



HAL
open science

ROTIFÈRES, ÉPIGÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION

Pierre Clément

► **To cite this version:**

Pierre Clément. ROTIFÈRES, ÉPIGÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION. Bulletin De La Société Zoologique De France, 2009, 134 (3 - 4), pp.203 - 224. hal-01025447

HAL Id: hal-01025447

<https://hal.science/hal-01025447>

Submitted on 18 Jul 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Rotifères et recherche fondamentale

ROTIFÈRES, ÉPIGÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION

par

Pierre CLÉMENT

Après avoir rappelé mes motivations initiales pour entreprendre des recherches sur les rotifères, le présent travail présente certaines questions fondamentales posées aux biologistes, par ce groupe zoologique, dans une perspective évolutive.

- Comment ont pu se différencier les 460 espèces de Bdelloïdes, dont la reproduction est uniquement parthénogénétique mitotique thélytoque (aucun mâle n'est connu dans cette classe de rotifères) ? Le récent séquençage de l'ADN de deux Bdelloïdes apporte des éléments de réponse en mettant en évidence des transferts latéraux de gènes à partir d'autres taxons (dont des végétaux et des unicellulaires).

- Chez les 1 800 espèces de Monogononta, de nombreux travaux mettent en évidence l'importance de processus épigénétiques se transmettant sur plusieurs générations (apparition d'épines lorsque les mères sont en présence d'un prédateur ; apparition de femelles mictiques qui donnent naissance à des mâles lorsque les parents sont en présence de stimulus précis ; effets de l'âge des parents ou grands-parents, ou de leur surpopulation).

- Enfin, les structures visuelles sont très diverses d'une espèce à une autre et impliquent plusieurs types de pigments visuels. Si des fonctions (phototaxie, photocinèse, influence de la photopériode sur l'apparition des mâles ou sur l'éclosion des œufs de durée) sont connues chez certaines espèces, aucune fonction des structures visuelles n'a été décrite jusqu'ici chez d'autres espèces. Ces balbutiements évolutifs mériteraient plus d'études pour éclairer l'évolution des yeux chez les métazoaires.

L'ampleur et l'actualité des problèmes posés par la biologie des rotifères justifiaient que ce groupe zoologique suscite, à l'avenir, plus de recherches.

Mots-clés : Épigénétique, Parthénogenèse, Spéciation, Phylogenèse des yeux, Rotifères.

Rotifers, epigenetics and evolution

Some essential questions related to evolution are emerging from the study of rotifer biology. This paper presents some of these questions, after a short introduction dealing with my initial motivation to work on rotifers and more precisely on their ultrastructure and biology.

- The first set of questions is focused on the classical processes of speciation. In Bdelloids, reproduction only occurs by mitotic parthenogenesis, producing natural clones.

Bulletin de la Société zoologique de France 134 (3-4)

In this class of rotifers, Digononta, where there are only females, how did 460 species emerge? An answer is possible from the analysis of DNA sequences of two species of Bdelloids (GLAYDISHEV *et al.*, 2007, 2008) showing massive lateral transfers of genes from several taxa, including plants. This lateral transfer of genes by retroviruses can be a general process for evolution and perhaps for speciation. In bdelloids, it could explain the identity of structure of the ampoule-shaped cilia found in the cerebral eye of a bdelloid (CLÉMENT, 1984) and in the ocellus of a Phytoflagellate. An other question emerging from the biology of bdelloids is the cryptobiosis of adult females: when their environment dries out, they can survive several months or years (and even centuries), with a reviviscence after re-hydration, while normally they live only for a few weeks.

- The second set of questions is related to the importance of epigenetic processes with a transmission of non-genic factors through several generations.

For instance, when females of *Brachionus calyciflorus* are in the presence of their predator *Asplanchna brightwelli*, they do not change themselves but their offspring are females with long latero-dorsal spines and an adapted behaviour to escape to predation. This effect is reversible (over several generations) in the absence of predators.

The emergence of males (who are haploid, without a digestive tract, and are produced by mictic females) is also controlled by epigenetic processes. In each species, a specific environmental parameter (quality of diet, length of photoperiod, density of population...) induces a proportion of mictic females (« mixis ») in the offspring of the parental females exposed to this parameter. This mixis also varies with the age of parents, grandparents or even preceding generations (orthoclones). An initial environmental effect (decrease of mixis after a high population density of parents) was also proved to be transmitted during several generations in a clone of *N. copeus*; after 10 years of stable milieu with a high population density, it was still reversible (CLÉMENT & POURRIOT, 1980), but apparently no longer so after 20 years.

- The third set of questions is related to the structure and functions of the visual structures in rotifers (cerebral eyes and anterior ocelli). Their organisation is elementary, with only one visual neuron (sometimes two) juxtaposed with a screen red epithelial pigment, allowing a phototaxis. Nevertheless, several species having red eye(s) or ocelli are not phototactic. The photoreceptor structures can be cilia (the ampoule-shaped cilia mentioned above, point 1) or microvilli, or even lamellae. In this late case, a single lamella is located inside a sensory cell juxtaposed to the screen pigment, with symmetry of this structure (*Brachionus calyciflorus*, *B. plicatilis*) or several lamellae are stacked inside a single sensory cell (*Trichocerca rattus*). In *Asplanchna brightwelli*, the sensory cell is absent and the lamellae coming from the visual neuron are stacked inside the cavity of the screen pigment. An analysis of phototaxis in monochromatic wavelengths showed that the photoreceptor pigment is not the same in *B. calyciflorus* and *A. brightwelli*. Other photoreceptor pigments are involved for other kinds of responses to light: photokinesis (with an increase of speed from blue to red in isoquantic monochromatic light) and emergence of mictic females with the length of the photoperiod (in *N. copeus*: maxima in ultraviolet and in green wavelengths). This last action spectrum is also observed for the hatching of resting eggs (*Brachionus rubens*) by photoperiod.

In summary, rotifers have a great diversity of visual structures and photopigments probably showing some of the first beginnings of evolution of visual organs in Metazoa.

Finally the importance and the actuality of problems emerging from the study of the biology of rotifers could justify more research on these fascinating animals in the future.

Key-words: Epigenetics, Parthenogenesis, Speciation, Evolution of eyes, Rotifers.

Rotifère, épigénétique et évolution

A. Les rotifères pour trancher la querelle entre Golgi et Cajal

J'ai découvert les rotifères à l'âge de vingt ans, quand mon directeur de recherche, Max PAVANS de CECCATTY (équipe d'Histologie au laboratoire de Zoologie de l'Université de Lyon), m'a suggéré de travailler sur ces animaux pour tester une de ses hypothèses sur le système nerveux des Métazoaires les plus simples. Lui-même travaillait sur les éponges et avait mis jusqu'ici la plupart de ses élèves sur les Cnidaires ou les Cténares.

Son hypothèse s'enracinait dans le débat entre l'italien Camillo GOLGI (1843-1926) et l'espagnol Santiago RAMON y CAJAL (1852-1934), deux grands noms connus par les techniques d'imprégnation argentique qu'ils avaient mises au point et qui leur ont permis d'être les premiers à décrire les différents types de neurones, avec leurs dendrites et axones enfin visibles. Ils avaient émis des hypothèses contradictoires quant aux connexions entre ces neurones :

- pour le premier, ils formaient un réseau syncytial (hypothèse de la continuité entre neurones) ;
- alors que pour le second, ils étaient juxtaposés (hypothèse de la contiguïté).

Cette dernière hypothèse a été validée par la microscopie électronique avec la description de synapses dans tous les ganglions nerveux de Vertébrés et d'Invertébrés. Mais la question demeurait ouverte pour les réseaux nerveux périphériques qui, en microscopie optique après imprégnation argentique, semblaient former un réseau syncytial. Or, il était connu que les rotifères possédaient nombre d'organes syncytiaux : le tégument, l'ovaire, les glandes digestives, etc. (REMANE, 1929-33), ce qui s'est d'ailleurs vérifié en microscopie électronique (CLÉMENT, 1977a, CLÉMENT & WURDAK, 1991). En était-il de même pour leur système nerveux ? C'est pour résoudre cette question que j'ai commencé à travailler sur les rotifères en étudiant leurs ultrastructures.

J'ai accepté la proposition de M. PAVANS de CECCATTY car j'avais été intrigué par ces animaux que je n'avais vus qu'une seule fois, à l'École normale d'instituteurs de Montpellier, en préparant l'ENS de Saint-Cloud. Mon remarquable professeur, Jacques Larmat, nous avait fait observer au microscope des sphaignes qui « revivaient » après avoir été réhydratées alors qu'elles étaient sèches depuis des mois, voire des années. Or, sur ces sphaignes, et autour d'elles, arpenaient ou nageaient des dizaines d'adorables petites bêtes transparentes : des rotifères Bdelloïdes. Elles avaient survécu en vie ralentie (cryptobiose) pendant des mois ou même des années, pour revivre dans l'eau où leur durée de vie habituelle n'est que de quelques semaines (cf. *infra*).

J'ai fait mon mémoire de DEA (CLÉMENT, 1964) en découvrant que la place des rotifères dans la systématique était loin d'être consensuelle d'un auteur à l'autre. J'entrais dans le monde de la recherche, loin des certitudes taxonomiques enseignées en licence (et dont des pans entiers sont réexaminés). Ainsi, les rotifères pouvaient descendre des Turbellariés (de BEAUCHAMP, 1907) ou bien des Annélides par évolution régressive (REMANE, 1929), ou encore des larves trochophores de Mollusques (ou d'Annélides)...

La même année, je suis allé au CNRS de Gif-sur-Yvette, avec Claude ROUGIER et une autre collègue lyonnaise, pour que Roger POURRIOT nous enseigne comment élever des rotifères et me fournisse les souches d'algues et d'animaux que j'ai ensuite élevés

Bulletin de la Société zoologique de France 134 (3-4)

à Lyon pour mener mes recherches. C'était le seul spécialiste international qui maîtrisait ces élevages (voir sa thèse d'État : POURRIOT, 1965) et c'est grâce à lui que j'ai pu travailler sur ces animaux. J'ai largement collaboré avec lui par la suite.

Les techniques de microscopie électronique étaient alors balbutiantes, mais maîtrisées à Lyon grâce au CMEABG (Centre de microscopie électronique appliquée à la biologie et à la géologie) impulsé par M. PAVANS de CECCATTY à l'Université de Lyon. Mes premiers résultats ont vite montré que le système nerveux des rotifères n'est pas syncytial (CLÉMENT, 1967), mais ils m'ont en même temps fait découvrir des ultrastructures aussi inattendues que fascinantes (CLÉMENT, 1967, 1968, 1969) ainsi que des problèmes biologiques passionnants auxquels j'ai ensuite consacré plus de trente ans de ma vie. C'est une présentation actualisée de ces problèmes que vise le présent article.

J'étais (et suis resté) amoureux des rotifères, ces femelles vierges et transparentes dont la taille varie, selon les espèces, entre 0,1 et 2 millimètres. Elles se reproduisent principalement par parthénogenèse thélytoque, formant des clones naturels à partir desquels il est possible d'étudier des variations qui viennent ou non du génome. Elles sont de véritables modèles réduits d'animaux complexes, avec un nombre constant de cellules de la naissance à la mort (eutélie), un millier environ, dont un cerveau de 150 à 200 neurones, des muscles uni- ou bi-cellulaires, un estomac, des dents (les trophi du mastax) : **tous les appareils de tout animal pluricellulaire dans un volume limité, observable en microscopie électronique.**

Les rotifères constituent souvent les animaux les plus abondants dans le plancton des eaux douces ou saumâtres, y jouant un rôle majeur très étudié notamment par Roger POURRIOT et Claude ROUGIER, mais je n'aborderai pas ces questions dans le présent texte, pas plus que l'utilisation croissante des Rotifères en aquaculture où leur production en masse permet dorénavant le développement d'alevins de poissons que l'on ne savait pas, auparavant, produire en élevage. Je me limiterai à envisager quelques problèmes biologiques fondamentaux.

B. Les clones de Bdelloïdes et la différenciation d'espèces en absence de mâles

Ce sont les Bdelloïdes qui sont à l'origine du nom des rotifères (*fères* = portent, *roti* = des roues), car le battement ciliaire de leur appareil rotateur antérieur donne l'apparence de deux roues en mouvement. L'image prototypique d'un Rotifère est celle de *Rotaria rotatoria* (= *Rotifer vulgaris*, cf. de BEAUCHAMP, 1965 : 1331).

Environ 460 espèces de Bdelloïdes sont actuellement décrites (WALLACE *et al.*, 2006), mais aucun mâle n'a jamais été observé : ces rotifères se reproduisent uniquement par parthénogenèse thélytoque mitotique, formant des clones naturels.

1. Dessiccation et reviviscence des Bdelloïdes

La durée de vie des Bdelloïdes, qui varie selon la température, est généralement voisine de 3 à 6 semaines. Si certaines espèces se retrouvent dans le plancton ou le benthos des eaux douces, la plupart d'entre elles vivent dans les mousses ou lichens, et même dans l'humus des forêts, jusque dans le fumier : autant de milieux qui se dessèchent

Rotifère, épigénétique et évolution

régulièrement. Les Bdelloïdes se dessèchent avec eux et survivent en cryptobiose. Ils peuvent ainsi résister aux températures les plus extrêmes, des plus chaudes à près du zéro absolu (cf. de BEAUCHAMP, 1965 : 1359). Ils peuvent supporter cette vie ralentie pendant des durées très variables, des plus courtes aux plus longues (jusqu'à des mois et même des années). On rapporte le cas d'herbiers de sphaignes desséchés pendant plusieurs siècles et où des Bdelloïdes vivants ont été observés quand ils ont été réhydratés.

Ainsi un cerveau, des muscles striés, des organes sensoriels multiples... peuvent rester vivants (en vie ralentie) pendant une durée très longue à l'issue de laquelle ils s'avèrent totalement fonctionnels ! Comment ne pas être intrigué par de telles performances ?

Les travaux sur ces processus de cryptobiose/reviviscence ont surtout porté, jusqu'à présent, sur les tardigrades (TIRARD, 2003). Ces petits animaux, qui vivent dans les mêmes milieux que les Bdelloïdes, perdent l'essentiel de leur eau (son taux passe de 80 % à 2 % de leur corps) quand ils sont en vie ralentie ; deux molécules sont alors indispensables : le glycérol et un glucide (le tréhalose). Les Bdelloïdes n'ont guère été étudiés jusqu'à présent dans cet axe de recherche (RICCI & CAPRIOLO, 2005).

2. Uniquement des femelles chez les Bdelloïdes et importance des rétrovirus dans l'Évolution

Aucun mâle n'est connu chez les Bdelloïdes. La reproduction des femelles y est uniquement parthénogénétique mitotique, formant des clones naturels depuis, semble-t-il, 40 millions d'années (SØDERLIND & TUNSTAD, 2007).

Comment se sont alors différenciées les 460 espèces de Bdelloïdes actuellement décrites ? Et comment définir une espèce en absence du critère classique d'interfécondité des individus qui la composent ?

Pour les rotifères, la définition d'une espèce ou d'un genre s'est de fait largement effectuée sur des critères morphologiques. La récente définition par de SMET (2003, 2009) du nouveau genre *Pourriotia* en est une illustration. Quelques rotifères peuvent présenter plusieurs morphotypes au cours de leur vie (RUTTNER-KOLISKO, 1974 ; POURRIOT, 1964, 1974) ; ces connaissances ont permis de réviser le nombre d'espèces initialement décrites. Cette méthode permet d'identifier et dénommer les rotifères observés et ne résout en rien les problèmes récurrents de définition de l'espèce elle-même (KUPIEC & SONIGO, 2000). Chez les Bdelloïdes, en absence de tout mâle, le critère de définition de l'espèce (descendance fertile par hybridation) n'est bien sûr pas applicable. Mais plus intrigante encore est la question des processus qui conduisent à l'apparition de nouvelles espèces chez des animaux comme les Bdelloïdes où aucun brassage génétique n'est provoqué par la reproduction sexuée.

Quelques récents travaux permettent d'apporter un début de réponse à une telle énigme. GLADYSHEV *et al.*, (2007) ont d'abord identifié dans l'ADN de deux Bdelloïdes (*Philodina roseola* et *Adineta varga*) des rétrotransposons originaux, d'origine probablement exogène. Dans un travail plus exhaustif, GLADYSHEV *et al.* (2008) ont trouvé chez ces Bdelloïdes un grand nombre de gènes venant de bactéries, de champignons et de plantes associés à des éléments génétiques mobiles. Ils en déduisent que « **la capture et l'assimilation fonctionnelle de gènes exogènes peuvent représenter une force importante dans l'évolution des bdelloïdes** ».

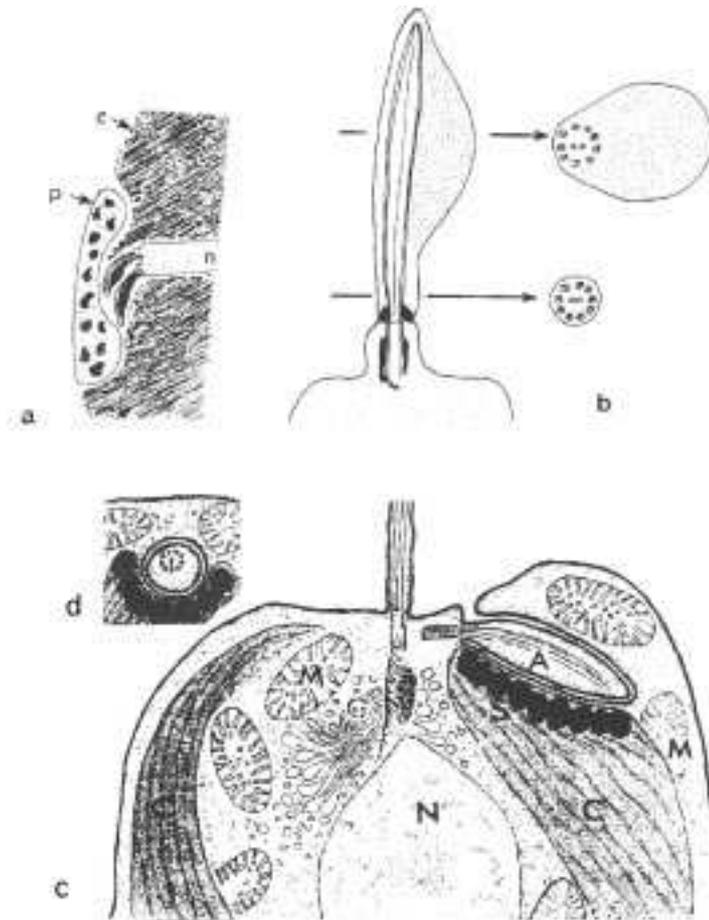


Figure 1

Cils photorécepteurs en ampoule dans des yeux ou ocelles :

a et b : l'œil cérébral du rotifère bdelloïde *Philodina roseola*. P = pigments écrans dans la cellule épithéliale de l'œil cérébral ; c = cerveau ; n = extrémité du neurone visuel.

c et d : partie antérieure du phytoflagellé *Chromulina psammobia*. A = cil en ampoule ; N = noyau ; C = chloroplaste ; M = mitochondrie ; S = stigma (pigment écran). (Modifié d'après FAURE-FRÉMIET & ROUILLER, 1957).

Photoreceptor ampoule-shaped cilia in eyes or ocelli:

a and b : the cerebral eye of the bdelloid rotifer *Philodina roseola*. P = screen pigments inside the epithelial cell of the cerebral eye ; c = brain ; n = end of the visual neuron.

c and d : anterior part of the phytoflagellate *Chromulina psammobia*. A = ampoule-shaped cilium ; N = nucleus ; C = chloroplast ; M = mitochondria ; S = stigma (screen pigment). (Modified from FAURE-FRÉMIET & ROUILLER, 1957).

Rotifère, épigénétique et évolution

De plus en plus de travaux récents prouvent l'importance des éléments transposables dans les processus évolutifs, et le rôle du « **transfert horizontal** d'éléments transposables entre individus, voire entre espèces différentes » (BIEMONT & VIEIRA, 2006 ; VOLFF, 2006 ; BIEMONT, 2008). Les résultats de GLADYSHEV *et al.* (2008) sur l'ADN des bdelloïdes montrent que ce transfert peut concerner des éléments venant de bactéries, en particulier endosymbiontes, ce qui est largement démontré pour d'autres eucaryotes multicellulaires comme des insectes ou des nématodes (cf. DUNNING HOTOPP *et al.*, 2007), mais aussi de végétaux et de champignons.

Il devient donc possible d'interpréter la similitude de structure des cils en ampoule des yeux cérébraux du rotifère bdelloïde *Philodina roseola* (figure 1a, CLÉMENT, 1980) et de l'ocelle d'une algue unicellulaire Chrysomonadine (figure 1b, FAURE-FREMIET & ROUILLER, 1957 ; GREUET, 1984) comme une possible illustration de ce type de transfert horizontal (figure 2). Ce qui devrait être désormais vérifiable en comparant leurs ADN.

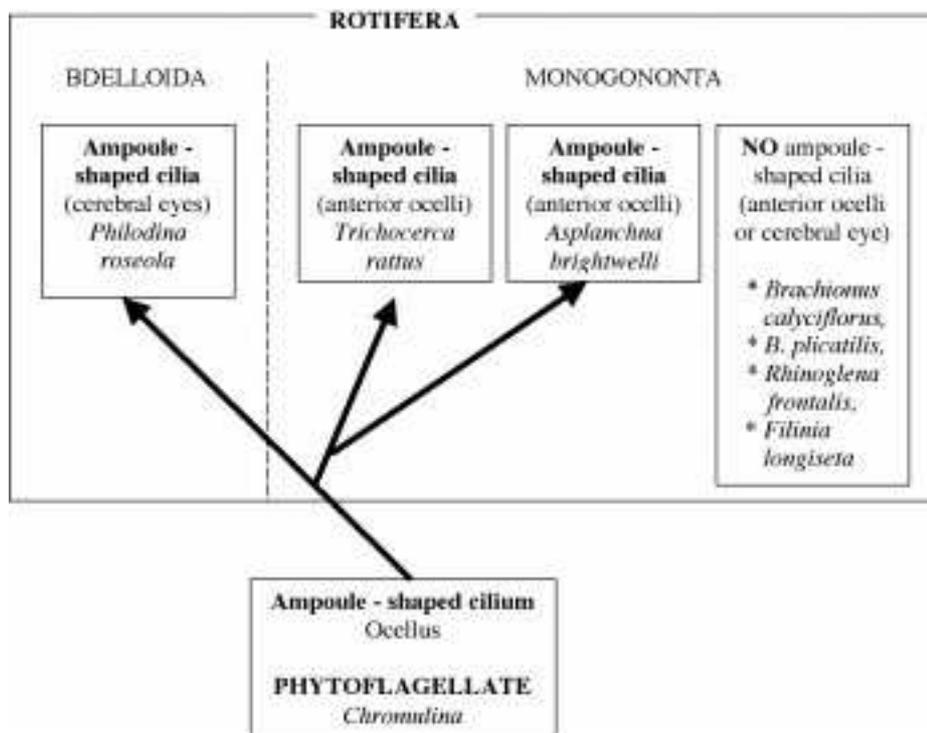


Figure 2

Hypothèse d'un transfert latéral de gènes « cil en ampoule photorécepteur » depuis l'ocelle de certains Phytoflagellés (*Chromulina* par exemple) vers les ou des Rotifères. Toutes les espèces de rotifères, dont les yeux ou ocellus ont été observés en microscopie électronique, sont mentionnées dans cette figure.

Hypothesis of a lateral transfer of genes "photoreceptor ampoule-shaped cilia" from the ocellus of some Phytoflagellata (e.g. Chromulina) to Rotifers (or to some Rotifers?). All the species of rotifers, in which eyes or ocelli were studied in electronic microscopy, are listed in this figure.

Bulletin de la Société zoologique de France 134 (3-4)

De la même façon, l'évolution en réseau des structures visuelles des rotifères, en lien avec les structures visuelles d'autres groupes zoologiques (CLÉMENT, 1985), pourrait s'interpréter tout aussi bien comme des parentés directes entre ces groupes que comme des transferts horizontaux de gènes d'un groupe à un autre.

Aux images d'évolution buissonnante (GOULD, 1979), qui commencent à succéder à celles de l'évolution linéaire dans les manuels scolaires (QUESSADA & CLÉMENT, 2009), pourraient donc se substituer des modèles d'évolution en réseaux, réseaux de gènes pouvant correspondre à des parentés de structures précises entre divers taxons.

La figure 2 signale que les cils en ampoule illustrés par la figure 1, cils clairement photorécepteurs dans les yeux cérébraux pairs du bdelloïde *Philodina roseola*, se retrouvent aussi dans des structures sensorielles antérieures de certains rotifères Monogononta, en particulier chez *Asplanchna brightwelli* et chez *Trichocerca rattus*, qui sont parmi les espèces les mieux étudiées en microscopie électronique (CLÉMENT, 1977a, 1980, 1984, 1985 ; CLÉMENT & WURDAK, 1984). La nature photoréceptrice de ces cils est attestée chez *Philodina* par leur juxtaposition avec les pigments qui forment les deux taches pigmentaires rouges des yeux cérébraux. Elle est, en revanche, hypothétique chez *Asplanchna* et *Trichocerca*, qui possèdent par ailleurs un œil cérébral impair (figures 5 et 6).

Ces cils en ampoule ne se retrouvent pas chez les autres rotifères Monogononta dont les structures visuelles ou liées à d'autres sensorialités ont été étudiées en microscopie électronique (*Brachionus calyciflorus*, *B. plicatilis*, *Rhinoglena frontalis*) ni chez *Filinia longiseta*.

Deux hypothèses sont dès lors possibles. Il s'agirait :

- soit d'un transfert latéral de gènes d'un phytoflagellé (nourriture de certains rotifères) chez un ancêtre de tous les rotifères. Les cils en ampoule formant alors les yeux cérébraux pairs des bdelloïdes (ou de certains d'entre eux : aucune donnée n'est encore disponible en dehors de notre travail sur *P. roseola*), ou bien encore les structures antérieures paires, peut-être photoréceptrices, de certains Monogononta (mais ne s'exprimant pas chez d'autres Monogononta) ;
- soit d'acquisitions indépendantes par le même type de transfert de gènes de Phytoflagellés chez plusieurs genres de rotifères (Bdelloïdes ou Monogononta).

En conclusion, quoi qu'il en soit, les rotifères sont un matériel d'exception pour étudier de tels mécanismes évolutifs dont l'importance a été clairement sous-évaluée !

C. L'importance de l'épigénétique chez les Rotifères Monogonontes

Les connaissances de génétique ont aujourd'hui beaucoup évolué et sont marquées par ce qu'on peut appeler un nouveau paradigme (au sens de KUHN, 1970) : l'épigénétique (MORANGE, 2005a, 2005b).

Étymologiquement, le mot épigénétique signifie « au dessus des gènes ». Il peut être utilisé dans deux acceptions (MORANGE, 2005b) :

- de façon assez générale, en désignant les mécanismes par lesquels l'environnement, interne et externe, interagit avec le génome pour engendrer le phénotype. Par exemple,

Rotifère, épigénétique et évolution

la formation des synapses au cours des apprentissages fait partie des phénomènes épigénétiques (épigénèse cérébrale : CHANGEUX, 1983) ;

- une définition plus récente – et plus restreinte – désigne le « contrôle de l'activité des gènes par modifications chimiques de l'ADN lui-même ou des protéines qui l'enveloppent pour former la chromatine, telles les histones » (POUTEAU, 2007 : 155). Selon BRUN & MAUREL (2005 : 22), les facteurs épigénétiques sont « tous les facteurs qui, via le cytoplasme, contrôlent à leur tour l'activité des gènes ». Bien que les mécanismes moléculaires de l'hérédité des épines chez les rotifères n'aient pas été étudiés, il est probable qu'elle réponde à cette seconde définition. En effet, c'est la génération suivante qui exprime les stimulations connues par la mère : il s'agit d'une mémoire sur au moins une génération, que nous appelions à l'époque « hérédité cytoplasmique ».

1. Les épines des brachions

En présence du prédateur *Asplanchna brightwelli*, on peut observer l'apparition de brachions portant des épines (cf. *B. calyciflorus* étudié par POURRIOT, 1964 ; de BEAUCHAMP, 1965 : 1327). Ces brachions écartent leurs épines lorsque le prédateur tente de les ingurgiter, ce qui est un comportement efficace contre la prédation (voir le film de CLÉMENT & POURRIOT, 1982). La même observation a été effectuée sur d'autres espèces de brachions et sur d'autres genres de rotifères (POURRIOT, 1974). Ce ne sont pas les femelles qui, en présence du prédateur, acquièrent des épines et ont ce comportement efficace de défense : ce sont uniquement leurs descendantes. Des épines peuvent aussi apparaître chez certains rotifères quand le prédateur n'est pas un Rotifère, mais par exemple un Cladocère (GILBERT & MACISAAC 1989).

En absence du prédateur, les épines diminuent de taille et disparaissent en un petit nombre de générations. *Asplanchna brightwelli* sécrète des protéines qui induisent les femelles parentales de brachions à produire en F1 des femelles qui portent ces longues épines postéro-latérales (GILBERT, 1967a ; GILBERT & THOMPSON, 1968).

Le génome du brachion contient donc l'information « longues épines », qui ne s'exprime qu'en fonction du contexte cytoplasmique lui-même contrôlé par la présence ou l'absence de substances produites par le prédateur : il s'agit d'un processus typiquement épigénétique.

2. L'apparition de femelles mictiques (et donc de mâles haploïdes)

Le même processus sur deux générations (cf. *supra*) contrôle l'apparition de mâles chez les rotifères Monogononta. Cette classe comporte plus de 1800 espèces (WALLACE *et al.*, 2006). Chez certaines d'entre elles, les paramètres qui contrôlent cette apparition de mâles ont été identifiés et étudiés (cf. CLÉMENT, ROUGIER & POURRIOT, 1976 ; CLÉMENT, 1977a ; POURRIOT & CLÉMENT, 1981).

La figure 3 illustre le déroulement dans le temps du cycle reproducteur d'un rotifère Monogononte (ici un brachion). La multiplication des individus s'effectue, comme chez les bdelloïdes, par parthénogenèse thélytoque mitotique, donnant naissance à des femelles amictiques diploïdes qui donnent elles-mêmes naissance à des œufs femelles diploïdes d'où éclore des femelles amictiques, etc.

Cependant, un stimulus déclencheur modifie cette succession. La nature de ce stimulus est spécifique pour chaque espèce de rotifère :

- la photopériode, par exemple, chez deux espèces de *Notommata* et chez *Trichocerca rattus* (POURRIOT, 1963) ;
- la vitamine E chez *A. brighwelli* (GILBERT, 1967b) ;
- le régime alimentaire ou la densité de population chez divers brachions (POURRIOT, 1957, POURRIOT & ROUGIER, 1977, 1979, ROUGIER *et al.*, 1977).

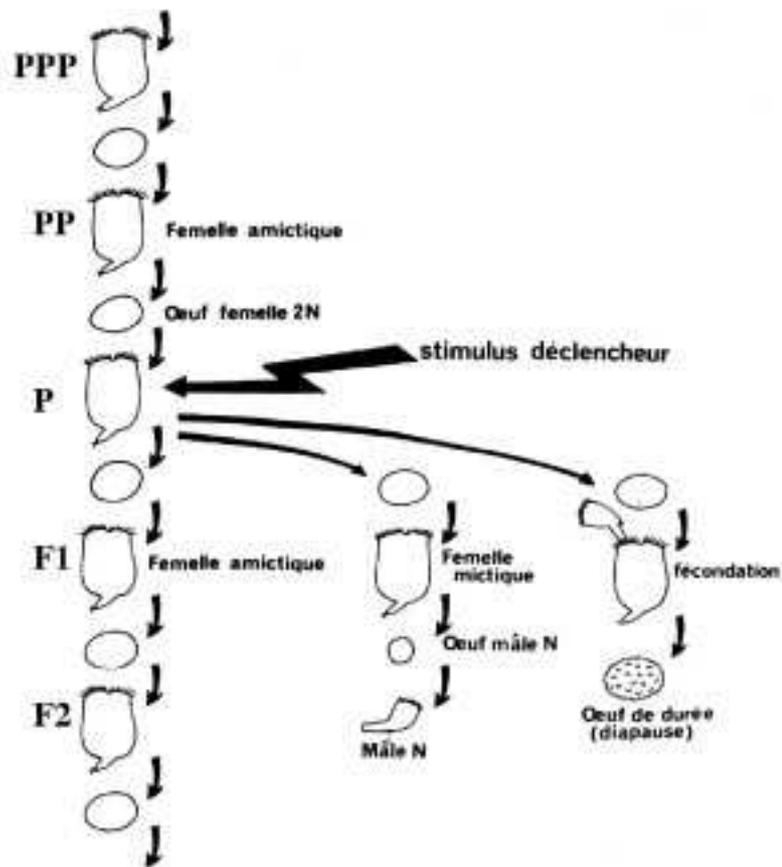


Figure 3

Le cycle reproducteur des rotifères Monogononta.

P = génération parentale, à l'origine des descendants en F1, puis F2, etc.

PP = génération préparentale ; PPP génération antérieure.

N = haploïde ; 2N (ou quand non-indiqué) = diploïde.

The heterogonic cycle of Monogononta rotifers.

P = parental generation, whose descendants are F1, then F2, etc.

PP = preparental generation; PPP anterior generation.

N = haploid; 2N (or when not indicated) = diploid.

Rotifère, épigénétique et évolution

Les femelles qui sont soumises à ce stimulus déclencheur (P sur la figure 3) pondent alors des œufs qui donnent naissance à des femelles mictiques, morphologiquement semblables aux femelles amictiques, mais qui ne pondent que des œufs mâles haploïdes, facilement reconnaissables car plus petits que les œufs femelles. Cependant, si une femelle mictique est fécondée par un mâle, elle ne donne alors naissance qu'à quelques œufs de durée, plus gros et plus sombres, qui entrent en diapause et peuvent supporter des conditions environnementales extrêmes, dessiccation ou gel par exemple. Certains paramètres environnementaux peuvent lever leur diapause (cf. POURRIOT & SNELL, 1993) : ils éclosent alors de la double membrane des œufs de durée (voir le film POURRIOT & CLÉMENT, 1982) pour donner des femelles amictiques à partir desquelles le cycle reproducteur parthénogénétique reprend.

La reproduction sexuée n'a donc rien à voir avec la croissance d'une population, mais elle concerne sa survie en étant l'équivalent (par les œufs de durée) de la cryptobiose des Bdelloïdes décrite ci-dessus.

Il est à noter que, quand des femelles mictiques apparaissent en F1 (figure 3), la production de femelles amictiques par les femelles parentales ne disparaît pas, ce qui permet le maintien d'une population tout en ralentissant son expansion. En F2, il y a donc des femelles amictiques, des mâles (haploïdes, nains, dépourvus de tube digestif : ils ne survivent que le temps de féconder des femelles mictiques) et des œufs de durée en diapause.

Tout comme l'apparition de femelles à épines, la mixis est typiquement un phénomène épigénétique : le cytoplasme des œufs produits par la femelle parentale contient des informations qui induiront ou non une méiose dans l'appareil génital des femelles F1 (femelles mictiques en cas de méiose, sinon femelles amictiques).

Le pourcentage de femelles mictiques en F1 (la mixis : figure 3) est un indicateur très intéressant pour mesurer l'efficacité du ou des stimulus qui contrôlent l'apparition de femelles mictiques en F1 (et donc de mâles en F2). Nous avons montré que plusieurs paramètres exogènes pouvaient contrôler ce pourcentage. Par exemple, chez *Notommata copeus*, c'est la photopériode longue qui contrôle l'apparition de femelles mictiques (avec un maximum à 17 heures par jour ; cf. POURRIOT & CLÉMENT, 1975). Mais, pour la même photopériode longue, le pourcentage de femelles mictiques diminue pour des groupements et des densités de populations plus élevés de femelles parentales P (cf. fig. 3 et CLÉMENT & POURRIOT, 1975).

3. Orthoclones et transmissions épigénétiques sur plusieurs générations

LANSING (1947, 1954) a travaillé sur des orthoclones de Bdelloïdes. Un clone est constitué par l'ensemble des descendants d'une femelle. Un orthoclone jeune est obtenu en ne prélevant, au laboratoire, que les jeunes descendants à chaque génération, c'est-à-dire les femelles pondues pendant les deux premiers jours de ponte de chaque femelle. Inversement, un orthoclone vieux est obtenu en ne sélectionnant que les derniers descendants à chaque génération (par exemple, les jours 9 et 10 de ponte). LANSING a ainsi montré que plus les ascendants d'une femelle sont âgés, plus sa longévité est courte et plus son taux de reproduction est faible (moins elle pond d'œufs). Ce qu'il a appelé un effet non-génétique transmissible sur plusieurs générations mais

réversible (baptisé ensuite « effet Lansing » quand il a été retrouvé chez des insectes), correspond bien à un processus épigénétique.

Cet effet de l'âge des parents, transmissible sur plusieurs générations, a été retrouvé ensuite chez des rotifères Monogononta (pas sur la longévité ni sur le taux de reproduction), mais :

- soit sur la vitesse de nage, très ralentie chez les orthoclones vieux par rapport aux orthoclones jeunes (CLÉMENT & MIMOUNI, 1991) ;
- soit surtout sur la mixis de différentes espèces.

L'espèce la plus étudiée à cet égard est *Notommata copeus*. La comparaison de différents orthoclones (du même clone) a mis en évidence des taux de femelles mictiques plus faibles chez les plus âgés : il y a donc une influence de l'âge des grands-parents et ascendants antérieurs (femelles PP, PPP et générations antérieures : figure 3) sur la mixis (CLÉMENT & POURRIOT, 1979). Nous avons aussi montré que la surpopulation chez les grands-parents ou chez une des générations précédentes diminuait de façon significative le taux de mixis sur plusieurs générations (CLÉMENT & POURRIOT, 1980). Autant d'effets épigénétiques qui se transmettent sur plusieurs générations.

Il est à rappeler que puisque ces effets transmissibles concernent des animaux isogéniques, les rotifères sont un modèle de choix absent de confusion possible avec des différences génétiques interindividuelles, ce qui est de règle pour l'immense majorité des autres animaux. Des différences entre clones ont aussi été mises en évidence chez *N. copeus* (CLÉMENT & POURRIOT, 1976 ; POURRIOT & CLÉMENT, 1977). Mais l'originalité des rotifères est de permettre la mise en évidence sur plusieurs générations des processus épigénétiques de transmission d'effets initialement exogènes (CLÉMENT & POURRIOT, 1977).

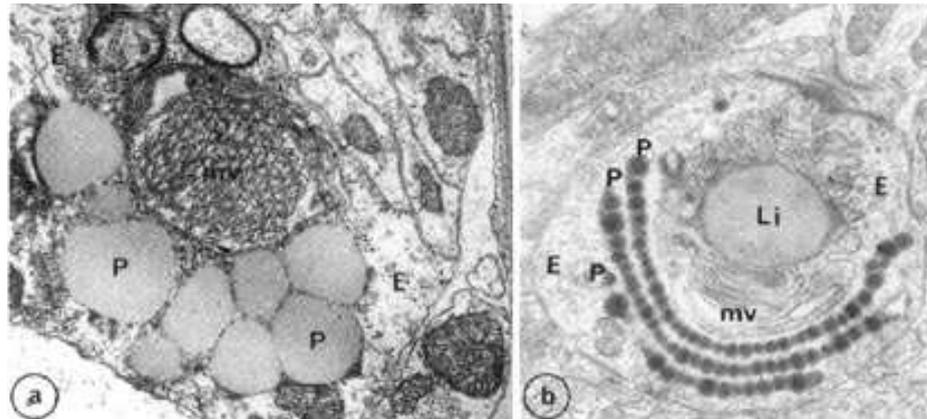


Figure 4

Ocellus antérieurs pairs de deux espèces de rotifères Monogononta (x 15 000) : a - *Rhinoglena frontalis* ; b - *Filinia longiseta*. Mv = microvillosités terminales du neurone visuel ; P = pigment écran rouge formant une cupule au sein d'une cellule épithéliale E ; Li = gouttelette lipidique. (Photos CLEMENT & AMSELLEM, CMEABG, Université Lyon-1).

Anterior ocelli in two species of Monogononta rotifers (x 15 000) : a - Rhinoglena frontalis; b - Filinia longiseta. Mv = microvilli ending the visual neuron. P = pigments of the red cup located inside an epithelial cell (E). Li = lipid droplet. (Photos CLEMENT & AMSELLEM, CMEABG, University Lyon-1).

Rotifère, épigénétique et évolution

L'élevage en laboratoire de plusieurs clones de *N. copeus* a permis d'effectuer des observations intrigantes. Ils étaient tous élevés à température constante et à l'obscurité ou en photopériode courte (afin d'empêcher toute apparition de mâles) et donc pour être sûr que chaque souche élevée correspondait à un clone. L'un de ceux-ci, après dix années, a perdu sa capacité à produire des femelles mictiques (et donc des mâles) en photopériode longue (CLÉMENT & POURRIOT, 1980). Cette perte s'est avérée réversible en trois générations dans des élevages supprimant toute surpopulation, d'où l'hypothèse que sa cause était un effet exogène (la densité de population) transmissible de façon endogène sur plusieurs générations. POURRIOT et ROUGIER ont continué à élever ce clone pendant encore une dizaine d'année, temps au bout duquel la perte de toute capacité de mixis s'est avérée cette fois irréversible (résultats non publiés, puis abandon de l'élevage de ce clone). Seules des hypothèses sont possibles sur ce processus intéressant d'acquisition, dans un milieu stable sur un grand nombre de générations, d'une propriété (reproduction uniquement parthénogénétique thélytoque, avec perte de la capacité à produire des mâles) qui, initialement, était juste induite par un facteur exogène (forte densité de population). **Ce processus suggère que l'épigénétique pourrait jouer un rôle non négligeable dans l'évolution, du moins dans les processus adaptatifs d'une espèce.**

D. Phylogénèse des yeux et ocelles

En 1859, DARWIN concédait à ses détracteurs que l'idée même que l'œil humain, avec ses perfectionnements si subtils, « ait pu être formé par sélection naturelle semble, je le confesse librement, absurde au plus haut degré ». Les rotifères lui apportent des éléments de réponse en illustrant une grande variété de balbutiements évolutifs, relatifs aussi bien aux structures visuelles qu'à leurs fonctions et leurs pigments. C'est ce que nous allons examiner.

1. Structures des yeux et ocelles de rotifères

Je ne mentionne dans ce paragraphe que les structures visuelles de rotifères attestées par leur juxtaposition avec un pigment écran (dans une cellule voisine) et donc impliquées dans les comportements phototaxiques. Je conserve la dénomination classique d'œil cérébral si cette structure est accolée au cerveau, et d'ocelle antérieur si elle est située à l'avant de l'animal, au sein de l'appareil rotateur. Plusieurs travaux en ont décrit l'ultrastructure chez différentes espèces : EAKIN & WESTPHALL, 1965 ; CLÉMENT, 1975, 1977a, 1980, 1985 ; CORNILLAC, 1982 ; CLÉMENT & WURDAK, 1984 ; CLÉMENT *et al.*, 1984. Ces structures visuelles peuvent être paires (yeux cérébraux du bdelloïde *Ph. roseola* : figure 1a ; ocelles antérieurs de *Rhinoglena* et de *Filinia* : figure 4) ou impaires (œil cérébral de la plupart des Monogonontes : figures 5 et 6).

Les récepteurs visuels eux-mêmes sont soit ciliaires (cils en ampoule de la figure 1a), soit non ciliaires. Il s'agit alors de microvillosités (ocelles antérieurs de *Rhinoglena* et de *Filinia* : figure 4), ou de lamelles.

Les deux exemples jusqu'ici décrits de structure des ocelles antérieurs pairs (*Rhinoglana frontalis* : figure 4a, et *Filinia longiseta* : figure 4b) montrent une structure très simple de l'ocelle : un neurone visuel unique portant des microvillosités logées dans la cavité formée par le pigment écran rouge situé dans une cellule épithéliale. Malgré cette simplicité, l'ocelle de *F. longiseta* est assez sophistiqué : d'une part, le pigment écran y est organisé sur plusieurs couches, ébauchant un tapetum réflecteur ; d'autre part, une grosse gouttelette lipidique est située à l'ouverture de la cupule pigmentaire rouge et doit être traversée par les rayons lumineux pour atteindre les microvillosités

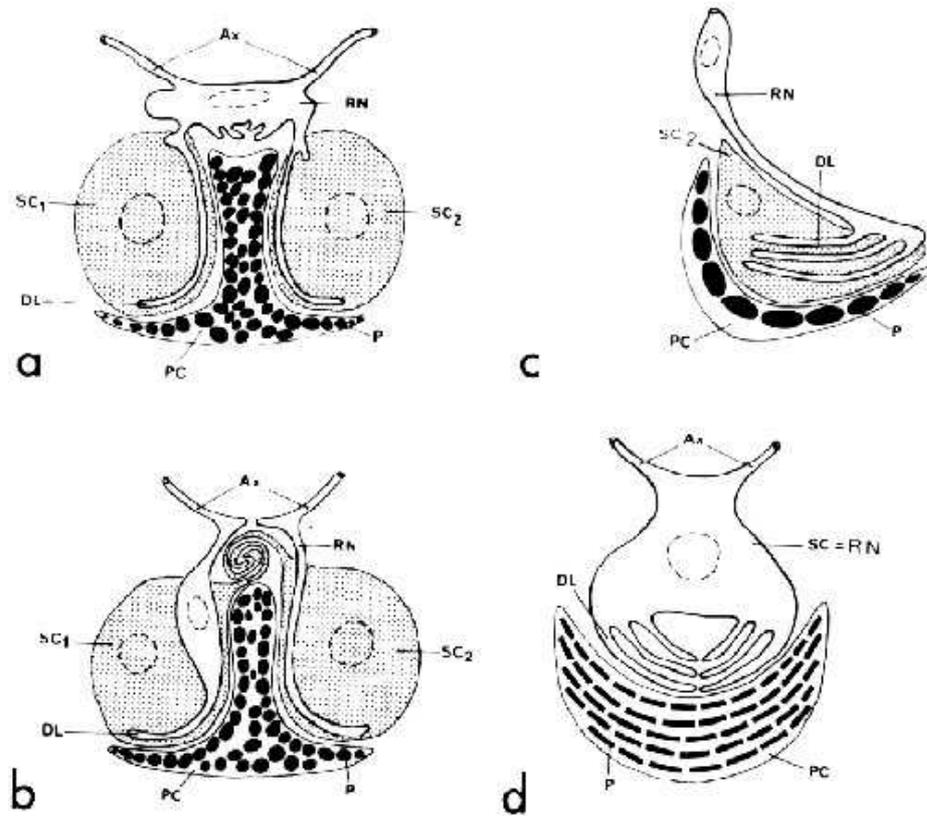


Figure 5

L'œil cérébral de quatre espèces de rotifères Monogononta : a - *Brachionus calyciflorus* ; b - *Brachionus plicatilis* ; c - *Trichocerca rattus* ; d - *Asplanchna brightwelli*.

RN = neurone visuel dont l'axone ou les axones (Ax) partent dans le cerveau coiffé par l'œil cérébral. SC1 et SC2 = cellules sensorielles annexes situées dans le creux de chaque cupule de pigments écrans (PC), contenant une ou plusieurs lamelles (DL) qui prolongent le neurone visuel (RN). Les pigments écrans (P) sont soit sphériques, soit lamellaires (chez *A. brightwelli*). (Modifié à partir de CLEMENT, 1984).

The cerebral eye of four species of Monogononta rotifers: a - *Brachionus calyciflorus*; b - *Brachionus plicatilis*; c - *Trichocerca rattus*; d - *Asplanchna brightwelli*.

RN = visual neuron; its axon(s) are going inside the brain. SC1 and SC2 = sensorial cells located in the pigment-cups (PC); they contain one or several dendritic lamellae (L) coming from the visual neuron (RN). The pigments (P) forming the screen are spherical or flat (in *A. brightwelli*). (Modified from CLEMENT, 1984).

Rotifère, épigénétique et évolution

photoréceptrices localisées dans le fond de la cupule. L'emplacement de cette goutte lipidique rappelle celui du cristallin dans des yeux plus complexes d'autres animaux. On retrouve aussi ce type de structure dans l'ocelle de certains Flagellés (« corps cristallinien » : GREUET, 1984).

Dans le cas de l'œil cérébral unique de ces Monogononta, une lignée évolutive peut être imaginée (figure 5), en supposant que la structure paire symétrique évolue vers des structures impaires conservant ou non des éléments de symétrie.

- Chez *Brachionus plicatilis*, les deux neurones visuels qui transmettent l'information au cerveau se prolongent chacun par une lamelle logée à l'intérieur d'une cellule sensorielle annexe, ces deux cellules étant situées chacune dans une cavité du pigment écran rouge. Ce pigment présente une structure symétrique au sein d'une unique cellule épithéliale (figure 5b).
- Chez *Brachionus calyciflorus*, la même structure est observée, mais avec un seul neurone visuel, situé en position centrale, envoyant deux axones dans le cerveau coiffé par cet œil (figure 5a). La cellule épithéliale contient les pigments rouges qui forment un écran organisé ici aussi en deux cupules symétriques.
- Chez *Trichocerca rattus*, il n'y a qu'une cupule de pigment écran rouge qui coiffe une seule cellule sensorielle annexe au sein de laquelle sont logés plusieurs prolongements lamellaires empilés qui prolongent le neurone visuel unique (figure 5c) ; soit la moitié de l'œil du brachion, mais avec plus de lamelles photoréceptrices empilées.
- Chez *Asplanchna brighwelli*, il n'y a pas de cellule sensorielle annexe. Le neurone visuel unique (qui a le même emplacement que chez *B. calyciflorus*) se prolonge par des lamelles qui s'empilent dans l'espace extracellulaire comme des écailles d'oignon au fond de la cupule de pigments rouges. Ces pigments sont aplatis et disposés sur plusieurs couches, formant un tapetum réflecteur (figures 5d et 6). La structure de cet œil situé en position médiane dans la partie arrière du cerveau conserve une symétrie suggérant son origine à partir de structures paires : au niveau de la cellule multinucléée qui contient le tapetum rouge (figure 6), et par les deux axones qui partent du neurone visuel unique (figure 5d).

Notons enfin que si les lamelles empilées sont (plus que vraisemblablement) le support des pigments photorécepteurs chez *T. rattus* et chez *A. brighwelli*, cette fonction n'est pas attestée pour la lamelle unique logée dans une cellule support dans les deux yeux décrits chez des brachions. Dans ces cas, on observe chez *B. calyciflorus* des structures membranaires formées par le réticulum endoplasmique au sein du cytoplasme des deux cellules sensorielles annexes et, chez *B. plicatilis*, des membranes enroulées en position antérieure médiane.

Au total, les rotifères présentent, d'une espèce à une autre, une grande diversité de structures visuelles, comme s'il s'agissait de **balbutiements évolutifs** dont aucun ne s'est « imposé ».

2. Fonctions des yeux et ocelles de rotifères, et hypothèses sur leurs pigments visuels

Ne comportant qu'une ou deux cellules visuelles, ces yeux ou ocelles ne permettent pas aux rotifères de « voir » (au sens où les humains l'entendent, les rotifères sont totalement aveugles), mais ils leur permettent d'avoir des réactions motrices de nage en

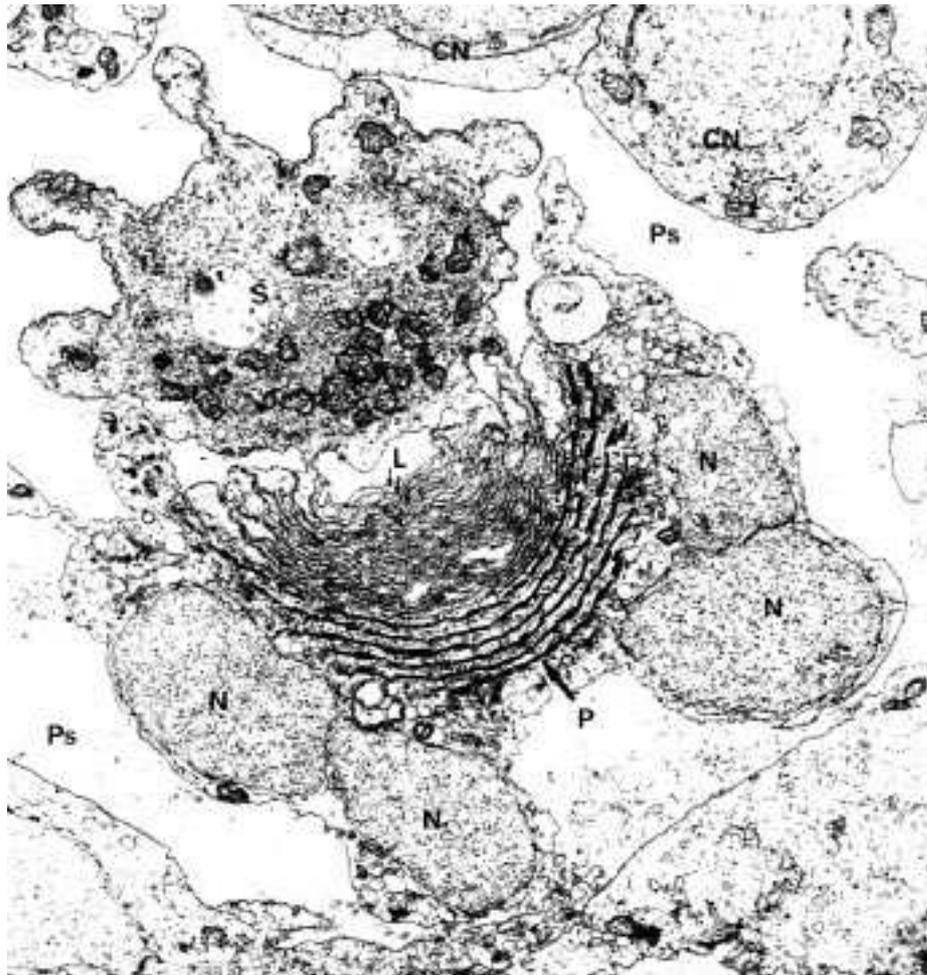


Figure 6

L'œil cérébral d'*Asplanchna brighwelli* (x 8000). Le tapetum de pigments (P) comprend plusieurs couches, au sein d'une cellule épithéliale contenant plusieurs noyaux (N) situés de façon symétrique. Les structures photoréceptrices sont des lamelles (L) empilées qui prolongent le neurone visuel (S). L'ensemble est situé à la base du cerveau (CN = neurones), au sein du pseudocœle (Ps). (Photo CLEMENT, AMSELLEM & WURDAK, CMEABG, Université Lyon-1).

Axial section of the cerebral eye of Asplanchna brighwelli (x 8000). The multilayer tapetum of pigments (P) is located inside an epithelial cell containing four nuclei (N) in a symmetrical arrangement. L = stacked photoreceptive lamellae originating from the visual neuron (S). The eye is located at the base of the brain (CN = cerebral neurons), inside the pseudocœl (Ps) (Photo CLEMENT, AMSELLEM & WURDAK, CMEABG, University Lyon-1).

Rotifère, épigénétique et évolution

direction d'une source lumineuse : c'est la phototaxie positive étudiée chez plusieurs espèces de rotifères (VIAUD, 1940-1943a-b ; CLÉMENT, 1977a, 1977b ; CORNILLAC, 1982 ; CORNILLAC *et al.*, 1983 ; CLÉMENT & WURDAK, 1984 ; CLÉMENT *et al.*, 1984). Leur nage hélicoïdale, combinée à la forme de la cupule de pigment rouge de leur œil ou ocelles, leur permet de se diriger vers la source lumineuse tant que celle-ci éclaire les structures photoréceptrices. Chez *Asplanchna*, où la cupule pigmentaire de l'œil cérébral est centrale et plus structurée (figure 6), la nage n'est pas hélicoïdale.

Toutes les espèces de rotifères ne sont pas attirées par la lumière. Certaines, comme *N. copeus*, ne présentent de phototaxie positive que lorsque les femelles sont à jeun (CLÉMENT, 1977b). Les études en lumières monochromatiques ont montré que le pic d'attraction vers la lumière se situe dans le vert. Or, les rotifères se nourrissent le plus souvent d'algues unicellulaires vertes (ou d'algues filamenteuses vertes dans le cas de *N. copeus*) qu'ils rencontrent au hasard de leur nage. Il est donc possible d'émettre l'hypothèse que leur phototaxie positive pourrait augmenter leur chance de nager dans des zones plus riches en nourriture qui leur est spécifique. Ce n'est qu'une hypothèse : en effet, les espèces non phototaxiques se nourrissent aussi efficacement que les autres tout en ayant elles aussi un œil cérébral dont la fonction reste énigmatique (*B. plicatilis* par exemple). De plus, la localisation des rotifères planctoniques dans une mare ou un lac dépend largement de courants par rapport auxquels l'efficacité de la nage ciliaire des rotifères est dérisoire. Les raisons de la sélection naturelle des structures oculaires ou ocellaires des rotifères (dont nous avons montré la diversité et aussi la sophistication sur quelques exemples) restent donc à étudier. L'état actuel de nos connaissances suggérerait que moins ces structures visuelles seraient « utiles », plus elles pourraient être originales (CLÉMENT, 1990).

Certaines des études de la phototaxie en lumière monochromatique ont été combinées à l'analyse spectrométrique de l'absorption de la lumière par le pigment rouge qui joue le rôle d'écran, chez *B. calyciflorus* et chez *A. brighwelli* (CORNILLAC 1982, CORNILLAC *et al.*, 1983 ; CLÉMENT *et al.*, 1984). Il est alors possible d'avoir des informations sur le pigment photorécepteur qui s'avère ne pas être le même chez ces deux espèces de rotifères. Chez *B. calyciflorus*, il n'y a pas de réaction phototaxique entre 420 et 480 nm, alors qu'elle existe chez *A. brighwelli* pour ces mêmes longueurs d'onde. En revanche, la phototaxie reste positive pour les autres longueurs d'onde du visible et de l'ultraviolet testées pour lesquelles le pigment écran de la cupule joue son rôle d'écran (à signaler un petit déficit d'efficacité du pigment photorécepteur d'*A. brighwelli* pour 360 et 380 nm). Le pigment photorécepteur n'est donc pas le même chez les deux espèces de rotifères dont la phototaxie a jusqu'ici été étudiée dans cette perspective.

L'évidence de l'existence de diverses substances photoréceptrices chez les rotifères est, par ailleurs, attestée par l'étude de deux autres types de réponse à la lumière :

- La photocinèse (vitesse de la nage) augmente avec les diverses longueurs d'onde du spectre visible, du bleu au rouge, en utilisant des lumières monochromatiques isoquantiques (CLÉMENT, 1977b).
- La perception de la longueur du jour (photopériode) chez *N. copeus* déclenche, comme nous l'avons signalé plus haut, l'apparition de femelles mictiques (et donc de mâles). Les radiations supérieures à 520 nm sont très peu efficaces et deviennent même totalement inefficaces à partir de 620 nm. ; celles comprises entre 440 et 480 nm sont les plus

Bulletin de la Société zoologique de France 134 (3-4)

efficaces (POURRIOT & CLÉMENT, 1973). L'étude en lumières monochromatiques des éclairissements photopériodiques qui provoquent l'éclosion des œufs de durée de *B. rubens* (donc la levée de diapause de ces œufs) suggère que le même type de pigment y est impliqué (BLANCHOT & POURRIOT, 1982).

Au total, le même rotifère, *N. copeus*, présente trois types de réactions à la lumière (phototaxie, photocinèse et taux de mixis en fonction de la photopériode) qui correspondent à trois pigments photorécepteurs différents, peut-être portés par trois structures visuelles différentes (CLÉMENT, 1977a).

Il apparaît que les structures visuelles des rotifères présentent une grande variété de structures, mais aussi plusieurs pigments visuels, en contraste avec la majorité des groupes zoologiques où le pigment visuel est la rhodopsine (avec ses différentes variétés). L'étude des balbutiements dans ces processus évolutifs visuels mériterait d'être poursuivie en tenant compte de l'acquis de nos recherches sur les rotifères.

E. Conclusion

Je ne retiendrai que trois exemples-phares des nombreuses pistes de recherches qui, dans l'avenir, mériteraient d'être explorées sur le groupe zoologique exceptionnel que constituent les rotifères :

- importance évolutive de transferts latéraux de gènes issus d'autres taxons ;
- stabilisation éventuelle après plusieurs générations d'effets épigénétiques d'origine initialement exogène ;
- balbutiements évolutifs de structures visuelles aux fonctions parfois incertaines.

Adresse de l'auteur

MCU honoraire de l'Université Lyon 1
E-mail : Pierre.Clement@univ-lyon1.fr

RÉFÉRENCES

- BEAUCHAMP, P.M. de (1907).- Morphologie et variations de l'appareil rotateur des Rotifères. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **6**, 1-29.
- BEAUCHAMP, P.M. de (1965).- Classe des Rotifères. In P.P. Grassé, *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Paris, Masson, tome **IV**, fasc. **3**, 1225-1379.
- BIEMONT, C. (2008).- Les éléments transposables : une force évolutive majeure. *Nature Sciences Sociétés*, **16**, 41-43.
- BIEMONT, C., VIERIA, C. (2006).- Junk DNA as an evolutionary force. *Nature*, **443**, 7111 : 521-524.
- BLANCHOT, J. & POURRIOT, R. (1982).- Effets de l'intensité de l'éclaircissement et de la longueur d'onde sur l'éclosion des œufs de durée de *Brachionus rubens* Ehr. *C. R. Acad. Sci.*, sér. III, **295**, 122-125.
- BRUN, B. & MAUREL, M.C. (2005).- Introduction à l'histoire de la controverse « inné/acquis ». Éd. Maurel M.C. & Brun B., *L'Inné et l'Acquis. Nouvelles approches épistémologiques*. Aix-en-Provence, Presses Universitaires de Provence, 7-46.

Rotifère, épigénétique et évolution

- CHANGEUX, J.-P. (1983).- *L'homme neuronal*. Paris, Fayard.
- CLÉMENT, P. (1964).- *La phylogénèse des Rotifères : les enjeux d'une approche histologique*. Mémoire du DEA Biologie animale (Mention Histologie), Faculté des Sciences, Lyon, 65 p.
- CLÉMENT, P. (1967).- *Ultrastructures du système osmorégulateur d'un Rotifère, Notommata copeus. Conclusions physiologiques et phylogénétiques*. Thèse doctorat 3^{ème} cycle, Univ. Lyon 1, 248, 116 p.
- CLÉMENT, P. (1968).- Ultrastructures d'un Rotifère, *Notommata copeus*. I - La cellule-flamme. Hypothèses physiologiques. *Z. Zellforsch.*, **89**, 478-498.
- CLÉMENT, P. (1969).- Premières observations sur l'ultrastructure comparée des téguments de Rotifères. *Vie et milieu*, A., **20**, 461-482.
- CLÉMENT, P. (1975).- Ultrastructure de l'œil cérébral d'un Rotifère, *Trichocerca rattus*. *J. Microscopie Biol. cell.*, **22**, 69-86.
- CLÉMENT, P. (1977a).- *Introduction à la photobiologie des rotifères dont le cycle reproducteur est contrôlé par la photopériode. Approches ultrastructurale et expérimentale*. Thèse doctorat d'État, Univ. Lyon 1, 248, 362 p.
- CLEMENT, P. (1977b).- Phototaxis in Rotifers (action spectra). *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **8**, 47-49.
- CLEMENT, P. (1980).- Phylogenetic relationships of Rotifers as derived from photoreceptor morphology and other ultrastructural analyses. *Hydrobiologia*, **73**, 93-117.
- CLÉMENT, P. (1984).- Yeux et ocelles de Rotifères. In P. Clément & R. Ramousse, *La vision chez les Invertébrés*, Paris, Éd. CNRS, 82-89.
- CLEMENT, P. (1985).- The relationships of Rotifers, as deduced from their ultrastructure and behaviour. In Conway Morris *et al.*, *The origins and relationships of lower metazoa*, Oxford, Clarendon Press, 224-247.
- CLÉMENT, P. (1990).- Moins ça sert, plus c'est original ? À propos des récepteurs sensoriels et des comportements de rotifères. *Bull. SFECA*, **5**, 1, 15-16.
- CLÉMENT, P., CORNILLAC, A., LUCIANI, A., POURRIOT, R. & WURDAK, E. (1984).- Variations, en éclairiments monochromatiques, des réponses des Rotifères à la lumière : la diversité des pigments visuels chez des Invertébrés primitifs. In P. Clément & R. Ramousse, *La vision chez les Invertébrés*, Paris, Éd. CNRS, 23-31.
- CLÉMENT, P. & MIMOUNI, P. (1991).- La nage d'un rotifère varie avec son âge, mais aussi avec l'âge de ses ascendants et avec son génome : comparaison d'orthoclones et de clones. *Bull. SFECA*, **6**, 2, 137.
- CLÉMENT, P. & POURRIOT R. (1975).- Influences du groupement et de la densité de population sur le cycle de reproduction de *Notommata copeus* (Rotifère). I - Mise en évidence et essai d'interprétation. *Arch. Zool. et gén.*, **116**, 375-422.
- CLÉMENT, P. & POURRIOT R. (1976).- Influence du groupement et de la densité de population sur le cycle de reproduction des Rotifères. II - Comparaison de deux souches de *Notommata copeus* Ehr. *Arch. Zool. exp.*, **117**, 5-14.
- CLEMENT, P. & POURRIOT R. (1977).- Cytoplasmic and chromosomal inheritance of the mictic reaction in a parthenogenetic clone of *Notommata copeus*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **8**, 205-206.
- CLÉMENT, P. & POURRIOT R. (1979).- Influence de l'âge des grands-parents sur l'apparition des mâles chez le Rotifère *Notommata copeus* Ehr. *Internation. J. Invert. Repr.*, **1**, 89-98.
- CLEMENT, P. & POURRIOT R. (1980).- About a transmissible influence through several generations in a clone of the Rotifer *Notommata copeus* Ehr. *Hydrobiologia*, **73**, 27-31.
- CLÉMENT, P. & POURRIOT R. (1982).- *La biologie des Rotifères d'eau douce. I - Nage et alimentation*. Film 16 mm. Et CD-Rom, 26 minutes, Paris, CNRS Audio-visuel.
- CLÉMENT, P., ROUGIER, C. & POURRIOT, R. (1976).- Les facteurs exogènes et endogènes qui contrôlent l'apparition de mâles chez les Rotifères. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **101**, suppl. n° 4, 86-95.

Bulletin de la Société zoologique de France 134 (3-4)

- CLEMENT, P. & WURDAK, E. (1984).- Photoreceptors and photoreceptions in Rotifers. *In* « Photoreception and vision in Invertebrates », N.Y., London : NATO-ASI, Plenum press, 241-288.
- CLEMENT, P. & WURDAK, E. (1991).- Rotifera. *In* Microscopic Anatomy of Invertebrates, 4: Aschelminthes, F.W. Harrison Ed., Wiley-Liss Inc., 219-297.
- CORNILLAC, A. (1982).- Yeux cérébraux et réponses motrices à la lumière chez *Brachiolus calyciflorus* et *Asplanchna brightwelli* (Rotifères). Thèse doctorat Spécialité, Univ. Lyon-1, 1212.
- CORNILLAC, A., WURDAK, E. & CLEMENT, P. (1983).- Phototaxis in monochromatic light and microspectrophotometry of the cerebral eye of the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Hydrobiologia*, **73**, 93-117.
- DE SMET, W.H. (2003).- *Pourriotia carcharodonta*, a new genus and species of monogonont rotifer from subantarctic Îles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Françaises). *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.*, **39**, 273-280.
- DE SMET, W.H. (2009).- *Pourriotia carcharodonta*, a rotifer parasitic on *Vaucheria* (Xanthophyceae) causing taxonomic problems. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **134** (3-4), 195-202.
- DUNNING HOTOPP, J., CLARK, M.E., OLIVEIRA, D., FOSTER, J.M., FISCHER, P., MINOZ TORRES, M.C., GIEBEL, J.D., KUMAR, N., ISHMAEL, N., WANG, S., INGRAM, J., NENE, R.V., SHEPARD, J., TOMKINS, J. RICHARDS, S., SPIRO, D.J., GHEDIN, E., SLATKO, B.E., TETTELIN, H., WERREN, J. (2007).- Widespread lateral gene transfer from intracellular Bacteria to multicellular Eukaryotes. *Science*, **317**, 1753-1756.
- EAKIN, R.M. & WESTPHALL, J.A. (1965).- Ultrastructure of the eye of the Rotifer *Asplanchna brightwelli*. *J. Ultrastructure Res.*, **12**, 46-62.
- FAURE-FREMIET, E. & ROUILLER, C. (1957).- Le flagelle interne d'un Chrysomonadale : *Chromulina psammiochia*. *C. R. Acad. Sci.*, **244**, 2655-2657.
- GILBERT, J.J. (1967a).- *Asplanchna* and postero-lateral spine production in *Brachionus calyciflorus*. *Arch. Hydrobiol.*, **64**, 1-62.
- GILBERT, J.J. (1967b).- Control of the sexuality in the Rotifer *Asplanchna brightwelli* by dietary lipids of plant origin. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **57**, 1218-1225.
- GILBERT, J. J. & MACISAAC, H. J. (1989).- The susceptibility of *Keratella cochlearis* to interference from small cladocerans. *Freshwater Biology*, **22**, 333-339.
- GILBERT, J.J. & THOMPSON, G.A. (1968).- Alpha-tocopherol control of sexuality and polymorphism in the rotifer *Asplanchna*. *Science*, **159**, 734-738.
- GLADYSHEV, E.A., MESELSON, M. & ARKHIPOVA, I.A. (2007).- A deep-branching clade of retrovirus-like transposons in bdelloid rotifers. *Gene*, **390**, 136-145.
- GLADYSHEV, E.A., MESELSON, M. & ARKHIPOVA, I.A. (2008).- Massive Horizontal Gene Transfer in Bdelloid Rotifers. *Science*, **320**, 1210-1213.
- GOULD, S.J. (1979).- *Darwin et les grandes énigmes de la vie*. Paris, Seuil (édition originale 1977).
- GREUET, C. (1984).- Organisation et évolution des dispositifs visuels des Protistes flagellés. Cas de l'ocelloïde des Dinoflagellés Warnwiidae. *In* P. Clément & R. Ramousse, *La vision chez les Invertébrés*. Paris, CNRS éd., 68-74.
- KUHN, T. (1970).- *La structure des révolutions scientifiques*, Paris, Flammarion (traduction française en 1983 de la seconde édition de 1970).
- KUPIEC, J.J. & SONIGO, P. (2000).- *Ni Dieu, ni gène*. Paris, Seuil.
- LANSING, A.I. (1947).- A transmissible, cumulative and reversible factor of aging. *J. Gerontol.*, **2**, 228-239.
- LANSING, A.I. (1954).- A non-genic factor in the longevity of Rotifers. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **57**, 455-464.
- MORANGE, M. (2005a).- L'épigénétique : un domaine aux multiples facettes. *Medecine/Science*, **21**, 339.
- MORANGE, M. (2005b).- Quelle place pour l'épigénétique ? *Medecine/Science*, **21**, 367-369.

Rotifère, épigénétique et évolution

- POURRIOT, R. (1957).- Influence de la nourriture sur l'apparition des femelles mictiques chez deux espèces et une variété de *Brachionus* (Rotifères). *Hydrobiologia*, **9**, 1, 60-65.
- POURRIOT, R. (1963).- Influence du rythme nyctéméral sur le cycle sexuel de quelques Rotifères. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, 5216-5219.
- POURRIOT, R. (1964).- Étude expérimentale de variations morphologiques chez certaines espèces de Rotifères. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **89**, 555-561.
- POURRIOT, R. (1965).- Recherches sur l'écologie des Rotifères. Thèse doctorat d'État, *Vie et Milieu*, suppl. **21**, 1-224.
- POURRIOT, R. (1974).- Relations prédateur-proie chez les Rotifères : influence du prédateur (*Asplanchna brightwelli*) sur la morphologie de la proie (*Brachionus bidentata*). *Ann. Hydrobiol.*, **5**, 43-55.
- POURRIOT, R. & CLÉMENT, P. (1973).- Photopériodisme et cycle hétérogonique chez *Notommata copeus* (Rotifère monogononte). II - Influence de la qualité de la lumière. Spectres d'actions. *Arch. Zool. exp. et gén.*, **114**, 277-300.
- POURRIOT, R. & CLÉMENT, P. (1975).- Influence de la durée d'éclairement quotidien sur le taux de femelles mictiques chez *Notommata copeus* Ehr. (Rotifère). *Oecologia*, **22**, 67-77.
- POURRIOT, R. & CLÉMENT, P. (1982).- *La biologie des Rotifères d'eau douce. II - Le cycle reproducteur*. Film 16 mm et CD-Rom, 26', Paris, CNRS Audio-visuel.
- POURRIOT, R. & CLÉMENT, P. (1977).- Comparison of the control mixis in three clones of *Notommata copeus*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **8**, 174-177.
- POURRIOT, R. & CLÉMENT, P. (1981).- Action des facteurs externes sur la reproduction et le cycle reproducteur des Rotifères. *Acta oecologica (Oecologia generalis)*, **2**, 135-151.
- POURRIOT, R. & ROUGIER, C. (1977).- Effets de la densité de population et du groupement sur la reproduction de *Brachionus plicatilis* (Pallas) (Rotifère). *Ann. Limnol.*, **13**, 2, 101-113.
- POURRIOT, R. & SNELL, T.W. (1993).- Resting eggs in rotifers. In B. Pejler, R. Starkweather & Th. Nogrady (eds), *Biology of Rotifers*. La Hague: Developments in Hydrobiology, 14, Dr W. Junk Publishers, 199-203.
- POUTEAU, S. (2007).- *Génétiquement indéterminé - Le vivant auto-organisé*. Versailles, Quae.
- QUESSADA, M.P. & CLÉMENT, P. (2009).- L'homme dans les arbres d'évolution. In Actes des Sixièmes Journées scientifiques de l'ARDIST, Nantes, sous presse, 12 p.
- REMANE, A. (1929-33).- Rotatoria. In Dr. H. G.Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, IV (Vermes), 2 (Aschelminthes), 1 (Rotatorien, Gastrotrichen und Kinorhynchen), 3, 1-448.
- RICCI, C. & CAPRIOLO, M. (2005).- Anhydrobiosis in bdelloid species, populations and individuals. *Integrative and Comparative Biology*, **45**, 759-763.
- ROUGIER, C., POURRIOT, R. & CLÉMENT, P. (1977).- Determination of mixis in *Brachionus*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **8**, 163-166.
- RUTTNER-KOLISKO, A. (1974).- Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart: *Die Binnengewässer*, **26**, suppl., 1-146.
- SØDERLIND D. & TUNSTAD, E. (2007).- 40 millioner år uten sex. *Mandag* 26 mars 2007.
- TIRARD, S. (2003).- Cryptobiose et reviviscence chez les animaux, le vivant et la structure. *Études sur la mort*, **124**, 81-89.
- VIAUD, G. (1940).- Recherches expérimentales sur le phototropisme des Rotifères. I - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **74**, 249-308.
- VIAUD, G. (1943).- Recherches expérimentales sur le phototropisme des Rotifères. II - *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **77**, 68-93.
- VIAUD, G. (1943).- Recherches expérimentales sur le phototropisme des Rotifères. III - Stroboscopie des mouvements ciliaires. Mouvements ciliaires et phototropisme. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **77**, 224-242.

Bulletin de la Société zoologique de France 134 (3-4)

- VOLFF, J. N. (2006).- Turning junk into gold: domestication of transposable elements and the creation of new genes in eukaryotes. *Bioessays*, **28**, 913-922.
- WALLACE, R.L., SNELL, T.W., RICCI, C. & NOGRADY, T. (2006).- Rotifera. *In* Biology, Ecology and Systematics, Vol. 1. Guides to the Identification of Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, 2nd ed., Ghent: Segers H. ed. Kenobi Productions, and Leiden : Backhuys Publishers (the Netherlands).

(reçu le 09/12/09 ; accepté le 14/04/10)