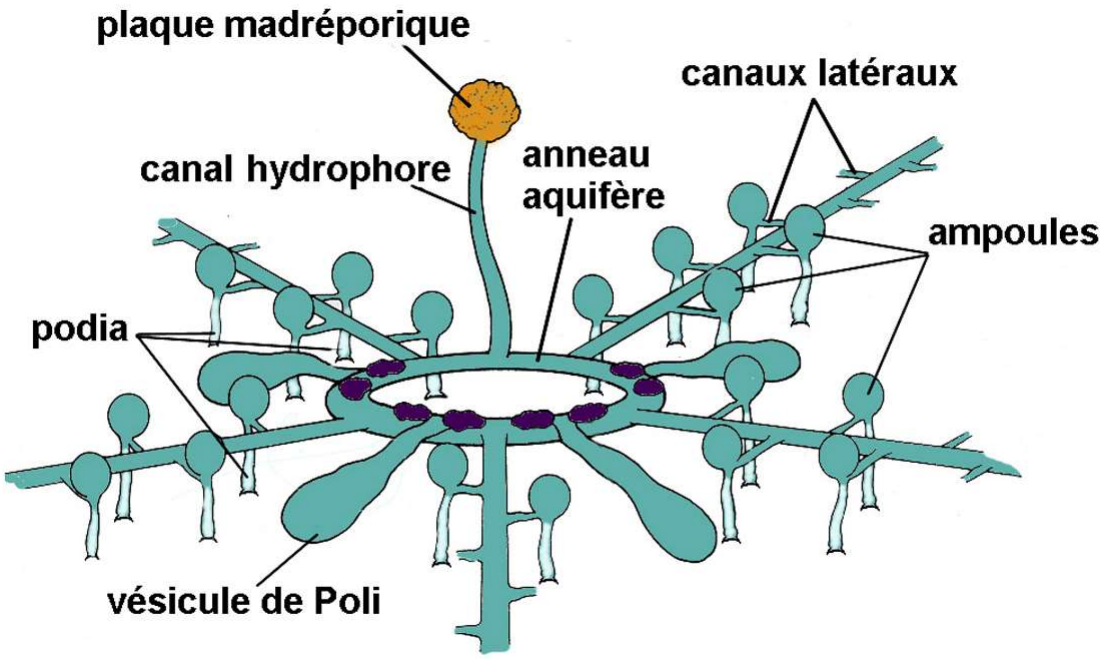


^ Divers photos d'étoiles de mer montrant quelques unes des caractéristiques physiques des échinodermes. L'image de droite montre le corps d'une étoile de mer *Echinaster sepositus* dans sont ensemble, face aborale. On voit la symétrie pentaradiée avec notamment les cinq bras de l'animal. La photo du centre montre un bras d'étoile de mer *Pycnopodia helianthoides* face orale. On voit les nombreux pieds ambulacraires ici équipés de ventouses : il s'agit alors de podia, l'organe locomoteur principale des échinodermes. Enfin, la photo de droite montre la madréporite d'une étoile de mer, l'endroit où l'hydrocœle communique avec l'extérieur.

Une particularité moléculaire surprenant des échinodermes est la présence d'une forme de collagène particulière. Cette protéine est utilisée chez tous les animaux afin d'assurer l'adhérence des cellules entre elles et donc la cohésion de l'organisme. Or, celui des échinodermes possède une rigidité sous commande nerveuse par le biais de neuropeptides (protéines synthétisées par les neurones et impliquées dans les échanges électriques entre ceux-ci). Cela signifie que l'animal peux rigidifier ou assouplir son corps selon la position qu'il souhaite prendre tout en minimisant la contraction musculaire et donc en économisant de l'énergie. Ainsi, certains échinodermes filtreurs peuvent garder une posture dressée sans dépenser d'énergie. Enfin, le groupe se caractérise par des synapomorphies génétiques notamment dans l'ordre de succession des gènes Hox impliqués dans le développement. Le complexe Hox est composé d'une douzaine à une quinzaine de gènes successifs. Leur ordre spatial de 3' vers 5' des locus (emplacement des gènes dans les chromosomes) correspond à l'ordre d'expression temporelle et à un gradient morphologique d'expression de la région antérieure vers la postérieure de l'embryon. Cette double colinéarité spatiale et temporelle est liée d'une translocation de la classe antérieure (Hox1, Hox2 et Hox3) vers l'extrémité du complexe de gènes Hox accompagnée par une inversion de l'ordre de ces gènes (on obtient alors la séquence Hox4 à Hox15 puis Hox3, Hox2 et Hox1). Primitivement, la classe au gradient d'expression plus important dans la partie antérieur de l'embryon se positionne de l'autre côté du complexe et dans l'ordre inverse (séquence Hox1, Hox2, Hox3 et Hox4 à Hox15). Pour finir, le taxon est soutenu par l'analyse de 179 gènes fournissant 53 799 positions d'acides aminés.

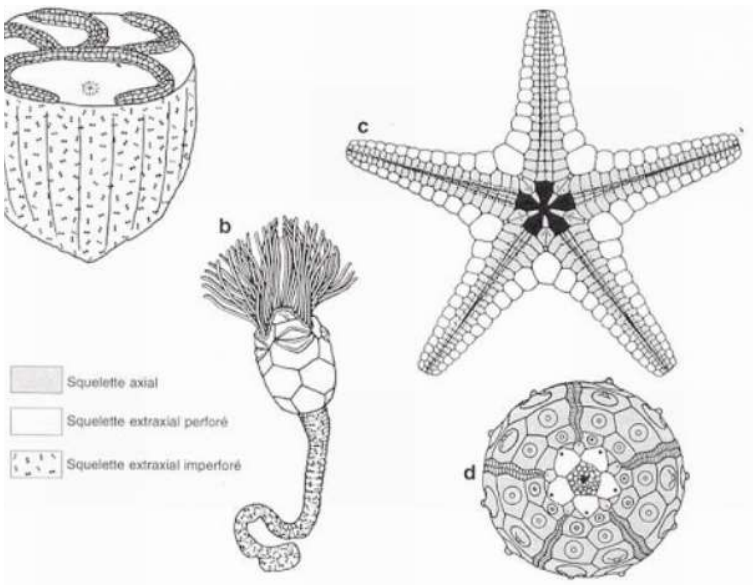
La classification des échinodermes

Les échinodermes représentent un embranchement très riche dont la diversité actuelle n'est qu'un pâle aperçut de leur diversité passée. En effet, s'ils sont aujourd'hui représentés par 5 classes, celles-ci étaient au nombre de 21 dès le cambrien (- 540 à - 485 Ma). Certaines ont disparues dès la fin de cette période, mais la majorité des pertes se sont produites à la fin du paléozoïque à l'extinction permien-trias (- 250 Ma) qui a vu la disparition de 90 % des espèces marines. On prend toute la mesure de le diversité et du succès des échinodermes en examinant le nombre d'espèces connues : on en connaît environ 6 700 espèces actuelles en 2017 et 13 000 espèces fossiles. Les échinodermes modernes regroupent 5 classes toujours présentes dans nos océans : les crinoïdes, les astéroïdes (étoiles de mer), les ophiuroïdes (ophiures), les échinoïdes (oursins) et les holothuroïdes (concombres de mer). A cela, il faut ajouter 2 ou 3 classes fossiles considérées comme des échinodermes modernes.



^ Schéma du système aquifère des étoiles de mer. A noter que la madréporite est en situation aborale (caractère propre aux éleuthozoaires). Les podia ou pieds ambulacraires formés à partir du système axial sont disposés en colonnes. Les plaques du squelette axial étroitement liées au système aquifère suivent cette organisation en colonnes.

La classification des échinodermes repose principalement sur l'analyse de leur squelette. Celui-ci se compose de 3 zones principales dont les caractéristiques sont alors étudiées afin de comparer ces animaux entre eux. La première partie du squelette est la zone « extraxiale imperforée ». Celui-ci clôt le corps sur sa face aboral (à l'opposé de la face orale abritant la bouche). À noter que la présence du squelette extraxial imperforé se limite aux échinodermes basaux et aux crinoïdes. Les 4 autres classes actuelles en sont dépourvues ce qui les places parmi les « éleuthérozoaires », un clade dont les crinoïdes sont exclues. La seconde zone est le squelette extraxial perforé. Il abrite l'anus, les gonopores (transport des gamètes) et les hydropores. Enfin, la dernière zone est le squelette axial. Celui-ci est étroitement lié au système aquifère et forme des colonnes de plaques à l'alternance bien organisée, à l'inverse des éléments extraxiaux qui n'obéissent à aucun principe ontogénétique c'est-à-dire à aucune organisation de mise en place précise. Le squelette axial abrite la bouche et les pieds ambulacraires.
Au cours de l'évolution des échinodermes, une tendance évolutive voit la réduction du squelette extraxial au profit du squelette axial. Cette tendance s'illustre par 3 grands types de morphologies (voir image ci-dessous). La plus basale est du type « **crinoïde** ». Le squelette extraxial est bien développé avec un tube (imperforé) et une thèque (perforé). Le squelette axial ne concerne que des filaments nourriciers portés par la thèque et nommés brachioles. Les échinodermes du type astérozoaires (**étoiles de mer** et **ophiures**) représentent un autre grade de cette tendance évolutive. Chez eux, le squelette extraxial imperforé a disparu. Le squelette extraxial perforé couvre la marge externe et la face dorsale de l'animal. Enfin, les **oursins** présentent la condition la plus poussée de ce chemin évolutif avec une réduction importante du squelette extraxial au profit du squelette axial qui couvre la majeure partie de la surface de l'animal. Le squelette extraxial perforé se limite alors à l'appareil apical (plaques anales et génitales). Cependant, il existe un contre-exemple extrême : les **holothuries** (concombres de mer). Chez eux, le développement du squelette axial est très réduit ne concernant que leurs tentacules (introvert). Le reste du corps est donc d'origine extraxiale perforé.



< Comparaison de la structure du squelette de 3 types d'échinodermes. Les espèces du type « crinoïde » (b) possèdent un tube composé du squelette extraxial imperforé surmonté d'une thèque formé par le squelette extraxial perforé et portant des filaments (brachioles) représentant le squelette axial. Les échinodermes du clade des éleuthérozoaires ont perdus le squelette extraxial imperforé (astérozoaires et échinozoaires). Chez les astérozoaire (c), le squelette extraxial couvre la marge extérieure et la face dorsale, la face orale se composant du squelette axial. On voit également des odontophores à chaque coin de la bouche centrale. Enfin, chez les oursins (d : test sans épines en face aborale) qui sont des échinozoaires, le squelette axial couvre la majeure partie de l'ossature. Le squelette extraxial se limite alors aux plaques anales et génitales. On peut également voir les 5 sillons ambulacraires qui se prolonges jusqu'au pôle aborale.

Ainsi se dessine l'arbre des échinodermes actuels : d'abord les crinoïdes en position basale avec comme groupe frère celui des éleuthéozoaires Les éleuthéozoaires ne se caractérisent pas uniquement par des particularités squelettiques (perte des plaques extraxiales imperforées). En effet, le groupe possède de nombreuses autres synapomorphies : l'anus et la madréporite sont localisés sur la face aboral (ils se positionnaient ancestralement sur la face orale), les podia (pieds ambulacraires) sont munis de ventouses. Enfin, il y a un sinus nerveux qualifié de « hyponeural » entourant la bouche et connecté aux colonnes du système axial ainsi qu'aux gonades. Les éleuthéozoaires sont divisés en astérozoaires (astéroïdes + ophiuroïdes) et en échinozoaires (échinoïdes + holothuroïdes). Les astérozoaires sont définis par des caractères moléculaires (perte du gène Hox 2 et analyse de plus de 200 gènes nucléaires) mais aussi squelettiques (squelette extraxial aboral et marginal ; squelette axial oral). Ils présentent également la particularité de produire des ossicules ambulacraires d'origines axiale armant 5 bras centrés sur la bouche et portants des podia. Enfin, les astérozoaires possèdent à chaque angle de leur bouche un ossicule impaire nommé « odontophore » en position inter-radiale (entre les bras pentarradiés). Quant aux échinozoaires, ils ont la particularité d'avoir perdu leurs bras et de présenter une face aborale réduite à la région autour de l'anus. Cependant, leur principale caractéristique est la prolongation des 5 sillons ambulacraires pentaradiés jusqu'au pôle aboral. Ceux-ci sont bien visibles sur le test des oursins dépouillés de leurs piquants (image ci-dessus). Cependant, ce caractère n'est pas évident chez les holothuries dont les sillons sont assimilés à des néoformations internes reliant les tentacules. Pour finir, les échinozoaires sont soutenus par l'analyse de plus de 200 gènes nucléaires et la perte du gène Hox 4.

