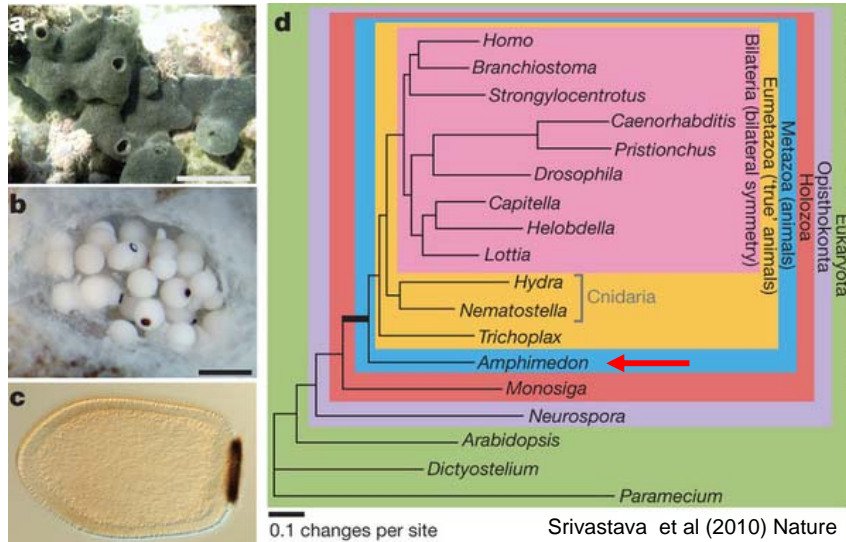


6) Les grandes lignées évolutives au sein des Métazoaires

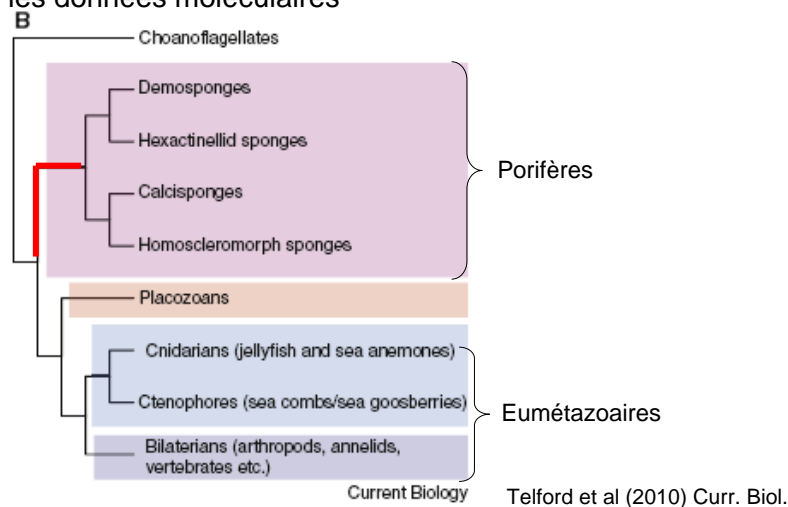
Premier génome complet séquencé d'un Porifère : *Amphimedon queenslandica*

→ Les Porifères sont à la base des Métazoaires

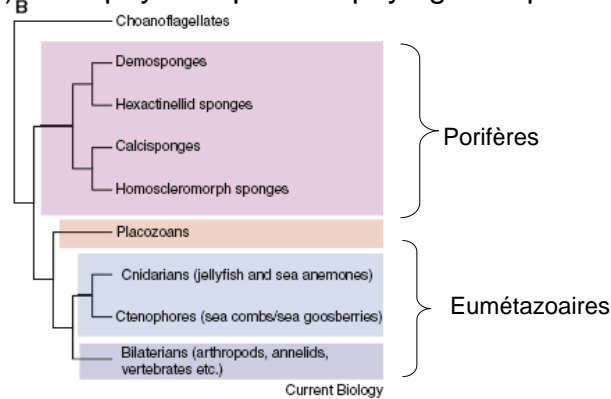


7) Monophylie et position phylogénétique des Porifères

Quand on ajoute une série de taxons « Porifères » à cet arbre phylogénétique, La vision « traditionnelle » issue de données morphologiques semble validée par les données moléculaires



7) Monophylie et position phylogénétique des Porifères?



- 1) * Les Eponges sont monophylétiques : pinacoderme, système de canaux, chambres de choanocytes internalisées, sont des synapomorphies
 - 2) * Les Eponges sont formées de 4 clades monophylétiques distincts (nouveaux par rapport à la morphologie: les "Hémoscléromorphes")
 - 3) Les Eumétazoaires sont monophylétiques
- Cette phylogénie respecte la vue traditionnelle dérivée de la morphologie

* Nouveau par rapport à votre syllabus

7) Monophylie et position phylogénétique des Porifères?

Les Porifères partagent avec les autres Métazoaires les gènes impliqués dans des processus clefs :

- d'adhésion,
- de signalisation cellulaire (famille de gènes *Wnt*),
- de création du plan général d'organisation du corps,
- des facteurs de transcription développementaux,...

Pourtant, les Porifères n'ont pas:

- de système nerveux
- de système digestif
- de véritables tissus (pas de lame basale en tous cas)
- d'organes,...

On distingue donc :

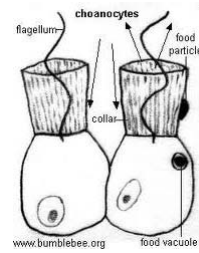
- les Porifères, ou **Parazoaires**
- des « vrais » Métazoaires ou « **Eumétazoaires** » incluant les Cnidaires, Ctenophores et Triblastiques

Srivastava et al (2010) Nature

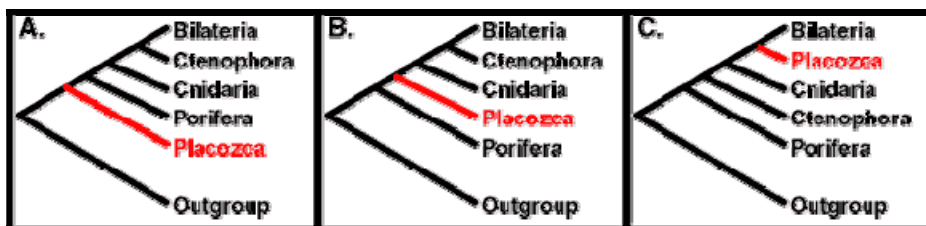
7) Monophylie et position phylogénétique des Porifères?

Synapomorphies unissant les Porifères

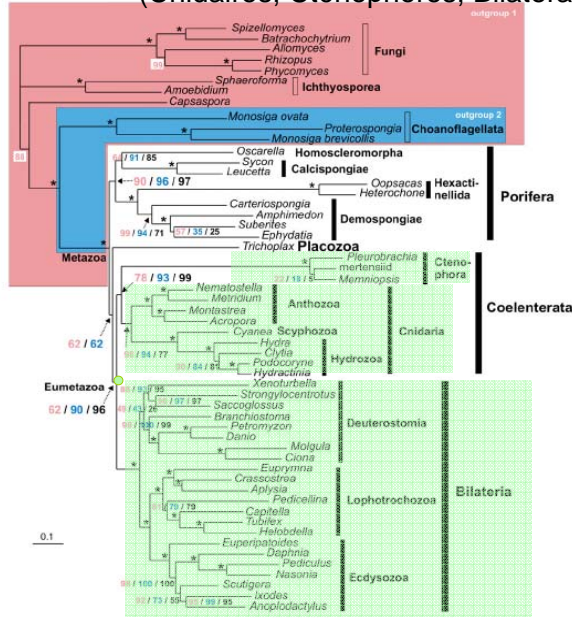
- 1) (Diplobastique): deux « épithelia » (mais pas de lame basale), qu'on peut assimiler à l'ectoderme et l'endoderme, et un tissu conjonctif, le mésenchyme avec mésoglée
- 2) Choanocyte : cellule digestive ressemblant à un choanoflagellé
- 3) Squelette de spicules siliceux ou calcaires
- 4) Différenciation cellulaire peu poussée (pas d'organes)
- 5) Architecture du corps en forme de canaux: unique chez les animaux



Le cas des Placozoaires reste discutable... on en discute plus tard



8) Les lignées évolutives au sein des Eumétazoaires: (Cnidaires, Cténophores, Bilateria)



Métazoaires

Eumétazoaires

Les Cnidaires forment un clade au sein de cette phylogénie

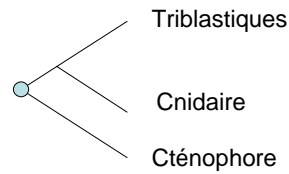
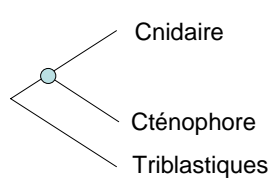
Les « Coelentérés » (Cnidaires+Cténophores) forment un clade au sein de cette phylogénie

Les « Coelentérés » sont le clade sœur des Bilateria, qui ensemble regroupent tous les Eumétazoaires

Philippe et al (2009) Curr Biol.

Le cas des Placozoaires reste discutable... on en discute plus tard

Le cas des Cténophores reste discutable... on en discute plus tard



9) Synapomorphies unissant les Eumétazoaires

- 1) Véritables **tissus** avec **lame basale** sous l'épithélium
- 2) Cavité **digestive différenciée** avec cellules sécrétrices d'enzymes digestives dans le milieu extracellulaire
- 3) Reproduction sexuée avec gastrulation donnant de véritables feuilletts embryonnaires: **ectoderme et endoderme**
- 4) Différenciation cellulaire poussée: cellules musculaires, nerveuses (et synapses), sensorielles, formant **tissus et organes**
- 5) (Absence des **choanocytes**)

■ La matrice extra-cellulaire comportant du collagène s'organise en une **lame basale**, assurant l'existence de véritables tissus (fig. 1: coupe de peau de porc; cps: capillaire sanguin, cek: cellules kératinisées, cog: collagène, epd: épiderme, lb: lame basale, tic: tissu conjonctif).

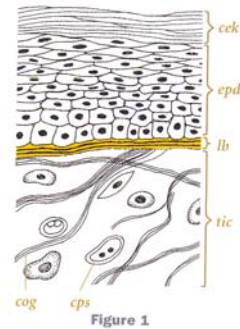
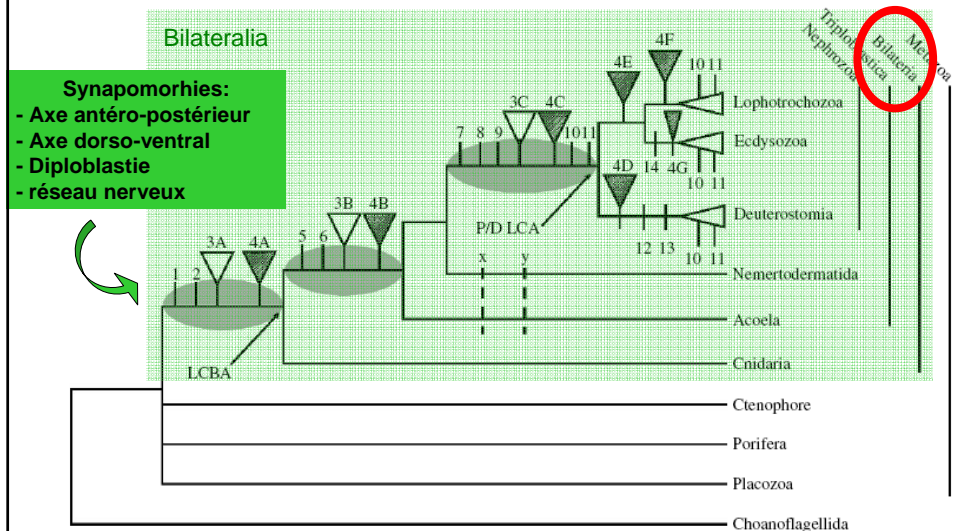


Figure 1

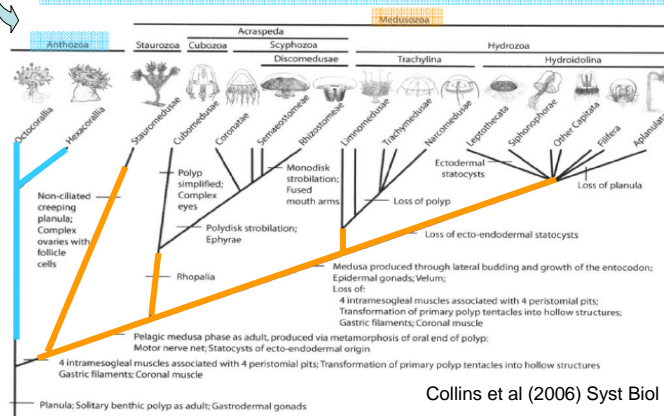
10) Monophylie et position phylogénétique des Cnidaires



Baguna et al (2008) Phil. Trans. Linn. Soc.

10) Monophylie et position phylogénétique des Cnidaires

Les Cnidaires: des Bilateria?
Les traits montrant la symétrie bilatérale se retrouvent chez le taxon le plus primitif des Cnidaires



Bilateria:
-Axe antéro-postérieur (homologue de l'axe oral-aboral des Cnidaires)

- Axe dorso-ventral (homologue d'un axe dit « directif » des Cnidaires)

- Diploblastie (pas de véritable mésoderme)

- Présence d'un réseau nerveux

→ Nouvelle taxonomie: les Cnidaires font partie des « Bilateria » et l'ancêtre commun aux Bilateria sensu stricto et aux Cnidaires présentait déjà la symétrie bilatérale

11) Synapomorphies unissant les Cnidaires

1) **Cnidocytes** : cellules spécialisées dans l'attaque et la défense, contenant un nématocyste:

2) Symétrie radiaire avec tendance à l'acquisition d'une symétrie bilatérale (Planula, Anthozoaires)

3) Ectoderme, endoderme et mésoglée
La musculature est d'origine ecto- et endodermiques (et non mésodermique)
Certains considèrent pourtant la mésoglée comme dérivé du troisième feuillet embryonnaire, le mésoderme

4) Pas d'appareil circulatoire, excréteur, système nerveux très simple (pas de synapses chimiques)

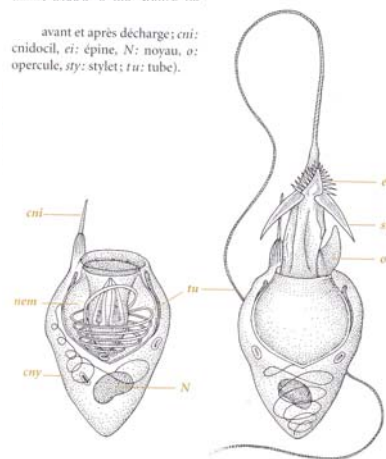
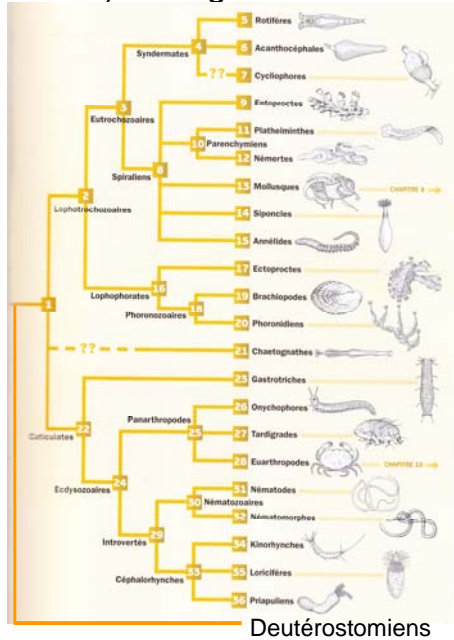


Figure 1

13) Les lignées évolutives au sein des Triblastiques



Lophotrochozoaires:
(Platyhelminthes)
Annélides
Mollusques

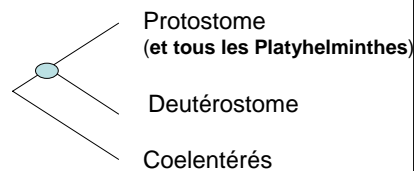
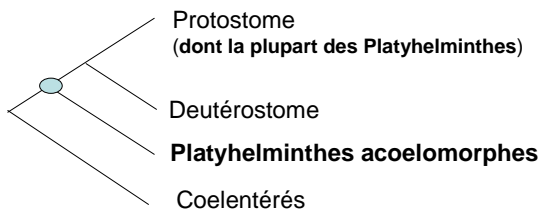
Cuticulates /
Ecdysozoaires:
Nématodes
Arthropodes

Lecointre et Le Guyader (2006) Editions Belin

Le cas des Placozoaires reste discutable... on en discute plus tard

Le cas des Ctenophores reste discutable... on en discute plus tard

Le cas des Platyhelminthes reste discutable... on en discute plus tard



12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

On distingue maintenant les Triploblastiques au sein des Bilateria au sens large

- 1) Triploblastique → mésoderme :
muscle strié circulaire, longitudinal et dorso-ventral
(d'origine non épithéliale)

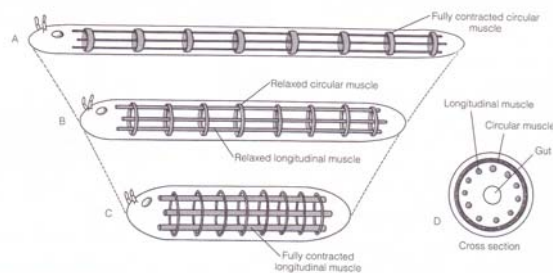
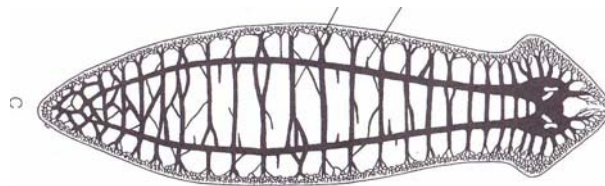


FIGURE 9-5 Bilateria: body-wall musculature. The basic arrangement of body-wall muscles in soft-bodied bilateral animals, as shown in B and the cross section (D), is an outer circular and an inner longitudinal musculature. These two layers have antagonistic actions: Contraction of the circular musculature causes elongation of the body (A), whereas contraction of the longitudinal musculature causes shortening (C). Longitudinal muscles alone allow the animal to bend and turn. The circular body wall muscles typically are positioned outside of the longitudinal muscles because the effectiveness of their action (elongation or peristalsis) depends on compression of the bodily tissues, including the longitudinal musculature.

12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

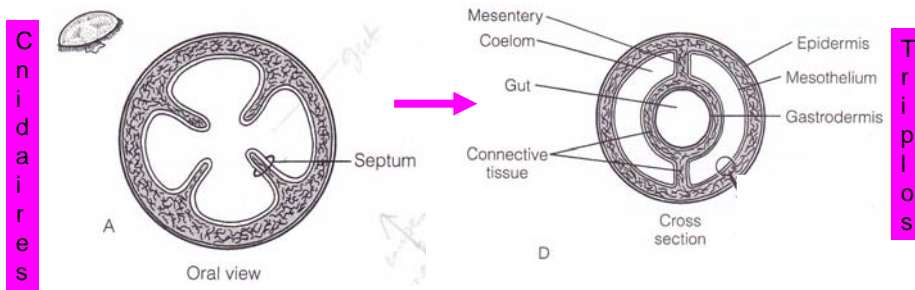
- 2) Céphalisation: concentration des organes sensoriels et du système nerveux (« cerveau ») à l'extrémité antérieure (qui devient la tête)
Une exception: les Echinodermes



12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

3) Cavités coelomiques

- = Espace situé entre l'ectoderme et l'endoderme, prenant en partie la place des tissus conjonctifs tels que la mésoglée pendant le développement
- Différenciation d'un troisième compartiment interne qui isole les fonctions de sécrétion, reproduction, et la musculature (dans le coelome) de la fonction digestive (entéron)
- Permet la spécialisation du système digestif
- Mise en place de véritables organes différenciés

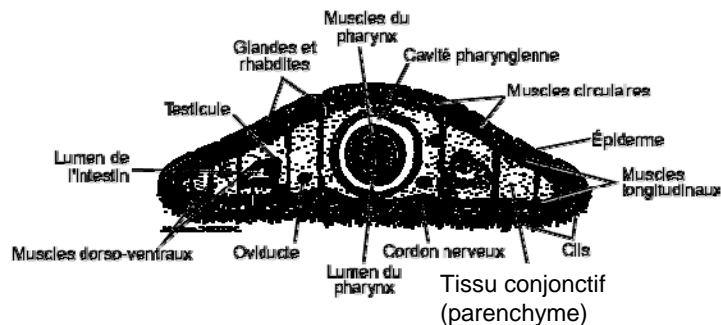


12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

3) Cavités coelomiques

Les taxons qui ne présentent pas de cavités coelomiques les ont donc vraisemblablement perdus

« Acoelomates »: Platyhelminthes



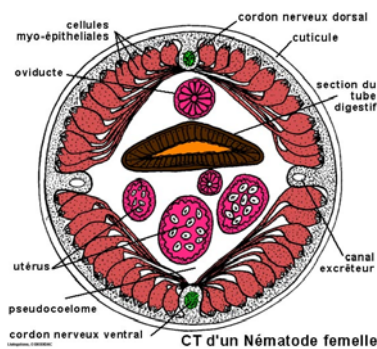
12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

3) Cavités coelomiques

Les taxons qui présentent un « pseudocoèle » ont vraisemblablement perdu la couche mésodermique couvrant le tube digestif

« Pseudocoelomates »: Nématodes

Fibres musculaires antéro-postérieures uniquement



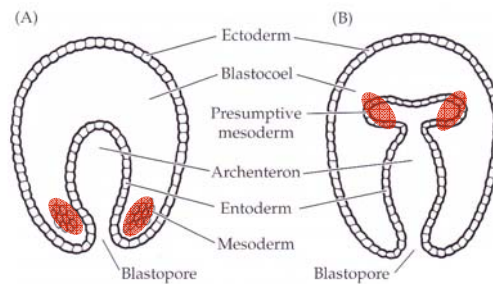
12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

3) Cavités coelomiques : Origine unique ou multiple des cavités coelomiques ?

Tous les triblastiques possédaient des cavités coelomiques originellement, mais elles ont pu apparaître plusieurs fois indépendamment car le développement des cavités coelomiques est différent entre :

- Deutérostomiens : par entérocoelie
- Protostomiens: par schizocoelie

Spiralia:
mésoderme provient de la cellule 4d

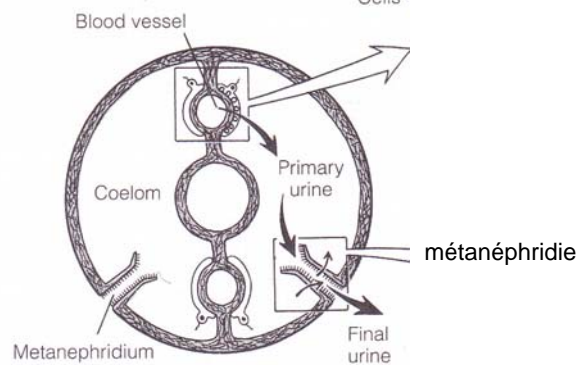


Deutérostomiens:
mésoderme bourgeonne de la paroi de l'archenteron

12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

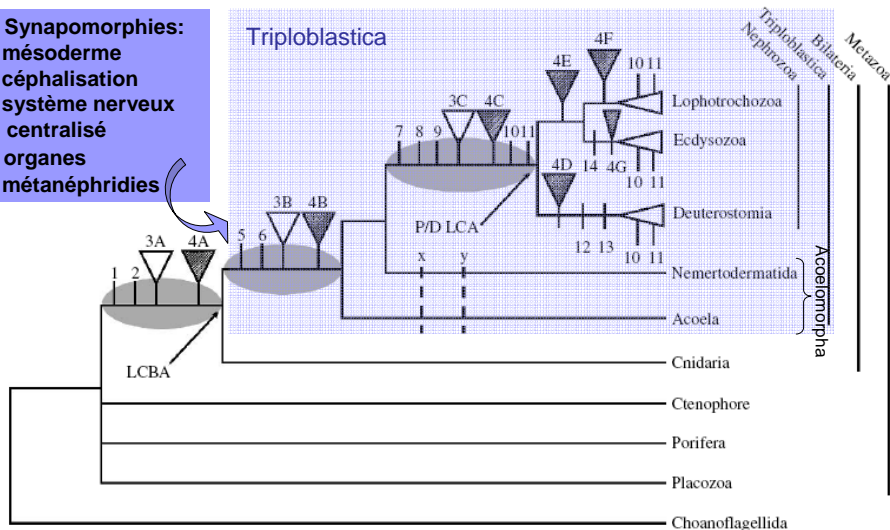
4) Métanéphridies pour la plupart d'entre eux (sauf Rotifères, larve trochophore)

= néphridies s'ouvrant dans les cavités coelomiques: la filtration n'est plus établie par des flagelles à travers une barrière d'ultrafiltration de la cellule filtrante, mais bien au travers la paroi coelomique

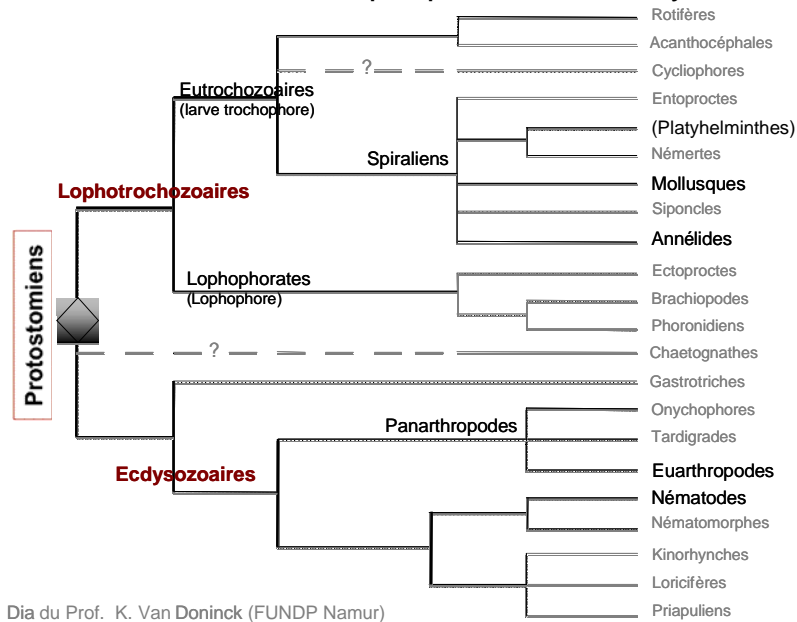


12) Synapomorphies unissant les Triblastiques

- Synapomorphies:**
- mésoderme
 - céphalisation
 - système nerveux centralisé
 - organes
 - métanéphridies



13) Les Protostomiens : Lophophorates et Ecdysozoaires



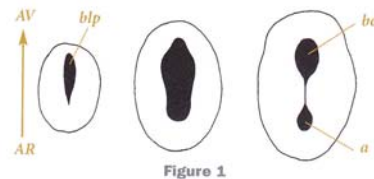
13) Les Protostomiens : Lophophorates et Ecdysozoaires

Groupe très original: défini au XIX^{ème} siècle sur base d'un caractère négatif (non-deutérostomien), il reste jusqu'à présent monophylétique

Deutérostomien: Animal dont le développement embryonnaire donne au blastopore (ouverture de la gastrula) la fonction d'anus, la bouche se formant secondairement

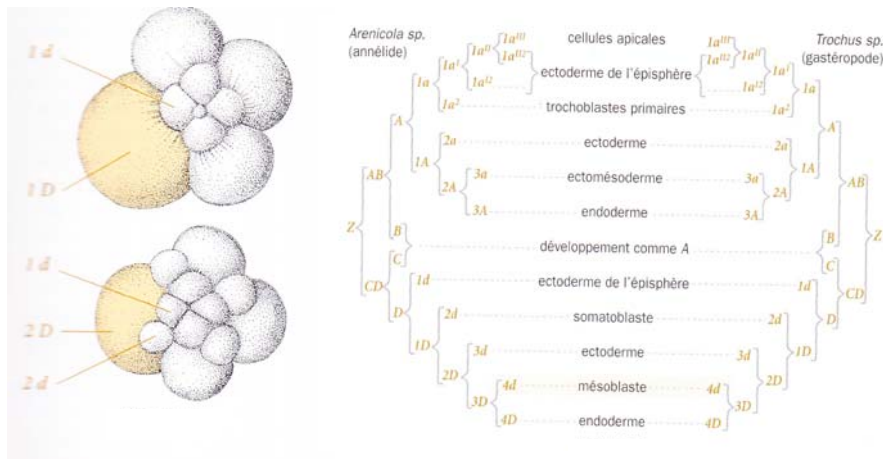
Protostomien: Animal dont le développement embryonnaire donne au blastopore la fonction de bouche, qui apparaît *proche* de la position du blastopore, et parfois d'anus (certains mollusques, polychètes, ...)

Les Protostomiens contiennent la majorité des animaux appelés « Invertébrés »:
arthropodes, nématodes, mollusques, annélides, ...



14) Synapomorphies unissant les Protostomiens

1) Le mésoderme provient du mésentoblaste 4d : cette cellule embryonnaire est à l'origine de tout le mésoderme

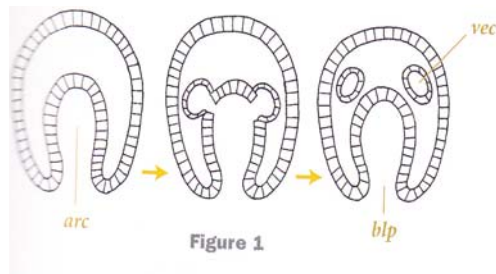
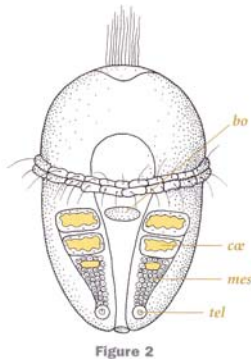


14) Synapomorphies unissant les Protostomiens

2) Le coelome est formé par « schizocoelie » : P/r aux Deutérostomiens (entérocoelie)

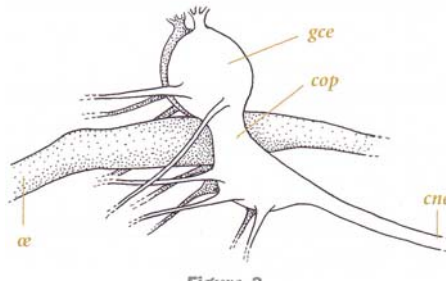
Larve trochophore d'Annélide vue de devant, montrant le mésoderme qui se creuse ensuite d'un coelome:

Le mésoderme provient de la paroi de l'archentéron (l'intestin primitif, cad la première cavité qui traverse l'embryon en cours de gastrulation)



14) Synapomorphies unissant les Protostomiens

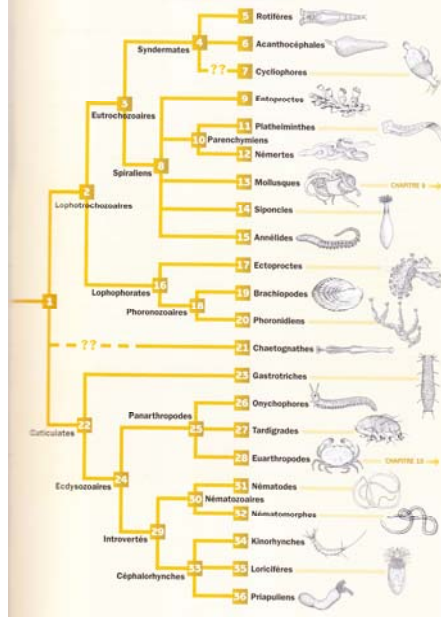
3) Le système nerveux est ventral, à l'exception du ganglion céphalique (système hyponeurien et collier périoesophagien) :



4) Possibilité d'avoir un exosquelette

15) Les lignées évolutives au sein des Protostomiens

Deux grands clades majeurs (sur base des données moléculaires)



Lophotrochozoaires
(Platyhelminthes)
Annélides
Mollusques

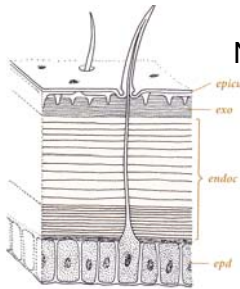
Cuticulates /
Ecdysozoaires:
Nématodes
Arthropodes

Lecointre et Le Guyader (2006) Editions Belin

15) Les lignées évolutives au sein des Protostomiens

ECDYZOZOAIRE (Nématode, Arthropode):

- 1) Perte des cils locomoteurs des cellules de l'épiderme
- 2) Croissance par mue (= ecdysis) sous le contrôle d'hormones ecdystéroïdes
- 3) La cuticule est formée de trois couches: épi-, exo-, et endocuticule

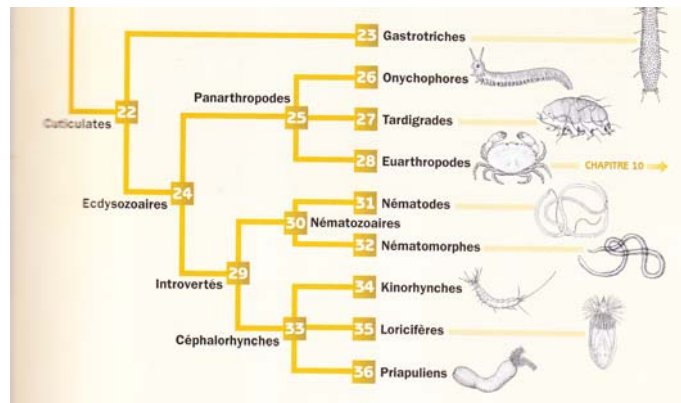


NB: Mais d'autres taxons présentent une cuticule...

Cnidaire (thèque chitineuse),
Annélide, Urochordé

Pas un caractère morphologique fort

15) Les lignées évolutives au sein des Protostomiens



Par rapport au syllabus:

- * les « Aschelminthes » ne sont plus un groupe valide:
- * les Nématodes ont pour clade sœur les Nématomorphes (parasites d'Orthoptères,...), formant les « Nématozoaires »

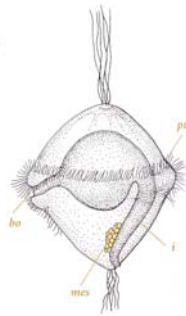
15) Les lignées évolutives au sein des Protostomiens

LOPHOTROCHOZOAIRES :

- 1) Monophylie sur base uniquement moléculaire (ARN ribosomique 18S)
- 2) Regroupe les animaux présentant une larve de type trochophore et les animaux présentant un lophophore:

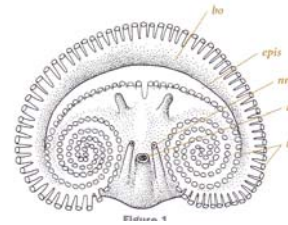
Larve trochophore:

Larve en forme de toupie, présentant une bande de cils locomoteurs (la prototroche) en position antérieure par rapport la bouche. Cette larve peut se métamériser (Annélides) ou non (Mollusques)

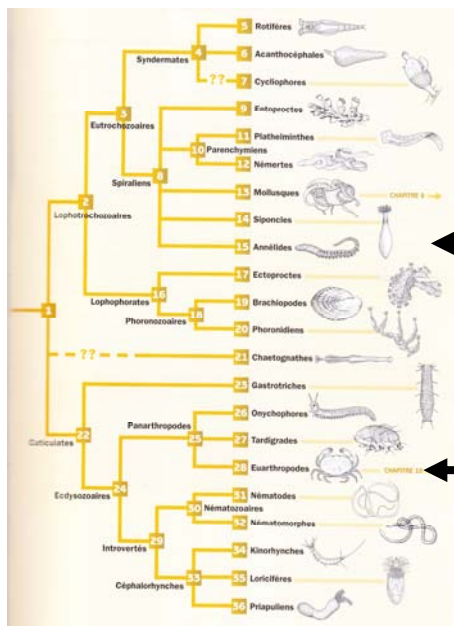


Lophophore:

Couronne de tentacules entourant la bouche, et contient des extensions cœlomiques

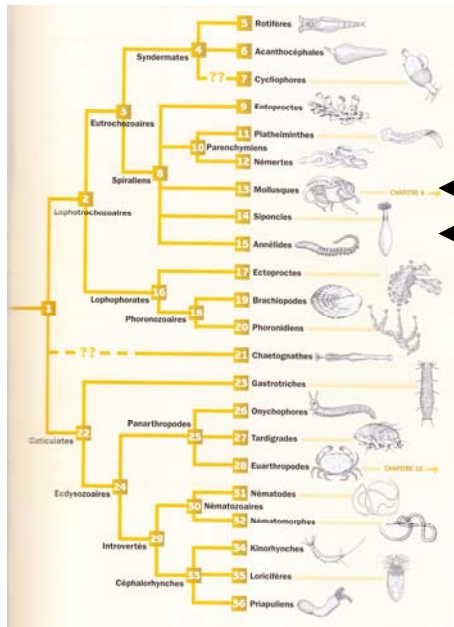


15) Les lignées évolutives au sein des Protostomiens

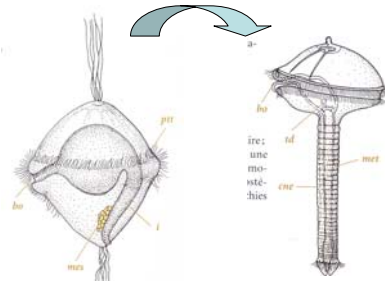


Par rapport au syllabus; Etant donné l'éloignement phylogénétique entre Annélides et Arthropodes, l'origine annélienne des Arthropodes est réfutée (hypothèse proposée p.252 du syllabus)

15) Les lignées évolutives au sein des Protostomiens



Par rapport au syllabus;
Les Annelides ne sont pas plus proches des Mollusques que d'autres Spiraliens, malgré le partage de la larve trochophore



Qui se métamérise chez les Annelides

I. Evolution des structures et des fonctions

II. Les relations phylétiques : certitudes et incertitudes actuelles

III. Incertitudes phylétiques: quelles conséquences ?

La position phylogénétique des groupes à morphologie « primitive », tels que Placozoaires, Ctenophores et Platyhelminthes est étudiée parce que :

- elle détermine la « structure » de l'ancêtre commun des euMétazoaires, Bilateria ou Triblastiques (donc *notre* ancêtre);
- elle détermine l'apparition unique ou multiple, rapide ou graduelle, de tous ces caractères essentiels (symétrie bilatérale, mésoderme,...)

Rappel :

- 1) « Eumétazoaires » = tous les Métazoaires sauf Eponges
- 2) « Bilateria » = tous les euMétazoaires incluant les Cnidaires = Eumétazoaires
- 3) « Triblastiques » = tous les euMétazoaires sauf Cnidaires et Ctenophores

Les Placozoaires n'ont pas encore de place fixe....

1) Le cas des Placozoaires:

Une seule espèce décrite et connue!
Marine

Pourquoi leur position est-elle importante à déterminer?

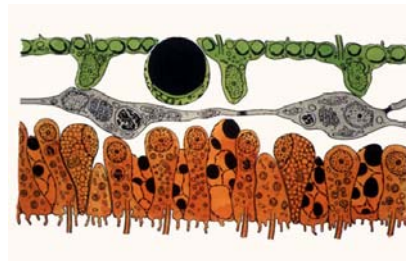
A cause de leur simplicité morphologique!

* Deux tissus: épiderme, endoderme
Présence d'une lame basale et d'une matrice extracellulaire
Entre ces deux couches: un syncytium

* Sans symétrie constante
* Sans axe (extrémités) antéro-postérieur(es)
* Sans organes
* Absorption et digestion extra-corporelle

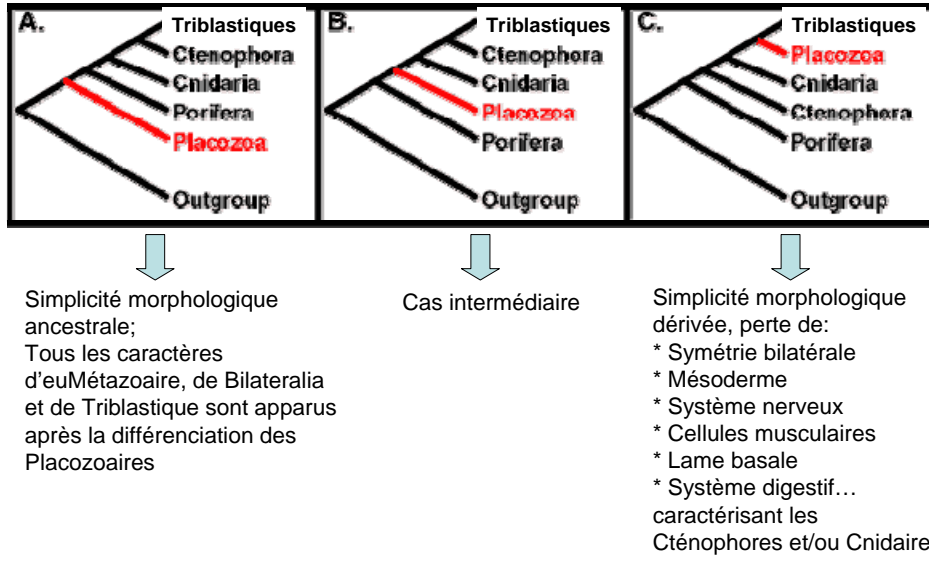


Trichoplax adhaerens



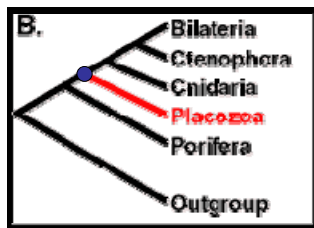
1) Le cas des Placozoaires:

Sur base de nombreux marqueurs moléculaires, leur position varie :



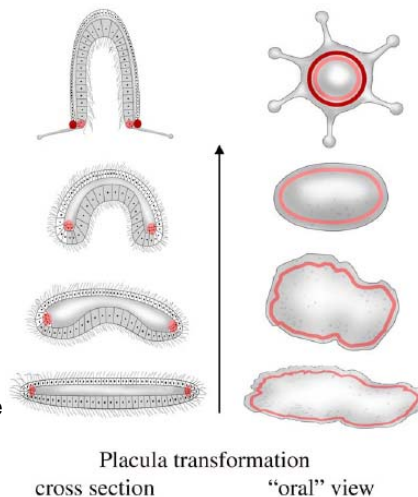
1) Le cas des Placozoaires:

En fonction de leur position, on discute l'origine « Placula » des **eumétazoaires**



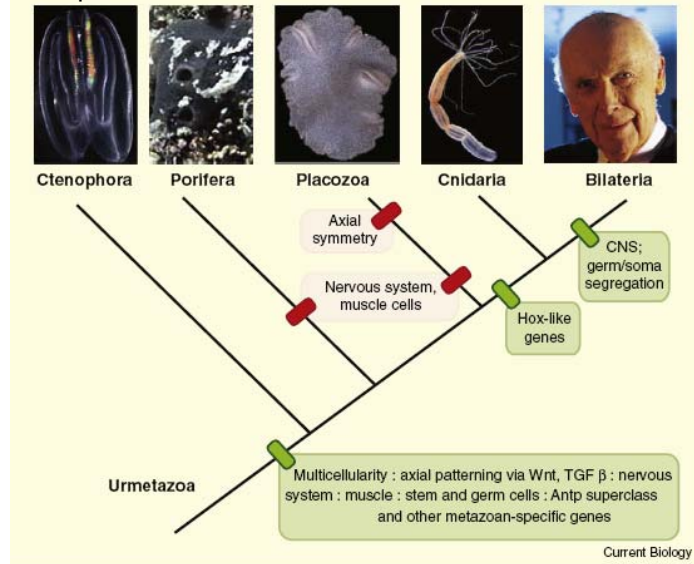
Ce cas, plus plausible, suggère une structure « Placula » pour l'ancêtre des **eumétazoaires**:

Le passage de la « Placula » vers un Cnidaire se serait fait par fixation de la forme digestive de la « Placula », et ajout de tentacules.



2) Le cas des Ctenophores :

Leur position est variable: cas extrême:



2) Le cas des Ctenophores :

L'alternative à un ancêtre EuMétazoaire (Bilateralia) de type « Placula » est un ancêtre de type « Planula », si l'ancêtre des euMétazoaires est un Ctenophore ou un Cnidaire (et pas un Placozoaire):

Ancêtre Placula

Diblastique
Pas de symétrie constante
Pas d'axe antéro-postérieur
Aucun organe ni système

Ancêtre Planula

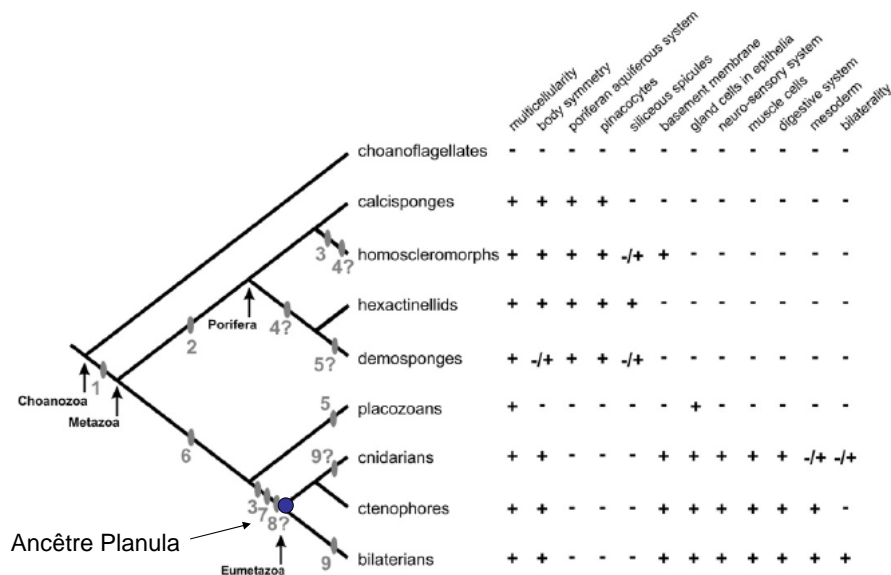
Diblastique
Symétrie bilatérale
Axe antéro-postérieur (axe oral-aboral des Cnidaire)
Réseau nerveux

2) Le cas des Cténophores : habituellement proches des Cnidaires

		Symétrie	Muscle	Feuillets embryonnaires:
(1)	Cnidaire	- Radiaire à bilatérale	- Cellules myoépithéliales ectodermiques	- Deux ou trois?
	Cténophore	- Radiaire	- Cellules musculaires vraies (origine indépendante)	- Deux ou trois?
ou	Triblastiques	- Bilatérale	- Cellules musculaires vraies (provenant du mésoderme)	- trois

(2)	Triblastiques	→ Conséquences : Ancêtre des EuMétazoaires de type Planula :		
	Cnidaire	(1) Cas plus plausible:		
	Cténophore	* L'ancêtre a une symétrie bilatérale (perdue chez Cténophores)		
		* L'ancêtre a ou non du mésoderme (mésoglée = mésoderme des Cnidaires?; origine indépendante du mésoderme chez les Cténophores)		
		(2) Dans ce cas:		
		* l'ancêtre a du mésoderme (perdu chez Cnidaires)		

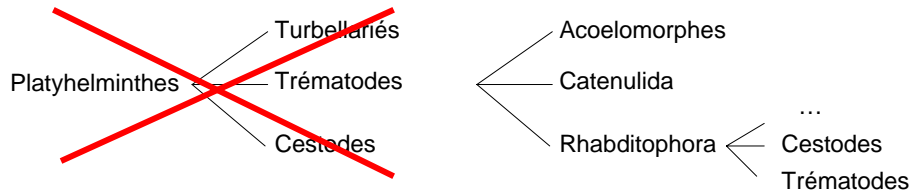
Hypothèse la plus plausible actuellement, et distribution des caractères:



Philippe et al (2009) Curr Biol

3) Le cas des Platyhelminthes

Les relations phylétiques des Platyhelminthes et Bilateria, et entre deux-ci, sont différentes de ce qui est indiqué dans votre syllabus:



- Au sein des « Platyhelminthes », on distingue: Acoelomorphes, Catenulida et Rhabditophora
- Les Platyhelminthes ne forment peut être pas un clade : aucun caractère synapomorphique ne permet de les regrouper et de les distinguer des autres triblastiques, à part la forme « plate »

3) Le cas des Platyhelminthes

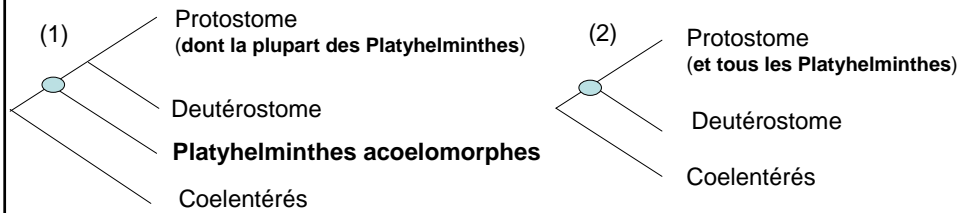
Les Platyhelminthes Acoelomorphes (généralement marins)

N'ont PAS de :

- Tube digestif (pas de pharynx; bouche ouvrant dans un syncytium glandulaire et non un tube digestif)
- Gonades (cellules germinales individuellement produites dans le parenchyme)
- Ganglions céphaliques antérieurs ni cordons nerveux ventraux
- Système excréteur (protonéphridies)
- Mésoderme (?)

3) Le cas des Platyhelminthes

Sont-ils poly- ou mono-phylétiques?

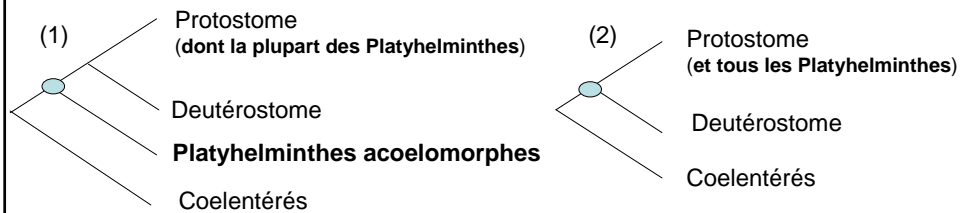


Deux questions:

- 1) Quel est la structure de l'ancêtre Triblastique?
- 2) A quelle vitesse les caractères des euMétazoaires sont-ils apparus (mésoderme, cavités cœlomiques, système digestif, nerveux, excréteur, ...)?

3) Le cas des Platyhelminthes

Sont-ils poly- ou mono-phylétiques?



Ancêtre « Planula » simple:

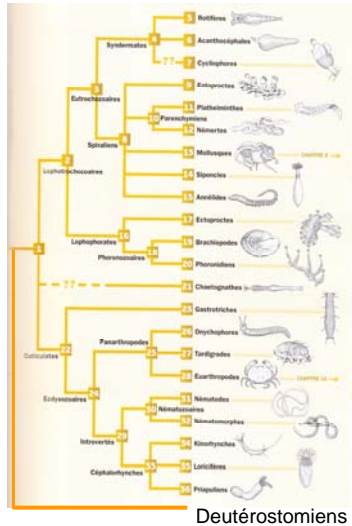
Symétrie bilatérale
 Absent } Apparition
 Absent } progressive (et
 Absent } parfois multiple) de
 Absent } ces caractères chez
 Absent } les différents
 Triblastiques

Ancêtre « Planula » complexe:

Symétrie bilatérale
 Tube digestif vrai
 Cerveau
 Protonéphridies
 Cavités cœlomiques
 Organes sensoriels (yeux,...)

Modifié d'après Hejnol et Martindale (2008) PTLs

4) L'origine unique ou multiple de la métamérisation ?



1) Eloignement phylogénétique entre Annélides, Arthropodes, et Deutérostomiens;

2) Mode de formation des métamères pendant le développement est très différent

L'apparition de la métamérisation de ces trois groupes est vraisemblablement indépendante

Conclusions générales :

1) La plupart des caractères morphologiques et systèmes présentés sont adaptés à l'environnement de l'organisme. Ils sont apparus indépendamment plusieurs fois dans l'évolution de différents groupes, et ne reflètent pas les relations historiques, évolutives, entre ces taxons.

Conclusions générales :

2) La phylogénie des Invertébrés, établie sur base de certains caractères morphologiques plus stables (feuilletés embryonnaires,...) a été en partie confirmée par les analyses moléculaires.

Sont confirmés:

- La position ancestrale des Protistes par rapport aux Métazoaires;
- La position ancestrale des Spongiaires, Placozoaires, Coelentérés par rapport aux Triblastiques;
- La dichotomie entre Proto- et Deutérostomiens.

DONC, on observe bien une complexification croissante de la diversité morphologique au cours de l'évolution

Conclusions générales :

3) Cependant,

* l'apparition de tous les grands groupes d'Invertébrés a eu lieu sur une période de temps incertaine (longue ou courte?);

* Un grand nombre de taxons très simples structurellement se maintiennent depuis le début de la vie « eucaryote » (protistes, placozoaires, spongiaires,...)

→ La notion de « complexification croissante » est donc très relative